
ПОСВЯЩАЕТСЯ ПАМЯТИ ПРОФЕССОРА Г.С. КАРЗИНКИНА



**Профессор Г.С. Карзинкин
(1900–1973)**

Заведующий лабораторией физиологии рыб ВНИРО
в 1941–1955 и 1960–1963 гг.

State Committee for Fisheries of the Russian Federation

Federal State Unitary Enterprise «Russian Federal Research
Institute of Fisheries and Oceanography»
(VNIRO)

PROCEEDINGS

VOLUME 141

**ECOLOGICAL PHYSIOLOGY
AND BIOCHEMISTRY OF FISH
IN THE ASPECT OF BASINS
PRODUCTIVITY**

Государственный комитет Российской Федерации по рыболовству

Федеральное государственное унитарное предприятие «Всероссийский
научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии» (ВНИРО)

ТРУДЫ

ТОМ 141

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ
И БИОХИМИЯ РЫБ
В АСПЕКТЕ ПРОДУКТИВНОСТИ
ВОДОЕМОВ**

Под редакцией д-ра биол. наук *Е.В. Микодиной*
Edited by Dr. of Sci. (Biology) *E.V. Mikodina*

Э35 **Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоемов. Труды ВНИРО / Под ред. д-ра биол. наук Е.В. Микодиной.** — М.: Изд-во ВНИРО, 2002. — Т.141. — 272 с.

Том 141 трудов ВНИРО, посвященный 100-летию со дня рождения профессора Георгия Сергеевича Карзинкина, основателя лаборатории физиологии рыб ВНИРО, автора капитального труда «Основы биологической продуктивности водоемов», выходит в свет после 20-летнего перерыва выпуска номерных томов трудов ВНИРО. Составлен из статей, связанных с вопросами физиологии, биохимии, морфологии, поведения, кормовых ресурсов, роста и возраста рыб, структуры их популяций. Комплекс исследований направлен на рациональное управление продуктивностью морских промысловых акваторий и пресноводных рыбохозяйственных угодий. Особое внимание уделено продуктивности внутренних пресноводных водоемов различного типа, объектов аква- и марикультуры, изучению адаптаций рыб-акклиматизантов.

Предназначен для биологов, экологов, ихтиологов, физиологов, биохимиков, трофологов, ихтиопатологов, для преподавателей и студентов рыбохозяйственных средних и высших учебных заведений, а также рыбоводов и работников рыбохозяйственных организаций.

Рецензент — академик *Д.С. Павлов*.

Ecological Physiology and Biochemistry of Fish in the Aspect of Basin Productivity. VNIRO Proceedings / Ed. by Dr. of Sci. (Biology) E.V. Mikodina. — М.: VNIRO Publishing, 2002. — V. 141. — 272 p.

Volume 141 of VNIRO Proceedings dedicated to the 100-year anniversary from the birthday of Prof. G.S. Karzinkin, the founder of VNIRO Laboratory of Fish Physiology and the author of the fundamental work «Bases of Water Body Biological Productivity», was published after the 20-year interval in instalment of VNIRO Proceedings numbered volumes. It includes the papers on the aspects of fish physiology, biochemistry, morphology, behavior, food resources, growth and age, structure of their populations. The object of investigations is rational management by productivity of marine and fresh water fishery areas. Special consideration is given to productivity of the inner fresh water basins of different types, aqua- and mariculture objects, study of fish-acclimatizant adaptations.

It is intended for the biologists, ichthyologists, physiologists, biochemists, trophologists, ichthyopathologists, instructors and students of fishery secondary and higher schools, as well as for the fish culturists and workers of the fishery organizations.

Reviewer — Academic *D.S. Pavlov*.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	9
ОТ ИЗДАТЕЛЯ	11
Микодина Е.В. (ВНИРО) Связь поколений	16
Шатуновский М.И. (ИПЭЭ РАН) Г.С. Карзинкин — выдающийся ученый и организатор науки (доклад, прочитанный на торжественном заседании Ученого совета ВНИРО, посвященном 100-летию со дня рождения профессора Г.С. Карзинкина)	20
Щербина М.А. (ВНИИПРХ, НТЦ «Акваторм») Влияние идей Г.С. Карзинкина на развитие исследований по физиологии питания рыб во ВНИИ пресноводного рыбоводства	23
Богданов Г.А. (ВНИРО) О связи линейного роста рыб с созреванием	47
Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. (ВНИРО) Об изменениях в сообществе рыб Охотского моря на шельфе западной Камчатки	58
Кловач Н.В. (ВНИРО) Потеря навигационных ориентиров как фактор смертности тихоокеанских лососей р. <i>Oncorhynchus</i> в океане	66
Яржомбек А.А., Кловач Н.В. (ВНИРО) Влияние зараженности паразитами на упитанность кеты <i>Oncorhynchus keta</i>	75
Ведищева Е.В., Яржомбек А.А. (ВНИРО) Формирование возрастного состава производителей кижуча <i>Oncorhynchus</i> <i>kizutch</i> (Walb.) Северных Курил	78
Микодина Е.В., Пьянова С.В., Сторожук Н.Г. (ВНИРО) Тератогения у пиленгаса <i>Mugil soiuu</i> (Bas.) из самовоспроизводящейся черноморской популяции	81
Микодина Е.В., Минькова Н.О., Кловач Н.В. (ВНИРО), Лаптева Т.И., Зайцева О.В., Филиппович Ю.Б. (МПГУ) Биохимический состав органов и тканей кеты Охотского моря в связи с явлением дряблости ее мышц	94
Смирнов Б.П., Пьянова С.В., Наволоцкий В.А., Сторожук Н.Г. (ВНИРО) Биологические показатели и состояние яичников черноморского акклиматизанта — пиленгаса при выращивании в водоеме- охладителе Курской АЭС	104
Смирнов Б.П., Наволоцкий В.А., Сторожук Н.Г. (ВНИРО) Биологические обоснования на вселение дальневосточного акклимантанта — пиленгаса в водоемы-охладители электростанций различного типа, расположенных в средней полосе Европейской России	114
А.Е. Микулин (МГТА), О.Ф. Гриценко, Б.П. Смирнов, Е.В. Микодина (ВНИРО), Любаев В.Я. (ООО «Салмо»), Любаева Т.Н. (Сахалинрыбвод), Зайченко О.Н. (Охотский ЛРЗ) Преднерестовые морфо-физиологические адаптации у тихоокеанских лососей при смене среды обитания	123
Метальникова К.В. (ВНИРО) Предварительные результаты исследования форели из 2-го поколения от самца, обработанного метилтестостероном	129

Лебская Т.К. (ПИНРО) Применение биологически активных добавок в стартовых кормах	138
Городовская С.Б. (КамчатНИРО) Сравнительный анализ состояния яичников покатной молоди нерки <i>Oncorhynchus nerka</i> из реки Озерная в разные годы	146
Пукова Н.В., Микодина Е.В., Кловач Н.В., Королев А.Л., Новиков А.В. (ВНИРО) Полиморфизм семенников у дальневосточных лососей р. <i>Oncorhynchus</i>	152
Бойко И.А. (МагаданНИРО) Морфологические отклонения в строении внешних и внутренних органов у тихоокеанских лососей Тауйской группы рек	167
Крупина Т.С. (Хабаровский госуниверситет) Биохимическая характеристика дикой и заводской молоди осенней кеты, калуги и осетра	176
Волынкин Ю.Л. (ООО «Ихтиобиофарм») Морфофизиологическая характеристика годовиков карпа при псевдомонозе ...	184
Бурлаченко И.В., Аветисов К.Б. (ВНИРО), Юхименко Л.Н., Бычкова Л.И. (ВНИИПРХ) Влияние бактериальной обсемененности кормов на рост и физиологическое состояние молоди стерляди	194
Френкель С.Э., Кузнецова Е.Н. (ВНИРО) Питание минтая <i>Theragra chalcogramma</i> в тихоокеанских водах Северных Курил в осенне-зимний период	208
Леман В.Н., Чебанова В.В. (ВНИРО) Возможности повышения эффективности искусственного разведения кеты <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum) и экология заводской молоди в бассейне реки Большая (Западная Камчатка)	215
Чебанова В.В. (ВНИРО) Кормовая база молоди лососей в бассейнах рек Большая и Паратунка (Камчатка)	229
Анохина В.С. (ПИНРО) Особенности адаптации трески в морских садках баренцевоморского прибрежья	240
Привалихин А.М., Полуэктова О.Г. (ВНИРО) Изучение механизмов резорбции развивающихся ооцитов у минтая <i>Theragra chalcogramma</i> (Pallas)	247
Белова Н.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П. (МГУ), Рябов И.Н. (ИПЭЭ РАН) Состояние воспроизводительной системы рыб из озер Кожановское (Россия) и Святое (Белоруссия), загрязненных радионуклидами в результате аварии на Чернобыльской АЭС	260

PROCEEDINGS OF VNIRO

VOLUME 141

2002

CONTENS

PREFACE	9
FROM PUBLISHER	11
Mikodina E.V. Connection of generations	16
Shatunovsky M.I. G.S. Karzinrin is an eminent scientist and organizer of science (Report read on the grand meeting of VNIRO Academic Council dedicated to 100-year anniversary from the birthday of Prof. G.S. Karzinkin)	20
Shcherbina M.A. An influence of Prof. G.S. Karzinkin's ideas on development of researches on physiology of fish nutrition in Russian Research Institute of Fresh Water Fish Culture	23
Bogdanov G.A. On relation of fish growth with maturation	47
Kuznetsov V.V., Kuznetsova E.N. On changes in the Sea of Okhotsk fish community on the Western Kamchatka shelf	58
Klovatch N.V. Losses of the navigational reference-points as the factor of Pacific salmon (<i>Oncorhynchus</i>) mortality in the ocean	66
Jarzhombec A.A., Klovatch N.V. An influence of infestation by parasites on chum salmon, <i>Oncorhynchus keta</i> , condition	75
Vedishcheva E.V., Jarzhombec A.A. Formation of age-composition in coho salmon, <i>Oncorhynchus kizutch</i> , spawners of the Northern Kuril	78
Mikodina E.V., Pyanova S.V., Storozhuk N.G. Teratogenia in Pacific mullet, <i>Mugil soiuy</i> (Bas.), from the Black Sea self-reproducing population	81
Mikodina E.V., Minkova N.O., Klovatch N.V., Lapteva T.I., Zaytseva O.V., Filippovich Ju.B. Biochemical composition of the Sea of Okhotsk chum salmon organs and tissues in connection with its muscles flabbiness	94
Smirnov B.P., Pyanova S.V., Navolotsky V.A., Storozhuk N.G. Biological parameters and ovary condition of the Black Sea acclimatizant — Pacific mul- let at rearing in the water-cooler of the Kurskaya AES	104
Smirnov B.P., Navolotsky V.A., Storozhuk N.G. Biological bases for the moving Far Eastern acclimatizant — Pacific mullet into the waters-coolers of the electric power stations of diferent tipes situated in the middle region of European Russia	114
Mikulin A.E., Gritsenko O.F., Smirnov B.P., Mikodina E.V., Lyubaev V.Ja., Lyubaeva T.N., Zaychenko O.N. Prespawning morpho-physiological adaptations in Pacific salmon at habitat replacement	123
Metalnikova K.V. Preliminary results of study of trout from the second generation from spawner treated by methyltestosterone	129

Lebskaja T.K.	
Use of biologically active supplements in starting feeds	138
Gorodovskaja S.B.	
Comparative analysis of ovary condition of sockleye, <i>Oncorhynchus nerka</i> , downstream juvenile from the Ozernaja River in different years	146
Pukova I.V., Mikodina E.V., Klovatch N.V., Korolev A.L., Novikov A.V.	
Polymorphism of testises in Far Eastern salmon (genus <i>Oncorhynchus</i>)	152
Boyko I.A.	
Morphological deviations in structure of the outward and inner organs of Pacific salmon from the Tauyskaya group of the rivers	167
Krupina T.S.	
Biochemical characteristics of wild and hatchery juvenile of autumn chum salmon, kaluga sturgeon and sturgeon	176
Volynkin Yu.L.	
Morpho-physiological characteristics of carp yearling at pseudomonosis	184
Burlachenko I.V., Avetisov K.B., Jukhimenko L.N., Bychkova L.I.	
Influence of bacterial seedness of feeds on sterlet juvenile growth and physiological condition	194
Frenkel S.E., Kuznetsova E.N.	
Nutrition of walleye pollack, <i>Theragra chalcogramma</i> , in Pacific waters of the Northern Kuril in the autumn-winter period	208
Leman V.N., Chebanova V.V.	
Possibilities of efficiency increase of chum salmon, <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum), artificial culture and hatchery juvenile ecology in the basin of the Bolshaya River (West Kamchatka)	215
Chebanova V.V.	
Food base of salmon juvenile in the basins of the Bolshaya and Paratunka Rivers	229
Anokhina V.S.	
Peculiarities of cod adaptation in the sea pond of the Barents Sea coast	240
Privalikhin A.M., Poluektova O.G.	
Study of resorption mechanisms of developing oocytes in walleye pollack, <i>Theragra chalcogramma</i> (Pallas)	247
Belova N.V., Emelyanova N.G., Makeeva A.P., Ryabov I.N.	
State of reproductive system of fishes from the Kozhanovskoye (Russia) and Svyatoye (Belorus) Lakes polluted by radionuclides after the Chernobyl accident	260

ПРЕДИСЛОВИЕ

Биологическая продуктивность водоемов, рациональная эксплуатация и воспроизводство рыбных ресурсов — взаимосвязанные проблемы общепромышленного и рыбохозяйственного значения. Теоретические основы научных взглядов на эти проблемы были заложены выдающимся ученым — профессором Георгием Сергеевичем Карзинкиным, отражены в его широко известной монографии «Основы биологической продуктивности водоемов».

Во ВНИРО продолжают исследования в области биологической продуктивности рыбохозяйственных водоемов, более широко трактуются подходы, предложенные Г.С. Карзинкиным. Эти исследования ведутся на основе изучения проблем экологии рыб, изложенных Г.В. Никольским в его капитальном труде «Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов». Г.В. Никольский считал, что для рационального управления продуктивностью морских промысловых акваторий и пресноводных рыбохозяйственных угодий необходим комплекс биологических знаний, в том числе по морфологии, экологии, поведению, кормовым ресурсам, росту, возрасту, структуре популяций, физиологии и биохимии рыб и других. Систематические исследования в этих направлениях, традиционно проводящиеся во ВНИРО и других НИИ России, позволяют не только пополнить банк биологических данных по морским промысловым рыбам, но и изучать закономерности их изменений, особенно в период глобально меняющихся климатических условий и нарастающего антропогенного влияния на среду обитания рыб. Особое внимание постоянно уделяется продуктивности внутренних пресноводных водоемов различного типа, объектам аква- и марикультуры, изучению адаптаций акклиматизантов.

Настоящий том научных трудов ВНИРО включает 27 статей, в той или иной мере касающихся всех вышеизложенных направлений, и посвящен 100-летию юбилею со дня рождения профессора Г.С. Карзинкина. Сборник открывается статьей М.И. Шатуновского, посвященной основным этапам творческого пути этого ученого как основоположника отечественной теории биологической продуктивности водоемов. В ней освещаются новые направления исследований, развиваемые школой Г.С. Карзинкина.

Влияние идей Г.С. Карзинкина на дальнейшее развитие научных исследований в столь важной области, как физиология питания рыб, обстоятельно рассматривается в статье М.А. Щербины. Органично примыкает к ней статья В.В. Чебановой по сравнительной характеристике обеспеченности пищей молоди лососей в камчатских реках Большая и Паратунка. Отражением новых направлений в изучении питания рыб — объектов аквакультуры, являются статьи Т.К. Лебской о применении биологически активных добавок в искусственных стартовых кормах для рыб, а также работа И.В. Бурлаченко, К.Б. Аветисова, Л.Н. Юхименко и Л.И. Бычковой, посвященная изучению влияния бактериальной осеменности гранулированных кормов на рост и физиологическое состояние стерляди. В этой статье переплетаются проблемы питания, качества искусственных кормов, роста и физиологического состояния рыб в норме и патологии.

Близко примыкают к этим исследованиям работы, связанные с различными заболеваниями. Морфофизиологическое состояние молоди карпа, больного псевдомонозом, обсуждается в статье Ю.Л. Волынкина, где в заключении дают

ся биологически обоснованные рекомендации для осуществления превентивных мер при этой болезни у рыб в условиях прудовых хозяйств. Болезни рыб и способы их лечения наиболее хорошо изучены у пресноводных объектов искусственного разведения и выращивания, но не у морских рыб. Изучение интенсивности заражения паразитами у анадромного вида — кеты, в период морского нагула и влияние степени выраженности инвазии на такой важный морфофизиологический показатель, как упитанность, приводится в статье А.А. Яржомбека и Н.В. Кловач.

Ряд статей сборника посвящен изучению роста и возраста рыб, мало изученных до настоящего времени. Так, в обобщающей работе Г.А. Богданова рассматриваются связи между линейным ростом разных видов рыб и процессом их полового созревания. Е.В. Ведищева и А.А. Яржомбек изучали формирование возрастной структуры производителей кижуча, обитающего на северных Курильских островах, где популяции ценных промысловых рыб исследованы крайне мало.

Изменение структуры рыбного сообщества на шельфе Западной Камчатки, вызванное похолоданием климата в Охотском море, обсуждается в статье В.В. Кузнецова и Е.Н. Кузнецовой. Эти работы особенно важны в связи с изменением видовой структуры уловов в данном регионе и потребностью перемены промысловой стратегии.

В томе уделяется внимание проблемам адаптации рыб. Так, коллективом авторов во главе с А.Е. Микулиным выявлены новые морфофизиологические адаптации у лососей, связанные с переходом от морского образа жизни к пресноводному. В.С. Анохиной изучались особенности адаптации баренцевоморской трески, выращиваемой в морских садках. Н.В. Кловач поднята проблема потери лососями навигационных ориентиров в море, что делает невозможным завершение анадромной миграции ряда группировок кеты, порой значительных по объему. Кета в настоящее время стала «проблемной» рыбой в связи с наблюдающимся уменьшением размерно-массовых показателей и увеличением среднего возраста полового созревания. Одна из статей сборника (Е.В. Микодина, Н.О. Минькова, Н.В. Кловач, Т.И. Лаптева, О.В. Зайцева, Ю.Б. Филиппович) посвящена изучению биохимического состава органов и тканей этого вида в связи с явлением дряблости мышц.

Повышение эффективности искусственного воспроизводства ценных видов промысловых рыб, направленное на увеличение биопродуктивности их стад, в разных аспектах затрагивается во многих статьях сборника. Например, статья В.Н. Лемана и В.В. Чебановой посвящена экологии заводской молодежи кеты в бассейне реки Большая на Западной Камчатке, работа Т.С. Крупиной — биохимической характеристике дикой и заводской молодежи осенней кеты, калуги и осетра в Хабаровском крае, исследование К.В. Метальниковой посвящено продукционным характеристикам фенотипических самок форели, полученных от второго поколения самцов, подвергнутых обработке гормоном тестостероном.

В нескольких статьях отражены проблемы акклиматизации рыб, базирующейся на биологических обоснованиях, широко обсуждаемых в России учеными и общественными организациями. Б.П. Смирновым, В.А. Наволоцким, Н.Г. Сторожук представлено биологическое обоснование на вселение дальневосточного акклиматизанта пиленгаса в водоемы-охладители электростанций различного типа, расположенных в средней полосе европейской части России, в частности, предлагается использование пиленгаса в качестве биомелиоратора, уничтожающего детрит. В другой статье ими же с соавторами приводятся первые результаты такого вселения. Работа Е.В. Микодиной, С.В. Пьянова, Н.Г. Сторожук касается дальневосточного акклиматизанта-пиленгаса из Азово-Черноморского бассейна, в частности, его тератогении (уродствам) в ареале интродукции.

В условиях массивного антропогенного загрязнения рыбохозяйственных водоемов тератогения все чаще обнаруживается у ряда видов рыб. Частота встречаемости и типы фенотипических семенников у тихоокеанских лососей приведены в статье Е.В. Микодиной и Н.В. Пуковой, а другие морфологические от-

клонения в строении их внешних и внутренних органов (на примере лососей Тауйской группы рек) — в статье И.А. Бойко, Н.В. Белова с соавторами описывает аномалии строения половых желез у рыб из озер России и Белоруссии, загрязненных радионуклидами.

Состояние воспроизводительной системы промысловых рыб, обеспечивающей пополнение их запасов качественным потомством, является предметом постоянного внимания ученых-ихтиологов. Этой проблеме в сборнике посвящены статьи А.М. Привалихина и О.Г. Полуэктовой («Изучение механизмов резорбции развивающихся ооцитов у минтая»), а также С.Б. Городовской («Сравнительный анализ состояния яичников покатной молодежи нерки реки Озерная в разные годы»).

Настоящий том научных трудов ВНИРО отличается от предыдущих изданий тем, что впервые после 20-летнего перерыва он выходит под очередным номером, и традиция выпуска номерных томов сборников научных трудов ВНИРО будет возобновлена. В статье «От издателя» дана краткая историческая справка выпуска сборников научных трудов ВНИРО и приводятся их названия.

Авторский коллектив надеется, что настоящий том, как и в прежние годы, внесет свою лепту в оптимизацию управления рыбной отраслью.

Академик РАН *Д.С. Павлов*

ОТ ИЗДАТЕЛЯ

Ученые ВНИРО ведут активную научно-исследовательскую работу, что определяется его близостью к научно-исследовательским центрам Академии наук и вузов, ролью как головного института и ответственностью за уровень методического обеспечения отечественной рыбохозяйственной науки в регионах. Публикации сотрудников нашего института (монографии, сборники научных трудов, коллективные монографии, методические рекомендации и инструкции) пользуются большим спросом не только у исследователей, работающих в отрасли, но и у представителей академической и вузовской науки, у студентов техникумов и вузов, а также за рубежом.

Подводя итоги научной деятельности ВНИРО в преддверии его 70-летнего юбилея особенно хочется остановиться на ее результатах, отраженных в сборниках научных трудов. История этих публикаций практически равна возрасту ВНИРО. Через 2 года после учреждения института, в 1935 г., вышел в свет том I сборника научных трудов ВНИРО, положивший начало серии периодического издания. Это книга объемом 132 с. вышла под названием «Геологические исследования на Новой Земле» (отв. ред. М.В. Кленова). Она содержала 6 статей, посвященных результатам научных исследований, проведенных в 1925–1927 гг. на архипелаге Новая Земля.

Впоследствии ежегодно выходило иногда по несколько томов сборника научных трудов ВНИРО, свидетельствовавших об эволюции и качественном росте научных исследований, их преемственности, расширении круга проблем, входящих в сферу деятельности ВНИРО как прикладного института. Нельзя не упомянуть публикации совместных сборников научных трудов, например ВНИРО и КаспНИРХ. Выход номерных томов сборника научных трудов ВНИРО продолжался вплоть до 1980 г., когда вышел в свет последний, СХЛ (140-й), том «Океанологические исследования промысловых районов Мирового океана» (отв. ред. д-р геол.-минерал. наук Д.Е. Гершанович).

В период между выходом I и СХЛ томов сборника научных трудов ВНИРО под эгидой ВНИРО, кроме многочисленных монографий, словарей, ежегодных сборников «Краткие результаты научной деятельности института» и других научных изданий, выходили в свет и сборники научных трудов сотрудников и молодых ученых, материалов совещаний и конференций. Однако в дальнейшем,

за период с 1981 по 2001 г., ни один из сборников научных трудов не имел своего номера, что до сих пор создает библиографические и поисковые затруднения. За это время, несмотря на политические и экономические изменения в России, коллектив продолжал активную научную деятельность по всем ключевым направлениям рыбохозяйственной науки, институтом выпущено в свет 109 сборников научных трудов, названия которых приведены ниже:

1. 1980 г. — «Биологические ресурсы антарктического криля.» 250 с.
2. 1980 г. — «Морские млекопитающие»
3. 1980 г. — «Основные направления и перспективы рыбоводства в Каспийском и Азовском морях»
4. 1980 г. — «Оценка запасов промысловых рыб и прогнозирование уловов». 119 с.
5. 1980 г. — «Рыбохозяйственные исследования в западной части Индийского океана»
6. 1980 г. — «Физиология морских рыб»
7. 1981 г. — «Эколого-физиологические основы аквакультуры на Черном море». 173 с. (отв. ред. канд. биол. наук Н.Е. Сальников)
8. 1981 г. — «Биотестирование природных и сточных вод». 110 с.
9. 1981 г. — «Рыбохозяйственное исследование внутренних водоемов Грузии»
10. 1981 г. — «Вопросы промысловой гидроакустики». 103 с.
11. 1981 г. — «Промысловые водоросли и их использование». 112 с.
12. 1981 г. — «Технология переработки криля». 128 с.
13. 1982 г. — «Биологическая продуктивность Каспийского и Азовского морей». 158 с.
14. 1982 г. — «Рыбохозяйственные исследования ВНИРО в восточной части тропической Атлантики». 103 с.
15. 1982 г. — «Морские млекопитающие». 165 с.
16. 1982 г. — «Рыбохозяйственные исследования в юго-восточной части Тихого океана». 161 с.
17. 1982 г. — «Условия среды и биопродуктивность моря». 120 с.
18. 1982 г. — «Характеристика пелагического сообщества моря Скотия и сопредельных стран». 94 с.
19. 1983 г. — «Экологические аспекты химического и радиоактивного загрязнения водной среды». 127 с. (отв. ред. канд. биол. наук Л.Е. Айвазова)
20. 1983 г. — «Антарктический криль. Особенности распределения и среды». 127 с.
21. 1983 г. — «Вопросы промысловой гидроакустики». 156 с.
22. 1983 г. — «Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры». Материалы 2-го Всесоюзного совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб (отв. ред. канд. биол. наук И.А. Бурцев). 117 с.
23. 1983 г. — «Исследования по технике промышленного рыболовства и поведению рыб». 178 с.
24. 1983 г. — «Рыбохозяйственное значение внутренних водоемов Азовского и Каспийского бассейнов». 166 с.
25. 1983 г. — «Результаты океанографических исследований в пелагиали Индийского океана». 131 с.
26. 1983 г. — «Физиологические основы воспроизводства морских и проходных рыб». 104 с.;
27. 1984 г. — «Биогеохимические и токсикологические исследования загрязнения водоемов». 168 с.
28. 1984 г. — «Воспроизводство рыбных запасов Каспийского и Азовского морей». 179 с.
29. 1984 г. — «Морское рыбоводство». 198 с.
30. 1984 г. — «Промыслово-океанографические исследования продуктивных зон морей и океанов». 222 с.
31. 1984 г. — «Условия образования промысловых скоплений рыб». 185 с.
32. 1984 г. — «Технология рыбных продуктов». 154 с.
33. 1985 г. — «Культивирование морских организмов». 199 с. (отв. ред. д-р. биол. наук. А.Ф. Карпевич). 117 с.
34. 1985 г. — «Аквакультура в СССР и США» Материалы советско-американского симпозиума по аквакультуре. 196 с.
35. 1985 г. — «Поведение промысловых рыб». 178 с.

36. 1985 г. — «Информационное и математическое обеспечение исследований сырьевой базы». (отв. ред. Э.И. Черный) 196 с.
37. 1985 г. — «Исследования по оптимизации рыболовства и совершенствованию орудий лова». 222 с.
38. 1985 г. — «Культивирование морских организмов». 199 с.
39. 1985 г. — «Теория промышленного рыболовства и проектирование орудий лова». 152 с.
40. 1985 г. — «Океанологические и рыбохозяйственные исследования Черного моря». 123 с.
41. 1985 г. — «Механизация и автоматизация добычи и обработки рыбы и нерыбных объектов» (отв. ред. Д.Е. Бунин). 198 с.
42. 1985 г. — «Питание и обеспеченность пищей рыб на разных стадиях развития как фактор формирования их численности, роста и скоплений». 140 с.
43. 1986 г. — «Технические средства марикультуры» (гл. ред. С.А. Студенецкий, отв. за выпуск М.М. Докукин). 198 с.
44. 1986 г. — «Исследования по технологии рыбных продуктов» (отв. ред. д-р техн. наук В.П. Быков). 183 с.
45. 1986 г. — «Антропогенные воздействия на прибрежно-морские экосистемы» (отв. ред. д-р. геол.-минерал. наук Д.Е. Гершанович). 182 с.
46. 1986 г. — «Исследования по технологии рыбных продуктов». (под ред. д-ра техн. наук В.П. Быкова). 185 с.
47. 1986 г. — «Океанологические условия мезопелагиали Мирового океана» (отв. ред. д-р. геол.-минерал. наук Д.Е. Гершанович). 210 с.
48. 1986 г. — «Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана». 184 с.
49. 1986 г. — «Охрана и воспроизводство рыбных запасов бассейна Каспийского моря». 118 с.
50. 1987 г. — «Вопросы физиологии морских и проходных рыб» (отв. ред. канд. биол. наук А.Я. Сторожук). 222 с.
51. 1987 г. — «Промысловые водоросли и их использование» (отв. ред. канд. биол. наук Е.И. Блинова). 170 с.
52. 1987 г. — «Генетические исследования морских гидробионтов» (отв. ред. канд. биол. наук И.А. Бурцев). 287 с.
53. 1987 г. — «Биология и культивирование моллюсков» (отв. ред. канд. биол. наук И.А. Садыхова). 192 с.
54. 1987 г. — «Рыбохозяйственные исследования в Азово-Черноморском бассейне» (отв. ред. д-р. биол. наук Л.А. Душкина). 152 с.
55. 1987 г. — «Биолого-океанографические исследования тихоокеанского сектора Антарктики» (отв. ред. канд. биол. наук Р.Р. Макаров и др.). 227 с.
56. 1987 г. — «Комплексные рыбохозяйственные исследования ВНИРО в Мировом океане» (отв. ред. д-р. геол.-минерал. наук Д.Е. Гершанович). 212 с.
57. 1988 г. — «Водная токсикология и оптимизация биопродукционных процессов в аквакультуре» (гл. ред. д-р. биол. наук С.П. Патин). 157 с.
58. 1988 г. — «Корма и методы кормления объектов марикультуры» (отв. ред. канд. биол. наук А.Д. Гершанович). 172 с.
59. 1988 г. — «Вопросы сотрудничества СССР и Норвегии в области рыбного хозяйства». 146 с.
60. 1988 г. — «Морские промысловые беспозвоночные» (под ред. канд. биол. наук Б.Г. Иванова). 200 с.
61. 1988 г. — «Живые корма для объектов марикультуры» (отв. ред. канд. биол. наук Л.В. Спекторова). 168 с.
62. 1988 г. — «Инструментальные методы оценки запасов промысловых объектов». 150 с.
63. 1988 г. — «Количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосоядных рыб». 190 с.
64. 1988 г. — «Комплексные исследования экосистемы пелагиали в морях Содружества и Космонавтов». 241 с.
65. 1988 г. — «Орудия и способы рыболовства. Вопросы теории и практики» (отв. ред. А.И. Трещев). 230 с.

66. 1989 г. — Суточные ритмы и рационы питания рыб промысловых районов Мирового океана» (отв. ред. С.Г. Подражанская). 215 с.
67. 1989 г. — «Ранний онтогенез объектов марикультуры» (отв. ред. д-р биол. наук Л.А. Душкина). 174 с.
68. 1989 г. — «Долгопериодная изменчивость условий природной среды и некоторые вопросы промыслового прогнозирования» (отв. ред. д-р геол.-минерал. наук Д.Е. Гершанович). 332 с.
69. 1989 г. — «Технология криля» (под ред. д-ра техн. наук В.П. Быкова). 144 с.
70. 1989 г. — «Современные проблемы рыбохозяйственных исследований» (отв. ред. канд. биол. наук Д.Н. Хромов). 172 с.
71. 1989 г. — «Биологические основы динамики численности и прогнозирования вылова рыб» (под ред. канд. биол. наук К.А. Земской). 275 с.
72. 1989 г. — «Новые белковые продукты на основе гидробионтов» (отв. ред. Н.И. Рехина). 207 с.
73. 1990 г. — «Актуальные проблемы рыбохозяйственной науки в творчестве молодых ученых». 131 с.
74. 1990 г. — «Биологические ресурсы Черного моря» (отв. ред. В.А. Шляхов). 192 с.
75. 1990 г. — «Совершенствование орудий промышленного рыболовства в связи с поведением гидробионтов» (под ред. канд. техн. наук Э.А. Карпенко). 279 с.
76. 1990 г. — «Морские млекопитающие» (отв. ред. Л.А. Попов). 153 с.
77. 1990 г. — «Искусственные рифы для рыбного хозяйства» (отв. ред. д-р биол. наук Л.А. Душкина). 237 с.
78. 1990 г. — «Исследования Уэдделловского круговорота. Океанографические условия и особенности развития планктонных сообществ» (отв. ред. А.В. Солянкин). 246 с.
79. 1990 г. — «Дистанционные исследования океана (ТИНРО – ВНИРО)» (отв. ред. д-р биол. наук Л.Н. Бочаров). 167 с.
80. 1990 г. — «Эколого-физиологические и токсикологические аспекты и методы рыбохозяйственных исследований» (отв. ред. С.А. Патин). 192 с.
81. 1990 г. — Сер. «Биологические ресурсы: состояние, перспективы и проблемы их рационального использования». «Электрона Карлсберга в южной Полярной фронтальной зоне». Т.1. «Условия обитания и распределения. Методика поиска и исследования. Проблемы обработки сырья» (отв. ред. Т.Г. Любимова). 191 с.
82. 1991 г. — Сер. «Биологические ресурсы: состояние, перспективы и проблемы их рационального использования». «Электрона Карлсберга в южной Полярной фронтальной зоне». Т.2. «Биологические аспекты существования и распределения» (отв. ред. Т.Г. Любимова). 140 с.
83. 1991 г. — «Мониторинг условий среды в районах морского рыбного промысла в 1989–1990 гг.» (отв. ред. Д.Е. Гершанович). 127 с.
84. 1991 г. — «Культивирование кефалей в Азово-Черноморском бассейне». 134 с.
85. 1991 г. — «Биологические ресурсы талассобатиальной зоны Мирового океана» (отв. ред. канд. биол. наук А.С. Гречина). 276 с.
86. 1991 г. — Сер. «Биологические ресурсы: состояние, перспективы и проблемы их рационального использования». «Биотопические основы распределения промысловых и кормовых морских животных» (под ред. д-ра биол. наук А.А. Нейман и др.). 136 с.
87. 1991 г. — «Биологические основы индустриального осетроводства» (под ред. канд. биол. наук А.Д. Гершановича). 213 с.
88. 1991 г. — «Информационное и математическое обеспечение исследований сырьевой базы» (отв. ред. Э.И. Черный). 208 с.
89. 1991 г. — «Рыбохозяйственные исследования планктона». Ч.1. «Океан, краевые моря» (отв. ред. канд. биол. наук В.И. Кузьмичева). 177 с.
90. 1991 г. — «Рыбохозяйственные исследования планктона. Ч.2. Каспийское море» (отв. ред. канд. биол. наук В.И. Кузьмичева). 169 с.
91. 1992 г. — «Биологические ресурсы Тихого океана» (отв. ред. д-р биол. наук О.Ф. Гриценко). 140 с.
92. 1992 г. — «Воспроизводство осетровых, лососевых и частиковых рыб» (под ред. канд. биол. наук А.П. Иванова). 164 с.
93. 1992 г. — «Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных» (под ред. Б.Г. Иванова). 160 с.

94. 1992 г. — «Экология прибрежной зоны Черного моря» (под ред. В.В. Сапожникова). 330 с.
95. 1993 г. — «Биологически активные вещества и факторы в аквакультуре» (под ред. канд. биол. наук А.И. Глубокова). 210 с.
96. 1993 г. — «Техника промышленного рыболовства. Вопросы теории, практики, промысла и поведения гидробионтов» (под ред. канд. техн. наук Э.А. Карпенко). 236 с.
97. 1994 г. — Сер. «Экология морей России». «Комплексные исследования экосистемы Белого моря» (под ред. чл.-корр. РАЕН В.В. Сапожникова). 123 с.
98. 1995 г. — «Экология морей России. Комплексные исследования экосистемы Берингова моря» (под ред. канд. геогр. наук Б.Н. Котенева и чл.-корр. РАЕН В.В. Сапожникова). 412 с.
99. 1996 г. — «Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов» (отв. ред. д-р биол. наук А.А. Нейман). 192 с.
100. 1997 г. — «Экология морей России. Комплексные исследования экосистемы Охотского моря» (под ред. чл. корр. РАЕН В.В. Сапожникова). 274 с.
101. 1997 г. — «Содержание токсических веществ в гидробионтах и продуктах, выработанных из них». Вып.1. 49 с.
102. 1997 г. — «Технология рыбных продуктов» (под ред. д-ра техн. наук В.П. Быкова и др.). 332 с.
103. 1998 г. — «Вопросы теории и практики промышленного рыболовства. Поведение гидробионтов в зоне действия орудий лова» (под ред. канд. техн. наук Э.А. Карпенко). 220 с.
104. 1999 г. — «Прибрежные гидробиологические исследования» (составитель М.В. Переладов). 178 с.
105. 2000 г. — «Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг.» (под ред. канд. геол. наук Б.Н. Котенева). 260 с.
106. 2000 г. — «Морские гидробиологические исследования» (под ред. д-ра биол. наук А.А. Нейман и др.). 231 с.
107. 2000 г. — «Паразиты и болезни рыб» (отв. ред. канд. биол. наук Т.В. Безгачина). 183 с.
108. 2001 г. — «Водные биологические ресурсы северных Курильских островов» (под ред. д-ра биол. наук О.Ф. Гриценко). 163 с.

Несмотря на то, что во ВНИРО в 1980 г. традиция выпуска номерных томов сборника научных трудов ВНИРО прервалась, в большинстве других бассейновых институтов нашей отрасли они существуют. Ученые ВНИРО считают необходимым возобновление выпуска номерных томов научных трудов ВНИРО в новом тысячелетии как свидетельство продолжения научных традиций, заложенных корифеями рыбохозяйственной науки, как образец для молодого поколения ученых ответственного отношения старших товарищей к решению важнейших проблем рыбного хозяйства, а также в связи с укреплением Государственным комитетом Российской Федерации по рыболовству роли ВНИРО как головного научно-исследовательского института отрасли.

Дирекция ВНИРО, отдел научно-технической информации, издательство ВНИРО и редакционная коллегия настоящего тома научных трудов ВНИРО в составе директора ВНИРО канд. геогр. наук Б.Н. Котенева, заместителя директора д-ра биол. наук О.Ф. Гриценко, заместителя директора Ю.Б. Зайцевой, д-ра биол. наук Е.В. Микодиной, канд. биол. наук В.Н. Лемана, канд. биол. наук Е.Н. Кузнецовой приняли решение о возобновлении в нашем институте выпуска номерных томов. Том СХLI сборника трудов ВНИРО «Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности рыбохозяйственных водоемов» (под ред. д-ра биол. наук Е.В. Микодиной) выходит в продолжение прерванной нумерации и посвящен 100-летию юбилею со дня рождения видного отечественного ихтиолога и гидробиолога, основателя лаборатории физиологии рыб ВНИРО, профессора Г.С. Карзинкина, автора капитальной монографии «Основы биологической продуктивности водоемов» [1952].

УДК 639.3

СВЯЗЬ ПОКОЛЕНИЙ

Е.В. Микодина (ВНИРО)

В настоящей статье автор считает своим приятным долгом проинформировать читателя настоящего тома, посвященного 100-летию со дня рождения профессора Георгия Сергеевича Карзинкина, о том, как прошли во ВНИРО юбилейные торжества, посвященные памяти этого выдающегося ученого. ФГУП ВНИРО всегда помнит и глубоко чтит заслуги выдающихся ученых, чья творческая деятельность прошла в его стенах. На мемориальном стенде института «Выдающиеся деятели рыбохозяйственной науки» помещены их портреты и краткое описание научных достижений и заслуг. Какие имена! Зенкевич Л.А., Месяцев И.И., Шорыгин А.И., Монастырский Г.Н., Баранов Ф.И., Марти Ю.Ю., Богоров В.Г. и многие другие. Среди этих ученых по праву достойное место занимает профессор Г.С. Карзинкин.

В 2000 г. наш институт отмечал 100-летие со дня рождения одного из своих корифеев, крупнейшего русского гидробиолога и ихтиолога, доктора биологических наук, профессора Георгия Сергеевича Карзинкина, основателя и руководителя лаборатории физиологии рыб ВНИРО и физиологических исследований в рыбохозяйственной науке. 14 апреля в конференц-зале состоялось торжественное заседание Ученого совета ВНИРО, посвященное этой дате. В переполненном зале присутствовали члены Ученого совета, коллектив лаборатории физиологии рыб, сотрудники ВНИРО, ученики профессора и последователи развивавшихся им научных направлений, родственники и друзья семьи. Каждому участнику этого заседания были заранее разосланы пригласительные билеты, а при входе в зал заседаний вручена мемориальная брошюра из серии Ученые ВНИРО — «Судьба и наука» [Микодина, 2000], изданная внепланово при активной поддержке Дирекции и редакционно-издательского отдела института специально к этой дате. Она содержит краткий биографический очерк профессора Г.С. Карзинкина, описание основных этапов его научной деятельности, систематический перечень публикаций и неопубликованных рукописей этого ученого, список аспирантов профессора и названий защищенных ими кандидатских, а также докторских диссертаций. Книга иллюстрирована фотографиями, на которых Георгий Сергеевич был запечатлен в разные периоды своей жизни: на заседаниях Ученого совета ВНИРО, в экспедициях, с коллегами, учениками, друзьями, супругой.

Помимо членов Ученого совета и сотрудников ВНИРО, на торжественном заседании присутствовали многочисленные гости из других научно-исследовательских, учебных, производственных организаций: из Института проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ) РАН — М.И. Шатуновский, Ю.С. Решетников, Ю.Ю. Дгебуадзе, Ж.А. Черняев, Г.И. Рубан; из Института биологии развития (ИБР) РАН — М.В. Мина; с кафедры ихтиологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ) — К.А. Савваитова, А.С. Константинов, Г.Г. Новиков, А.П. Макеева; из Зоологического музея МГУ — О.Л. Россолимо, И.А. Веригина; Межведомственной ихтиологической комиссии (МИК) —

В.П. Пономаренко, И.В. Смелова, В.В. Шевченко, В.К. Горелов, Н.Г. Шеремета; кафедры биоэкологии и ихтиологии Московской государственной технологической академии (МГТА) — А.Е. Микулин; кафедры биологической и биоорганической химии Московского государственного педагогического университета (МГПУ) — М.В. Самсонова, О.В. Зайцева; Центрального управления по рыбохозяйственной экспертизе и нормативам по охране, воспроизводству рыбных запасов и акклиматизации (ЦУРЭН) Госкомрыболовства Российской Федерации — В.О. Климонов. ВНИРО гордится тем, что память о выдающемся деятеле института — профессоре Г.С. Карзинкине — дорога широкому кругу ученых нашей страны.

Юбилейное заседание Ученого совета ВНИРО, посвященное памяти профессора Г.С. Карзинкина, началось с докладов официального характера, а закончилось воспоминаниями коллег, бывших студентов и аспирантов юбиляра. Первую, официальную, часть открыл директор ВНИРО канд. геогр. наук Б.Н. Котенев, обратившись к собравшимся с приветственным словом. Заведующая лабораторией физиологии и раннего онтогенеза промысловых рыб ВНИРО, д-р биол. наук Е.В. Микодина напомнила присутствующим основные вехи биографии профессора. Один из последователей Г.С. Карзинкина, заведующий лабораторией низших позвоночных ИПЭЭ РАН, д-р биол. наук, профессор М.И. Шатуновский выступил с докладом «Г.С. Карзинкин — выдающийся ученый и организатор науки». Бывшая аспирантка профессора Г.С. Карзинкина, а ныне — д-р биол. наук, профессор М.А. Щербина рассказала о том, как последователями его научной деятельности творчески развиваются заложенные им основы физиологии рыб. Последние два доклада открывают том настоящих трудов.

Неофициальную часть торжественного заседания Ученого совета ВНИРО, посвященного 100-летию со дня рождения профессора Г.С. Карзинкина, докладом «Г.С. Карзинкин как ученый и человек» открыл видный российский ихтиолог, д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник Института биологии развития РАН М.В. Мина, который, как всем известно, является племянником Георгия Сергеевича. С присущим ему ораторским блеском, юмором и легкой иронией Михаил Валентинович рассказал присутствующим о том, каким был профессор Г.С. Карзинкин в обыденной жизни, в каком окружении формировалась личность юбиляра, какие черты его характера оказывали влияние на окружающих, чем он дорожил и увлекался.

С воспоминаниями выступали также бывшие студенты и соратники профессора Г.С. Карзинкина, например профессор А.С. Константинов, канд. биол. наук Э.Л. Бакштанский, канд. биол. наук В.В. Шевченко, канд. биол. наук М.С. Добрусин. Они рассказывали об отличительных чертах характера Георгия Сергеевича, не известных широко неслужебных взаимоотношениях в лаборатории физиологии рыб, которой руководил профессор, забавных случаях из экспедиций и студенческой практики. Вышел даже спор о точной дате его рождения: поскольку день рождения профессора (7 марта) всегда отмечали в лаборатории вместе с международным женским днем 8 марта, у многих осталось твердое убеждение, что 8 марта он и родился. С интересом и вниманием слушали гости рассказ заведующей Зоологическим музеем МГУ О.Л. Россоломо, которую судьба свела с Г.С. Карзинкиным в детстве, о малоизвестном периоде жизни профессора на Косинской гидробиологической станции, взаимоотношениях работавших там ученых и любимых ими видах досуга. Канд. биол. наук И.В. Смелова поделилась своими воспоминаниями о Г.С. Карзинкине как научном руководителе ее кандидатской диссертации и о личных отношениях. Одна из любимых учениц профессора — канд. биол. наук И.Ф. Вельтищева, не смогла присутствовать на Ученом совете по нездоровью, но передала свое приветствие собравшимся и немало помогла при подготовке юбилейной брошюры своими воспоминаниями. Нельзя не отметить вклад в общее дело Е.В. Солдатовой, предоставившей из своего личного архива уникальные фотографии с Георгием Сергеевичем.

Многие из учеников Г.С. Карзинкина в день торжественного заседания Ученого совета оказались не только вдали от Москвы, но и в других странах. На-

пример, чл.-корр. Национальной академии наук Украины Г.Е. Шульман живет и работает в другом государстве — на Украине, а д-ра биол. наук, профессора В.П. Серебрякова судьба занесла в далекую Австралию. Эти видные ученые поддерживают контакты с сотрудниками ВНИРО, но будучи приглашенными на юбилейные торжества, не смогли по объективным причинам присутствовать лично на торжественном заседании Ученого совета. Однако они прислали свои приветствия, содержащие личные воспоминания о Г.С. Карзинкине и ВНИРО, которые и были оглашены гостям. Г.Е. Шульман от имени отдела физиологии животных Института биологии южных морей (ИНБЮМ) Украины сердечно поздравил внировцев с замечательным юбилеем незабвенного учителя, замечательного ученого и человека — Георгия Сергеевича Карзинкина. Отметил неопценимость вклада этого ученого в физиологию рыб и гидробиологию. Послание профессора В.П. Серебрякова, в частности, было столь эмоциональным, что хочется его процитировать полностью. Валерий Петрович писал на имя Председателя Ученого совета:

«Большое спасибо за приглашение на торжественное заседание, посвященное 100-летию со дня рождения профессора Г.С. Карзинкина. К сожалению, я не могу принять участие в заседании Совета — уж очень много километров отделяет меня от ВНИРО в настоящий момент. Однако Ваше письмо всколыхнуло во мне добрые воспоминания о Георгии Сергеевиче, которыми мне хотелось бы поделиться с участниками заседания.

Мне посчастливилось быть одним из студентов, которым профессор Г.С. Карзинкин читал курсы физиологии рыб и гидробиологии. Он был добрым и одновременно очень требовательным преподавателем. В его устах слова: «Вы хорошо выучили предмет» не были особой похвалой; с гораздо большим удовольствием он говорил, когда хотел похвалить студента: «О, Вы догадываетесь и изобретаете больше, чем то, что было в учебнике».

Георгий Сергеевич вел у нас полевую практику по рыбоводству, возил нашу группу на Куринский производственно-экспериментальный осетровый рыбозавод (КПЭОРЗ) в Азербайджане. Профессор Карзинкин был одним из отцов советского осетрового хозяйства. Он показывал нам все компоненты этого хозяйства и рассказывал об этом так ярко, что его лекции запомнились навсегда. Мне кажется, что сейчас я смог бы пересказать этот его курс, если бы возникла в этом необходимость.

Можно много говорить об огромных научных достижениях профессора Г.С. Карзинкина. Его книга «Основы биологической продуктивности водоемов» актуальна до сих пор, а его идея мечения молоди осетровых изотопами, чтобы оценить эффективность рыбоводных заводов, дала импульс к развитию радиобиологии водных животных в нашей стране.

Георгий Сергеевич Карзинкин был интеллигентнейшим человеком. Он никогда не обращался к студентам на «ты»; ему было уже 56 лет, когда он возил нас, студентов, на практику, но он никогда не позволял носить его чемодан. Регулярно он давал студентам на практике свои деньги как бы «в долг на пропитание», но никогда не брал их обратно, как бы мы не пытались вернуть ему наш долг. Со мной лично он провел однажды душевную беседу о вреде алкоголя, т.к. мне не везло и, когда бывала моя очередь бежать в магазин на нашей практике в Азербайджане, я по дороге обратно обязательно наталкивался на профессора.

Профессор Г.С. Карзинкин пользовался всеобщим уважением и как ученый, и как человек. В первые дни Великой Отечественной войны он добровольцем ушел на фронт простым солдатом и зиму 1941/1942 г. он, обутый лишь в солдатские ботинки с обмотками, провел в окопах в рядах Московского Ополчения.

В моей памяти Георгий Сергеевич Карзинкин — пример благородного русского ученого и прекрасного человека, много сделавшего для науки и для своей страны и достойно пронесшего невзгоды, выпавшие на его долю».

Кроме торжественного заседания Ученого совета ВНИРО, информация о юбилейном заседании уже на следующий день после его окончания вышла в эфир на

федеральной радиопрограмме «Маяк». Некоторое время спустя чл.-корр. Российской сельскохозяйственной академии д-р биол. наук С.А. Студенецкий поделился своими впечатлениями о прошедших торжествах на страницах одного из отраслевых журналов в рубрике «История отрасли: события и факты» [Студенецкий С.А., 2000. Рыбное хозяйство, №4]. В 2000, юбилейном, году ведущий журнал российских ихтиологов «Вопросы ихтиологии» опубликовал мемориальную статью о профессоре Г.С. Карзинкине и его достижениях в отечественной гидробиологии и ихтиологии под названием «К 100-летию со дня рождения профессора Г.С. Карзинкина [Котенев, Микодина, Шатуновский, Щербина, 2000. Вопросы ихтиологии. Т.40. №5. С.718–720].

На этом торжественном заседании Ученого совета ВНИРО было принято решение о подготовке к изданию юбилейного тома трудов ВНИРО, посвященного 100-летию со дня рождения профессора Г.С. Карзинкина. К сотрудничеству в нем были приглашены ихтиологи и гидробиологи всех направлений, о чем они были извещены на страницах брошюры «Судьба и наука». В настоящем томе собраны статьи по современным проблемам физиологии рыб и гидробиологии, решение которых связано с вопросами формирования рыбопродуктивности водоемов. В сборник в переработанном виде вошли доклады М.И. Шатуновского и М.А. Щербины, сделанные ими на юбилейном заседании Ученого совета ВНИРО. Список остальных статей настоящего тома научных трудов ВНИРО и география институтов, где работают их авторы, убедительно показывают, что биологические и физиологические основы повышения продуктивности рыбохозяйственных водоемов, заложенные профессором Г.С. Карзинкиным, востребованы в наши дни, лежат в основе деятельности многих ученых и творчески расширяются отечественными деятелями рыбохозяйственной науки.

УДК 639.3:597-11

Г.С. КАРЗИНКИН — ВЫДАЮЩИЙСЯ УЧЕНЫЙ И ОРГАНИЗАТОР НАУКИ (доклад, прочитанный на торжественном заседании Ученого совета ВНИРО, посвященном 100-летию со дня рождения профессора Г.С. Карзинкина)

М.И. Шатуновский (ИПЭЭ РАН)

Георгий Сергеевич Карзинкин начал заниматься научной деятельностью, еще будучи студентом естественного отделения физико-математического факультета Московского государственного университета, на которое он поступил в 1918 г. Совмещая учебу с работой и участием в экспедициях, Г.С. Карзинкин окончил университет в 1924 г. В университете, в отличие от других студентов, он выполнил две дипломные работы «Планктон юго-западного угла Арала» и «К познанию микробиоценозов Глубокого озера». Уже в этом проявлялась неординарность будущего выдающегося ученого. Кроме этого, он собрал в Аральской научной рыбохозяйственной экспедиции коллекцию птиц и написал работу «Орнитофауна южного побережья Аральского моря».

Работая с 1923 г. на гидробиологической станции на озере Глубокое, Георгий Сергеевич продолжил начатое в студенческие годы изучение микробиоценозов и, в частности, биоценозов перифитона. По результатам этих исследований была написана серия статей «Попытка практического разрешения понятия биоценоз». Можно сказать, что к концу 20-х годов Георгий Сергеевич стал крупным гидробиологом, внесшим, несмотря на молодой возраст, значительный вклад в водные биоценологические исследования.

В годы работы на озере Глубокое начали формироваться взгляды Г.С. Карзинкина на проблему продуктивности водоемов. С 1934 по 1939 г. он опубликовал серию из 8 сообщений под общим названием: «К познанию рыбной продуктивности водоемов» в трудах лимнологической станции в Косине (вып. №15–22).

Широкую известность получили статьи Г.С. Карзинкина «Использование двухлетним карпом естественных кормовых запасов пруда» и «Теория биологической продуктивности водоемов, как рабочая схема» (Зоологический журнал, 1936 г., т.15, вып.2). В статье «О биологической продуктивности водоемов» (Зоологический журнал, 1951 г., Т.XXX, вып.4) дана квинтэссенция его взглядов, расширенное изложение которых содержится в монографии 1952 г. «Основы биологической продуктивности водоемов», изданной в Москве издательством «Пищевая промышленность». В связи с разработкой этой проблемы Г.С. Карзинкиным и его учениками в 30-е годы XX столетия были проведены глубокие исследования физиологии питания и пищеварения рыб. Эти работы проводились на объектах прудового выращивания: карпе, лине, карасе и на промысловых пресноводных видах (плотве, леще, щуке, окуне, ерше). Эксперименты осуществлялись в 5 направлениях:

- 1) доступность пищевых организмов рыбам;
- 2) переваримость различных пищевых объектов рыбами;
- 3) величина разовых и суточных рационов;
- 4) кормовые коэффициенты и оплата корма;
- 5) использование рыбами питательных веществ на рост.

В ходе почти 10-летних экспериментальных работ Г.С. Карзинкиным и его группой были получены фундаментальные данные по экологии и физиологии питания пресноводных рыб. Его статьи: «К изучению физиологии пищеварения рыб» (1932), «Изучение физиологии питания сеголетков зеркального карпа» (1932), «К изучению физиологии питания молоди щук» (1935) являются классическими. Им внесен большой вклад в трофологию рыб, показано влияние агрегированности кормовых организмов, их распределения в толще воды и в донных осадках, влияние плотности кормовых пятен на эффективность питания рыб.

Большую ценность для физиологии и биохимии питания и кормления рыб представляют экспериментальные данные Г.С. Карзинкина и его коллег по перевариваемости отдельных кормовых организмов в зависимости от их химического состава. Вскрыты эффекты компенсации, впервые в мировой литературе показано, что в пределах отдельных генераций особи, отстающие в росте в смысле величины и использования пищи на рост, ведут себя, как рыбы более младших возрастов. Впоследствии эти идеи были развиты в лаборатории физиологии рыб ВНИРО и распространены на показатели энергетического обмена.

Г.С. Карзинкин по-новому, с энергетических позиций, подошел к проблеме хищник-жертва у рыб. Им показано значение размерных соотношений в системе хищник-жертва. Если в ранние периоды онтогенеза рыб питание мелкими кормовыми объектами эффективно, то по мере роста рыб даже при плотных концентрациях мелких объектов питание ими становится энергетически невыгодным; необходимы смена характера питания, переход на потребление более крупных, энергетически выгодных пищевых объектов.

Таких блестящих открытий в работах Г.С. Карзинкина и его учеников очень много. Есть экспериментальные данные и соответствующие выводы о различиях в питании «фильтраторов» и «хватателей», о снижении эффективности использования пищи на рост с возрастом у рыб и т.д. Проведенные через 40–60 лет на морских и пресноводных рыбах трофологические исследования подтверждают и развивают высказанные в 30-х годах положения Георгия Сергеевича.

Г.С. Карзинкин и его ученики впервые начали изучать динамику биохимических показателей у молоди рыб в связи с ее питанием и ростом. И в этой области получены основополагающие результаты, имеющие непреходящее значение.

Под руководством Г.С. Карзинкина лаборатория физиологии рыб ВНИРО в период с 1941 по 1953 г. внесла большой вклад в разработку биологических основ воспроизводства и промышленного разведения проходных и полупроходных рыб и в совершенствование биотехники искусственного разведения промысловых рыб. Были проведены капитальные исследования экологии и физиологии питания ряда проходных и полупроходных рыб, изучены их пищевые потребности, усвоение кормов, влияние биотических и абиотических факторов на питание и рост молоди.

В связи с зарегулированием стока Волги в 30-е годы была высказана идея об организации на площадях в десятки тысяч гектаров в дельте Волги сети нересто-выростных рыбоводных хозяйств (НВХ). Эта идея была реализована в послевоенные годы под руководством Николая Ивановича Кожина и Георгия Сергеевича Карзинкина. При этом, концепции в области биологической продуктивности водоемов Г.С. Карзинкина и фундаментальные результаты работ по экологии и физиологии питания молоди рыб позволили в кратчайшие сроки разработать нормативы посадки молоди и обеспечить эффективную работу этих хозяйств, на которых выращивалось и выпускалось в естественные водоемы огромное количество молоди сазана, леща, воблы и других ценных видов рыб. Георгий Сергеевич разработал ряд рекомендаций по организации работы на этих хозяйствах: по увеличению кормовой базы, по режимам выпуска молоди, по регулированию продуктивности НВХ в низовьях Волги и Дона и других.

Отдельно стоит сказать о работах по экологии и физиологии питания осетровых рыб, начатых Г.С. Карзинкиным и его учениками еще до второй мировой войны и продолжавшихся до середины 60-х годов. В 1942 г. в Зоологическом журнале (т. XXI, вып.4) вышла статья Г.С. Карзинкина и М.Ф. Сараевой «Выращивание молоди севрюги на искусственном корме», а в 1951 г. — статья Г.С. Кар-

зинкина «К нормативам кормления молоди осетровых и белорыбицы» (сборник научных трудов ВНИРО, т. XIX, вып. 4) и статья М.Н. Кривобока «Некоторые физиологические особенности выращивания молоди севрюги (сборник научных трудов ВНИРО, т. XIX).

К концу 50-х годов благодаря экспериментальным работам Г.С. Карзинкина и его учеников и их внедрению в практику была разработана биотехника кормления и выращивания молоди осетровых, которая впоследствии легла в основу организации искусственного воспроизводства осетровых.

В 1958 г. в составе группы студентов кафедры ихтиологии МГУ я проходил практику на Куринском экспериментальном осетровом заводе (КЭОРЗ) и своими глазами видел, как выращиваются дафнии, энхитреиды и другие объекты питания молоди осетровых. Мы работали вместе с Г.С. Карзинкиным и его учениками. Это были незабываемые дни.

В середине 50-х годов впервые в стране в лаборатории физиологии рыб ВНИРО были начаты исследования обмена веществ и питания молоди рыб с применением радиоактивных изотопов. Эти исследования позволили вскрыть такие тонкие стороны обмена веществ, которые были недоступны прежним методам исследований. Были изучены особенности минерального обмена, в первую очередь у молоди осетровых рыб, обмен белков, липидов и углеводов.

Мечение молоди рыб, выпускаемой с рыбоводных заводов, дало ценные материалы для оценки эффективности искусственного воспроизводства. В лаборатории физиологии рыб ВНИРО была разработана методика применения C^{14} для изучения питания молоди рыб и водных беспозвоночных и для уточнения коэффициентов использования потребленной и усвоенной пищи на рост. Это исследование Г.С. Карзинкина, И.Ф. Вельтищевой и М.П. Богоявленской.

Нужно сказать, что начатые Г.С. Карзинкиным и его учениками в 50-е годы исследования по применению радиоактивных изотопов для изучения роста и обмена веществ у рыб, легли в основу развития нового направления в рыбохозяйственных исследованиях — радиобиологии рыб. Многие годы этой проблеме посвятила И.А. Шеханова. Кроме применения радиоактивных изотопов, сотрудники и аспиранты Г.С. Карзинкина провели интереснейшие исследования влияния микроэлементов на выживаемость, рост и обмен веществ рыб (работы Фроловой Л.К. и Смеловой И.В.).

Круг научных интересов Георгия Сергеевича был огромен и не ограничивался глубокими и всесторонними исследованиями физиологии и биохимии пресноводных, проходных и полупроходных рыб. В конце 50-х годов и в 60-е годы Георгий Сергеевич стал интересоваться физиологией и биохимией морских рыб. Широко известен своими работами в этой области член-корр. Национальной академии наук Украины, профессор Георгий Евгеньевич Шульман, один из любимых аспирантов Г.С. Карзинкина. Г.С. Карзинкин, уже будучи тяжело больным, давал ценные указания и руководил работой своих последних аспирантов В.В. Ипатова и В.В. Шевченко, выполнивших физиологические исследования на тресковых рыбах.

Георгий Сергеевич всю жизнь напряженно работал, он обосновал развитие ряда направлений биоценологических и физиологических исследований гидробионтов, подготовил замечательную плеяду учеников. Вся его трудовая, творческая и педагогическая деятельность была посвящена развитию ихтиологии и рыбного хозяйства.

УДК 639.3:597-11:597-153

ВЛИЯНИЕ ИДЕЙ Г.С. КАРЗИНКИНА НА РАЗВИТИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ФИЗИОЛОГИИ ПИТАНИЯ РЫБ ВО ВНИИ ПРЕСНОВОДНОГО РЫБОВОДСТВА

М.А. Щербина (ВНИИПРХ, НТЦ «Аквакорм»)

Началом тесного сотрудничества Георгия Сергеевича Карзинкина с ВНИИПРХом послужила организация в 1962 г. аспирантуры. В этот период институт был переведен из Москвы в область на базу племенного карпового хозяйства «Якоть» в район города Дмитрова. Из-за удаленности от Москвы и других научных центров, а также перевода Мосрыбвтуза в Калининград возник дефицит квалифицированных научных руководителей. Тем весомее была помощь Георгия Сергеевича. Он принял на себя научное руководство коллективом неопытной молодежи, собравшейся во ВНИИПРХе из периферийных вузов. За 11 лет у него прошли обучение 19 аспирантов. Из них 12 защитили кандидатские диссертации, а двое — докторские.

ВНИИПРХ привлекал Георгия Сергеевича возможностью использовать пруды в качестве модельного объекта для углубления и уточнения методических подходов к изучению биологической продуктивности водоемов. Немаловажное значение имели экспериментальные возможности обновленного института, наличие большого числа специализированных лабораторий, оснащенных новейшим оборудованием, использование современных методик, а также энтузиазм молодого коллектива. Тематика диссертаций, выполнявшихся под его руководством, охватывала основные ветви различных направлений биологической продуктивности водоемов.

В частности, его очень интересовало воздействие макро- и микроэлементов в виде удобрений и кормовых добавок на экосистему рыбоводных прудов различных географических зон, продукцию гидробионтов, в том числе, разводимых рыб. Интересовали его также вопросы влияния плотности рыбного населения и интенсификационных мероприятий на состояние и продуктивность водоемов, голодный обмен у зимующей молодежи карпов. С большим интересом Георгий Сергеевич относился к исследованиям по разработке биологических основ разведения рыб на базе теплых отработанных вод электростанций, начатых во ВНИИПРХе в 60-е годы, которые положили начало тепловодному промышленному рыбоводству. По этому направлению он был научным руководителем 5-ти аспирантов.

Однако основное внимание Георгия Сергеевича привлекали исследования по физиологии питания и кормления рыб. В своей главной работе «Основы биологической продуктивности водоемов» (1952) он писал, что интенсивность потребления пищи карпом, степень переваримости и трансформации в организме рыб питательных веществ являются важнейшими элементами при определении питательности кормов и оценке возможной рыбопродуктивности водоемов.

При одобрении и научном содействии Георгия Сергеевича с конца 50-х годов во ВНИИПРХе было положено начало новому в прудовом рыбоводстве направлению исследований — разработке физиолого-биохимических основ кормления рыб. До этого времени вопросы организации искусственного кормления

решались главным образом на основе эмпирического подбора компонентов в рационы, а продуктивное действие кормов оценивалось по чисто рыбоводным критериям (затраты внесенного корма, прирост, рыбопродуктивность). В то же время применение в рыбоводстве высокоинтенсивных технологий вызвало резкое снижение доли естественной пищи в рационах рыб и сопровождалось торможением роста, что указывало на низкую питательность применявшихся комбикормов.

Результаты исследований на сельскохозяйственных животных, проводившихся с использованием физиолого-биохимических методов, и успешное применение некоторых из них в работах Георгия Сергеевича, его сотрудников и других исследователей [Карзинкин, 1932, 1935, 1935а; Яблонская 1935; Карпевич, Бокова, 1936, 1937; Пегель, 1953; Шпет, 1952; Винберг, 1956 и т.д.] свидетельствовали о перспективности физиолого-биохимического подхода. Он давал возможность более быстро и эффективно решать ряд теоретических и практических вопросов кормления рыб и был полезен для дальнейшего изучения эколого-физиологических аспектов их питания в естественных условиях.

Для определения переваримости у рыб естественной пищи Георгий Сергеевич создал модификацию балансового метода [Карзинкин, Кривобок, 1962]. Для работы с искусственными кормами, применявшимися тогда в рыбоводстве в рассыпном или тестообразном виде и быстро разрушавшимися под действием воды, этот метод был непригоден. Водная среда не позволяла полностью учесть количество съеденных рыбами комбикормов и выделенных экскрементов.

Поэтому наши исследования были начаты с поиска метода, пригодного для работы с комбикормами. Наиболее целесообразной для определения переваримости показалась идея включения в корм непереваримых веществ. Она была предложена в начале прошлого века шведом Эдиным применительно к сельскохозяйственным животным и получила название «метода инертных веществ». Его главное преимущество — отсутствие необходимости полного учета потребленного корма и выделенных экскрементов. Расчеты ведутся по соотношению питательных веществ на единицу инертного индикатора (маркера) в корме и экскрементах:

$$П = 100 - \frac{I_K}{I_{\text{Э}}} \times \frac{V_{\text{Э}}}{V_K} \times 100\% ,$$

где П — коэффициент переваримости вещества, % от съеденного; I_K , $I_{\text{Э}}$ и V_K , $V_{\text{Э}}$ — количество индикатора и питательного вещества в корме и экскрементах соответственно, %.

Однако особенности водной среды обитания рыб поставили перед нами множество трудностей, которые пришлось преодолевать, модифицируя старые и создавая новые методические приемы.

После долгих поисков инертного вещества мы остановили свой выбор на окиси хрома (Cr_2O_3), которая отсутствует в воде, почве, воздухе, не разлагается и не откладывается в организме рыб. Разработали метод равномерного введения ее в комбикорма и способ их изготовления в виде прочных гранул влажного прессования. Тем самым были сведены к минимуму потери индикатора и питательных веществ от механического размывания и экстракции в воде. Позже с этой целью были использованы автокормушки. Были найдены способы сбора экскрементов рыб в зависимости от характера их питания и отработана техника проведения экспериментов в аквариальных установках и прудах [Щербина, 1964, 1971].

Химическая сторона предшествовавших исследований 30–40-х годов ограничивалась в основном определением переваримости сухого вещества, азота (сырого протеина) и энергии. Это было связано, прежде всего, с недостаточностью вещества для анализов применявшимися методами, т.к. количество экскрементов, которые удавалось получить от рыб при проведении балансовых опытов, было очень мало.

После большого числа исследований по подбору, модификации и объединению в единую схему современных для 60–70 годов микрометодов мы получили

возможность работать с малыми навесками. При наличии 0,5–1,0 г сухого вещества удавалось последовательно определять влагу, сырой жир, легко- и трудногидролизуемые углеводы с последующим хроматографическим анализом моносахаридов и 15-ти аминокислот, лигнина, клетчатки, а из минеральных элементов — азота, фосфора, кальция, магния, окиси хрома, всего более 25 веществ [Щербина, 1969, 1971; Щербина и др., 1971]. Впоследствии в эту схему вошли определения фракционного состава липидов [Сергеева, 1983, цит. по Щербине, 1983].

Для индивидуальной оценки питательности сырья, помимо учета его химического состава и переваримости, были введены показатели эффективности использования на рост рыб сухого вещества (по терминологии Г.С. Карзинкина - продуктивного действия корма), сырого протеина и энергии.

Эффективность использования, т.е. отношение количества вещества, накопленного в организме рыб, в % от съеденного, является мерилот отложения (ретенции) или трансформации (конверсии) питательного вещества корма в организме рыб за определенный период. В связи с этим опыты по определению переваримости совмещались с длительными ростовыми экспериментами.

Для расчета всех показателей во время опытов снимались данные о приросте массы рыб, учитывалось количество потребленного корма, вычислялись кормовые коэффициенты, получаемая продукция рыб. Определялся химический состав кормов, экскрементов, а также рыб до и после опыта. Основные результаты этих исследований, выполненные с участием аспирантки Георгия Сергеевича Е.З. Эрман и сотрудников лаборатории В.Ф. Мочульской, О.П. Казлаускене, Т.Г. Столяровой, изложены во многих публикациях и обобщены в монографии «Переваримость и эффективность использования питательных веществ искусственных кормов у карпа» [Щербина, 1973а].

На базе вышеописанных методических разработок мы смогли углубить и расширить знания, полученные Георгием Сергеевичем и его последователями по пищеварению рыб [Карзинкин, 1932, 1935, 1935а, 1952; Яблонская, 1935; Карпевич, Бокова, 1936 и др.]. Для этого в качестве модельных объектов был избран бентосоядный карп с непрерывным типом питания, не имеющий желудка и соляно-кислого пищеварения, а также пелагический хищник с порционным питанием — радужная форель, обладающая хорошо развитым желудком, системой пилорических придатков и коротким кишечником.

В синхронных исследованиях химического состава химуса и резорбции отдельных нутриентов было установлено, что, несмотря на различия в строении органов пищеварения, типе питания и качестве корма, переваривание в кишечниках рыб осуществляется в среде с высоким и относительно постоянным содержанием воды (80–85%). В желудке форели пища обводняется в зависимости от ее первоначальной влажности и возрастает с увеличением длительности пищеварения. Реакция среды в кишечнике определяется у рыб, как и у высших позвоночных, реакцией водородных ионов желчи и панкреатического сока, поступающих в передний отдел. У карпа рН химуса колеблется в от 6,6 до 7,3, у форели — 7,7–8,2. В желудке форели рН составляет 4,0–5,7, при отсутствии пищи — реакция нейтральная.

Было показано, что при переваривании заглоченная пища претерпевает химические изменения, имеющие у обоих видов сходный характер. У карпа на фоне общих тенденций снижения сухого органического вещества от передней части кишечника к анусу обнаружена определенная вариабельность химуса в зависимости от качества пищи. У форели наибольшие колебания состава химуса отмечены в желудке. Кишечный химус относительно стабилен [Щербина, Казлаускене, 1971; Щербина, Эрман, 1971; Трямкина, 1975 и др.].

Было выяснено, что расщепление и всасывание всех изученных веществ (белков, 15 аминокислот, общих липидов, легко- и трудногидролизуемых углеводов, фосфора, кальция, магния) у карпа и форели осуществляются одновременно и по всей длине пищеварительного тракта (рис. 1) независимо от его строения и типа пищеварения [Щербина, 1967, 1969, 1970; Щербина, Трямкина, 1973].

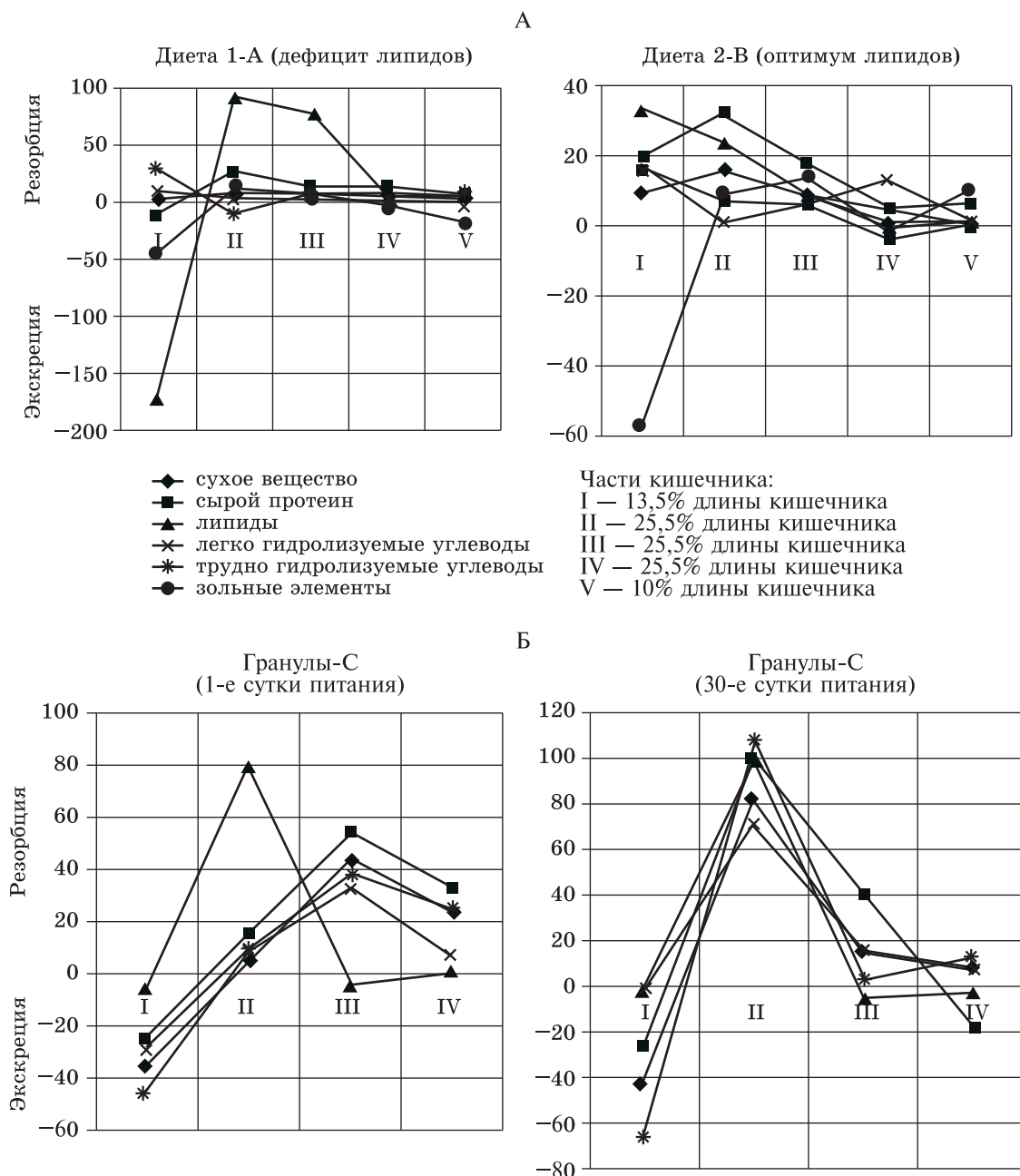


Рис. 1. Резорбция и экскреция нутриентов в пищеварительном тракте карпа (А) и форели (Б), % от съеденного. Части пищеварительного тракта: I — желудок, II — область пилорических придатков, III — тонкая кишка, IV — толстая кишка

Однако процесс всасывания для большинства изученных веществ не стабилен и характеризуется в кишечнике четко выраженным проксимодистальным градиентом. Максимумы расщепления и всасывания белка и аминокислот у карпа (до 70–85%) обнаружены в передней расширенной и примыкающей к ней второй части кишечника, что составляет 1/3 его длины. Количество переваренного белка и резорбированных аминокислот на этом участке может достигать 70–85% [Щербина, Сорвачев, 1967, 1969; Щербина, 1965 и др.].

Установленные связи противоречили ранним данным Георгия Сергеевича [Карзинкин, 1932], исследовавшего пищеварение верховки, плотвы и карася. Этим рыбам скармливали белки куриного яйца, окрашенные краской «цианоль», которая, по мнению Б. Кедровского, связываясь с белками, при их всасывании должна была окрашивать слизистую оболочку. Местом наиболее интенсивной окраски, а следовательно, как предполагалось, и всасывания белка, оказался дистальный отдел кишечника вблизи ануса. Аналогичные данные по-

лучил Б.В. Краюхин [1963], используя хронические фистулы. Наше объяснение, что подобное противоречие возникло в связи со свойством «цианоль» долгое время оставаться в кишечнике, присоединяясь к свободным связям фрагментов еще не переваренного белка, и всасываться с их последними порциями, было дополнено другим важным аргументом. В этот период А.М. Уголев [1963] открыл новый, более мощный, чем полостной, механизм контактного (или пристеночного) переваривания пищи, который осуществляется на поверхности слизистой оболочки кишечника, объединяя во времени процессы расщепления и всасывания. У карпа, имеющего наибольшую поверхность слизистой в переднем отделе, Ш.А. Берман [1964] обнаружила там максимум активности ферментов пристеночного пищеварения, а минимум — в заднем. Дополнительными аргументами служили и старые работы зарубежных ученых [Knauth, 1897, 1898; Mann, 1935], а также В.А. Пегеля [1950] о максимуме активности протеолитических ферментов в передних отделах кишечника.

Георгий Сергеевич признал объективность приведенных аргументов и полученных данных и дал добро на продолжение исследований с использованием разработанного нами методического подхода.

Анализ большого количества материалов, собранных к концу 60-х и середине 70-х годов, позволил установить локализацию максимумов всасывания всех питательных веществ в передней расширенной или примыкающей к ней части кишечника карпа и дал основание утверждать, что передний отдел не может быть сравним с желудком, как полагали это ранее. Выполняя депонирующую функцию, он, тем не менее, сходен с верхним отделом кишечника высших позвоночных, где отмечены максимумы резорбции [Уголев, 1963, 1985]. Было показано, что отсутствие у карпа желудка и связанного с ним пепсинового пищеварения не замедляет темпов переваривания пищи. Здесь возможна резорбция 1/4 части общего количества питательных веществ и энергии, доступных организму рыб из корма (в том числе до 25% азотистых веществ, 40% основных протеиногенных аминокислот, 90% легкогидролизуемых углеводов, много кальция, фосфора и т.д.) [Щербина, Сурина, 1969; Щербина, 1970, 1980].

Наблюдая локализацию всасывания в кишечнике, помимо описанных общих тенденций, мы обнаружили в большом числе случаев противоположно направленные и весьма существенные смещения максимумов и минимумов резорбции некоторых аминокислот, углеводов и липидов. Это дало нам основание полагать, что функциональные резервы кишечника карпа велики и его слизистая оболочка может всасывать значительно большие количества питательных веществ, чем это происходит при переваривании обычных комбикормов. Лимитирующим фактором является скорость высвобождения мономеров, т.е. доступность полимеров пищи для ферментативной обработки. Кроме того, сведения о динамике резорбции 15 исследованных аминокислот (в том числе, лизина, аргинина, метионина и др.) свидетельствовали о сходстве химического действия и специфичности протеолитических ферментов (в частности, трипсина и химотрипсина) у теплокровных и холодокровных животных [Щербина, 1969, 1980].

Анализ интенсивности переваривания и резорбции углеводов, выполненный сотрудниками лаборатории и аспиранткой Георгия Сергеевича Е.З. Эрман, показал, что свободные сахара всасываются очень быстро, а из моносахаридов — гексозы лучше пентоз. Полисахариды опорных тканей из кормов, богатых сахарами и крахмалом, перевариваются у карпа плохо. Наоборот, их переваривание активизируется, если в кормах много лигнина, клетчатки и пектинов и мало крахмала и сахаров [Щербина, 1970; Эрман, 1970, 1971]. Это предполагает наличие достаточно широких адаптивных возможностей пищеварительной системы карпа, в результате чего он приобрел способность питаться разнообразной растительной пищей, богатой различными углеводами.

Изучением пищеварения у радужной форели занималась совместно с нами аспирантка Георгия Сергеевича С.П. Трямкина. Она показала, что основное место всасывания нутриентов — тонкая кишка и область пилорических придатков. Здесь в определенных условиях может быть резорбировано до 90% белков, липидов и углеводов от их общего количества, доступного рыбе из кормов. В процессе длительной адаптации форели к корму происходит смещение максимумов

в более близкую к желудку часть кишечника. Однако максимум всасывания липидов во всех случаях строго локализован в области пилорических придатков (см. рис.1).

Эти результаты дали основание заключить, что область пилорических придатков, функциональное значение которой длительное время оставалось неясным [Халилов, 1966; Доброволов, 1966 и др.], есть орган, активно осуществляющий гидролитические и транспортные функции. Было установлено, что желудок форели, который, как и у высших позвоночных, служит депонирующим органом, где происходит первичная химическая обработка пищи, выполняет и функцию всасывания. В определенных условиях здесь может быть резорбировано до 40% липидов, 29% белков, 26% углеводов от общего количества переваренных [Щербина, Трямкина, 1973; Трямкина, 1975, 1977]. Сравнение с литературными данными по высшим позвоночным [Гройсман, 1974] показало, что объем всасывания в желудке форели значительно больше. Позднее эти результаты были подтверждены работами зарубежных исследователей [Austreng, 1978, K. Dabrowski, H. Dabrowska, 1981].

На основе комплексного и синхронного изучения количественной стороны всасывания питательных веществ и химического состава химуса было описано новое явление — экскреция эндогенных соединений через пищеварительный тракт рыб (см. рис.1). Процесс оказался тесно связанным с качественным составом корма и был более выраженным при недостатке или избытке каких-либо питательных веществ. По нашим определениям, количество выделенного из организма в кишечник карпа эндогенного азота могло достигать 25% от полученного с кормом, липидов — 240%, кальция — более 200%, магния — 60%, фосфора — 40% [Щербина 1971, 1973, 1980, 1984, 1984а]. Таким образом, в кишечнике карпа уравнивался состав всасываемой смеси. Это позволило предположить сходство в обменных функциях пищеварительной системы низших и высших позвоночных, что подтверждалось публикациями И.П. Разенкова [1948], А. Синещекова [1972], Г. Шлыгина [1974], А.М. Уголева [1985], А.М. Уголева и В.В. Кузьминой [1993], работавших с сельскохозяйственными животными и человеком.

Было выяснено, что подобная корректирующая деятельность пищеварительного аппарата и его участие в общем обмене веществ усложняются в зависимости от степени дифференциации пищеварительной системы рыб. У форели, имеющей желудок и более дифференцированный кишечник, этот процесс выражен сильнее, чем у безжелудочного карпа. Высокая степень эндогенной экскреции указывает на несоответствие соотношения питательных веществ в корме потребностям рыб и является показателем несбалансированности комбикорма. Посредством эндогенной экскреции хищная форель острее реагирует на недостаточную питательность корма, чем всеядный карп [Трямкина, 1977; Щербина, 1980, 1984а].

В процессе выполнения исследований нас заинтересовало соотношение ферментовыделительной и резорбтивной функций пищеварительного тракта. Мы опирались на известное положение, что ферментная адаптация пищеварительной системы, являясь первой ступенью биохимической адаптации организма, играет решающую роль в процессах приспособления животных ко всей совокупности алиментарных и экологических условий питания [Хочачка, Сомеро, 1988]. Эту работу выполнили наша совместная с Георгием Сергеевичем аспирантка Л.Н. Трофимова и Т.В. Щербина. Ими было показано, что распределение ферментативных активностей неоднородно. Активность панкреатических протеаз и амилаз в содержимом кишечника (рис. 2) убывает в проксимальном направлении. Активность протеаз, локализованных в слизистой оболочке и обеспечивающих мембранное пищеварение, напротив, возрастает [Трофимова, 1974, 1979; Трофимова и др., 1975]. На рисунках видно, что между интенсивностью резорбции продуктов расщепления белков и углеводов во всем протяжении пищеварительного тракта карпа и распределением активностей панкреатических и кишечных ферментов отсутствует синхронность [Трофимова, Щербина, Щербина, 1976; Щербина, Трофимова, Казлаускене, 1976; Щербина, Щербина, Казлаускене, 1977].

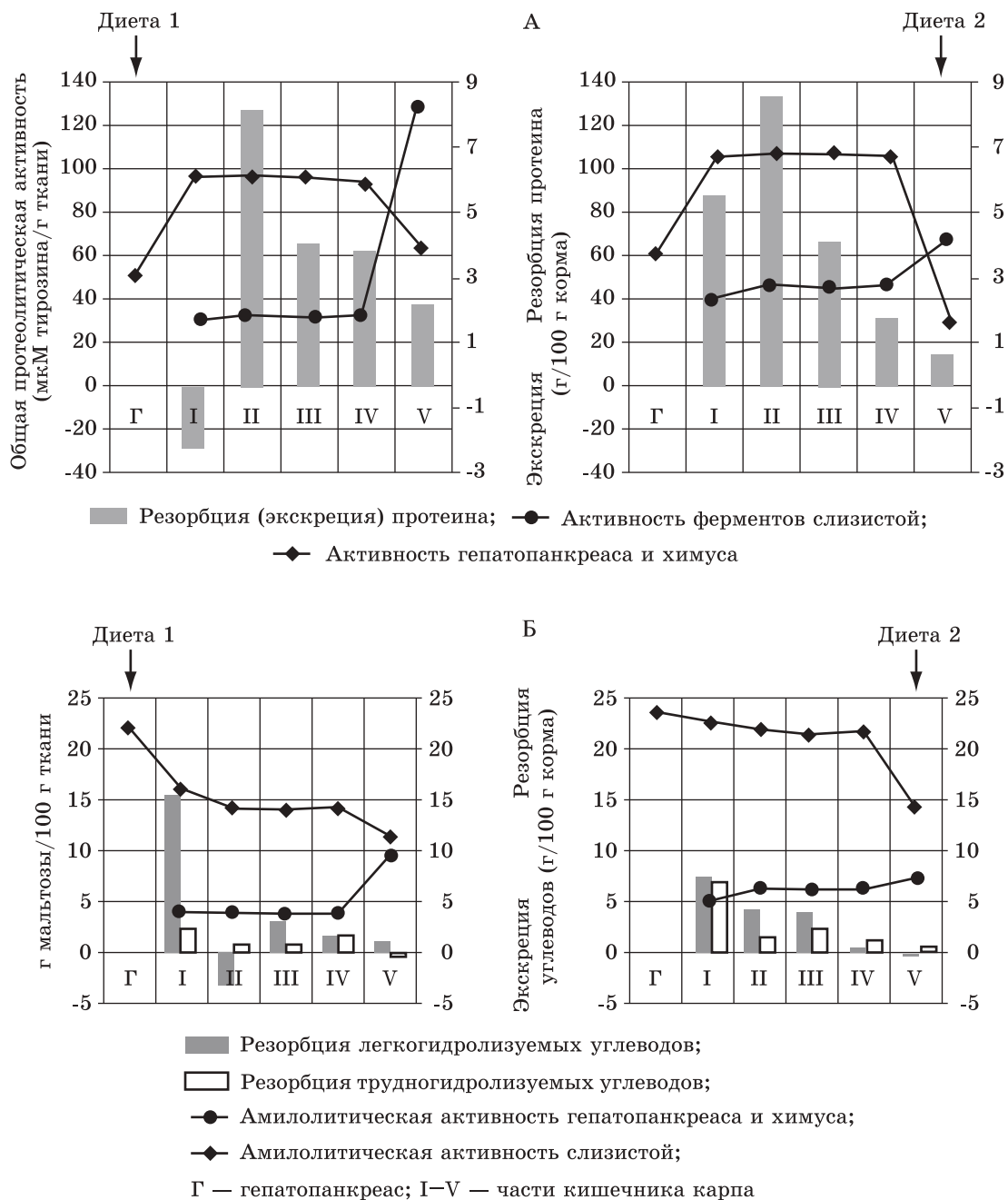


Рис. 2. Соотношение ферментовыделительной и всасывательной функций у карпа: А — протеолитическая активность и резорбция протеина; Б — амилолитическая активность и резорбция углеводов

Полученные материалы по пищеварению рыб, обладающих желудочно-кишечным и только кишечным пищеварением, позволили показать, что у рыб, как и у высших позвоночных, пищеварительный аппарат, помимо выполнения гидролитической, всасывательной, моторной и выделительной функций, принимает участие в общем обмене веществ. Это происходит за счет выделения из организма в просвет кишечника эндогенных соединений, которые после расщепления резорбируются и поступают в кровь, где вновь включаются в кругооборот. Тем самым пищеварительная система играет важную роль в поддержании гомеостаза в организме. Это обеспечивает слаженность и высокую интенсивность обменных реакций и совершенствуется при усложнении органов пищеварения [Щербина, 1980, 1984].

Изучение пищеварительных функций у рыб проводилось с целью разработки способов повышения продуктивного действия искусственных кормов путем

направленной регуляции обмена веществ. Поэтому одной из основных задач наших исследований была разработка методических приемов, способствующих оптимизации технологии кормления рыб посредством использования различных факторов диеты и условий питания. Эта сторона работы, постепенно усложняясь, строилась на базе комплексного использования рыбоводно-биологических и физиолого-биохимических методов.

Многолетнее применение модифицированного нами метода инертных веществ для изучения пищеварения и переваримости кормов показало, что он с успехом может использоваться для работы с различными видами разновозрастных рыб в условиях аквариумов, бассейнов и прудов, что подтверждает и современная мировая практика [Kaushik, 1990; Cho, 1993 и др.], а также для изучения потребностей рыб в питательных веществах [Shcherbina, 1993].

Наша аспирантка И.Ф. Першина создала оригинальную модификацию метода инертных веществ для определения переваримости естественной пищи рыб. Используя особенности питания донных личинок *Chironomus thummi* и планктонного фильтратора *Daphnia magna*, она разработала приемы прижизненного введения Cr_2O_3 в организмы. Скармливая их молоди карпа, она смогла определить переваримость основных питательных веществ, энергии, доступность 15 аминокислот, а также рассчитать скорости незаменимых аминокислот. Синхронно выполнялись эксперименты по оценке влияния различных количеств этих организмов на продуктивное действие комбикорма и рост рыб [Щербина, Першина, 1988; Scherbina, Perschina, 1995; Першина, Щербина, 1999].

С З.Я. Макаровой мы нашли способ применить внутренний индикатор пищи — окись кремния — для определения переваримости растительности у гусеницы водной огневки [Макарова, Щербина, 1975].

Используя идею метода инертных веществ, совместно со С.П. Трямкиной мы разработали способ оценки влияния отдельных ингредиентов на питательность рациона в целом [Щербина, Трямкина, 1975]. С его помощью оказалось возможным выяснять механизмы воздействия качественного состава и количества отдельных компонентов комбикорма на организм рыб и более быстро устанавливать их оптимальные пропорции. В частности, было показано, что введение в высокобелковый рацион из концентратов животного белка 19% пшеницы оказывает четко выраженный азотсберегающий эффект и резко повышает продуктивное действие корма. Напротив, наличие в рационе форели 12,5% кровяной муки приводит к худшему усвоению корма в целом, повышает его затраты на прирост массы и замедляет рост рыб. Физиологическое действие 12,5% гидролизных дрожжей и фосфатидов выражается в стимуляции роста при одновременном обводнении организма и сокращении ретенции белков и липидов [Трямкина, 1977]. При сравнении продуктивного действия селезенки и рыбной муки было установлено худшее усвоение первой, ее ингибирующее влияние на рост и повышенные (в 2 раза) кормовые коэффициенты [Трямкина, 1973]. Это дало основание рекомендовать полную замену в рационах форели селезенки на рыбную муку, что повсеместно вошло в современную практику форелеводства.

Комплексный метод физиологической оценки питательности кормов, включающий определение переваримости [Щербина, 1983], дал возможность не только получать сравнительную характеристику различных рецептов, но и выявлять достаточно сложные взаимодействия между кормом и организмом рыб, устанавливать, на какой стадии их контакта происходят наибольшие потери питательных веществ.

Выполненное в этом плане экспериментальное изучение переваримости питательных веществ у карпа и форели показало, что приблизительно половина сухого вещества современных комбикормов при нормальном уровне кормления не используется рыбами. Из основных питательных веществ быстрее всего расщепляются и всасываются белковые соединения. В большинстве случаев независимо от количественного содержания именно белок (диапазон 70–85%) и составляющие его аминокислоты (до 90%) являются наиболее доступной частью корма. Достаточно полно перевариваются липиды и входящие в их состав жирные кислоты [Сергеева, 1984].

Углеводистая часть кормов в целом доступна организму рыб значительно хуже (в среднем на 35–55%). Это обусловлено тем, что в комбикормах количество хорошо усвояемых (на 60–80%) моносахаридов относительно мало, а переваримость основного полисахарида — крахмала, благодаря особенностям его химической структуры невелика (30–50%), комплекса опорных тканей — еще меньше (10–35%). Низкую доступность, как правило, имеют и минералы, в частности, кальций, натрий, магний [Щербина, 1973]. Фосфор большинства растительных кормов находится в виде фитатов, практически не доступных организму рыб [Shcherbina et al., 1997; Щербина и др., 1999].

Низкая переваримость комбикормов у главных объектов рыбоводства побудила нас провести поиск факторов, влияющих на активность пищеварительной деятельности. Одной из первых была изучена **температура**. У карпа при ее повышении с 16 до 27 °С достоверно снижались коэффициенты переваримости белков, трудногидролизуемых углеводов и минеральных элементов, а переваримость крахмала и моносахаридов возрастала [Щербина, Казлаускене, 1971]. Это явилось следствием усиления моторики кишечника, сокращения периода пищеварения и одновременной активизации амилаз. Аналогичный и более выраженный эффект был получен у форели в диапазоне 12,7–16,3 °С при разовом кормлении, когда время переваривания пищи сократилось на 10 ч [Трямкина, Щербина, 1974].

Гипоксия, вызванная длительной акклимацией карпа к низкому содержанию кислорода (1,5–2,0 против 4–6 мг O₂/л), не привела к существенным изменениям коэффициентов переваримости, а концентрация 7–9 мг O₂/л, напротив, уменьшила их. В первом случае это было связано с ухудшением аппетита рыб и длительным пребыванием малых количеств пищи в кишечнике, во втором — с усилением перистальтики [Щербина, Казлаускене, 1974]. Позднее сходные данные на форели получают зарубежные исследователи [T. Poilot, J. Njue, 1988].

Из **алиментарных факторов**, способных влиять на переваримость кормов, были изучены **липиды**. Результаты наших исследований [Щербина, Казлаускене, 1975] показали, что обогащение растительных комбикормов для карпа энергией за счет смеси животных жиров и подсолнечных фосфатидов (4:1) в количестве 5–10% стимулировало пищеварительную деятельность рыб. Резко возросла активность протеаз и амилаз, переваримость белка увеличилась с 58 до 83%, липидов — с 26 до 78%. Одновременно активизировался обмен веществ, повысилась ретенция белка в организме и эффективность корма. Мировая практика последних десятилетий подтверждает это [Kaushik, 1990; Cho, 1993 и др.].

Результаты более поздних исследований [Щербина, Чяпулис, Гамыгин, 2000] показали, что к факторам, существенно влияющим на пищеварение и усвоение кормов, можно отнести **фосфор**. Введение его в комбикорма для молоди карпа массой 0,5–2,0 г в виде 1–3% легко усвояемых одно — или двухзамещенных фосфатов калия, натрия или аммония стимулирует пищеварение. Это повышает переваримость корма на 3–15% в основном за счет возросшей абсорбции белка (до 13%), фосфора и других минералов (в 1,5–2,0 раза). Одновременно наблюдались активизация роста рыб (на 20–47%), сокращение общей потребности в пище до 32% и снижение кормовых коэффициентов до 39%. Отмечено интересное явление — обогащение рационов легкодоступными фосфатами способствует сокращению у рыб относительной и абсолютной экскреции фосфора с фекалиями (в наших экспериментах с 23 до 10 г на 1 кг прироста рыб), что снижает опасность загрязнения воды индустриальных хозяйств.

Были установлены и вычленены **генетически обусловленные различия** в переваримости и эффективности использования комбикормов на сеголетках карпа 4-х генотипов (голые, линейные, разбросанные, чешуйчатые). Показано, что у чешуйчатых карпов с преобладанием наследственности дикого сазана пищеварительная система хуже переваривает комбикорма, особенно их углеводистую часть. У рыб, в генотипах которых преобладала наследственность культурных карпов, статистически достоверных различий не выявлено. Однако по характеру конверсии питательных веществ группы линейных и голых карпов обнаружили лучшую способность к усвоению искусственных кормов, чем разбросанные и тем более чешуйчатые [Щербина, Цветкова, 1974, 1974а]. Влияние

генотипа на активность пищеварения позднее было подтверждено на различных формах форели [Reinitz et. al., 1994] и атлантическом лососе [Torrissen et al., 1994].

Поиск путей увеличения переваримости комбикормов привел нас к идее использовать поверхностно-активные вещества. Предполагалось, что они должны увеличить поверхность контакта пищи с пищеварительными соками и тем самым повышать переваримость корма.

После многолетних экспериментов был подобран ряд неполярных растворителей, которые используются в пищевой промышленности. К ним относятся так называемые фолсы. Не изменяя питательных свойств корма, в малых количествах (0,05–0,20%) они оказались способными стимулировать пищеварительную деятельность рыб, в частности, всасывательные и ферментовыделительные функции. Эффект превзошел все ожидания, он выразился в повышении переваримости корма на 20–35% за счет увеличения доступности белка (на 10–15%), углеводов (на 10–40%) и минералов. Кроме того, проявилось неожиданное для нас другое важное свойство — способность повышать усвоение переваренной части корма и, в частности, белка. В результате конверсия питательных веществ у карпа возросла на 30–50% при ускорении роста и значительном сокращении кормовых коэффициентов. Аналогичный и более выраженный эффект был получен на радужной форели [Линник, 1987; Кузьмина и др., 1990; Щербина, Линник и др., 1990; Щербина, Линник и др., 1990а, 1992; Патент №1550650, 1990]. В исследованиях, проведенных совместно с Академией медицинских наук России, удалось показать, что эффекты, обнаруженные у рыб, проявляются и у теплокровных животных.

Другое направление поиска повышения переваримости — **испытание различных технологий изготовления комбикормов**. Первоначально проверяли влияние степени размола исходных компонентов на удобоваримость комбикорма для карпа перед гранулированием способом сухого прессования. Было выяснено, что увеличение переваримости продукционных комбикормов для 2-леток карпа происходит в результате измельчения частиц до размеров 0,6–0,5 мм. При $d = 0,03$ мм переваримость резко снижается из-за очень плотного сцепления частиц. Гранулы плохо дробятся глоточными зубами, не разрыхляются и долго сохраняют свою прочность в кишечниках. Это затрудняет проникновение пищеварительных ферментов к частицам корма, гранулы оказываются неудобоваримыми, и продуктивное действие корма снижается.

В начале применения гидротермических технологий изучалось влияние способов влажного и сухого прессования при гранулировании на эффективность кормления. Лучшие результаты по переваримости и продуктивному действию у карпов дал способ влажного прессования. Однако из-за его большой энергоемкости, сложности оборудования и стоимости преимущество при промышленном производстве было отдано способу сухого прессования [Щербина, Эрман и др. 1970; Гамыгин и др., 1989]. Помимо рыбоводно-биологической характеристики, оценивали уровень механических потерь и экстракции питательных веществ из кормов, изготовленных различными способами [Щербина, 1971; Щербина, Киселев, 1985]. Особое внимание было уделено влиянию способов изготовления рыбной муки и стабилизации жиров на ее питательные свойства для различных видов рыб [Щербина, Сергеева и др., 1993; Щербина, Сергеева, Трофимова и др. 1984], а также кормовых дрожжей [Дума, 1987а].

В этот период был сформирован новый методический подход к изучению питательности кормов для рыб [Щербина, 1975, 1983]. Он учитывал не только содержание в корме питательных веществ и энергии, а также степень их переваримости, эффективности использования сухого вещества, белка, энергии на прирост массы, но и изменения в обмене веществ и росте рыб. Одним из новых элементов этого подхода было определение степени соответствия доступных аминокислот в компоненте потребностям в них организма рыб, т.е. скорам (S)

$$S = \frac{\% \text{ аминокислоты в корме}}{\% \text{ аминокислоты в идеальном корме}} \times 100\% .$$

Расчеты соотношения незаменимых аминокислот в идеальном белке карпа были выполнены на основе анализа собственных и литературных данных [Щербина, Салькова, 1987]. Одновременно учитывались и обычные рыбоводные характеристики: затраты съдаемого корма, выживаемость и получаемая продукция. Для выявления индивидуальной питательности и специфических свойств различных видов сырья их испытывали в виде монодиеты и в составе комбикормов. По этой схеме к настоящему времени изучены 40 основных компонентов комбикормов (13 видов зерна и продуктов его переработки, 10 видов жмыхов и шротов, 2 вида бобовых, 9 видов сырья животного происхождения, 6 — продуктов микробиосинтеза). На основе этих данных были созданы высокоэффективные рецепты комбикормов для карпа, которые выпускаются в промышленных масштабах. Разработаны методические указания по испытанию комбикормов для карпов, выращиваемых в прудах [Щербина, 1988].

Важным теоретическим итогом работ 60–85-х годов было установление сходства в реакции рыб, различающихся типом пищеварения (последовательное солянокислое-щелочное у рыб, имеющих желудок, и нейтрально-щелочное у безжелудочных), на специфические особенности кормовых средств. Это дало возможность использовать в практических целях данные, полученные на одних видах рыб, применительно к другим, сокращая тем самым объем экспериментальных исследований.

Большой массив накопленных данных побудил нас исследовать — существует ли **зависимость пластического обмена у рыб от качественных различий в питании и температуры среды**. Оказалось, что прямая коррелятивная связь между количеством белка в корме и концентрацией органических и минеральных веществ в приросте различных видов рыб (каarp, радужная форель, бестер, желтохвост, морской лещ) отсутствует. В то же время снижение средней температуры вегетации с 22 до 18 °С привело к значительному обводнению прироста, снижению уровня общих липидов и к резким изменениям соотношения основных органических и минеральных соединений в сухом веществе. Причем, у молоди это выражено сильнее, чем у рыб старших возрастов [Щербина, 1984б].

В этот же период сотрудники лаборатории с участием аспиранта Георгия Сергеевича В.А. Слепнева выполняли работы по изучению физиологии зимующих сеголетков карпа. Исследования велись в аспекте оценки влияния на голодающую молодь биотических (генетическая принадлежность, масса рыб), абиотических (уровень водообмена, температурный режим), смешанных (плотность посадки в пруды молоди в летний и зимний периоды) и алиментарных факторов [Слепнев, 1972, 1974; Щербина, Баженова и др. 1974, 1974а; Щербина, Головинская и др., 1974]. Одновременно с учетом обычных рыбоводных показателей (выживаемости, упитанности, потери массы) была изучена динамика обмена веществ и утилизации эндогенной энергии в различные периоды зимовки. Определялась степень участия белков, жиров, углеводов и минеральных элементов мышц, печени, кишечника, тканей скелета и головы, кожи с плавниками в зимнем эндогенном питании [Щербина, 1989]. Впервые на рыбах были выполнены эксперименты по изучению глюконеогенеза. Было выяснено, что голодающие рыбы, так же как и теплокровные животные, обеспечиваются энергией глюкозы за счет этого процесса. Причем, в начальный период зимовки (октябрь – январь) главным источником глюконеогенеза служат липиды и лишь частично — белки. По мере удлинения сроков голодания степень участия белков возрастает, достигая максимума в феврале – марте [Щербина, Мукосеева, 1978].

Новый виток исследований в 80–90-х годах был выполнен с целью количественной оценки вида и качества пищи молоди карповых рыб (карпа, белого амура, белого и пестрого толстолобиков) в летний период на обмен веществ и их выживаемость во время зимовки. Установлен минимальный уровень естественной пищи в рационах сеголетков карпа при выращивании в прудах и кормлении комбикормом (~60–40 % в расчете на сырое вещество в среднем за вегетацию). Ниже его происходят сдвиги в обмене веществ в период роста. При зимнем голодании это сопровождается повышенной утилизацией белков и липидов (в частности, эссенциальных жирных кислот), что приводит к снижению общей резистентности рыб и возрастанию смертности во время зимовки, а также при

последующем выращивании [Щербина, Касаткина и др., 1987; Касаткина, 1988].

Рыбоводные и физиолого-биохимические эксперименты нашего аспиранта А.С. Гиряева позволили выявить причину отрицательного влияния совместной зимовки в прудах молоди карпа и толстолобиков. Было показано, что подвижные стаи толстолобиков стрессируют карпов, насильственно вовлекая их в движение. У тех и у других резко активизируется обмен веществ и усиливается расход эндогенных запасов. Отрицательный эффект, выраженный в потерях летних накоплений, снижении резистентности и выживаемости, у малоподвижного карпа проявляется сильнее, чем у толстолобиков [Гиряев, 1990; Щербина, Гиряев, 1990]. Изучено влияние условий летнего питания, в особенности наличия естественной пищи в рационах молоди белого амура и карпа в прудах, на химический статус рыб, обмен веществ (в частности, жирных кислот) и выживаемость в период вегетации и зимовки [Щербина и др., 1999].

В процессе выполнения этих исследований А.С. Гиряев выращивал молодь и сеголетков карпа, а также растительноядных рыб в прудовых и индустриальных тепловодных хозяйствах. Обратив внимание на резкое изменение состава зоо- и фитопланктона (массовое развитие синезеленых водорослей) в водоемах-охладителях ТЭЦ, он провел углубленные биохимические исследования по влиянию эколого-физиологических условий на статус рыб и выделил три главных фактора: температуру обитания, интенсивность и качество питания и степень естественной подвижности. Наиболее четко корреляция проявлялась в изменении соотношений жирных кислот различной степени насыщенности. Удалось показать, что интенсификация тепловодного рыбоводства, оказывая неблагоприятное влияние на трофическую структуру экосистемы водоемов, влечет за собой нарушение естественного соотношения жирных кислот в пище и организме рыб. А это сопровождается снижением общей резистентности и повышением смертности рыб [Гиряев, 1990].

Несколько особняком стоит работа аспирантки А.Е. Касаткиной, которая, выращивая посадочный материал карпов, провела синхронное изучение морфогенеза и химического состава икры, эмбрионов, предличинок и личинок карпа. Оказалось, что рост и развитие эмбриона до стадии «глазка» обеспечиваются за счет утилизации около половины органических и 60% минеральных веществ икры. Основным пластическим и энергетическим материалом являются азотсодержащие вещества. Они использовались в метаболизме в 15 раз активнее, чем липиды, удовлетворяя 3/4 потребностей эмбриона в энергии. Развитие до стадии предличинки шло за счет утилизации в обмене 63% сухих веществ, запасенных в икре, 67% азотсодержащих веществ, 75% углеводов и 61% энергии. Общий расход суммы незаменимых кислот составил 42%, заменимых — 45%. В энергетических тратах доля белка была основной — 80%. После перехода на активное питание обнаружены резкие различия в липидном и минеральном обмене у личинок, питавшихся стартовым кормом «Эквизо-1» и зоопланктоном. У первых они сопровождались задержкой в развитии и росте [Касаткина, Щербина, 1999].

Все вышеперечисленные исследования послужили основой для создания серии рецептур высокоэффективных комбикормов для молоди и старших возрастных групп карпов и отработки отдельных элементов технологии кормления и зимнего содержания рыб [Щербина, 1976, 1984в; Щербина, Грудцина, 1976; Щербина, Абросимова, Сергеева, 1985; Щербина, Касаткина, 1987; 1987а; Дума, 1987 и др.].

Между тем, применение в промышленных хозяйствах высокопитательных комбикормов, которые вырабатывались специализированными заводами в 70–80-х годах, не дало ожидаемого рыбоводного и экономического эффекта. Памятуя, что новое — это хорошо забытое старое, мы вновь обратились к книге Георгия Сергеевича «Основы биологической продуктивности водоемов» [Карзинкин, 1952]. Во второй части этой книги, посвященной питанию рыб и определению их потенциальной продукции, содержится трактовка таких широко употребляемых в рыбоводстве терминов, как «*продуктивное действие корма*», «*кормовой коэффициент*», «*оплата корма*». Под *кормовым коэффициентом* понима-

лось отношение «съеденный корм – весовой прирост»; *оплата корма* — «вне-сенный в пруд корм – прирост», *продуктивное действие* — отношение сухого веса съеденной пищи к приросту сухого вещества в теле рыб.

В рыбоводной практике из-за трудностей учета съеденного комбикорма и вычленения в рационах рыб доли естественной пищи происходила подмена содержания термина «*кормовой коэффициент*», закрепленная нормативно технологическими рекомендациями [Федорченко и др., 1992 и т.д.]. Согласно им, *расчет кормового коэффициента производится делением количества внесенного в пруд комбикорма на прирост массы рыб, из которого вычитается продукция, полученная за счет естественной пищи*. При этом допускается, что весь комбикорм, внесенный в пруд, съедается рыбами. Прирост за счет естественной пищи рассчитывается ориентировочно по нормативным среднезональным показателям рыбопродуктивности или ее значениям в прудах без кормления. В то же время не учитывается, какая часть задаваемого корма съедается рыбами, а какая не используется по различным причинам (в частности, излишнего количества вносимого корма, рассеивания на воздухе и в воде, плохой его доступности из-за неудовлетворительного качества изготовления, вкуса, репеллентности, нерациональной технологии скармливания, температуры, гидрохимического режима и т.д.), составляя прямые потери. Вследствие этого показатели кормового коэффициента, оплаты (затрат) корма оказываются необъективными, а сведения о кормовом коэффициенте и затратах комбикормов, поступающие из промышленных хозяйств и определяемые экспериментально, имеют широкий диапазон колебаний и не сопоставимы.

Поэтому мы поставили перед собой цель — усовершенствовать методику определения *кормовых коэффициентов* для прудового рыбоводства. Первоначально был разработан **способ определения суточных рационов** у рыб, выращиваемых в прудах и питающихся смесью комбикорма и естественной пищи [Щербина, Рекубратский, Киселев, 1982]. Ранее определения суточных рационов рыб велись на основании учета массы сырого химуса и соотношения различных компонентов пищевого комка у одновременно отловленной группы рыб или рыб, вылавливаемых периодически в течение суток. Естественную пищу восстанавливали по остаткам с достаточным приближением, комбикорм — по разности между массой сырого химуса и реконструированным количеством естественной пищи. Подобные методические подходы не давали достаточно точных характеристик интенсивности питания рыб, количества комбикорма и естественной пищи в суточных рационах.

В качестве основы был избран метод Байкова [Вајков, 1935] для рыб с равномерным типом питания и ритмическим циклом продолжительностью 1 сут. В нашей модификации определение суточных рационов базировалось на количественном учете содержимого пищеварительного тракта, выраженного в сухом веществе, у рыб, отловленных через равные периоды в течение суток, времени продвижения пищи по кишечнику и степени ее переваривания. Суть метода отражает формула

$$P = I_{\text{п}}^{2/3} \times \frac{24}{B},$$

где P — суточный рацион в сухом веществе пищи, % массы рыб; $I_{\text{п}}$ — среднесуточный индекс потребления (процентное отношение сухого вещества всей съеденной пищи, реконструированной по массе химуса и коэффициентам перевариваемости, к массе тела рыб); $2/3$ — коэффициент, введенный для учета влияния наполнения кишечника на скорость его освобождения [Рекубратский, Першина, 1987]; 24 — продолжительность наблюдений, ч; B — время прохождения пищи по кишечнику (промежуток времени от начала питания голодных рыб до начала дефекации, ч).

Для определения значений « B » Н.В. Рекубратский предложил специальную диаграмму. Она основана на данных, полученных им в регулируемых условиях и при наблюдениях за питанием рыб в прудах, а также в аквариальных экспериментах аспиранта А.Ю. Киселева [1984]. Диаграмма отражает зависимость времени **прохождения** пищи от массы рыб, температуры воды, концентрации

кислорода и приведена в наших «Методических указаниях...» [Щербина, Рекубратский, Киселев, 1987].

Для расчета **среднесуточного индекса потребления** использовались данные о количестве сухого вещества в кишечниках рыб, выловленных через равные промежутки времени в течение суток. В связи с тем, что кишечники не всегда наполнены равномерно и пища находится на разных стадиях переваривания, реконструкция ее первоначальной массы велась поэтапно, с учетом степени наполнения и переваримости на последовательных участках кишечника.

Для этого кишечник карпа делили на 5 частей: 1-я часть — расширенный отдел; 5-я — последняя петля перед анусом; 2, 3, 4-я — остальной кишечник, разделенный на 3 равные части. Химус каждой части кишечника от всех рыб собирали в фарфоровую чашку, сушили при 105 °С и определяли сухой вес. Далее реконструированная пища всех рыб одного отлова суммировалась и относилась к общей массе рыб, т.е. рассчитывался индекс потребления для рыб определенного отлова.

С целью реконструкции химуса в съеденный корм использовали специальные коэффициенты. При их расчете в основу были положены наши усредненные данные по переваримости корма в последовательных участках кишечника [Щербина, 1980]: в 1-й части — 9%, 2-й — 22%, 3-й — 36%, 4-й — 43%, 5-й — 49%. Коэффициенты для реконструкции съеденной пищи по сухому веществу химуса имеют следующие значения: для 1-й части — 1,10; 2-й — 1,28; 3-й — 1,55; 4-й — 1,76; 5-й — 1,95. На их основе суточные рационы (Р) вычисляются по формуле

$$P = \left(\frac{I_{п1}^{2/3}}{B_1} + \frac{I_{п2}^{2/3}}{B_2} \dots \frac{I_{пк}^{2/3}}{B_k} \times \frac{24}{k} \right),$$

где Р — суточный рацион, % сухого вещества от массы рыб; $I_{п1}$ — $I_{пк}$ — средние индексы потребления у рыб 1 — пк отловов, % массы рыб; к — количество отловов в течение суток; B_1 — B_k — время прохождения пищи.

Так как время прохождения пищи зависит от температуры, для удобства расчетов была определена частота отловов в сутки в зависимости от температуры воды: <10 °С — 2 раза; 10–13° — 3 раза; 19–22° — 5 раз; 27–28 °С — 7 раз.

По результатам регулярных ежедекадных определений рассчитывали среднemesячные и среднесезонные рационы. Это позволяло оценить интенсивность питания рыб, и, в частности, потребления комбикорма по отдельным периодам выращивания.

С целью вычленения относительного содержания комбикорма в рационе был применен способ балльной оценки. Для этого при первичной обработке кишечников после выделения химуса визуально оценивали степень наполнения и долю комбикорма в каждой части кишечника каждой подопытной особи. После этого химус отдельных частей объединяли, взвешивали и высушивали. Расчеты проводили по формулам, предложенным Н.В. Рекубратским [см. Щербина и др., 1987], в % сухого вещества от массы рыб.

При расчетах суммарная переваримость смеси комбикорма и естественной пищи была принята равной средней переваримости стандартных карповых комбикормов. Мы исходили из положения, что естественная пища карпов в прудах представляет собой сложную и подвижную смесь компонентов (бентос, зоопланктон, детрит, макрофиты, ил и т.д.) с широким диапазоном переваримости. В то же время наши данные [Щербина, Першина, 1988] показали, что наличие животных организмов существенно не изменяет переваримости сухого вещества комбикорма.

Поэтому среднесуточное количество потребляемой рыбами естественной пищи рассчитывалось по разнице между общим рационом и рационом потребленного комбикорма (в % сухого вещества от массы рыб).

Детализацию качественного и количественного состава естественной пищи проводили по результатам гидробиологической обработки специально отобранных проб химуса из различных частей кишечника методом восстановленных ве-

сов [Методическое пособие...1974]. Наибольшую трудность представляло определение детрита, поэтому его рассчитывали по разности между массой пищевого комка и комбикорма с естественной пищей. Помощь оказывали визуальные определения, т.к. детрит хорошо заметен в химусе.

Выполненные в середине 80-х годов исследования [Киселев, Рекубрятский, 1982; Киселев, 1984а, 1984б, 1985] позволили получить усредненные данные о суточной и сезонной динамике интенсивности питания карпов в прудах и относительном содержании в их рационах комбикорма и естественной пищи (рис. 3 и 4).

Сведения об общих суточных рационах и среднесуточном потреблении рыбами комбикорма дали возможность рассчитать его потери при той или иной системе нормирования вносимых кормов [Щербина и др., 1987].

Аналогичные исследования были выполнены нашей аспиранткой из Астрабывтуза И.Ф. Колобовой [1987, 1996]. Она модифицировала вышеописанный

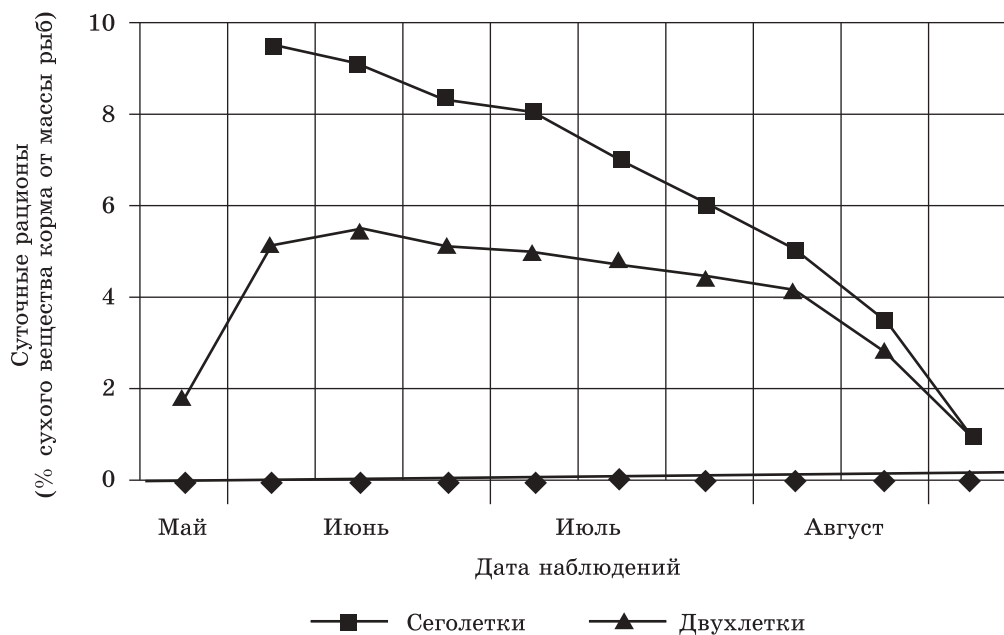


Рис. 3. Суточная динамика интенсивности питания карпа в прудах

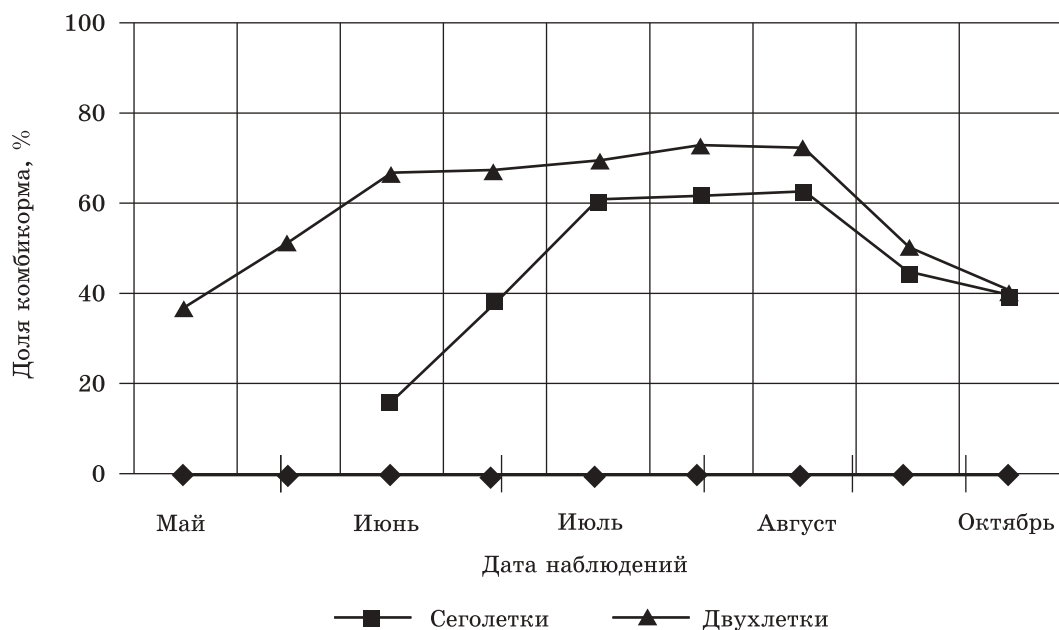


Рис. 4. Относительное содержание комбикорма в рационах карпов (%) в различные периоды выращивания

способ определения суточных рационов применительно к растительноядным рыбам. Для белого амура, белого и пестрого толстолобиков была установлена зависимость времени прохождения пищи через кишечник рыб от их массы и температуры воды. Были изучены интенсивность питания и качественный состав рационов сеголетков белого амура, пестрого и белого толстолобиков, выращиваемых совместно с карпом.

Балансовый учет использования комбикорма показал, что карпы не съедали 50–51% задаваемых им комбикормов. Белый амур потреблял только 8–9%, а 42% терялось вследствие механического рассеивания и экстракции питательных веществ в воде. Толстолобики комбикорм не ели.

В отличие от принятых в рыбоводстве способов расчета кормовых коэффициентов **определение суточных рационов** позволяет установить **истинные кормовые коэффициенты** или отношение всей съеденной пищи (в том числе и естественной) к приросту рыб:

$$K_{ки} = \frac{\bar{P}}{\bar{C}},$$

где \bar{P} — среднесуточный общий рацион рыб за декаду, месяц, сезон, % сухого вещества пищи от массы рыб; \bar{C} — среднесуточный относительный прирост за декаду, месяц, сезон, который рассчитывается по формуле

$$\frac{2 \times (M_1 - M_0)}{(M_1 + M_0) \times t} \times 100\%,$$

где M_1 и M_0 масса рыб в начале и конце периода; t — период, сут.

Появилась возможность для расчета **истинных затрат комбикорма** ($Z_{И}$), показывающих, сколько весовых единиц комбикорма необходимо съесть рыбе в определенных условиях для обеспечения прироста единицы массы:

$$Z_{И} = \frac{\bar{P}_к}{\bar{C}},$$

где $\bar{P}_к$ — среднесуточное потребление сухого вещества комбикорма в среднем за декаду, месяц, сезон; \bar{C} — среднесуточный относительный прирост за декаду, месяц, сезон.

Примеры определения истинных затрат комбикормов в некоторых хозяйствах даются в нашей работе [Щербина, Киселев, Першина и др., 1987].

Затраты внесенного комбикорма определяются обычным способом, путем деления количества заданного в пруды комбикорма на прирост рыб.

По разнице между затратами внесенного комбикорма и съеденного рыбами (истинными затратами) также можно судить об эффективности кормления и рассчитать потери, т.е. ту часть комбикорма, которая недоиспользуется рыбами, и оценить эффективность применяемой технологии и нормирования кормления рыб. Выполнение всего комплекса необходимых исследований и наблюдений подробно описано в нашем руководстве [Щербина, Рекубратский, Киселев, 1987].

На методической основе определения суточных рационов у разновозрастных рыб была разработана **новая, физиологически обоснованная система нормирования комбикорма для карпа**, которая прошла апробацию в промышленных рыбхозах [Щербина, Киселев, 1985а, Щербина, Киселев и др., 1986, 1989]. Она базируется на зависимости интенсивности питания рыб (суточных рационов) от их массы, температуры воды, сезонных изменений естественной кормовой базы прудов. При расчетах норм были учтены неизбежные потери комбикорма от механического рассеивания и экстракции в воде, а также от распыления в процессе питания карпа [Щербина, Киселев, 1985]. Кроме того, предусматривалась коррекция норм в зависимости от концентрации кислорода в воде, агрегатного состояния и питательности корма.

Эта система нормирования комбикорма вошла составной частью в «Инструкцию по кормлению сеголетков и двухлетков карпа, выращиваемых в прудах» [Щербина, Киселев и др., 1988]. Сюда же были включены данные по интенсивности питания и эффективности использования комбикорма растительноядными рыбами, выращиваемыми с карпом, в зависимости от агрегатного состояния и частоты внесения комбикорма [Колобова, 1996].

Описанные выше теоретические зависимости и данные о питательности сырья, рецептах и технологии применения комбикормов в карповодстве нашли отражение в нашей монографии [Щербина, Киселев, Касаткина, 1992].

Большую проблему современной аквакультуры представляет **токсичность комбикормов** в связи с содержанием в сырье антипитательных факторов. На первом этапе была установлена степень отрицательного влияния ингибиторов протеиназ соевого шрота на пищеварительную деятельность рыб и продуктивное действие шрота у карпа [Щербина, 1971б]. Нашей аспиранткой Л.Д. Буховец в середине 80-х годов был выполнен комплекс токсикологических и физиолого-биохимических исследований по изучению воздействия сильнейшего яда госсипола, синтезирующегося в семенах хлопка. Установлен факт и количественно охарактеризовано его отрицательное действие на пищеварительную, дыхательную и кроветворную функции, обмен веществ, поведение и рост карпа. Показано сходство в реакциях на госсипол рыб и теплокровных животных [Буховец, 1983, 1984]. В результате исследований был предложен относительно простой и технологичный способ снижения токсичности кормов с хлопчатниковым шротом при одновременной коррекции естественного дефицита незаменимого лизина [Щербина, Буховец, 1992].

В исследованиях 90-х годов в качестве способа снижения содержания естественных антипитательных факторов в различных компонентах комбикормов, а также мико- и бактериотоксинов была применена гидробаротермическая обработка (**экструзия**). Физиолого-биохимические и биологические исследования позволили выявить частичное антидотное действие экструзии и установить ее благотворное влияние на продуктивное действие таких компонентов комбикормов у рыб, как хлопчатниковый шрот [Щербина, Гамыгин, Буховец, 1996], а также соевый, рапсовый, горчичный шроты, содержащие букет токсинов. Однако наиболее важным составляющим эффекта экструзии было увеличение переваримости кормов в связи с повышением доступности различных групп питательных веществ для пищеварительной системы рыб. Это происходит в результате изменения клеточной структуры, механических и физико-химических свойств кормов и сопровождается декстринизацией крахмала и деструкцией целлюлозо-лигнинного комплекса [Щербина, Гамыгин, Салькова, 1996].

Нами было исследовано влияние экструзии на питательную ценность 13 видов основного сырья по показателям переваримости белка, углеводов, общих липидов, жирных кислот, зольных элементов, а также доступности и скоров 15 аминокислот. В ростовых экспериментах, помимо учета кормовых коэффициентов, оценивалось продуктивное действие по эффективности использования суммы питательных веществ на прирост массы, обмен веществ и ретенцию отдельных веществ и энергии в организме рыб [Щербина, Гамыгин, Салькова, 1996].

В результате в большинстве случаев проявлялся четко выраженный положительный эффект, в некоторых — отрицательный. Последний был связан в основном с разрушением термонеустойчивых витаминов и окислением липидов, ухудшением их доступности организму, а также с недостаточной детоксикацией термоустойчивых токсинов. В биологическом плане эти данные послужили основанием для создания новых и пересмотра ряда выпускаемых в промышленном масштабе рецептов в случае применения экструзионной технологии [Щербина, Гамыгин, 2000].

В середине 80-х годов совместно с сотрудниками Калининградского технического института рыбного хозяйства были начаты работы в новой, мало исследованной в ихтиологии области — **сенсорной стимуляции аппетита**. Побудительной причиной стали рыбоводные наблюдения о репеллентном действии стартовых кормов на личинок карпа в начале их перехода на внешнее питание. Главным результатом исследований явилось создание оригинального и высоко-

эффективного способа повышения продуктивного действия стартовых кормов. Он был основан на открытом эффекте адаптации карпа к химическим сигналам корма еще в эмбриональном периоде [Шутов и др., 1988]. Было показано, что восприятие растворенных в воде химических веществ корма развивающимися органами обоняния карпа способствует более быстрому привыканию личинок к пище после вылупления, а далее повышает активность ее потребления. В результате ранней адаптации к корму происходит резкое ускорение роста личинок, а впоследствии — и сеголетков, существенное снижение смертности, сокращение затрат корма на прирост личинок и сеголетков и повышение продукции [Кузьмин, 1990].

Одним из осложнений при разведении рыб в промышленных рециркуляционных установках нередко является их интоксикация продуктами неполного разложения белка, в частности, нитритами и нитратами, накапливающимися в воде из-за недостаточной эффективности очистных систем. Аспирантке Т.Е. Родиной удалось выяснить, что одной из главных причин токсического действия нитритов является их присоединение к гемоглобину, после чего он переходит в форму, не способную к переносу кислорода — метгемоглобин. Метгемоглобинемия сопровождается кислородным голоданием, торможением обменных процессов и снижением роста рыб. В результате длительных поисков и экспериментов создан способ снижения влияния токсичности нитритов, основанный на внесении в воду минерального премикса, получившего название «Тресма» [Щербина, Родина, Ермаков, 1992]. Его составные части, проникая через жабры, вступают в конкурентные отношения с нитритами и нитратами и предупреждают развитие метгемоглобинемии. Использование премикса при выращивании карпа в замкнутых системах позволяет снижать токсический эффект нитритно-нитратного загрязнения, стимулировать рост рыб на 20–40%, повышать устойчивость рыб к неблагоприятным условиям, а также предупреждать накопление нитритов в организме рыб [Родина, 1993].

В последнее десятилетие в связи с изменившейся конъюнктурой на рынке кормового сырья, его удорожанием и прекращением производства высокопитательных кормовых дрожжей в лаборатории ведутся поиск и оценка новых видов кормовых средств и способов повышения питательности кормов. Были испытаны новые виды дрожжевых продуктов — «белотин» и «биотрин», выпускающиеся промышленностью по упрощенной биотехнологии. Комплексные исследования выявили их ингибирующее действие (особенно «биотрина») на пищеварение, обмен веществ и рост рыб. Другой новый препарат «кливеролакт» (биомасса лактозутилизирующих бактерий, выращенных на молочной сыворотке) показал полезные свойства, близкие свойствам алкановых дрожжей (паприна) [Щербина, Салькова, Гамыгин, 1999]. Проведены рыбоводно-биологические и физиолого-биохимические испытания различных видов цеолитов в качестве минеральной ростостимулирующей добавки в питании карпа [Щербина, Гамыгин, Рекубратский и др., 1999]. В последние годы создан достаточно эффективный поливитаминный премикс для карпов ПК-П, включающий 15 видов жир- и водорастворимых витаминов [Щербина, Гамыгин, Першина, 1999].

Завершая статью, считаю необходимым отметить, что результатом наших многолетних исследований, проводимых совместно с сотрудниками и аспирантами ВНИИПРХ и НТЦ «АКВАКОРМ» а также других институтов, явилось создание одного из важных направлений рыбохозяйственной науки — физиолого-биохимических основ кормления рыб. На сегодняшний день оно представляет собой комплекс взаимосвязанных разработок теоретического, методического, технологического и практического плана.

В теоретическом аспекте — это новые данные о работе пищеварительного аппарата у рыб. Прежде всего, выяснена функциональная роль его отдельных частей у рыб с различным типом пищеварения, получена характеристика локализации всасывания основных нутриентов, изучено соотношение ферментов выделительных и резорбтивных функций кишечника карпа. Открыта неизвестная ранее у рыб обменная функция пищеварительной системы, выраженная в эндогенной экскреции нутриентов. Посредством ее организм рыб, выделяя собствен-

ные питательные вещества в пищеварительный тракт, приближает состав всасываемой смеси к своим потребностям. Полученные данные позволяют говорить о сходстве в работе пищеварительной системы низших и высших позвоночных [Шлыгин, 1974; Уголев, 1985].

В практическом плане определены химический состав, переваримость, эффективность использования на рост (конверсия) питательных веществ и специфические свойства 40 видов комбикормового сырья. Получена характеристика влияния технологии изготовления комбикормов (степени измельчения сухого, влажного прессования и экструзии) на их продуктивные свойства. Установлена связь между качеством питания молоди при летнем выращивании, потерями при зимнем голодании и дальнейшим ростом. Выявлены зависимости между сезонной интенсивностью питания карпа и потреблением комбикорма, позволившие создать новую систему его нормирования.

На основе результатов исследований разработаны серии высокоэффективных рецептур комбикормов для карпа, выпускаемых в настоящее время, и создана база для их компьютерных расчетов. Разработан оригинальный способ стимуляции пищеварительных и обменных процессов в организме рыб путем включения в корм неионогенных поверхностно-активных веществ. Выпущены практические пособия по нормам ввода различных видов сырья в комбикорма и их взаимозаменяемости, а также ряд методических указаний и инструкций по технологии применения комбикормов в прудовых хозяйствах и зимовке молоди.

Перечисленные результаты исследований были получены благодаря большой методической работе, позволившей преодолеть наметившееся к середине 50-х годов резкое отставание физиологии питания рыб от таковой высших животных, и по ряду аспектов в определенные периоды не только догнать, но и опередить развитие мировых исследований этого плана в аквакультуре. К ним относятся разработка широко применяемого индикаторного метода определения переваримости кормов в совокупности с комплексом модифицированных методов химических определений, их использование для изучения пищеварения рыб. Созданы оригинальные способы оценки отдельных компонентов в питательности рационов и определения потребностей рыб в нутриентах, основанные на идее инертных веществ, а также комплексный физиологический подход к оценке питательности комбикормов для рыб и их нормирования. Разработаны методические указания по испытанию комбикормов для карпов, выращиваемых в прудах. Создан способ определения суточных рационов у рыб, питающихся смесью комбикорма и естественной пищи, а также найдены методы оценки эффективности применения комбикормов при выращивании карпов в прудовых хозяйствах.

Все описанные выше исследования были подчинены генеральной задаче лаборатории физиологии питания прикладных институтов — ВНИИПРХ, а с 1991 г. НТЦ «АКВАКОРМ» — созданию рецептур высокоэффективных комбикормов, рациональной технологии их промышленного изготовления и применения в рыбоводных хозяйствах различных типов. Результаты вышеописанных исследований, которые способствовали выполнению этой задачи, свидетельствуют о реальном признании современной практикой значимости физиологического подхода к изучению питания и кормления рыб, основы которого были заложены Георгием Сергеевичем Карзинкиным.

ЛИТЕРАТУРА

Берман Ш.А. 1964. Материалы по контактному пищеварению у карпов двух возрастных групп // Тезисы XI научной конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск. С.7–8.

Буховец Л.Д. 1983. О токсическом действии госсипола, содержащегося в компонентах корма рыб // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.36. С.104–120. 1984. Влияние госсипола на пищевую активность и рост карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.42. С.59–64.

Винберг Г.Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб // Минск: АН БССР. 253 с.

Гамыгин Е.А., Лысенко В.Я., Скляр В.Я., Турецкий В.И. Комбикорма для рыб: производство и методы кормления. 1989. М.: Агропромиздат. 168 с.

Гамыгин Е.А., Пономарев С.В., Канидьев А.Н., Щербина М.А., Турецкий В.И. 1990. Методические указания по кормлению рыб новыми комбикормами, выпускаемыми предприятиями Минрыбхоза СССР. М.: ВНИИПРХ. 45 с.

Гиряев А.С. 1990. Физиолого-биохимическая характеристика молоди карповых рыб, выращиваемых в поликультуре в условиях II–IV зон рыбоводства // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 33 с.

Гройсман С.Д. 1974. Характеристика пищеварительного процесса в желудке // Руководство по физиологии. Физиология пищеварения. Л.: Наука. С.310–319.

Доброволов И.К. 1966. К вопросу о роли пилорических придатков в пищеварении рыб // Труды Института биологии внутренних вод АН СССР. Вып.10 (13). С.139–142.

Дума Л.Н. 1987. Эффективность включения микроэлементов селена и йода в комбикорма для сеголетков карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.75–80.

Карзинкин Г.С. 1932. К изучению физиологии пищеварения рыб // Труды Лимнологической станции в Косине. Вып.15. С.85–121. 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Вып.II. Изучение физиологии питания сеголетков зеркального карпа // Труды Лимнологической станции в Косине. Вып.19. С.92–128. 1935а. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Вып.IV. Продолжительность прохождения пищи и усвоение ее мальками *Esox lucius* // Труды Лимнологической станции в Косине. Вып.20. С.81–97. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов // М.: Пищепромиздат. 341 с.

Карзинкин Г.С., Кривобок М.Н. 1962. Методы постановки балансовых опытов по азотистому обмену у рыб // Руководство по методике исследования физиологии рыб. М.: АН СССР. С.108–126.

Карневич А.Ф., Бокова Е.Н. 1936. Темпы переваривания у морских рыб. Ч.I // Зоологический журнал. Т.15. Вып.1. С.143–168. Ч.II. Т.16. Вып.1. С.28–44.

Касаткина А.Е. 1988. Обмен веществ и выживаемость молоди карпа в процессе роста и зимнего голодания в зависимости от условий питания в летний период // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 28 с.

Касаткина А.Е., Щербина М.А. 1999. Обмен веществ и энергии у карпа в эмбриональном и постэмбриональном периодах // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и кормления рыб. Вып.74. С.3–26.

Киселев А.Ю. 1984. Сравнительная характеристика времени прохождения пищи через кишечник сеголетков карпа в экспериментальных условиях // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Физиология основных объектов прудового рыбоводства. Вып.42. С.70–73. 1984а. Интенсивность питания сеголетков карпа при выращивании в прудах // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.42. С.155–161. 1985. Количественная характеристика питания сеголетков карпа в выростных прудах // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 24 с.

Киселев А.Ю., Рекубратский Н.В. 1982. Особенности ритма питания сеголетков и двухлетков карпа в различные периоды кормления // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.34. С.117–127.

Колобова И.Ю. 1987. О времени прохождения пищи через кишечник белого амура // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.163–168. 1996. Эффективность использования комбикормов сеголетками карпа при выращивании в поликультуре с растительноядными рыбами в условиях рыбоводных хозяйств Астраханской области // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 26 с.

Краюхин Б.В. 1963. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб М.-Л.: АН СССР. 140 с.

Кузьмин С.Ю. 1990. Адаптации личинок карпа к химическим сигналам стартового комбикорма и возможности управления ими // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 24 с.

Линник Н.В. 1987. Опыт применения моноглицеридстеариновой кислоты и натрийстелата в кормлении карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.90–95.

Макарова З.Я., Щербина М.А. 1975. Переваримость питательных веществ растительного корма гусеницами водной огневки // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Физиология прудовых рыб. Вып.12. С.42–50.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 210 с.

Пегель В.А. 1950. Физиология пищеварения рыб // Труды Томского государственного университета. Сер. биологическая Т. 108. 376 с.

Першина И.Ф., Щербина М.А. 1999. Доступность для карпа аминокислот *Daphnia magna*, комбикормов и смешанных диет // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и кормления рыб. Вып.74. С.119–127.

Разенков И.П. 1948. Новые данные по физиологии и патологии пищеварения. М.: Колос. 288 с.

Рекубратский Н.В., Першина И.Ф. 1987. Влияние накормленности и состава рациона на скорость эвакуации содержимого кишечника карпов // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.147–158.

Родина Т.Е. 1993. Метгемоглобинемия нитритной природы у карпов и пути ее устранения // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 28 с.

- Сергеева Н.Т.* 1984. Усвоение радужной форелью жирных кислот рыбьего жира, подсолнечного масла и свиного жира в составе гранулированного корма // Рыбное хозяйство № 3. С.29–30.
- Слепнев В.А.* 1972. Адаптация основного обмена у зимующих сеголетков карпа к некоторым факторам внешней среды // Материалы совещания. О смотре научно-технического творчества молодежи. М.: ВНИИПРХ. С.30–33. 1974. Интенсивность обмена зимующих сеголетков карпа при длительном воздействии резких перепадов температур // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Интенсификация прудового рыбоводства. Вып.11. С.130–136
- Трофимова Л.Н.* 1979. Изменения активности протеолитических ферментов как адаптация карпа (*Cyprinus carpio L.*) к качественному составу пищи // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ИЭМЕЖ. 22 с.
- Трофимова Л.Н., Щербина Т.В., Щербина М.А.* 1975. Активность пищеварительных ферментов карпа при различном уровне белка в рационах и ее изменение при смене рационов // Труды ВНИИПРХ. Т. 24. С.62–70. 1976. Соотношение ферментовыделительной и резорбтивной функций пищеварительного тракта карпов // Материалы III Всесоюзной конференции по экологической физиологии рыб. Киев: Наукова думка. С.107–109.
- Трямкина С.П.* 1975. К вопросу о формировании химуса в пищеварительном тракте форели при различной длительности применения опытных диет // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Физиология прудовых рыб. Вып.12. С.24–33. 1977. Особенности пищеварения и использования питательных веществ у радужной форели в зависимости от различных факторов // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.:МГУ. 21с.
- Трямкина С.П., Щербина М.А.* 1973. Изучение переваримости питательных веществ искусственных кормов у рыб. Сообщение. 4. Переваримость двухлетками радужной форели рационов с преобладанием рыбной муки и селезенки // Труды ВНИИПРХ. Т. 21. М.: С.88–93. 1974. Переваримость питательных веществ двухлетками радужной форели в зависимости от времени нахождения корма в пищеварительном тракте и частоты кормления // Вопросы форелеводства. Труды ГосНИОРХ. Т.97. С.55–61.
- Уголев А.М.* 1963. О существовании пристеночного (контактного) пищеварения М.: -Л.: АН СССР 243 с. 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука. 544 с.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В.* 1993. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. С.-Пб.: Гидрометеоиздат. 283 с.
- Федорченко В.И., Новоженин Н.П., Зайцев В.Ф.* 1992. Товарное рыбоводство. М.: ВО Агропромиздат. 207 с.
- Халилов Ф.К.* 1966. К морфологии кишечника рыб // Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: Наука. С.219–224.
- Хочачка П., Сомеро Дж.* 1988. Биохимическая адаптация. М.: Мир. 568 с.
- Шлыгин Г.К.* 1974. Участие желудочно-кишечного тракта в общем обмене веществ // Руководство по физиологии. Физиология пищеварения. Л.: Наука. С.571–593.
- Шпет Г.И.* 1952. О влиянии условий среды на питание карпа // Труды НИПОРХ УССР. Киев. Т.8. С.26–38.
- Шутов В.А., Кузьмин С.Ю., Миронов С.Г., Бондаренко В.Ф., Щербина М.А.* 1988. Инструкция по применению способов привлечения личинок карпа к стартовому комбикорму. М.: ВНИИПРХ. 14 с.
- Щербина М.А.* 1964. Определение переваримости искусственных кормов у прудовых рыб при помощи инертного вещества // Вопросы ихтиологии Т.4. Вып.4. С.672–678. 1965. Использование инертных веществ для определения переваримости искусственных кормов и резорбции аминокислот в организме карпа. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Киев: Украинская сельхозакадемия. 20 с. 1967. Переваримость питательных веществ по мере прохождения пищи по кишечнику карпов // Труды ВНИИПРХ. Т. 15. С.40–53. 1969. Всасывание аминокислот некоторых искусственных кормов в кишечнике карпа // Тезисы II Всесоюзного биохимического съезда. Ташкент: С.106–107. 1969а. Методическое руководство по применению комплекса химических методов для определения переваримости искусственных кормов рыбами. Киев: УкрНИИПРХ 32 с. 1970. Некоторые особенности процессов пищеварения у карпа (*Cyprinus carpio L.*) // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишнев. 420 с. 1971. Методика определения переваримости искусственных кормов рыбами с использованием инертных веществ. М.: ВАСХНИЛ. 35 с. 1971а. Сравнительная характеристика экстракции питательных веществ из гранул влажного прессования, приготовленных на различных установках // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы прудового рыбоводства Вып.8 С.80–93. 1971б. Влияние ингибиторов протеиназ на питательную ценность соевого шрота как корма для карпа // Вопросы ихтиологии. Т.11. Вып.6. С.1118–1121. 1973. Изучение пищеварительных процессов у карпа. Сообщение 1. Всасывание сырого жира искусственных кормов в кишечнике // Вопросы ихтиологии Т.13. Вып.1. С.119–127. 1973а. Переваримость и эффективность использования питательных веществ искусственных кормов у карпа. М.: Пищевая промышленность. 131 с. 1975. Физиологическая оценка питательности искусственных кормов для рыб // Вопросы ихтиологии. Т.15. Вып.2. С.338–345. 1976. Методические указания по организации зимовки сеголетков карпа в условиях Центральной зоны РСФСР. М.: ВНИИПРХ. 67 с. 1980. Физиологические закономерности пищеварения у рыб в связи с морфологическими особенностями пищеварительного тракта и экологическими условиями (на примере карпа и форели) // Автореф. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук. М.: ИЭМЭЖ 52 с. 1983. Методические указания по физиологической оценке питательности кормов для рыб. М.: ВАСХНИЛ. 83 с. 1984. Особенности формирования химуса и всасывания питательных веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта // Биологические основы

рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука. С.245–274. **1984а**. Изучение пищеварительных процессов у карпа. Сообщение 2. Всасывание азотсодержащих веществ и аминокислот в кишечнике двухлетних карпов при питании злаковыми и бобовыми // Вопросы ихтиологии. Т.24. Вып.5. С.803–813. **1984б**. Влияние качественных различий в питании и температуры среды на пластический обмен у рыб // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.42. С.3–22. **1984в**. Инструкция по зимовке рыбопосадочного материала в прудах. М.: ВНИИПРХ 32 с. **1985**. Методические указания по испытанию комбикормов для карпов, выращиваемых в прудах. М.: ВНИИПРХ. 27 с. **1988**. Нормы ввода и взаимозаменяемости компонентов в продукционных комбикормах для прудового карпа. М.: ВНИИПРХ. 14 с. // Рыбоводство. № 3–4. С.32.

Щербина М.А., Абросимова Н.А., Сергеева Н.Т. 1985. Искусственные корма и технология кормления основных объектов промышленного рыбоводства. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ. 47 с.

Щербина М.А., Баженова К.Я., Маханько В.А. 1974. Утилизация органических и минеральных веществ у зимующих сеголетков карпа в зависимости от условий их летнего выращивания // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.11. С.56–68.

Щербина М.А., Баженова К.Я., Маханько В.А., Бобров А.С. 1974а. Влияние плотности посадки на интенсивность весового роста и накопление питательных веществ у сеголетков карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.11. С.262–273.

Щербина М.А., Буховец Л.Д. 1992. Токсическое действие госсипола хлопчатникового шрота на карпа и возможные пути его детоксикации // Тезисы VIII научной конференции по экологической физиологии и биохимии рыб. Т.2. С.170–171.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Буховец Л.Д. 1996. Влияние экструзионной обработки на продуктивные свойства хлопчатникового шрота в комбикормах для карпа // Рыбоводство. № 3–4. С.32.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Рекубратский Н.В., Сазонова Т.И., Салькова И.А., Першина И.Ф., Марсанова А. Г. 1999. Цеолиты в продукционных комбикормах для рыб // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Информационный пакет. Корма и кормление рыб. Вып.3. М.: ВНИЭРХ. С.1–16.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Першина И.Ф. 1999. Новый витаминный премикс к комбикормам для карпа ПК-П // Второй Международный симпозиум. Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Тезисы докладов. Адлер: КрасНИИРХ. С.227.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Салькова И.А. 1996. Влияние экструзии на питательную ценность кормового сырья для рыб // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Информационный пакет. Корма и кормление рыб. Вып.2. М.: ВНИЭРХ. С.1–11. **1999**. О доступности фосфора различных кормовых средств для карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и кормления рыб. Вып.74. С.76–89. **2000**. Экструзия кормов для рыб: преимущества и недостатки // Пресноводная аквакультура в Центральной и Восточной Европе: достижения и перспективы. Материалы международной научно-практической конференции. Киев: Институт рыбного хозяйства УА АН. С.267–270.

Щербина М.А., Грудцина А.И. 1976. Влияние качественного состава кормов при выращивании сеголетков карпа на рост и выживаемость двухлетков // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Биотехника товарного рыбоводства. Вып.16. С.106–114.

Щербина М.А., Гиряев А.С. 1990. Влияние совместной зимовки на выживаемость и обмен веществ у карпа и пестрого толстолобика // Вопросы ихтиологии Т.30. Вып.2. С.347–350.

Щербина М.А., Гиряев А.С., Касаткина А.Е. 1999. Влияние условий питания молоди карпа и белого амура в летний период на обмен веществ и выживаемость в зимнее время // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и кормления рыб. Вып.74. С.127–147.

Щербина М.А., Головинская К.А., Соловьева Л.И., Бобров А.С. 1974. Взаимосвязь между происхождением сеголетков карпа и процессами накопления и использования в зимний период питательных веществ // Труды ВНИИПРХ. Т.ХХIII. С.48–55.

Щербина М.А., Касаткина А.Е. 1987. О зависимости качества посадочного материала карпа от технологии его выращивания и зимнего содержания // Тезисы Всесоюзного совещания. Современное состояние и перспективы развития прудового рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. С.17–19. **1987а**. Когда прекращать кормление сеголетков? // Рыбоводство и рыболовство. №3. С.10–11.

Щербина М.А., Касаткина А.Е., Копылова Т.В., Багрицевич Ю.И. 1987. Утилизация липидов и жирных кислот в голодном обмене зимующих сеголетков карпа // Биохимия молоди в зимовальный период. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С.26–36.

Щербина М.А., Казлаускене О.П. 1971. Реакция среды и интенсивность всасывания питательных веществ в кишечнике карпов // Вопросы ихтиологии. Вып.11. №1. С.103–108. **1971а**. Температурный режим воды и переваримость питательных веществ у карпа // Гидробиологический журнал. Т.7. №3. С.49–53. **1974**. Влияние кислородного режима на переваримость питательных веществ у карпа // Гидробиологический журнал. Т.10. №3. С.93–95. **1975**. Влияние уровня липидов в рационе на обмен веществ у карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Физиология прудовых рыб. Вып.12. С.51–61.

Щербина М.А., Киселев А.Ю. 1985. Изменение химического состава и потери питательных веществ комбикормов в воде // Рыбное хозяйство. №3. С.38–41. **1985а**. Новый подход к нормированию кормления // Рыбоводство. №2. С.4–6.

Щербина М.А., Киселев А.Ю., Зайцев В.Ф., Колобова И.Ю. 1986. Опыт применения новой системы нормирования комбикормов // Рыбоводство. №6. С.5–6. **1988**. Инструкция по кормлению сеголетков и двухлетков карпа, выращиваемых в прудовых хозяйствах. М.: ВНИИПРХ. 60 с. **1989**. Вновь о нормировании кормов // Рыбное хозяйство. № 10. С.40–42.

- Щербина М.А., Киселев А.Ю., Касаткина А.Е. 1992. Выращивание карпа в прудах (кормление). Минск: Урожай. 136 с.
- Щербина М.А., Киселев А.Ю., Першина И.Ф., Трофимова Л.Н. 1987. Рациональное определение кормовых коэффициентов для карпа // Рыбоводство. №5. С.20–22.
- Щербина М.А., Линник Н.В., Кочеткова А.А. 1990. Последствие качественных различий в питании молоди карпа на обмен веществ при голодании // II-й Симпозиум по экологической физиологии рыб. Тезисы. Ярославль: С.287–288. 1992. Возможные пути повышения переваримости питательных веществ комбикормов у рыб и способы их реализации // VIII Научная конференция по экологической физиологии и биохимии рыб. Ярославль. Т.2. С.171–172.
- Щербина М.А., Линник Н.В., Столярова Т.Г., Кочеткова А.А., Баскаева А.С., Фишелевич Е.Ю. 1990. Способ получения корма для рыб. Патент №1550650 // БИ. № 10 (ДСП).
- Щербина М.А., Мукошева З.А. 1978. Глюконеогенез как один из источников энергетического обеспечения карпа в период зимнего голодания // Вопросы ихтиологии. Вып.3. С.557–561.
- Щербина М.А., Першина И.Ф. 1984. Потребление и переваривание основных питательных веществ и энергии комбикорма ВВС-РЖ у сеголетков карпа при дозированной добавке к нему личинок хирономид // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.42. С.46–54.
- Щербина М.А., Рекубретский Н.В., Киселев А.Ю. 1982. К методике определения суточных рационов у карпа при питании концентрированными кормами // Тезисы Всесоюзной конференции по экологической физиологии и биохимии рыб. Киев: Наукова Думка. С.185–186. 1987. Методические указания по оценке эффективности применения комбикормов в прудовых хозяйствах на основе определения суточных рационов рыб. М.: ВНИИПРХ. 40 с.
- Щербина М.А., Родина Т.Е., Ермаков С.В. 1992. Способ снижения токсичности нитритов для карпов, выращиваемых в промышленных условиях // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Корма и кормление рыб. Информационный пакет ВНИЭРХ. Вып.2. С.10–12.
- Щербина М.А., Салькова И.А. 1987. К вопросу о потребности карпа в аминокислотах // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.80–84.
- Щербина М.А., Салькова И.А., Гамыгин Е.А., Самойленко В.А. 1999. О питательности нового вида кормовых дрожжей для карпа // II Международный симпозиум. Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Тезисы докладов. Адлер: КрасНИИРХ. С.228.
- Щербина М.А., Сергеева Н.Т., Трофимова Л.Н. 1984. Изменения в обмене веществ у лососевых и карповых рыб под влиянием неионогенных поверхностно-активных веществ, вводимых в корма // Тезисы Всесоюзной конференции. Современные проблемы эволюционной биохимии и происхождения жизни. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С.85–87.
- Щербина М.А., Сергеева Н.Т., Линник Н.В., Нефедова Н.П., Алексеенко А.И. 1993. О питательной ценности для карпа и форели рыбной муки, изготовленной по прессово-сушильной и экстракционной схеме // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып. 70. С.96–111.
- Щербина М.А., Сорвачев К.Ф. 1967. Резорбция аминокислот искусственных кормов в процессе продвижения пищи по кишечнику карпов // Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука. С.316–324. 1969. Некоторые данные о всасывании аминокислот в пищеварительном тракте двухлетних карпов // Труды ВНИИПРХ. Т.16. С.315–323.
- Щербина М.А., Сорвачев К.Ф., Щелкунова Л.В. 1971. Методика хроматографического определения аминокислот на бумаге // Труды ВНИИПРХ. Т.17. С.233–249.
- Щербина М.А., Сурина О.П. 1969. Особенности всасывания основных питательных веществ в пищеварительном тракте карпа // Тезисы II Всесоюзного биохимического съезда. Ташкент. С.122–123.
- Щербина М.А., Трофимова Л.Н., Казлаускене О.П. 1976. Активность протеаз и интенсивность резорбции протеина при введении в рацион карпа различных количеств жира // Вопросы ихтиологии. Т.16. Вып.4. С.698–702.
- Щербина М.А., Тряпкина С.П. 1973. Локализация всасывания основных органических веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта // Материалы II Всесоюзного симпозиума по физиологии и патологии всасывания в желудочно-кишечном тракте. Одесса: С.141–143. 1975. Метод оценки влияния отдельных ингредиентов на питательную ценность рационов для рыб // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.12. С.91–96.
- Щербина М.А., Цветкова Л.И. 1974. Сравнительные исследования сеголетков карпа четырех генотипов. Сообщение 2. Переваримость основных органических веществ кормовой смеси // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.10. С.160–168. 1974а. Сообщение III. Эффективность использования питательных веществ и энергии кормовой смеси у сеголетков карпа четырех генотипов // Труды ВНИИПРХ. Т.23. С.42–50.
- Щербина М.А., Чяпулис Р.Я., Гамыгин Е.А. 2000. Питание и рост молоди карпа (*Cyprinus carpio* L.) в зависимости от источника фосфора в рационе // Рыбное хозяйство. Сер. Корма и кормление в аквакультуре. Аналитическая и реферативная информация. Вып.3. М.: ЦНИИТЭИРХ. С.1–24.
- Щербина М.А., Щербина Т.В., Казлаускене О.П. 1977. Активность амилазы и интенсивность резорбции углеводов при введении в рацион карпа различных количеств жира // Вопросы ихтиологии. Т.17. Вып.2. С.336–369.
- Щербина М.А., Эрман Е.З., Сурина О.П. 1970. Характеристика гранул для рыб, приготовленных на реакторах смесителях СНГ-200 // Труды КрасНИИРХ. Краснодар: С.28–34.
- Щербина М.А., Эрман Е.З. 1971. Изменение концентрации водородных ионов в содержимом кишечника карпов в процессе продвижения кормов по пищеварительному тракту // Труды ВНИИПРХ. Т.18. С.263–266.

- Эрман Е.З. 1970. Переваривание углеводов искусственных кормов двухлетками карпа. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М. 23 с. 1970а. Всасывание различных сахаров в кишечнике двухлетних карпов // Вопросы ихтиологии. Т.10. Вып.4. С.719–723.
- Яблонская Е.А. 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 5. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом, и оценка с этой точки зрения кормности водоемов // Труды Лимнологической станции в Косине. Вып.20. С.99–127.
- Austreng E. 1978. Digestibility determination in fish using chrome oxide marking and analysis of contents from different segment of the gastrointestinal tract // Aquaculture. V.13. N.3. P.265–272.
- Bajkov A.D. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions // Frans. Am. Fish. Soc. N.65. 288–289.
- Cho C.Y. 1993. Digestibility of feed stuffs as a major factor in aquaculture waste management // Fish. Nutr. in Practice, Biarritz. Ed. INRA. Paris: P.365–374.
- Dabrowski K., Dabrowska H. 1981. Digestion of protein by rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) and absorption of amino acids within the alimentary tract // Comp. Biochem. and Physiol. V.6. N.1. P.99–111.
- Kaushik S. 1990. Nutrition et alimentation des poissons et contrôle des déchets piscicoles // Pisc. Franc. N.101. P.14–23.
- Knauthe K. 1897–1898. Untersuchungen über Verdauung und Stoffwechsel der Fische // 1 und 2. Z. Fisch. Bd. 5.6.
- Poilot T., Noue J. 1988. Apparent digestibility in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) influence of hypoxia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.45. P.2003–2009.
- Mann H. 1935. Untersuchungen über Verdauung und Ausnutzung der stickstoffsubstanz einiger Nahrtiere durch verschiedene Fische // Z. Fisch. Bd.33. H.2. S.231–247.
- Shcherbina M. 1993. On the possibility of inert matter application in determining fish requirements for nutrient // EIFAC Workshop on Methodology for Determination of Nutrient Requirements in Fish. Eichenau: Germany 29.06/01.07. P.25.
- Shcherbina M., Pershina I. 1995. Availability of amino acids of chironomid larvae, pelleted feed mixture and their combination in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Živočišná výroba. V.40 (7). P.319–324.
- Shcherbina M., Gamygin E., Salkova I. 1997. Availability of phosphorus from main dietary sources in common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Živočišná výroba. V.42 (3). P.125–130.
- Torrisen K., Lied E., Espe M. 1994. Differences in digestion and absorption of dietary protein in Atlantic salmon (*Salmo salar*) with genetically different trypsin isozymes // J. Fisch. Biol. V.45. N.6. P.1087–1104.

УДК 597–113.9:113.4

О СВЯЗИ ЛИНЕЙНОГО РОСТА РЫБ С СОЗРЕВАНИЕМ

Г.А. Богданов (ВНИРО)

Еще в 30-е годы В.В. Васнецов [1934] и И.И. Шмальгаузен [1935] сообщали о найденной с использованием относительных показателей периодичности темпа линейного роста рыб. В.В. Васнецов отмечал связь периодичности скорости роста с наступлением половой зрелости и старения рыбы.

Г.В. Никольский [1965] писал, что представления о росте как только о постепенном процессе и попытке построения единого для всего онтогенеза уравнения роста являются бесплодными. При этом он ссылался на работы В.В. Васнецова, И.И. Шмальгаузена и ряда зарубежных исследователей, показавших, что кривая роста распадается на ряд отрезков, подчиняющихся своим закономерностям. Здесь же Г.В. Никольский указывает на связь созревания рыб не с возрастом, а с определенными размерами. По его мнению, зависимость времени наступления половой зрелости от скорости роста рыб свидетельствует о том, что у рыб, не достигших зрелости, значительная часть поступающих в организм пищевых ресурсов идет на увеличение их размеров. Он пишет: «Рост рыб в длину до достижения ими половой зрелости в значительно большей степени зависит непосредственно от обеспеченности пищей в данное время, чем после достижения половозрелости» [1965].

Н.И. Чугунова [1959, 1961], обсуждая закономерности роста рыб, указывала со ссылкой на В.В. Васнецова на существование в жизни рыб периодов быстрого роста — до достижения половой зрелости и периода замедленного роста — после созревания, и особенно в период старения.

Довольно подробно на периодичности роста рыб останавливаются М.В. Мина и Г.А. Клевезаль [1976]. При этом обсуждаются мнения некоторых авторов о том, что созревание не всегда влияет на темп роста, что периодичность роста обусловлена не созреванием, а факторами среды или же вообще «...представляет собой вымысел авторов, стремящихся подвести реальные кривые роста под заранее приготовленные уравнения».

Однако М.В. Мина и Г.А. Клевезаль отмечают, что для особей многих популяций рыб, в частности представителей семейства карповых, характерно наличие двух периодов роста — до и после наступления половой зрелости. Т.Ф. Качина [1981] в своей работе по сельдям Берингова моря пишет «...как и у большинства рыб, у сельди высокий темп роста отмечается до первого созревания, после чего резко падает». Таким образом, складывается представление, что наличие таких периодов у рыб является правилом, а их отсутствие — исключением.

Однако, проводя исследования по некоторым тихоокеанским сельдям и треске, мы, вопреки ожиданиям, не нашли указанной периодичности роста. Это и побудило нас провести по возможности обстоятельный анализ на достаточно большом количестве видов и популяций рыб, чтобы определить, что же является правилом, а что — исключением.

Учитывая, что В.В. Васнецов [1934] пришел к заключению о наличии периодичности роста рыб и ее связи с созреванием, используя данные по представителям карповых, мы решили начать проверку того, насколько закономерна эта

периодичность, также с представителями семейства карповых. Для упрощения нашей задачи и для обеспечения элемента случайности в выборе объектов мы воспользовались для анализа материалами из книги Г.В. Никольского «Рыбы бассейна Амура» [1956], а также из атласа «Промысловые рыбы СССР» [1949, в дальнейших ссылках — Атлас].

В качестве показателя скорости линейного роста мы решили использовать предложенный В.В. Васнецовым [1934] показатель «характеристики роста», поскольку именно при использовании последнего В.В. Васнецов нашел обсуждаемую периодичность роста.

Представляются достаточно логичными упомянутые выше рассуждения Г.В. Никольского [1965], схематично объясняющие механизм влияния созревания на скорость роста, — до созревания получаемые с пищей ресурсы расходуются на энергетические затраты и на рост рыбы, а с началом созревания часть ресурсов, использовавшаяся на рост, уходит на формирование половых продуктов. За счет этого после созревания снижается скорость роста. Если это так, то снижение скорости роста рыб должно наблюдаться в год, предшествующий первому нересту. Скорее всего, оно сможет проявляться в год перед массовым созреванием. На используемых для анализа кривых скорости роста рыб стрелками показан возраст первого нереста (если массовое созревание происходит не в один год, то стрелок две).

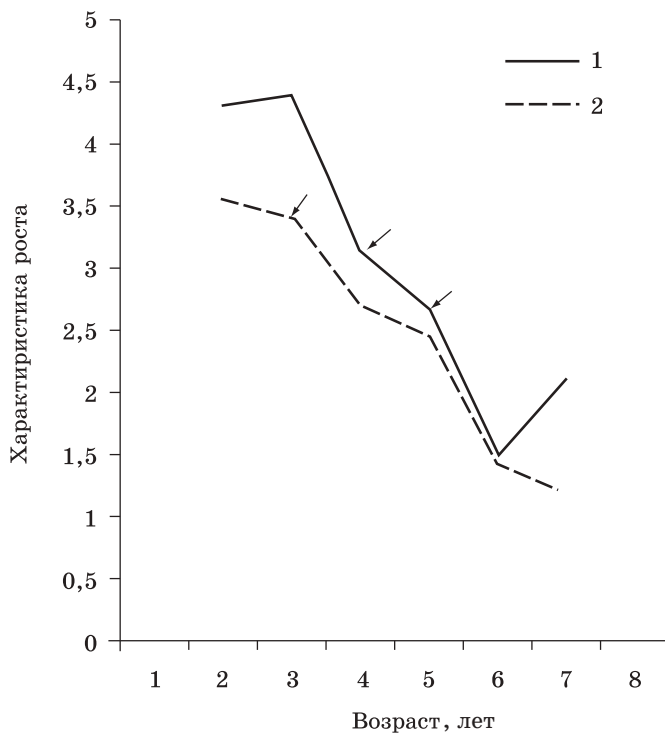


Рис. 1. Динамика скорости роста серебряного карася (1) и амурского чебака (2)

роста начинается с запозданием по отношению к созреванию (табл. 1): характеристика роста ко времени начала наступления половой зрелости (3 года) возрастает с 4,2 до 4,95, затем немного снижается на 4-м году жизни, когда наступает массовое созревание, и уже на 5-м году жизни с запозданием происходит значительное снижение темпа роста, которое с приостановкой на 9-м году продолжается до конца жизни. Так что и здесь четкой периодичности не прослеживается.

Очень своеобразная картина наблюдается у язя (табл. 2) [Атлас, 1949] — подъем темпа роста в период массового созревания на 4-м году жизни, в конце его — резкий спад с последующей относительной стабилизацией. Однако в случае с язем все же можно говорить о периодичности роста, связанной с созреванием.

У серебряного карася из озера Болонь [Никольский, 1956] (рис. 1), снижение характеристики роста совпадает с началом созревания, приходящегося на возраст 3+ — 5+. У амурского чебака (см. рис. 1) на протяжении всей жизни наблюдается снижение величины характеристики роста. Если судить только по представленной на рисунке кривой, то выявить время созревания вряд ли возможно. По-видимому, то же самое можно сказать о росте черного и белого амуров, а также амурского сазана (рис. 2). Так что из 5-ти видов карповых бассейна Амура только у одного вида — серебряного карася — можно выделить быстрый рост до созревания и замедленный рост после созревания. У остальных заметного влияния созревания на скорость роста не наблюдается.

У леща из нижней Волги [Атлас, 1949] снижение темпа

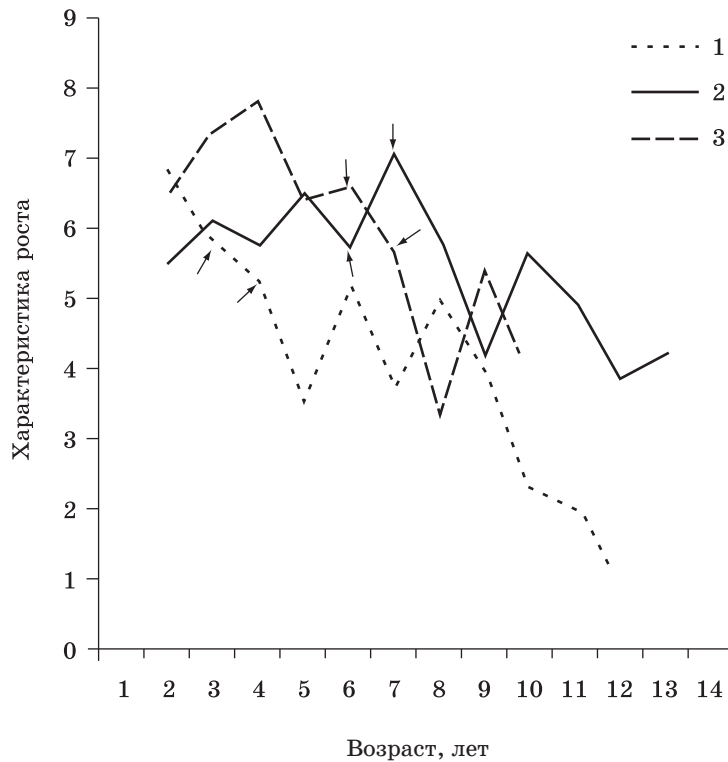


Рис. 2. Динамика скорости роста амурского сазана (1), черного (2) и белого (3) амуров

Характеристика роста леща нижней Волги

Таблица 1

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6
Длина, см	7,5	13,2	19,2	24,3	28,2	31,3
Характеристика роста	4,2	4,95	4,5	3,5	2,9	2,5
Возраст, лет	7	8	9	10	11	12
Длина, см	33,9	35,7	37,5	39,2	40,6	41,3
Характеристика роста	1,7	1,8	1,6	1,3	0,7	

Характеристика роста язя средней Волги

Таблица 2

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6
Длина, см	6,1	11,2	15,7	20,0	22,3	25,3
Характеристика роста	3,7	3,8	5,3	2,2	2,8	2,9
Возраст, лет	7	8	9	10	11	12
Длина, см	28,9	30,9	32,8	34,6	37,8	39,4
Характеристика роста	2,0	1,8	1,7	3,0	1,6	

У жереха высокий в среднем темп роста мы видим на протяжении всего периода созревания (табл. 3) [Атлас, 1949] в 3–5-летнем возрасте.

Таблица 3

Характеристика роста жереха средней Волги

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6	7
Длина, см	10,7	19,7	26,0	30,5	36,6	40,8	42,0
Характеристика роста	6,5	5,5	4,1	5,6	4,0	1,1	

У донского судака (там же) резкое снижение скорости роста наблюдается на 3-м году жизни — до созревания, или в самом начале его, а потом скорость роста более или менее стабильна (табл. 4).

Таблица 4

Характеристика роста донского судака

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6	7
Длина, см	16,9	32,0	37,4	42,3	47,9	54,4	60,9
Характеристика роста	10,8	5,0	4,6	5,2	6,1	6,1	

Совершенно по-другому растет судак в озере Ильмень (там же). У него мы также не обнаруживаем связи между ростом и созреванием (табл. 5).

Таблица 5

Характеристика роста судака озера Ильмень

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина, см	15,0	25,0	35,0	43,0	51,0	58,0	63,0	68,0	71,0
Характеристика роста	7,7	8,4	7,2	7,3	6,6	4,8	4,8	3,0	

У окуня из Ладожского озера и озера Чаны (там же) можно выделить два периода роста (табл. 6), но по-видимому они не связаны с созреванием, поскольку резкое снижение характеристики роста окуня обеих популяций происходит только на 6-м году жизни, т.е. после достижения половозрелости, во всяком случае у окуня оз. Чаны (в Ладожском озере созревание более растянутое).

Таблица 6

Характеристика роста окуня

Ладожское озеро						
Возраст, лет	1	2	3	4	5	6
Длина, см	5,8	9,7	13,7	16,8	20,2	22,7
Характеристика роста	3,0	3,4	2,8	3,1	2,4	2,1
Возраст, лет	7	8	9	10	11	
Длина, см	24,9	26,8	28,5	30,1	30,8	
Характеристика роста	1,8	1,7	1,5	0,7		
Озеро Чаны						
Возраст, лет	1	2	3	4	5	6
Длина, см	9,6	15,0	19,5	22,7	25,9	28,2
Характеристика роста	4,3	3,9	3,0	2,2	2,2	2,3
Возраст, лет	7	8	9			
Длина, см	30,6	35,3	36,5			
Характеристика роста	4,4	1,1				

Не наблюдается периодичности роста, связанной с созреванием, у амурской щуки (рис. 3), созревающей в возрасте 2–4-х лет, амурских осетра и тайменя (табл. 7, 8), созревающих соответственно в возрасте 9–10 и 4–6-ти лет [Никольский, 1956].

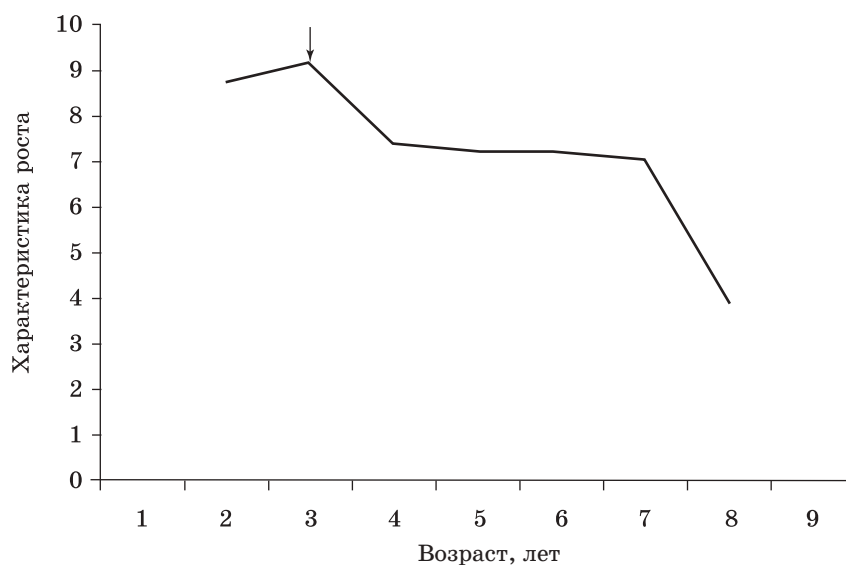


Рис. 3. Динамика скорости роста амурской щуки

Таблица 7

Характеристика роста амурского осетра

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6
Длина, см	15,8	27,3	38,7	51,0	67,9	79,1
Характеристика роста	8,7	9,6	10,6	14,6	10,5	7,5
Возраст, лет	7	8	9	10	11	12
Длина, см	87,0	91,5	99,8	108,5	116,5	125
Характеристика роста	4,4	8,0	8,3	8,3	7,8	

Таблица 8

Характеристика роста амурского тайменя

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6	
Длина, см	10,3	20,8	31,5	41,4	52,3	63,2	
Характеристика роста	7,3	8,6	8,6	9,6	9,9	8,7	
Возраст, лет	7	8	9	10	11	12	13
Длина, см	72,5	82,5	92,3	103,5	113,8	120,2	128
Характеристика роста	9,4	9,3	10,6	9,8	6,0	7,8	

Исключительно своеобразен линейный рост у налима *Lota lota* [Яржомбек, 1998]. Характеристика роста колеблется на уровне 4,0–4,8 до 18-летнего возраста и только потом снижается до 3,9–3,8. А длина тела на протяжении всей жизни увеличивается практически прямо пропорционально возрасту. Так что говорить о какой бы то ни было периодичности роста у налима не приходится.

Обратимся к морским рыбам. Тихоокеанская треска [Яржомбек, 1998], созревающая в возрасте 5–7-ти лет растет до 9-ти лет почти равномерно, и выявить время созревания по характеристике роста вряд ли возможно (табл. 9).

Таблица 9

Характеристика роста тихоокеанской трески

Возраст, лет	1	2	3	4	5
Длина, см	21,1	32,7	41,1	50,2	59,1
Характеристика роста	9,3	7,5	8,2	8,1	7,6
Возраст, лет	6	7	8	9	
Длина, см	67,1	76,5	84,9	89,6	
Характеристика роста	8,8	7,9	4,5		

У сайды Северного моря [Голубятникова, 1977] при массовом созревании (в 5-летнем возрасте 70% особей половозрелы) характеристика роста возрастает с 7,05 на 4-м году жизни до 8,3 на 5-м году. Затем она равномерно снижается — 6,9–6,2–5,1, а в возрасте 9-ти лет немного увеличивается — 5,5. К сожалению, в цитируемой работе нет данных о размерах сайды в возрасте 1 и 2-х лет, так что невозможно судить о том, как меняется темп роста в самом начале созревания. Но похоже, четкой периодичности, связанной с созреванием (в понимании В.В. Васнецова), не наблюдается.

У дальневосточной наваги у побережья Западной Камчатки [Яржомбек, 1998] созревание происходит в возрасте 3–5-ти лет. В то же время характеристика роста уменьшается уже на 3-м году (когда только начинается созревание), резко снижается на 4-м году, а затем вновь увеличивается на 5-м и 6-м годах жизни, а уже после падает до минимальных значений (табл. 10). Аналогичная картина наблюдается и у наваги Японского моря.

Таблица 10

Характеристика роста дальневосточной наваги

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6
Длина, см	16,9	27,3	34,0	35,6	39,6	46,6
Характеристика роста	8,8	5,7	1,6	4,1	5,5	1,1
Возраст, лет	7	8	9	10	11	12
Длина, см	47,4	48,2	49,2	51,2	51,5	52,5
Характеристика роста	1,1	1,1	1,1	1,2	1,2	

Связать эти изменения с созреванием вряд ли возможно, поскольку резкое снижение скорости роста рыб происходит только через год после полного созревания, а непосредственно после созревания скорость роста даже возрастает.

В.П. Шунтов с соавторами [1993] привели довольно подробные данные по росту минтая Берингова моря. На рис. 4 приведена характеристика роста минтая с Унимакского шельфа, из Олюторско-Карагинского и Наваринского районов. Видно, что темп роста самцов и самок несколько отличается. У самцов он довольно равномерно снижается, при этом связи с созреванием не проявляется. У самок же в период созревания наблюдается скачок роста. Не заметна связь роста с созреванием минтая Олюторско-Карагинского и Наваринского районов.

Не наблюдается связи темпа роста с созреванием у угольной рыбы [Яржомбек, 1998] (рис. 5).

Мы попытались определить эту связь у различных сельдей. У норвежских весеннерестующих сельдей [Лямин, 1966] созревание начинается с 4-годовалого возраста. И именно с этого возраста наблюдается снижение темпа роста: на 4-м году небольшое, а потом достаточно сильное вплоть до 6-летнего возраста (рис. 6). Это снижение скорости роста совпадает с периодом массового созревания.

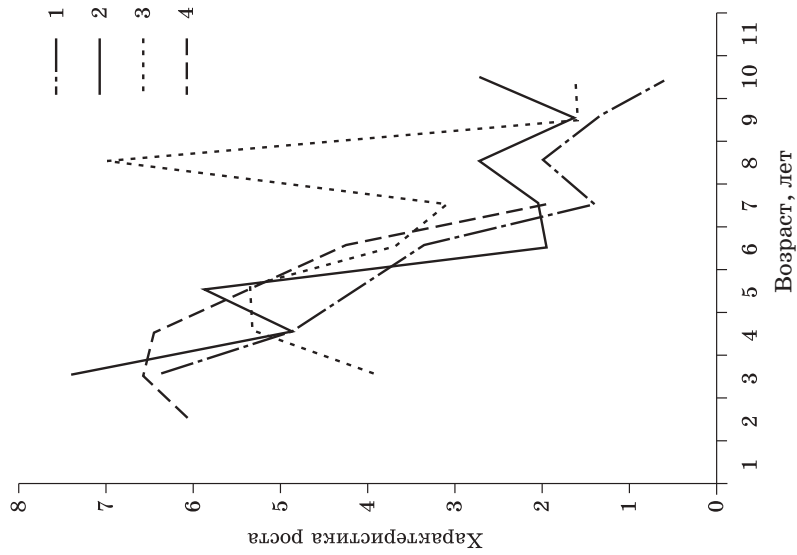


Рис. 4. Динамика скорости роста минтая — самок (1) и самцов (2) Унимакского района, минтая Наваринского района (3) и Олюторско-Карагинского района (4)

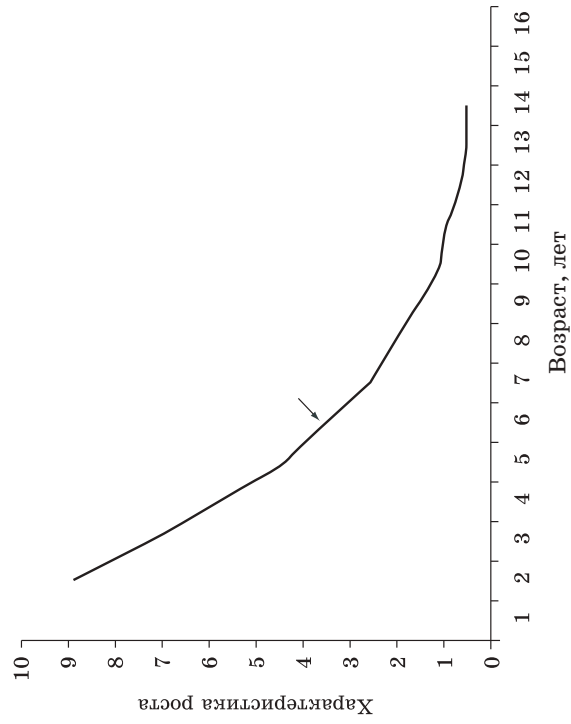


Рис. 5. Динамика скорости роста угольной рыбы

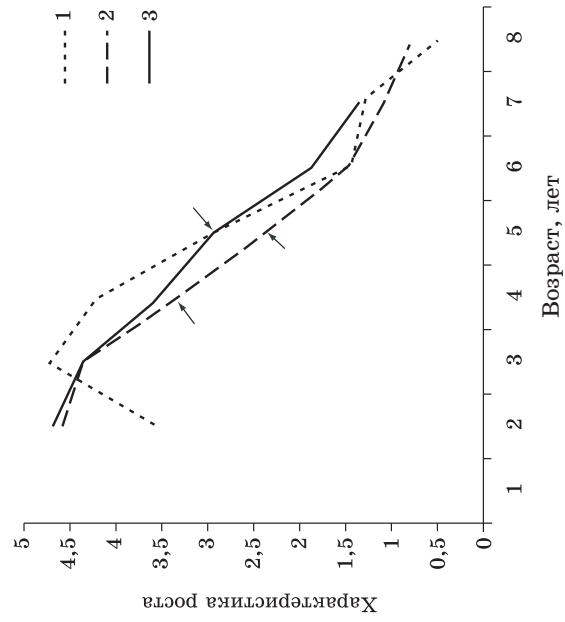


Рис. 6. Динамика скорости роста корфокарагинской (1), охотской (2) и норвежской (3) сельдей

ния. Полностью эта сельдь становится половозрелой к 10-ти годам [Торесен, 1990), что, возможно, и обуславливает дальнейшее, хоть и менее интенсивное, снижение скорости роста до 9-летнего возраста, а затем почти стабилен низкий темп роста. Сходные результаты были получены нами в отношении той же сельди и по материалам Н.П. Бирюкова [1956].

Мы рассмотрели динамику скорости роста мелкой кандалакшской сельди (наши данные) и также обнаружили ее снижение на 3–4-м годах, т.е. в период массового созревания. В то же время при рассмотрении роста охотской сельди [Тюрнин, Елкин, 1977] следует отметить начало снижения (см. рис. 6) скорости роста рыб до начала массового созревания. И снижение скорости роста продолжается в том же темпе и после полного созревания. Так что, не зная сроков созревания, определить их по характеру роста не представляется возможным. В еще большей мере это относится к росту корфокарагинской сельди [Качина, 1981] (см. рис. 6).

У самцов охотской сельди (наши данные) скорость роста снижалась на протяжении всей жизни рыб данного поколения, массовое созревание которого приходится на 5-й год жизни. А на 6-м году жизни снижение скорости роста становится менее резким. Если рассматривать цифровые значения характеристики роста самцов охотской сельди и группировать их, как это делал В.В. Васнецов, то при разных вариантах группировки мы во всех случаях получим значимо отличающиеся осредненные показатели. Группируем значения для возрастов 2 и 3 года — средняя характеристика роста 4,23, для возрастов 4, 5, 6 лет — 2,13, для возрастов 7 и 8 лет — 0,82, группируем по-другому: 2, 3 и 4 года — 3,82; 5 и 6 лет — 1,69, 7 и 8 лет — 0,82 и т.д. Так что говорить в данном случае о четкой периодичности, вряд ли, возможно.

Мы попытались проследить связь роста с созреванием у отдельных особей охотской сельди (рис. 7, А). Данные по росту получены обратным расчислением, возраст созревания — по нерестовым отметкам. Картина получилась довольно пестрая. Из 8-ми самок только у 2-х особей можно определенно связать снижение темпа роста с созреванием, у других резкое снижение начинается раньше или продолжается и после созревания, а у двух особей либо замедлялось, либо сменялось увеличением скорости роста.

У самцов (см. рис. 7, Б) в одном случае созреванию также предшествовало повышение скорости роста. В остальных 6-ти случаях созревание происходило после достаточно заметного снижения скорости роста. Так что в результате анализа индивидуального роста рыб мы считаем возможным сделать вывод о том, что связь периодичности роста с созреванием не является обязательной.

Мы предположили, что наличие или отсутствие периодичности может быть непосредственно связано с обеспеченностью рыбы пищей. В работе Т.Ф. Качиной [1981] мы нашли данные о росте двух групп поколений (рис. 8). Как видно на рис. 8, одна группа поколений стабильно росла лучше другой. И в этой группе скорость роста снижалась с возрастом достаточно равномерно на протяжении всех 8-ми лет жизни, сколько-нибудь заметного падения ее при созревании не наблюдается. В то же время у второй группы с худшей по-видимому обеспеченностью пищей именно на время массового созревания пришлось наиболее значительное снижение скорости роста. Эти данные не столь уж убедительны, но по-видимому, наше предположение о влиянии обеспеченности пищей на наличие или отсутствие связи скорости роста с половым созреванием действительно имеет под собой основания. Полагаем, что имеет смысл продолжить исследования в этом направлении.

Обобщая приведенные данные, следует заметить, что из 22-х проверенных видов и подвидов рыб только у 4-х обнаружена достаточно определенная периодичность скорости роста, связанная с созреванием. У отдельных особей охотской сельди одного поколения такая периодичность не является обязательной, причем у самцов она наблюдается чаще, чем у самок.

Начиная наше исследование, мы стремились выяснить: периодичность роста рыб, связанная с созреванием, является правилом или исключением. Резуль-

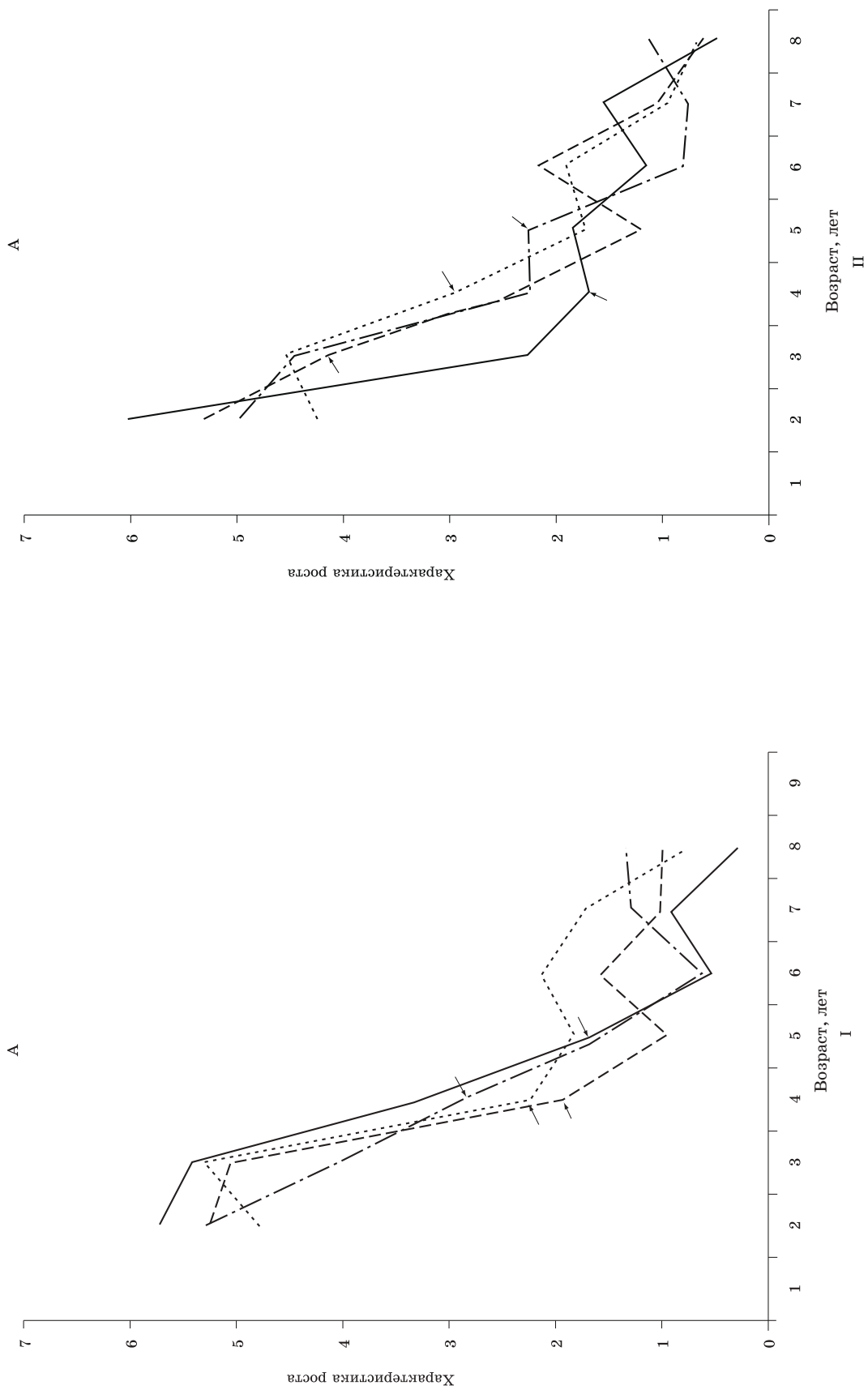


Рис. 7. Динамика скорости роста охотской сельди самок (А) и самцов (В);
 I, II — для удобства восприятия рыбы разделены на группы по 4 особи

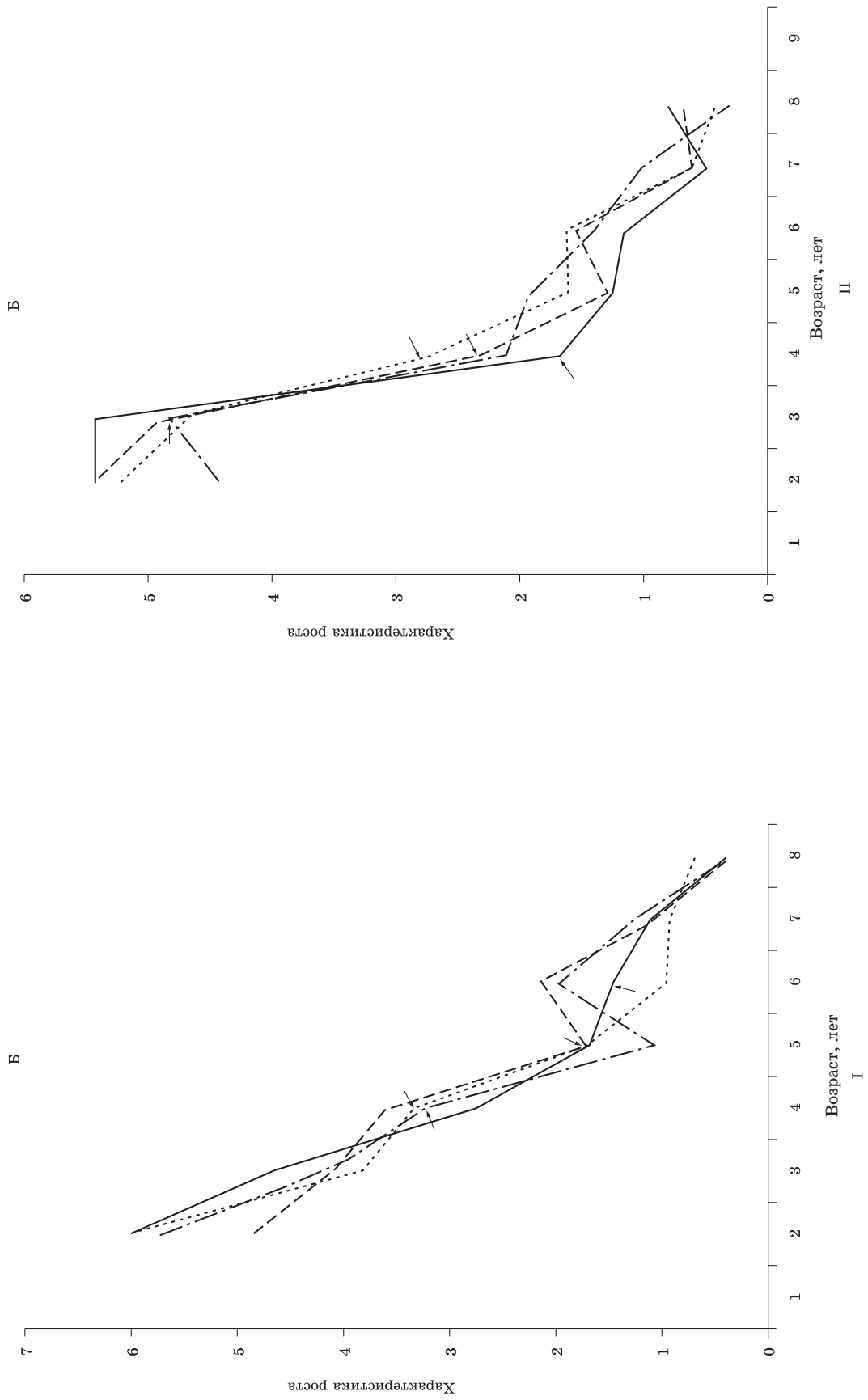


Рис. 7. (Окончание) Динамика скорости роста охотской сельди самок (А) и самцов (Б);
 I, II — для удобства восприятия рыбы разделены на группы по 4 особи

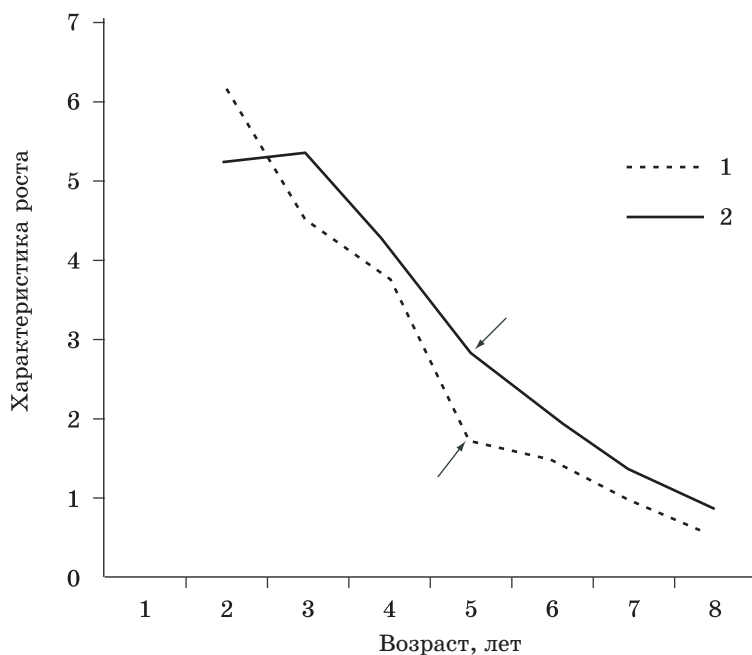


Рис. 8. Динамика скорости роста корфокарагинской сельди поколений с ускоренным ростом (1) и с замедленным ростом (2)

таты говорят сами за себя. По-видимому, связь роста с созреванием, которую многие считали вполне закономерной, все же скорее может считаться исключением.

Представляется целесообразным дальнейшее изучение данного вопроса для выявления условий, при которых эта связь имеет место.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Н.П. 1956. Использование результатов расчисления роста атлантическо-скандинавских сельдей для различения стад и изучения путей миграций // Вопросы ихтиологии. Вып.6. С.47–54.
- Васнецов В.В. 1934. Опыт сравнительного анализа роста карповых рыб // Зоологический журнал. Т.13. №3. С.540–583.
- Голубятникова И.П. 1977. Оценка запаса сайды Северного моря // Труды ВНИРО. Т.121. С.53–57.
- Качина Т.Ф. 1981. Сельдь западной части Берингова моря. М.: Легкая и пищевая промышленность. 121с.
- Лямин К.А. 1966. Биологическая характеристика и плодовитость весеннерестующей сельди (*Clupea harengus harengus* L.) в Норвежском море // Труды ПИНРО. Вып.17. С.147–156.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: АНСССР. 551 с.
- Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука. 365 с.
- Промысловые рыбы СССР. 1949. Атлас. М.: Пищепромиздат. 787 с.
- Торесен Р. 1990. Динамика изменений роста и созревания норвежской весеннерестующей сельди и путассу Северо-Восточной Атлантики // Сборник докладов 4-го советско-норвежского симпозиума. Мурманск.: Мурманское книжное издательство. С.1732–196.
- Тюрнин Б.В., Елкин Е.Я. 1984. Некоторые биологические основы регулирования промысла охотской сельди // Рыбное хозяйство. №11. С.17–18.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: АНСССР. 163 с.
- Чугунова Н.И. 1961. О закономерностях роста рыб и их значениях в динамике популяций // Труды совещания по динамике численности рыб. М.: АНСССР. С.94–107
- Шмальгаузен И.И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.: Биомедгиз. С.8–60.
- Шунтов В.П. и др. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток.: ТИНРО. 426 с.
- Яржомбек А.А. 1998. Справочные материалы по росту рыб. Тресковые рыбы. М.: ВНИРО. 43 с.

УДК 639.2.053.7(265.53)

ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ В СООБЩЕСТВЕ РЫБ ОХОТСКОГО МОРЯ НА ШЕЛЬФЕ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

В.В. Кузнецов, Е.Н. Кузнецова (ВНИРО)

В свое время Г.С. Карзинкин [1952] отмечал: «органическое вещество лишь частично поступает в русло воспроизводства кормовых организмов, но и поступающее в это русло далеко неполно связано с продукцией нужного человеку биопродукта, а растрачивается на развитие в водоеме вредных для основного промыслового организма конкурентов, всякого рода сорных рыб и беспозвоночных животных. ...С удалением конкурентов увеличивается действительная продуктивность водоема» (с.102). Ссылаясь на работы А.А. Шорыгина [1939, 1946а, 1946б, 1948], исследовавшего конкурентные отношения в ихтиофауне Каспийского моря, Г.С. Карзинкин одобрительно относился к рекомендации указанного автора организовать промысел бычков, «в результате чего должны улучшиться условия для ряда ценных промысловых рыб» (там же). Он отмечал: «...человек своим промыслом, чаще всего бессознательно, влияет на продуктивные свойства водоема» (с. 122).

Эти затронутые Г.С. Карзинкиным проблемы не менее актуальны и сейчас. Приведенные ниже материалы по Охотскому морю являются свидетельством справедливости данного утверждения.

Доминирующим членом сообщества рыб Охотского моря и ряда других акваторий северной части Тихого океана является минтай *Theragra chalcogramma*. Это объект номер один современного российского рыболовства и один из важнейших объектов мирового рыболовства. В 90-х годах вылов минтая в Охотском море превысил 2 млн.т. В сообществе рыб этого моря, по имеющимся оценкам [Шунтов и др., 1993], на минтай приходится 40% всей биомассы, хотя, как будет показано, на шельфе Западной Камчатки в нерестовый период его доля значительно выше. Шельф Западной Камчатки является важнейшим районом нереста минтая. Здесь же происходит нагул его молоди и взрослых рыб.

В 1996–2000 гг. в этом районе мы проводили исследования изменений численности минтая в преднерестовый и нерестовый сезоны, на которые приходится основной его вылов. В процессе этих исследований наряду с количественными показателями изменений численности минтая получены также свидетельства значительных перемен в составе сообщества рыб. Зарегистрированное резкое сокращение численности минтая, по-видимому, является важным событием в жизни сообщества рыб и других гидробионтов, поскольку мощная популяция такого эврибионта и эврифага, каким является минтай, представляет собой важнейший компонент биотической среды других видов.

М а т е р и а л и м е т о д и к а . Работа проводилась у Западной Камчатки, между 52 и 57° с.ш. от территориальных вод до 153°30' в.д., на среднетоннажных судах с января по апрель, однако сроки начала и окончания работ менялись по годам. Суда были вооружены донными и пелагическими тралами, промысловыми эхолотами. Тралы также были оснащены эхолотами. В основном использовались судовые эхолоты KODEN CHROMASCOPE CVS-8806 и FURUNO VIDEO SOUNDER, MODEL FCV-140. Преимущественно применялись донные

тралы, имеющие следующие характеристики: расстояние между распорными досками в рабочем состоянии 110–130 м, горизонтальное раскрытие собственно трала 30–45 м, вертикальное раскрытие 4,5–7 м, размеры досок 2,7 × 4,15 м, минимальный размер ячеи в кутце 57 мм. При проведении расчетов в качестве горизонтального раскрытия донного трала рассматривали расстояние между досками в рабочем состоянии.

По ряду причин имеющиеся методики оценки численности минтая нам представлялись недостаточно надежными [Кузнецов, 1996а, 1996б, 1997], в связи с этим в 1996 г. нами была разработана методика прямого учета запаса минтая, основанная на визуальных количественных регистрациях состояния акустической записи с расчислением индексов обилия рыбы и последующим определением потенциального улова минтая во всей толще воды на основе эмпирически установленной связи между уловами и индексами обилия рыбы в обловленном слое [Котенев и др., 1998; Кузнецов, Грузевич, 2000].

Коэффициенты корреляции между полученными индексами обилия и уловами минтая варьировали по годам в пределах от +0,71 до +0,91, что обеспечивало достаточно надежную базу для определения потенциального улова на основе индексов обилия. Под потенциальным уловом понимается суммарный вылов минтая на обследованной акватории, который мог бы быть получен в результате однократного облова всей толщи воды тралом, характеризующимся теми показателями уловистости, которые были свойственны использованному тралу при работе в придонном горизонте. Разделив потенциальный улов на коэффициент уловистости трала (точная величина которого никогда не бывает известна), можно получить оценку биомассы.

В 1996–1998 гг. в течение сезона проводили по пять съемок длительностью около 10 дней каждая. В 1999 г. удалось провести лишь одну съемку. В 2000 г. провели три съемки, последняя из которых из-за ограниченности ресурсного обеспечения и времени была фрагментарной. В процессе съемок судно двигалось галсами для выявления концентраций минтая, при этом регистрировали состояние акустической записи, а также выполняли траления. За время работы на шельфе было выполнено 275 тралений, проведено 7130 регистраций состояния акустической записи.

Работа с уловом сводилась к определению его величины объемно-весовым методом, видового состава, проведению биологического анализа и промеров рыб. Видовой состав улова определяли на основе неселективного взвешивания его части. В качестве дополнительного показателя использована частота встречаемости того или иного вида в уловах (процент уловов с наличием данного вида). Длину рыб определяли по Смитту до ближайшего сантиметра, возраст рыб — по поперечному слому отолита [Chilton, Beamish, 1982].

Результаты. Состояние абиотической среды. Зимы 1996–1997 гг. характеризовались относительно высокими температурами воздуха и воды в районе наблюдений и практическим отсутствием ледового покрова, исключая некоторые прибрежные участки. Лед не являлся помехой для производства съемок.

В 1998 г. резко изменилось состояние абиотической среды обитания рыб. Глубокие циклоны, зарождавшиеся в Юго-Восточной Азии, в указанном году в большинстве случаев не несли теплых воздушных масс в район Охотского моря, как в предыдущие годы, но, перемещаясь на северо-восток, выходили на широту Охотского моря в Тихом океане далеко за пределами моря. На Охотское море распространилось влияние континента, обусловившее значительное понижение температуры. В результате большая часть моря покрылась льдом. В 1999 и 2000 гг. ситуация в значительной мере повторилась. Низкие температуры воды, очевидно, способствовали задержке нереста минтая, а суровые ледовые условия временами затрудняли обследование акватории. Произошло некоторое смещение к западу, на большие глубины, районов массового нереста минтая. Сильное замерзание моря, вероятно, сказалось на системе циркуляции вод.

Мониторинг изменений биомассы минтая. Наши съемки показали значительные сезонные изменения потенциального улова минтая в исследованном районе [Котенев и др., 1998; Кузнецов, Грузевич, 2000], связанные с процессами разной природы. В преднерестовый период происходит естественный про-

цесс концентрации половозрелых рыб и смещения их скоплений в районы нереста, затем осуществляется нерест и наблюдается рассредоточение отнерестовавших особей. Одновременно происходит значительное промысловое изъятие, которое тормозит процесс образования плотных скоплений, а затем ускоряет их исчезновение.

В 1996 г. при относительно высокой численности минтая максимальная биомасса в районе наблюдений отмечалась в первой декаде марта. В 1997 г. момент кульминации пришелся на третью декаду марта. В апреле наблюдалось рассредоточение скоплений. В 1998 г., судя по изменению биологических показателей рыб, моментом кульминации также явилась третья декада марта, однако максимальный потенциальный улов пришелся на январь. Это связано с очень высоким промысловым прессом. Образующиеся концентрации подвергались интенсивному облову и нередко практически исчезали или рассредоточивались за 1–2 дня. В 1999 г. в связи с холодной погодой процессы, связанные с нерестом минтая, протекали с некоторым запаздыванием. Все же мы предполагаем, что период кульминации величины биомассы в районе наблюдений ко времени проведения единственной съемки этого года (27 марта — 9 апреля) уже миновал. В 2000 г. максимальный потенциальный улов был зафиксирован в первой половине апреля (вторая съемка), однако наиболее плотные концентрации были обнаружены при проведении 3-й съемки во второй половине апреля. Помимо того, в 2000 г. подавляющее большинство особей в пробах приходилось на преднерестовых рыб, что свидетельствовало о значительной задержке массового нереста. Возможно, в период после проведения 2-й съемки численность и биомасса минтая на шельфе могли возрасти. Кроме того, в 2000 г. имел место некоторый недоучет запаса из-за ограничения района работ с востока 155° в.д., а не границей территориальных вод, как было ранее.

В 1996 г. максимальный зафиксированный потенциальный улов минтая составил 4,35 млн.т, в 1997 г. — 1,49 млн.т (т.е. был в 2,9 раза ниже, чем в 1996 г.), а в 1998 г. — 0,67 млн.т (т.е. сравнительно с уловом предыдущего года уменьшился в 2,2 раза). В 1999 г. съемка показала потенциальный улов в 0,15 млн.т. Из-за тяжелых ледовых условий всю намеченную акваторию обследовать не удалось. Оптимально с учетом основных нерестовых скоплений при отсутствии помех акватория была обследована в начале апреля 1997 г. Исходя из средних показателей потенциального улова в 1999 г., для этого года был проведен перерасчет на площадь оптимального учета (7319 миль²). Откорректированный таким образом общий потенциальный улов составил 0,26 млн.т, что в 9 раз ниже, чем в начале апреля 1996 г., в 13 раз ниже, чем во второй половине марта 1996 г., в 4 раза ниже, чем в начале апреля 1997 г., в 2 раза ниже, чем в конце марта 1998 г. От 1998 к 1999 г. средние показатели плотности снизились в 2,2 раза.

Следовательно, с 1996 г. наблюдалось стремительное снижение численности минтая, и на 1999 г. ее стабилизации не произошло даже на низком уровне. В 2000 г. на обследованной акватории общий потенциальный улов составил 0,47 млн.т. По указанным выше причинам эта оценка является несколько заниженной. Таким образом, произошло существенное увеличение потенциального улова минтая, хотя репродуктивный потенциал стада остается на низком уровне из-за малой величины его биомассы, большого процента молодежи и относительно большой доли самцов в скоплениях минтая в 2000 г.

Изменения в составе сообщества рыб и кратковременная вспышка численности сахалинской лиманды *Limanda sakhalinensis*. В 1996 г. практически вся акустическая запись в районе наблюдений на шельфе определялась наличием скоплений минтая. В уловах (51 траление) минтай по массе составил 97,5%. На весь прилов к минтаю, включающий треску *Gadus morhua*, навагу *Eleginus gracilis*, камбаловых *Pleuronectidae*, бычков *Cottidae*, крабов и другие объекты, приходилось 2,5% по массе.

В 1997 г. минтай по массе в уловах составил 96,8% (66 тралений). По-прежнему практически вся акустическая запись в районе наблюдений определялась наличием скоплений минтая. Белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis* по массе составил 0,8%, черный *Reinhardtius matsuurae* и стрелозубый *Atheresthes evermanni* вместе — 0,1%, прочие камбалы — 0,4%, другие объекты — 1,9%.

При низкой доле камбаловых и других рыб по массе встречаемость их в уловах была довольно велика: палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon* — 69,7%, сахалинская *Limanda sakhalinensis* — 47,0%, желтоперая *Limanda aspera* — 37,9%, белокорый палтус *H. stenolepis* — 33,3%, звездчатая камбала *Pleuronectes stellatus* — 27,3%, стрелозубый палтус *A. evermanni* — 19,7%, двухлинейная камбала *Lepidopsetta bilineata* — 10,6%, черный палтус *R. matsuurae* — 7,6%. Из других рыб высокой встречаемостью характеризовались многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (84,8%) и треска *G. morhua* (74,2%). Доля камбал в сообществе была незначительна, однако достаточно высокая их встречаемость свидетельствует о пригодности для них местообитания в районах нереста минтая.

В 1998 г. ситуация резко изменилась. В поверхностном и средних, а временами и в придонных слоях воды появилась более или менее плотная запись «неминтаевой» природы. Прицельные пелагические траления, проведенные в толще воды в слоях такой записи (рис. 1), давали уловы, на 95–100% состоящие из особей *L. sakhalinensis*. Судно располагало незначительной квотой на вылов камбал. В связи с тем, что визуально эхозапись скоплений сахалинской лиманды можно было отличить от записи минтая, имелась реальная возможность избежать облова ее скоплений, в особенности, когда лиманда держалась в пелагиали, что было для нее характерно. При донном распределении камбал судовой эхолот их не показывал, однако наличие скоплений можно было определить в процессе траления по записи на экране эхолота трала. Обеспокоенные приближающимся грунтропом камбалы несколько приподнимались над дном и фиксировались на экране. Без траления можно было предположить, что на дне находится скопление *L. sakhalinensis*, если на экране судового эхолота были видны «шлейфы» записи, идущие от «камбального» пелагического скопления к дну. Информацию о наличии скоплений камбал иногда можно было получить по радио от других судов.



Рис. 1. Акустическая запись пелагического скопления *Limanda sakhalinensis*

Несмотря на избирательный облов скоплений именно минтая, доля его в уловах на шельфе существенно снизилась и составила 80,6%. Камбаловые рыбы вышли на второе место, составив 8,6%. Затем в порядке убывания следовали прочие *Gadidae* (треска *G. morhua* и навага *E. gracilis* — 5,5%) и *Cottidae* (4,3%). На ценные крупные промысловые виды камбаловых (палтусы: белокорый *H. stenolepis*, стрелозубый *A. evermanni* и черный *R. matsuurae*) в улове пришлось лишь 0,4%. Основу прилова камбал составляли *L. sakhalinensis* и *L. aspera*.

В тех случаях, когда не удавалось определить наличие камбал на дне и проводились траления в местах их обитания, уловы бывали весьма значительны. Так, в феврале при тралении на изобате 120 м на широте 54°50' камбалы составили в улове 69%, из них два вида *Limanda* приблизительно в равном числе. Улов камбал составил при этом 353 т/милю² или 109 т на 1 ч траления. В марте на изобате 136 м на широте 54°23' камбалы в улове составили 48%, в том числе два вида *Limanda* — 46%. Улов камбал на милю² составил 109 т, а на 1 ч траления — 32 т.

Появление камбал явилось «головной болью» для промысловиков из-за отсутствия соответствующих квот на их вылов и малой рыночной стоимости. В связи с теми предосторожностями, которые принимались для предотвраще-

ния вылова камбал, процент их в улове был значительно ниже, чем в водоеме. Весьма приблизительно можно констатировать, что акустическая запись «камбального» типа по плотности, вертикальному развитию и распространенности в средней и южной частях обследованного района была сопоставима с записью минтая или превосходила ее. Минтая в 1998 г у Западной Камчатки было выловлено более 800 тыс.т. На основании этого можно хотя бы приблизительно представить обилие сахалинской лиманды.

Следует отметить, что и ранее, в 1980 г., *L.sakhalinensis* отмечалась как наиболее многочисленный вид камбал у берегов Западной Камчатки. Однако средний улов на траление в октябре составлял здесь 0,067 т. [Фадеев, 1987].

В 1999 г. повторилась ситуация 1998 г. Большое распространение имела запись «неминтаевой» природы. Прицельное пелагическое траление показало, что эта запись определяется скоплениями *L. sakhalinensis*, хотя нельзя утверждать, что в ее образовании местами не участвуют другие объекты. Донные траления на шельфе выполнялись в тех местах, где характер записи свидетельствовал о наличии минтая. Тем не менее, доля в уловах этого доминирующего вида снизилась до 72,5%. Доля камбал составила 5,7%. Среди них в уловах преобладали палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon* (1,8%) и белокорый палтус *H. stenolepis* (1,5%). Доля *L. sakhalinensis* в донных уловах была мала (0,6%), но в пелагиали лиманда была многочисленна. Среди других рыб преобладали *Cottidae* (10,3%) и прочие *Gadidae* (треска *G. morhua* и навага *E. gracilis* вместе — 7,5%). В отчетных материалах российских промысловых судов также появились сообщения о значительном прилове камбал при промысле минтая.

В 2000 г. пелагическая запись «камбального» типа встречалась лишь изредка и невысокой плотности. В марте минтай составлял в уловах по массе 71%. На втором месте была желтоперая камбала (16%), распределявшаяся по акватории очень неравномерно, около 3% составляли *Cottidae*, столько же — прочие *Gadidae*. В первой половине апреля минтай по массе составил в уловах 89%, на втором месте по массе был представитель сем. *Cottidae* *Gymnocanthus detrisus* (6,7%), на третьем — палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon* (1,4%), на четвертом — прочие *Gadidae* (1,3%)

Сведения по биологической характеристике *L. sakhalinensis*. Данный вид представляет особый интерес, поскольку нам пришлось наблюдать кратковременную вспышку его численности. На рис. 2 показаны размерные ряды сахалинской лиманды в 1998 и 1999 гг. Модальные размеры за год увеличились на 2–3 см, что обусловлено как ростом рыб за год, так и изменением соотношения полов. В 1998 г. самцы в выборке составляли 36%, самки — 64% (n=198). Сред-

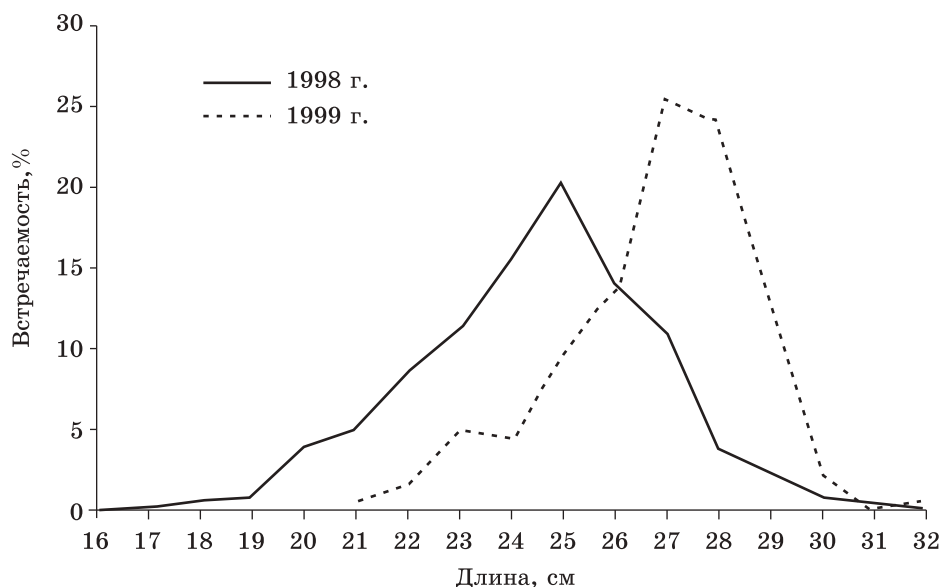


Рис. 2. Размерный состав *Limanda sakhalinensis* из траловых уловов на западнокамчатском шельфе (n = 752)

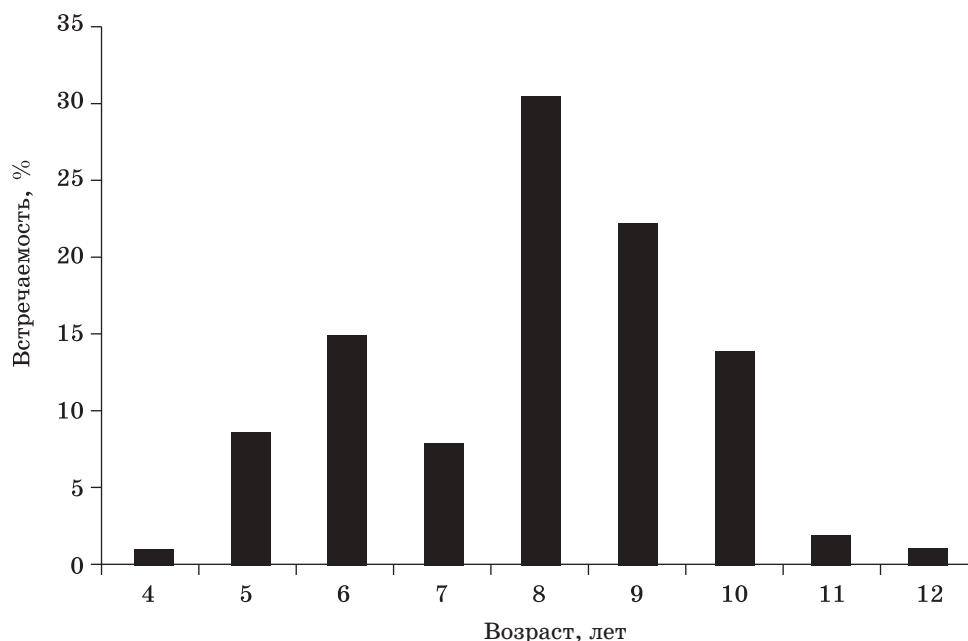


Рис. 3. Возрастной состав *Limanda sachalinensis* из траловых уловов на западнокамчатском шельфе в 1999 г. (n = 110)

няя длина самцов составляла 23,4 см, самок — 25,6 см. В 1999 г. самцы составили 4%, самки — 96% (n=179). Средняя длина самцов составила 25,0 см, самок — 26,9 см. Возрастной состав *L.sachalinensis* показан на рис. 3. Средний возраст самок составил 8 лет. На этот же возраст приходится модальная группа. Средний возраст малочисленных самцов 6,2 года.

Судя по возрастным определениям и размерным рядам, наиболее урожайным для сахалинской лиманды было поколение 1991 г. Судя по резкой убыли самцов от 1998 к 1999 г. и увеличению размеров рыб, в последующие годы урожайность *L. sachalinensis* снизилась. На основе этих данных мы ожидали снижения численности сахалинской лиманды [Кузнецов, Грузевич, 2000], что и произошло в действительности.

Желудки большинства особей в наблюдаемых нами скоплениях сахалинской лиманды были пустыми. Это были преднерестовые рыбы на 4-й стадии зрелости половых продуктов. Отдельные желудки содержали незначительное количество копепод и зуфаузиид. Это та же пища, которую потребляет минтай, но говорить на этих основаниях о конкурентных отношениях не приходится хотя бы потому, что потребление пищи лимандой в районе наблюдений было ограниченным.

L. aspera и *H. elassodon* также были представлены в уловах преимущественно крупными особями (29–35 см).

Обсуждение. С 1996 г. наблюдается стремительное снижение численности и биомассы минтая, доминирующего в сообществе рыб на шельфе Западной Камчатки. С 1998 г. в видовом составе рыб на этом шельфе зафиксированы существенные изменения. Доля минтая в уловах снизилась. Особый интерес представляет зарегистрированный нами впервые феномен кратковременной вспышки численности сахалинской лиманды, заселившей преимущественно пелагиаль в районах обитания минтая. При увеличении доли и абсолютной численности камбаловых рыб доля ценных промысловых видов существенно не возросла.

Важным событием в сложной системе происходящих перестроек, очевидно, является катастрофическое снижение численности минтая. Говоря о его причинах, надо отметить отсутствие высокоурожайных поколений в течение ряда лет. После 1994 г. наблюдается старение нерестового стада. Опаснейшим симптомом надвигающейся глубокой депрессии еще в период наших съемок 1996 г. было

отсутствие значительных пелагических скоплений минтая в районах шельфа и свала. Такие скопления, состоящие в значительной мере из молоди, отмечались раньше. В условиях отсутствия урожайных поколений в последние годы на популяцию осуществлялось мощное антропогенное воздействие, определяемое увеличением степени изъятия при уменьшающейся величине стада, а также созданием помех процессу нереста.

Несомненно, обширная экологическая ниша минтая в настоящее время в значительной мере освободилась, что может благоприятствовать потенциальным конкурентам. Однако надо отметить, что малоценные камбалы, а также и другие виды рыб в местах нереста минтая представлены в основном взрослыми особями, т.е. их появление здесь в 1998–1999 гг. было подготовлено появлением достаточно урожайных поколений в предыдущий период в других местах.

Изменение в составе сообщества рыб на шельфе Западной Камчатки в 1998–1999 гг. полностью совпало с резким изменением состояния абиотической среды, похолоданием вод Охотского моря и увеличением ледовитости. Весьма вероятно, что чрезмерное выхолаживание прибрежных вод и изменения в циркуляции способствовали распространению скоплений камбаловых и других рыб на районы нереста минтая. Однако снижение численности сахалинской лиманды в 2000 г. не было связано с новым изменением состояния среды. Оно произошло в результате естественной и промысловой смертности рыб урожайного поколения.

Возвращаясь к вопросу о причинах появления кратковременной вспышки численности *L. sakhalinensis* и имея в виду возможность отрицательного влияния друг на друга разновидовых популяций, вспоминаем, что в декабре 1990 г. в дополнение к традиционному российскому промыслу был начат нерегулируемый международный промысел минтая в центральной части Охотского моря. В 1991 г., по экспертным оценкам, вылов в этом районе составил 700 тыс. т, а в 1992 г. — 1 млн. т. Таким образом, общее изъятие из суперпопуляции минтая было почти вдвое выше того улова, который был определен как допустимый [Кузнецов, 1996]. Совпадение сроков появления урожайного поколения камбал со временем повышения промыслового пресса на суперпопуляцию минтая северной части Охотского моря не может служить доказательством существования причинно-следственной связи между этими явлениями. В начале 90-х годов увеличение изъятия не привело к снижению российских уловов минтая, и они продолжали нарастать. И все же весь обширный опыт использования человеком биологических ресурсов свидетельствует о том, что значительное промысловое изъятие или резкая убыль по другим причинам доминирующих в сообществе видов стимулируют рост численности их конкурентов.

Если снижение численности минтая способствует появлению урожайных поколений камбал и других гидробионтов, подпадающих под определение «сорных» [Карзинкин, 1952], то, учитывая современную глубокую депрессию численности минтая, можно и в дальнейшем ожидать, что их роль в сообществе будет значительной. Видимые изменения в структуре сообщества могут происходить резко, поскольку урожайность поколений морских рыб в значительной мере определяется абиотическими факторами и сильно варьирует по годам. Появление урожайных поколений трудно предсказуемо. Вспышки численности известны у многих видов рыб и других животных, и редко экологам удается привести в отношении их исчерпывающую информацию и практически никогда не удается их предсказать. Общеизвестный пример из области ихтиологии — японская сардина *Sardinops sagax melanosticta*, появляющаяся и исчезающая примерно раз в сто лет. Ее исследуют многие ученые, но никто не берется точно предсказать, когда появится новая вспышка численности, а о прошедших вспышках по крупицам собираются косвенные сведения (исключая две недавние, по которым имеются значительные материалы).

Зарегистрированная вспышка численности сахалинской лиманды представляет общеэкологический интерес. Появление ее было совершенно неожиданно. Вспышка численности наблюдалась у вида камбаловых, ведущего образ жизни пелагического планктофага, не типичный в целом для семейства. Интересны возможные экологические последствия этой кратковременной вспышки.

Обилие камбал, а также других рыб на нерестилищах минтая может сказываться неблагоприятно на выживаемости его икры и молоди. В связи с этим практический и теоретический интерес представляет урожайность поколений минтая 1998 и 1999 гг. рождения. Интересно также выяснить эффективность воспроизводства сахалинской лиманды в 1998 и 1999 гг. Ответ на последний вопрос получить не просто, так как сахалинская лиманда лишь частично облавливается исследовательскими донными тралами, поэтому необходимо также вести наблюдения за пелагиалью.

В целом, происходящие в сообществе изменения весьма неблагоприятны для промысла. Рыбопродуктивность района снизилась. Учетный улов минтая у Западной Камчатки с 1996 по 2000 гг. снизился с 1,25 до 0,33 млн. т, т.е. в 3,8 раза. Увеличившиеся в численности малоценные камбалы, а также *Cottidae* промыслом практически не используются, места их повышенных концентраций не облавливаются, в то же время прицельно облавливаются оставшиеся концентрации минтая. Хозяйственно значимой замены минтаю в данном районе пока не предвидится.

Необходимо максимально ограничивать изъятие минтая и повысить степень использования малоценных видов рыб, более широко проводить синэкологические наблюдения на шельфе, обращая особое внимание на происходящие изменения в популяциях *Pleuronectidae*, *Cottidae* и *Gadidae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Карзинкин Г.С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат. 342 с.
- Кузнецов В.В. 1996а. Об оценках абсолютной и относительной численности североохотоморского минтая // Рыбное хозяйство. №5. С.52–55.
- Кузнецов В.В. 1996б. Рыболовство в центральной части Охотского моря и состояние биологических ресурсов // Итоги шестой (заключительной) сессии конференции ООН по трансграничным рыбным запасам и запасам далеко мигрирующих рыб (Нью-Йорк, 1995). М.: ВНИРО. С.42–48.
- Кузнецов В.В. 1997. Об оценке запаса североохотоморского минтая по результатам икорных съемок 1996 г. // Рыбное хозяйство. №2. С.37–39.
- Кузнецов В.В., Грузевич А.К. 2000. Мониторинг запасов минтая // Рыбное хозяйство. М.: Вып.2. С.22–24.
- Котенев Б.Н., Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 1998. Запас восточноохотоморского минтая и его распределение в нерестовый период // Вопросы ихтиологии. Т.38. №6. С.776–786.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С. и Дулепова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 426 с.
- Шорыгин А.А. 1939. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых *Gobiidae* Каспийского моря // Зоологический журнал. Т.18. Вып.1. С.27–53.
- Шорыгин А.А. 1946а. Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб // Зоологический журнал. Т.25. Вып. 1. С.45–60.
- Шорыгин А.А. 1946б. Сезонная динамика пищевой конкуренции рыб // Зоологический журнал. Т.25. Вып.5. С.441–450.
- Шорыгин А.А. 1948. Годовая динамика пищевой конкуренции рыб // Зоологический журнал. Т.27. Вып.1. С.3–13.
- Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы (распространение и биология). М.: Агропромиздат. 175 с.
- Chilton D.E., Beamish R.J. 1982. Age determination methods for fishes studied by the ground fish program at the Pacific Biological Station // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 60: 102 p.

УДК 597.553.2:597-152.6(265.5)

ПОТЕРЯ НАВИГАЦИОННЫХ ОРИЕНТИРОВ КАК ФАКТОР СМЕРТНОСТИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ Р. *ONCORHYNCHUS* В ОКЕАНЕ

Н.В. Кловач (ВНИРО)

Основными факторами естественной смертности лососей в течение всего периода морского нагула в большей или меньшей степени являются гидрологические условия (воздействие которых может быть как непосредственным, так и опосредованным через кормовую базу), обеспеченность пищей, выедание хищниками и болезни.

Смертность лососей различна в разные периоды морского нагула. Наиболее велика она в период нагула в прибрежье и в течение первой зимы в океане [Карпенко, 1994; Beamish, Mahnken, 1998]. Во время обитания молоди в прибрежье после ската все вышеперечисленные факторы смертности играют важную роль, а значение их варьирует в разные годы и в разных районах [Карпенко, 1998].

В последующие периоды морского нагула одним из основных факторов естественной смертности является выедание хищными рыбами (акулами, алепизаврами, кинжалозубом) и морскими млекопитающими (дельфинами, тюленями, белухами) [Шунтов, 1994; Nagasawa, 1998]. По оценке Нагасавы [Nagasawa, 1998], в 1989 г. только сельдевой акулой *Lamna ditropis* с апреля по ноябрь съедено в северной части Тихого океана от 12,6 до 25,5% половозрелых лососей.

Механизм действия этих факторов смертности в принципе понятен, методические подходы для количественной оценки их воздействия разработаны. В этой связи данные факторы можно назвать традиционно учитываемыми. Однако наряду с ними имеется другая категория факторов смертности, механизм действия которых неясен, количественная оценка затруднена, да и о самом факте их существования можно догадаться лишь по косвенным признакам. Условно их можно назвать нетрадиционными. В их число следует включить гибель в океане из-за утраты навигационных ориентиров и донерестовую гибель в последние недели и месяцы перед заходом в нерестовые реки в результате созревания в море. Возможно, эти два фактора взаимосвязаны.

Наиболее популярным в настоящее время является представление о последовательной смене навигационных ориентиров во время морских миграций. Такими ориентирами могут быть небесные тела, магнитное поле Земли, течения, физические и химические характеристики водных масс [Бирман, 1985; Isaksen, 1988]. Суждения о роли этих ориентиров носят в основном умозрительный характер, и только ориентация по запаху родного водоема в конце миграционного пути доказана экспериментально [Hasler, Scholz, 1983]. Вплотную к способности использовать перечисленные ориентиры примыкает также способность, которую мы условно назовем чувством времени и места. Оно позволяет лососям различных популяций оказываться в определенных условиях внешней среды, в соответствующем данному времени и месту физиологическом состоя-

нии [Бирман, 1985; Овчинников, 1986; Ogura, 1994]. Соответственно, утрата навигационных ориентиров может приводить к тому, что рыба не оказывается в свойственном для данной популяции месте в нужное время в соответствующем этому времени и месту физиологическом состоянии. Все это может приводить к ее гибели.

Известные случаи «нетрадиционной» смертности лососей в море. В литературе имеются упоминания о «загадочной» гибели или «исчезновении» лососей. Так, Джонс [Jones, 1984] пишет, что в северной части Тихого океана, к югу от Алеутских островов, есть район, общий для горбуши, кеты и нерки (рис. 1), в котором, так же как и в других районах, метили лососей, но ни одна из помеченных там за 20 лет 3582 особей не была поймана в прибрежных районах. Рыба исчезала на этом участке акватории, как в «западне». По расчетам Джонса [Jones, 1984], в такой «западне» может исчезать до 5% половозрелых лососей. В качестве возможной причины исчезновения он предполагает потерю лососями ориентации, которая, в свою очередь, вызвана отсутствием температурной стратификации вод в этом районе. В то же время он считает названную им возможную причину не более, чем обоснованной догадкой.

В пользу предположения о возможной утрате лососями навигационных ориентиров свидетельствуют и другие (весьма необычные) факты.

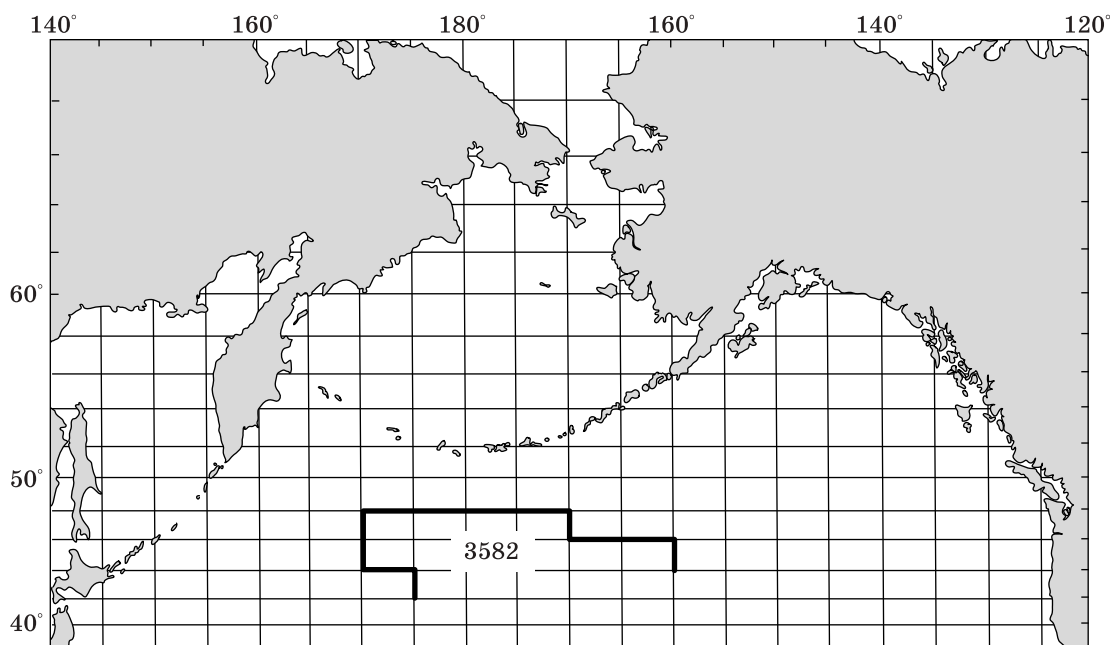


Рис. 1. Район «исчезновения» лососей в Тихом океане [по Jones, 1984].
3582 — число помеченных рыб

По данным В.П. Шунтова [1989], в период с 3 по 8 декабря 1985 г. в 300-х милях к востоку от Южных Курил было поймано 26 половозрелых особей кеты. Часть рыб была в брачном наряде и имела текучие половые продукты. Маловероятно, что эта рыба нашла бы путь к нерестилищам, находясь в декабре в 300 милях от берега и будучи готовой к икрометанию.

Специалисты, связанные с промыслом дальневосточных лососей, хорошо помнят ситуацию, сложившуюся в 1990 г. на Западной Камчатке. Предварительный прогноз подходов горбуши был дан в размере 45 млн. экз. Оценка численности покатной молоди (близкая к максимальной за весь период наблюдений) и учет молоди в Охотском море позволили значительно увеличить прогнозируемый подход горбуши к Западной Камчатке — до 80–100 млн. экз. Прогнозируемый вылов соответственно был увеличен с 25 до 50 тыс. т. Исследования, проводимые ТИНРО в зимний период, показали очень хорошее выживание горбу-

ши в море. Учет горбуши во время миграции ее через Курильские проливы позволил еще больше увеличить прогнозируемый вылов — до 65–75 тыс. т. Однако, вопреки ожиданию, подходы горбуши к Западной Камчатке оказались малочисленными, а вылов составил 22 тыс. т. В то же время в Охотском море в августе 1990 г. в 50 милях от берега встречалась горбуша с текучими половыми продуктами. Высказывались различные гипотезы «исчезновения» горбуши, но ни одна из них не была доказана. Наиболее правдоподобной представляется гибель горбуши в море из-за экстремальных температурных условий, которые сложились в августе 1990 г. По данным КамчатНИРО, температура воды в слое до глубины 10–15 м в отдельные дни составляла 15–18 °С. Столь же высокой была и температура в реках. В то же время температура воды в прибрежной полосе, в зоне приливно-отливных течений, составляла всего 9–11 °С. Это могло создать непреодолимый барьер для созревающих рыб, лишить их привычных навигационных ориентиров, возможности реализации хоминга и вызвать донерестовую гибель в море.

Еще один пример: 5 и 6 сентября 1998 г. в Беринговом море в координатах 59°04' с.ш. 168° в.д. нами были пойманы 5 «текучих» самцов горбуши. Остается неясным, почему горбуша задержалась в Беринговом море и созрела, не дойдя до берегов.

Все описанные выше случаи поимки лососей в несвойственном месте в несвойственное время, на наш взгляд, стоят в одном ряду и отличаются лишь масштабами. В этом же ряду находится и описанный ниже факт, послуживший поводом для написания данной работы.

Результаты наблюдений. Летом и осенью 1996 г. мы проводили исследования тихоокеанских лососей в Беринговом море на СРТМ «Серышево», оснащенном дрейфтерными сетями (рис. 2).

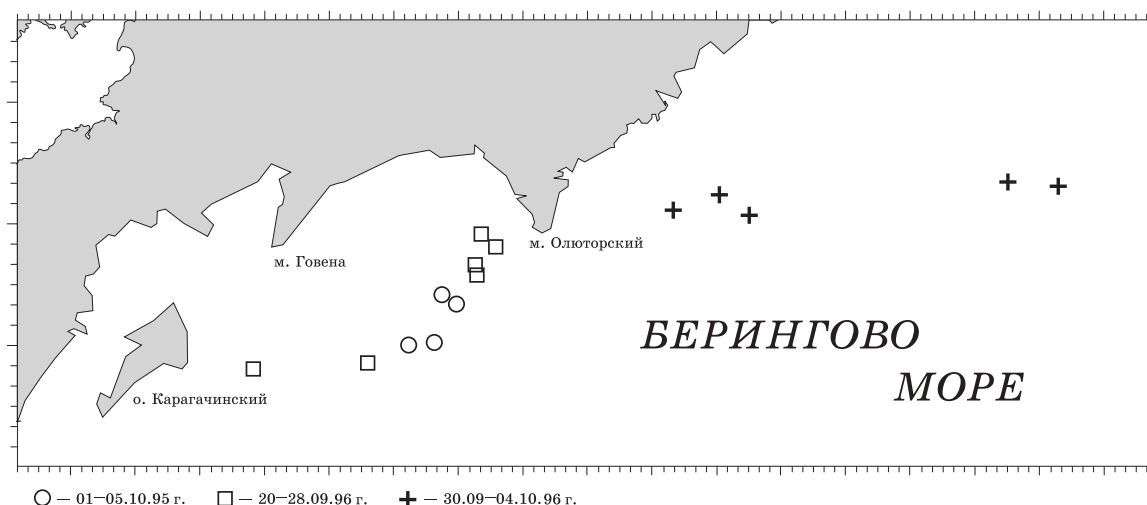


Рис. 2. Места лова лососей в Беринговом море в конце лета и осенью 1995 и 1996 гг.

Таблица 1
Средние уловы лососей на усилие (кг/сеть)
в Беринговом море в июле – октябре 1999 г.

Район	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Наваринский	-/-	-/30	-/10	-/-	19/-
Олюторский	-/27	-/18	15/13*	10/7	-/-

* 15/13 — улов в первой / во второй половине месяца; - отсутствие наблюдений.

В течение июня – сентября уловы на усилие постепенно снижались. Так, в Олюторском районе в июне они составляли 27 кг/сеть, а в сентябре — 7 кг/сеть, в Наваринском районе в июле — 30 кг/сеть, в августе — 10 кг/сеть (табл. 1).

Параллельно со снижением уловов на усилие про-

исходили последовательное «омоложение» уловов, уменьшение в них доли половозрелых рыб и постепенное увеличение доли неполовозрелых особей. Такую же закономерность в изменении биологических показателей в течение лета и осени отмечали и другие исследователи. Осенью, как правило, на севере Берингова моря нагуливаются неполовозрелые лососи, которые доминируют над половозрелой частью стада [Бирман, 1985; Шунтов, 1989; Соболевский и др., 1994; Кловач и др., 1996]. Данные, собранные нами 20–28 сентября 1996 г. в Олюторском районе, а также материалы, собранные в Олюторском районе в период 1–5 октября 1995 г., подтверждают это положение. Так, в период с 1 по 5 октября 1995 г. в Олюторском районе Берингова моря в координатах 59°00'–59°25' с.ш. и 168°15'–169°00' в.д. уловы кеты на усилии составляли всего 1–2 кг/сеть. 76% всей кеты в уловах было представлено неполовозрелыми особями, доля рыб младших возрастных групп (1+ и 2+) составляла 23%. Рыб возрастом 5+ в уловах не было [Кловач и др., 1996]. В период с 20 по 28 сентября 1996 г. в Олюторском районе в координатах 59°00'–59°25' с.ш. и 168°15'–169°00' в.д. картина была примерно такой же. Уловы были небольшими, более половины рыб было представлено неполовозрелыми особями, а доля кеты в возрасте 1+ и 2+ возросла до 39%.

В связи с вышеизложенным неожиданной для нас оказалась поимка в Наваринском районе Берингова моря большого количества крупной созревающей кеты в период с 30 сентября по 4 октября 1996 г. Улов кеты на сеть составлял от 7 до 40 кг.

Более 90% кеты было представлено крупными половозрелыми особями (табл. 2). При этом 90,79% самок кеты имели гонады на III–IV, IV и IV–V стадиях зрелости. Самцы на 77,55% были представлены рыбами с гонадами на III–IV и IV стадиях зрелости (рис. 3). Средний ГСИ самок кеты составлял 6,20, самцов — 4,24. У подавляющего большинства рыб желудки были пустыми. В том числе желудки только двух из 224 половозрелых особей содержали остатки пищи.

Таблица 2
Биологические показатели кеты в уловах.
Берингово море. 30.09–04.10.96

Параметры	Все особи	Самки	Самцы
Длина, см	$63,96 \pm 0,60$	$64,79 \pm 0,75$	$62,07 \pm 0,96$
	34,0–74,0	38,3–74,0	34,0–74,0
Масса, г	$3290,8 \pm 80,0$	$3401,3 \pm 128,2$	$3119,4 \pm 128,2$
	500,0–4900,0	700,0–4900,0	500,0–4900,0
ГСИ		$6,20 \pm 0,22$	$4,24 \pm 0,27$
		1,80–8,97	1,77–7,55

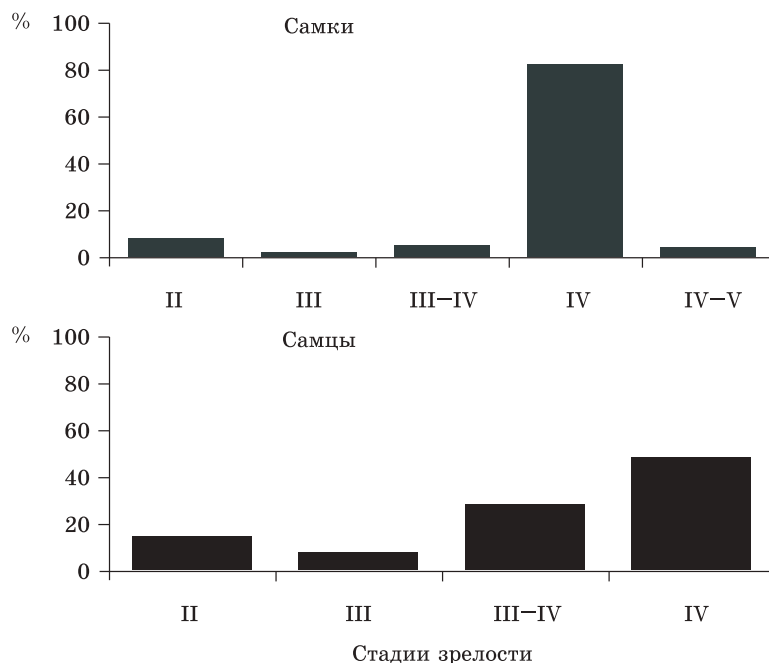


Рис. 3. Распределение по стадиям зрелости гонад кеты, пойманной в Беринговом море в период с 30.09. по 04.10.96

Около 96% составляли особи в возрасте 3+–4+ лет и только 3% — особи в возрасте 2+, что также не характерно для кеты, обычно нагуливающейся на севере Берингова моря осенью.

Таким образом, в скоплении, обнаруженном нами, и величина улова кеты на усилии, и биологические показатели рыб, в особенности степень зрелости гонад, существенно отличались от обычно наблюдаемых в Беринговом море осенью.

Происхождение обнаруженного скопления кеты. Для ответа на вопрос о происхождении кеты из обловленного нами скопления мы проанализировали имеющиеся у нас данные о сроках прибрежного промысла кеты в различных районах Дальнего Востока (табл. 3).

Таблица 3

Сроки промысла кеты в различных районах Дальнего Востока

Район	Сроки промысла
Лиман Анадыря	2-я декада июля — 2-я декада сентября
Материковое побережье Охотского моря	1-я декада июля — 2-я декада сентября
Восточная Камчатка	2-я декада июня — 2-я декада сентября
Западная Камчатка	3-я декада июля — 1-я декада сентября
Северо-Западный Сахалин	2-я декада июля — 2-я декада сентября
Юго-Западный Сахалин	3-я декада августа — 1-я декада сентября
Северо-Восточный Сахалин	1-я декада августа — 3-я декада сентября
Низовья Амура	1-я декада июня — 2-я декада октября
Южные Курилы	2-я декада августа — 2-я декада октября

Как видно из табл. 3, кета российского происхождения к октябрю уже практически вся находится в реках или на подходе к ним. Последнее относится к осенней кете Амура и Южных Курил. Конечно, ход кеты может быть очень растянутым, и некоторое очень небольшое количество рыб может заходить в реки в ноябре. Однако в рассматриваемом случае как величина скопления, так и дружное созревание большей части кеты свидетельствуют не в пользу того, что это рыба конца хода.

Ход осенней хоккайдской кеты продолжается до конца ноября — начала декабря. Поэтому наиболее вероятно, что пойманная нами в октябре в Беринговом море рыба — это кета, разводимая на рыбоводных заводах Японии (японская кета). Дополнительным подтверждением ее «южного» происхождения является результат сравнения частот распределения количества склеритов в летней зоне роста 1-го года жизни («летние склериты») кеты из района исследования с кетой других стад, нагуливающих летом в Беринговом море. Это кета рек Анадырь, Камчатка (Восточная Камчатка), Большая (Западная Камчатка) и кета, разводимая на рыбоводных заводах Японии (рис. 4). Американская кета не заходит на нагул в западную часть Берингова моря [Myers et al., 1996]. Однако поскольку кета, пойманная нами, имела весьма необычные характеристики, мы при сравнении частот распределения «летних склеритов» рассмотрели и кету реки Юкон. Следует отметить, что вся чешуя кеты из нативных водоемов была собрана в 1996–1997 гг.

Как видно на рис. 5, кривая распределения частот «летних склеритов» кеты, пойманной в октябре в Наваринском районе Берингова моря, почти полностью совпадает с таковой кеты Хоккайдо. Исключение составляет самая левая часть первой кривой, отражающая в основном распределение количества склеритов у неполовозрелых особей, пойманных во время исследований. Оценка различий этих двух распределений по критерию Колмогорова и Смирнова (λ) [Плохинский, 1970] показала, что различия не достоверны, поскольку λ оказалась равной 1,035, т.е. эмпирический критерий не достигает требуемого порога вероятности (1,36 при $\beta = 0,95$). Аналогичное сравнение распределений количества «летних склеритов» кеты, пойманной нами, с кетой рек Анадырь, Юкон, Камчатка и Большая показало, что различия достоверны. Критерий λ варьировал в пределах 5,6–7,6.

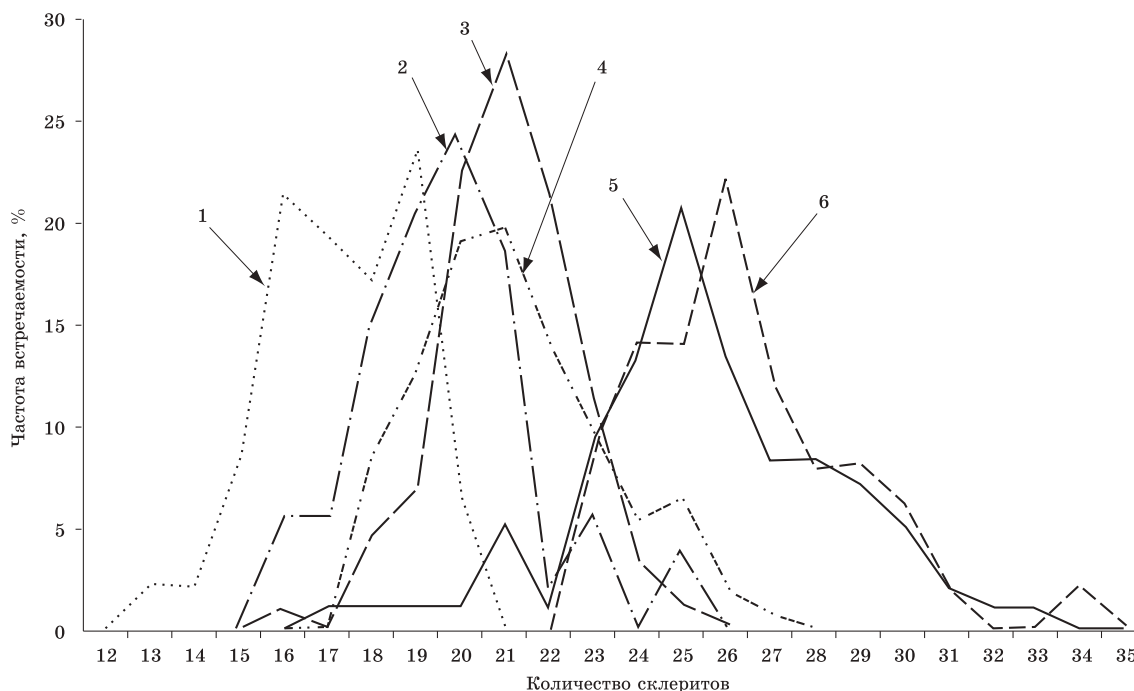


Рис. 4. Распределение частот встречаемости «летних склеритов» у кеты разных стад из рек: Анадырь (1), Большая (2), Юкон (3), Камчатка (4), из Наваринского района Берингова моря (5), острова Хоккайдо (6)

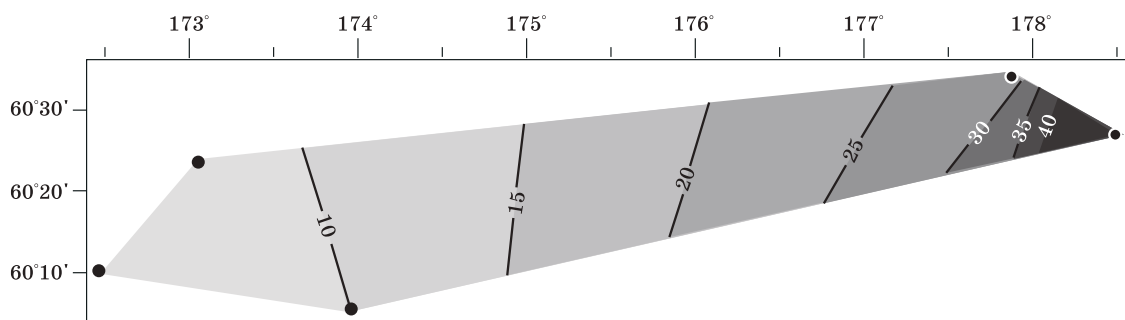


Рис. 5. Распределение уловов кеты на усилие (кг/сеть) на обследованной площади с 30.09 по 04.10.96. Степень интенсивности окраски соответствует рассчитанным значениям улова кеты на усилие (кг/сеть) на разных участках обследованной площади

Основная масса половозрелой японской кеты выходит из Берингова моря в июле. В августе, согласно данным мечения, японская кета встречается в Беринговом море в значительно меньших количествах, чем в июле. В более поздние сроки мечение лососей в Беринговом море не проводилось. Большая часть японской кеты в августе концентрируется у восточного побережья Камчатки, в сентябре — у Северных Курил, а в октябре ее ловят уже у Кунашира и Хоккайдо [Kondo et al., 1965; Neave et al., 1976; Ogura, 1994; Myers et al., 1996].

В первой половине августа 1996 г., согласно нашим данным, среднее значение ГСИ самок кеты, пойманной у юго-восточного побережья Камчатки составляло 5,23. В это время у юго-восточного побережья Камчатки нагуливается и мигрирует не только японская кета, но также и осенняя кета ряда стад из российских рек. Значение ГСИ кеты этих стад должно быть выше, чем у японской кеты, миграционный путь которой значительно длиннее, а время нереста более позднее. То есть, ГСИ японской кеты, мигрирующей в августе вдоль Камчатки, должен быть ниже среднего значения ГСИ кеты в этом же районе.

Путь от юго-восточного побережья Камчатки до Хоккайдо кета в среднем преодолевает за 2,0–2,5 мес. Расстояние от района наших работ до Хоккайдо составляет около 1500 миль. Оно примерно в 2 раза больше, чем от юго-востока Камчатки. Следовательно, кете потребуется на его преодоление 4–5 мес. Расчет времени, которое потребовалось бы кете для преодоления расстояния в 1500 миль с учетом средней скорости перемещения японской кеты в сентябре – октябре — 26 км/сут [Ogura, 1994], дает близкий результат — 110 сут. Созреть же кета, судя по величине ГСИ, отмеченной у нее в Беринговом море в период наблюдений, должна за 2 мес. Кроме того, как было показано выше, кета в описываемом скоплении не питалась. Иными словами, ее созревание и гибель в море весьма вероятны.

Биомасса обнаруженного скопления кеты. Мы попытались определить биомассу кеты на обследованной акватории. Основой расчета служили данные о параметрах сетей, об уловах на сеть в каждой точке постановки порядков, времени застоя сетей, площади обследованной акватории и скорости движения кеты.

Длина сети составляла 50 м, высота сетного полотна — 10 м. Средний улов на сеть (17,3 кг) на обследованной площади был получен методом интерполяции улова на усилие в каждой точке постановки сетей на всю акваторию. Площадь акватории, ограниченная точками постановки порядков, составляет 9,6 тыс. км² (см. рис. 4). Средняя скорость движения половозрелой «японской кеты» в сентябре – октябре составляет 26 км/сут [Ogura, 1994].

Для расчета минимального «потенциального улова» мы приняли следующие допущения: 1) рыба была распределена равномерно по обследованной площади в 10-метровом слое, 2) вся кета перемещалась перпендикулярно сетному полотну, 3) сети не дрейфовали.

С учетом этих допущений $S = L \cdot l$, где S — площадь акватории, обловленной 1-й сетью за 12 ч (время застоя сетей); L — путь, пройденный кетой за 12 ч; l — длина сети.

Подставляя в это уравнение соответствующие значения, получаем, что одна сеть облавливает 0,650 км² акватории. Для того, чтобы обловить площадь 9,6 тыс. км², потребовалось бы 14769 сетей. Тогда «потенциальный улов» мог бы составить 255508 кг.

В действительности же количество рыб на обследованной нами площади было значительно больше по следующим причинам: далеко не вся рыба движется по направлению к сетям; кета распределена в слое, значительно превышающем 10 м [Walker et al., 2000]; судя по распределению уловов на усилие на обследованной площади (см. рис. 4), скопление, обнаруженное нами, занимало большую площадь, чем площадь, ограниченная точками постановки сетей; сети использовались к моменту настоящего исследования уже 5 мес., были изношены, и их уловистость была снижена.

Поскольку вероятность движения рыбы во всех направлениях относительно сетей (вперед, назад, вправо, влево, вверх и вниз) одинакова, попасть в сеть может не более 1/6 части рыб. Если же учесть уловистость сетей и распределение рыб на большей площади и в большем объеме, то рассчитанный нами минимальный «потенциальный улов» следует увеличить на порядок. Тогда биомасса скопления кеты составит около 2,5 тыс. т. Мы не претендуем на точность сделанной нами оценки, но даже столь приблизительный расчет дает представление о масштабе явления.

Заключение. Таким образом, высказанная Х. Джонсом [Jones, 1984] догадка о возможности потери лососями навигационных ориентиров, основанная на косвенных данных, была подтверждена прямыми наблюдениями. Случаи поимки «заблудившихся» лососей были отмечены как в отношении отдельных особей, так и в отношении крупных скоплений рыб.

Наиболее правдоподобным представляется следующее. Некоторая часть японской кеты в какой-то момент, по какой-то причине утратила навигационные ориентиры, задержалась в Беринговом море, продолжая нагул, в то время как большая часть стада ушла из Берингова моря и мигрировала к местам раз-

множения. Почему это произошло, где именно и в какой момент кета потеряла эти ориентиры — неизвестно.

Автор гипотезы о «лососевой дыре» [Jones, 1984] предполагает наличие районов, где лососи теряют навигационные ориентиры не только в Тихом океане, но и в Северной Атлантике — у Гренландии и в Норвежском море.

Хотя может быть дело не в районе как таковом, а в каких-то необычайно сложившихся условиях, подобно тому, как это было в Охотском море в 1990 г. Но, если в Охотском море в 1990 г. была необычайно высокая температура, то в нашем случае поверхностная температура воды составляла 6,6 °С, что близко к среднемноголетнему значению для этого района в первой декаде октября. Объяснения этому пока нет.

Однако сам факт обнаружения созревающих лососей в октябре в открытом море, вдалеке от нерестовых водоемов, и масштабы этого явления говорят о существовании фактора смертности, заслуживающего того, чтобы стать предметом специального исследования.

«Заблудившиеся» лососи встречались в различных районах Северной Пацифики. Наибольшая вероятность обнаружения лососей, потерявших навигационные ориентиры, существует, на наш взгляд, на окраинах нагульного ареала, в частности, на севере Берингова моря.

Именно в этом направлении расширяется нагульный ареал различных азиатских стад лососей в теплые климатические эпохи, сопровождающиеся увеличением численности лососей. Именно здесь, на краю ареала, климато-океанологические изменения в первую очередь сказываются на численности и распределении лососей. В Беринговом море в том или ином году при резком изменении климата могут складываться условия, приводящие к дезориентации и, как следствие, — донерестовой гибели тихоокеанских лососей.

Потеря навигационных ориентиров — не единственный «нетрадиционный» фактор смертности лососей в море. Известны и другие случаи массовой донерестовой их гибели в море [Шунтов и др., 1999], которые не укладываются в рамки гипотезы о потере лососями навигационных ориентиров. По-видимому, здесь иная причина. Это свидетельствует о том, что еще далеко не все стороны морского периода жизни лососей изучены и, более того, находятся за пределами гипотез.

*
* *

Автор приносит благодарность исполняющему обязанности директора МТИНРО В.В. Волобуеву, заведующему лабораторией динамики численности лососей КамчатНИРО Н.Б. Маркевичу, научному сотруднику лаборатории динамики численности лососей КамчатНИРО Л.О. Завариной, Холу Гейгеру (Национальная служба морского рыболовства США) за любезно предоставленные образцы чешуи и материалы отчетов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 208 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат. 166 с.
- Карпенко В.И. 1994. Методические аспекты оценки смертности камчатской горбуши в ранний морской период жизни // Известия ТИНРО. Т.116. С.152–162. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО. 165 с.
- Кловач Н.В., Ржанникова Л.А., Городовская С.Б. 1996. Биологическая характеристика кеты *Oncorhynchus keta* в период летнего нагула в море // Вопросы ихтиологии. Т.36. №5. С.622–630.
- Овчинников В.В. 1986. Миграционное поведение и дальние миграции рыб // Жизненные циклы, распределение и миграции промысловых рыб Атлантического и Тихого океанов. Сборник научных трудов АтлантНИРО. Калининград. С.37–47.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 366 с.
- Соболевский Е.И., Радченко В.И., Старцев А.В. 1994. Распределение и питание кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) в осенне-зимний период в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т.34. №1. С.35–40.
- Шунтов В.П. 1989. Распределение молоди тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Вопросы ихтиологии. Т.29. Вып.2. С.239–248.

1994. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Известия ТИНРО. Т.116. С.3–41.

Шунтов В.П., Темных О.С., Мельников И.В. 1999. На лососевой путине-99 могут быть неожиданности // Рыбное хозяйство. №3. С.36–38.

Beamish R.J., Mahnken C. 1998. Natural regulation of the abundance of coho and other species of Pacific salmon according to the critical size and critical period hypothesis // NPAFC Doc. N.319. 25 p.

Hasler A.D., Scholz A.T. 1983. Olfactory imprinting and homing in salmon investigations into the mechanism of the imprinting process / Berlin and Ars.: Springer-Verlag. 134 p.

Isaksson A. 1988. Salmon ranching: A world review // Aquaculture. N.75. P.1–33.

Jones H.F.R. 1984. A view from the ocean / Mechanisms of Migration of Fishes. New York, London. NATO Conference Series. Series IV: Marine Sciences. P.1–26.

Kondo H., Hirano Y., Nakayama N., Miyake M. 1965. Offshore distribution and migration of Pacific salmon (*Oncorhynchus*) based on tagging studies (1958–1961) // Bull. INPFC. N.17. 213 p.

Myers K.W., Aydin K.A., Walker R.V., Flower S., Dahlberg M.L. 1996. Known ocean ranges of stocks of Pacific salmon and steelhead as shown by tagging experiments, 1956–1995 // NPAFC Doc. N.192. 4 p. + figs. and appends.

Nagasawa K. 1998. Predation by salmon sharks (*Lamna ditropis*) on Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean // NPAFC Bull. N.1. P.419–433.

Neave F., Bakkala R.G., Jonemori T. 1976. Distribution and origin of chum salmon in offshore waters of the North Pacific // Bull. INPFC. N.35. 79 p.

Ogura M. 1994. Migratory behavior of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the open sea // Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish. N.31. P.1–141.

Walker R.V., Davis N.D., Myers K.W., Fukuwaka M. 2000. Releases and recoveries of U.S. salmonid data storage tags, and recoveries of high seas tags in North America, 2000 // NPAFC Doc. 475. 14 p.

УДК 597.553.2:597-169(265.5)

ВЛИЯНИЕ ЗАРАЖЕННОСТИ ПАЗАЗИТАМИ НА УПИТАННОСТЬ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA*

А.А. Яржомбек, Н.В. Кловач (ВНИРО)

При изучении морского периода жизни дальневосточных лососей обнаруживается заражение кишечными паразитами рода *Eubotrium* [Мамаев и др., 1959, Стрелков, 1960, Нинбург, 1963]. При исследованиях в дальневосточных морях летом 2000 г. уловов лососей дрифтерными сетями, кроме проведения общего биологического анализа, нами изучалось заражение рыб эвботридами. Из нескольких тысяч обследованных лососей разных видов (горбуши, кеты, нерки, кижуча, чавычи, стальноголового лосося) лентецы были обнаружены только у кеты. Лентецы находятся в переднем отделе кишечника, сразу после желудка там, где кишечник оснащен пилорическими придатками, в виде рыхлого комка массой 3–50 г. Общая длина паразита достигает нескольких метров. Один червь находится в кишечнике или несколько, выяснить не удалось.

Представляет интерес влияние глистной инвазии на лососей. Возраст исследованных лососей пока не определен, поэтому ее влияние на их рост остается неизвестным. Что касается влияния инвазии на общее состояние рыбы, то она может отразиться на коэффициенте упитанности: $K_f = 100 L^3/M$. Ухудшение состояния здоровья, по-видимому, должно сопровождаться понижением упитанности, но, может быть, зараженные, и особенно истощенные, индивиды в большей мере гибнут, и среди них остаются более упитанные.

Первичная обработка материалов — по 53 экз. рыб, зараженных и не зараженных паразитами, собранных на одном судне, и по 64 экз. тех и других собранных на другом судне, — показала, что средние показатели упитанности для зараженных и не зараженных паразитами рыб практически одинаковы: $1,32 \pm 0,02$ и $1,32 \pm 0,02$ для одного сбора и $1,22 \pm 0,02$ и $1,24 \pm 0,02$ для другого сбора. Объединять материалы мы посчитали некорректным, поскольку при взвешивании пользовались разным оборудованием и взвешивание проводилось разными людьми в условиях морской качки.

Рассмотрение характера распределения коэффициента упитанности (рисунок, табл. 1 и 2), тем не менее, показывает некоторые различия между особями, зараженными и не зараженными паразитами. Попарное сравнение соответствующих распределений по хи-квадрат критерию [Рокицкий, 1961] показало высокую достоверность этих различий, что дает основание для их рассмотрения. Различия наблюдаются в области малых значений упитанности — менее упитанных рыб несколько больше среди зараженных особей. Это значит, что глистная инвазия понижает упитанность некоторых рыб или ведет к определенной дифференциальной элиминации.

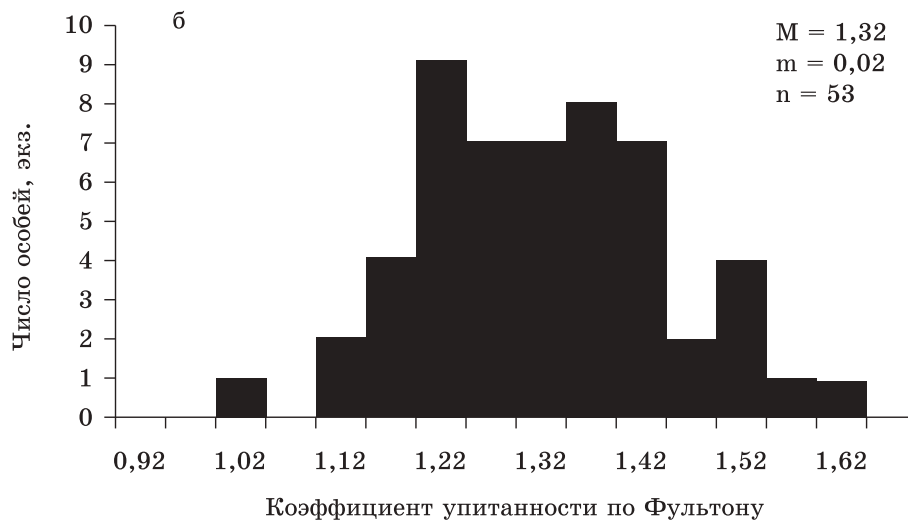
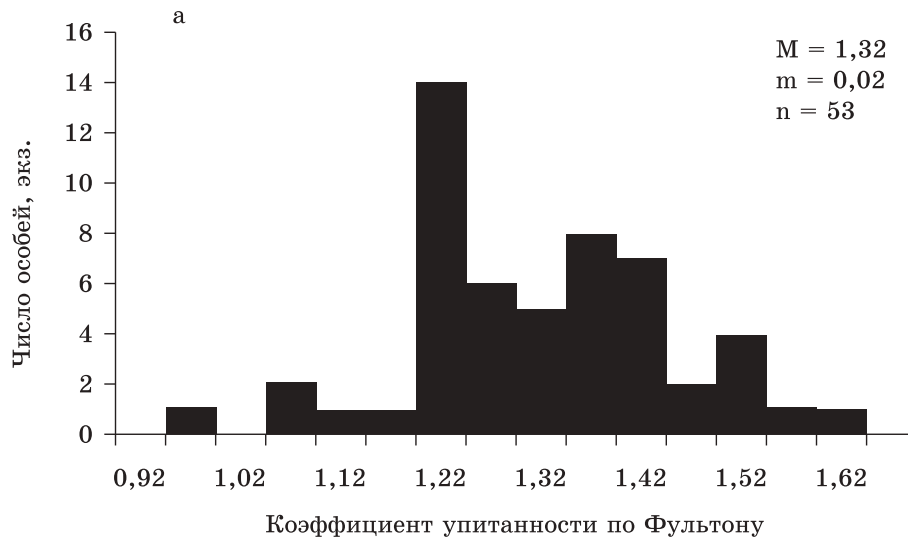


Рис. Распределение кеты по коэффициенту упитанности. РМС «Юпитер». 24.06–12.08.2000: а — кета, зараженная паразитами, б — не зараженная паразитами

Таблица 1

Сравнение распределений Кф зараженной и не зараженной паразитами кеты из уловов РМС «Юпитер». Средние величины: для зараженной $M = 1,32 \pm 0,02$ ($n = 53$), для не зараженной $M = 1,32 \pm 0,02$ ($n = 53$), хи-квадрат критерий = 60

Кф	Менее 1,10	1,11–1,20	1,21–1,30	1,31–1,40	Более 1,40
Заражена	4	15	11	15	8
Не заражена	3	13	14	15	8

Таблица 2

Сравнение распределений Кф зараженной и не зараженной паразитами кеты из уловов СРТМК «Сахфрайт 4». Средние величины: для зараженной $M = 1,24 \pm 0,02$ ($n = 64$), для не зараженной $M = 1,22 \pm 0,02$ ($n = 64$), хи-квадрат критерий = 128

Кф	Менее 1,10	1,11–1,20	1,21–1,30	1,31–1,40	Более 1,40
Заражена	5	11	28	16	4
Не заражена	3	8	26	19	8

Заражение лососей кишечными цестодами происходит в течение пресноводного малькового периода жизни. Поэтому доля зараженных особей может в какой-то степени указывать на происхождение рыб [Мамаев и др., 1959; Коновалов, 1971]. Зараженность кеты в уловах заметно различалась в зависимости от района и сроков промысла, по-видимому, отражая распределение в море стад кеты различного географического происхождения (табл. 3).

Таблица 3

Доля зараженной кеты в разных районах промысла, %

Район лова, судно	Сроки лова	Число просмотренных особей, экз.	Доля зараженных особей, %
Петропавловско-Командорский, РМС «Юпитер»	19.06–04.07	175	10,2
Петропавловско-Командорский*, РМС «Юпитер»	17.07–19.07	50	16,0
Камчатско-Курильский, РМС «Юпитер»	21.07–31.07	120	5,8
Северокурильский, РМС «Юпитер»	01.08–03.08	53	5,7
Северокурильский, 49° с.ш. СРТМ-К «Сахфракт-4»	01.08–10.08	208	5,9
Северокурильский, 47° с.ш. СРТМ-К «Сахфракт-4»	21.07–30.07	138	8,1
Карагинский, РМС «Юпитер»	05.08–12.08	111	8,1
Западно-Беринговоморский, РМС «Юпитер»	08.07–14.07	50	6,0
Итого	21.07–12.08	905	9,4

* Широкий разрез по 54° с.ш. от 12-мильной зоны на 120 миль.

ЛИТЕРАТУРА

- Коновалов В.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки. Л.: Наука. 220 с.
- Мамаев Ю.Г., Парухин А.М., Баев О.М., Ошмарин П.Г. 1959. Гельминтофауна дальневосточных лососевых в связи с вопросом о локальных стадах и нагульных миграциях этих рыб. Владивосток. 120 с.
- Нинбург Е.М. 1963. Паразиты мурманской горбуши // Труды ПИНРО. Вып.15. С.57–68.
- Рокицкий П.Ф. 1961. Основы вариационной статистики для биологов. Минск: Изд-во БГУ. 220 с.
- Стрелков Ю.А. 1960. Эндопаразитические черви морских рыб Восточной Камчатки // Труды ЗИН. Т.28. С.147–196.

УДК 597.553.2:574.24

**ФОРМИРОВАНИЕ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ
КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KIZUTCH* (WALB) СЕВЕРНЫХ КУРИЛ***Е.В. Ведищева, А.А. Яржомбек (ВНИРО)*

Производители кижуча в основном представлены рыбами в возрасте 2,1+ и 3,2+ (общий возраст 2 или 3 года при 1-м или 2-х годах жизни в пресной воде), реже встречаются производители иных возрастов [Зорбиди, 1990; Wetherly and Gill, 1995]. Цель настоящей работы — выяснить закономерности формирования возрастной структуры нерестового стада кижуча Северных Курил.

Материал был собран в устьях нерестовых рек островов Шумшу и Парамушир, а также на судах дрейфтерного лова, промышлявших лососей на тихоокеанской стороне Северокурильского промыслового района. Реконструкция линейного роста рыб проводилась по методу Р. Ли [Никольский, 1974], поскольку зависимость длины тела от радиуса чешуи удовлетворительно аппроксимировалась формулой прямой пропорциональности $L = 3,0464V + 2,8878$, где L — длина по Смитту (см), V — радиус чешуи в делениях окуляр-микрометра при увеличении (8×7) (рис. 1). Расчисление длины тела проводилось для каждого года жизни до начала зоны суженных склеритов (летне-осенний прирост) и до конца зоны суженных склеритов (весенний прирост), поскольку специалисты полагают, что закладка «годового кольца» у лососей начинается в середине апреля [Бирман, 1985]. На чешуе удавалось также видеть и использовать для расчисления роста «эстуарную зону» — начальный период морской жизни.

Производители кижуча в нерестовых реках приблизительно в равных долях были представлены рыбами, имевшими возраст 2,1+ и 3,2+. На рис. 2 можно видеть, что рыбы этих возрастных групп различались скоростью роста в пресноводный период. Рыбы, скатившиеся в возрасте 1+, росли в среднем быстрее, чем скатившиеся в возрасте 2+ (анализ 163 экз., собранных в 1998 г. в реках острова Шумшу).

Кроме этих, обычных, возрастных групп 2,1+ и 3,2+, среди производителей несколько процентов рыб (10 экз.) были каюрки — мелкие половозрелые самцы (33–46 см) в возрасте 2,2+, прожившие 2 года в пресной воде и 1 лето в море (рис. 3).

Среди проанализированных рыб один крупный самец имел возраст 3,1+. Для того чтобы найти больше рыб с двумя морскими годами, при сборе материала на дрейфтерных судах на траверзе Северных Курил летом 1999 г. были отобраны и проанализированы крупные зрелые рыбы длиной 63 см и более. Таких рыб оказалось 35 (21 самец и 14 самок). Среди них были 3 особи искомого возраста. Поскольку выбор был сделан из более чем 600 экз., то можно полагать, что таких рыб было менее 1% всей выборки. На рис. 3 представлены результаты обратного расчисления роста этих рыб, а также роста каюрок. Точки расчисленных средних длин тела в данном случае не соединены прямыми линиями, так как учтены сезонные различия в росте — интенсивный рост летом и в начале осени, отсутствие роста зимой и начало роста в середине календарной весны. Можно видеть, что среди производителей обычного размера (не каюрок) после 1-го года

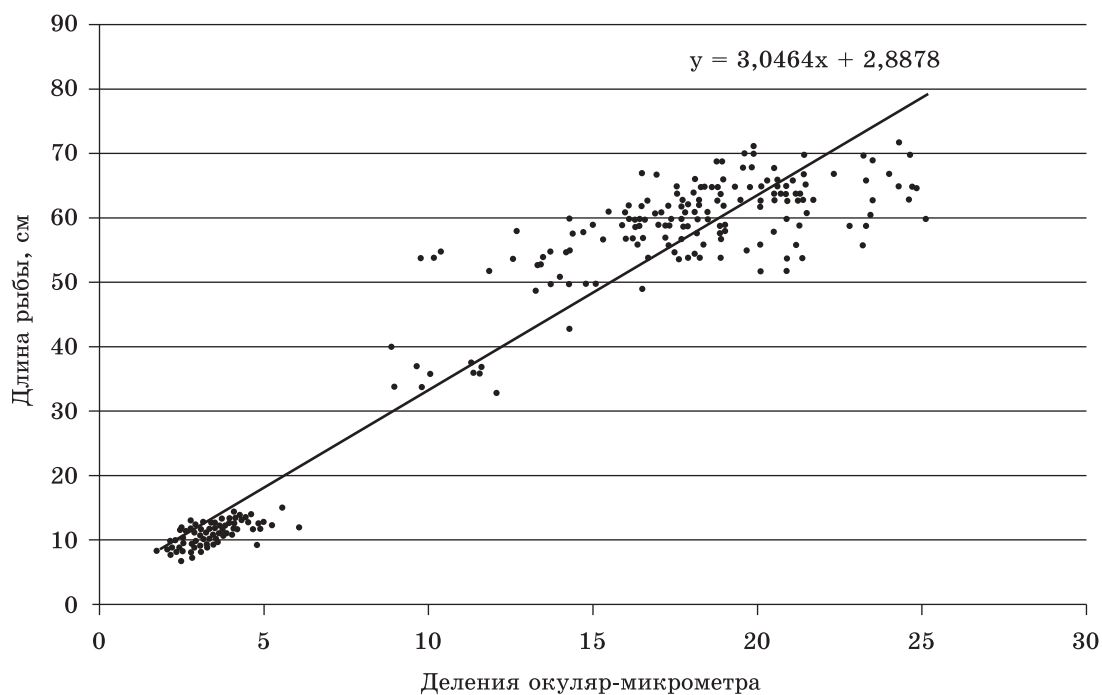


Рис. 1. Кривые соотношения роста рыбы и чешуи у кижуча

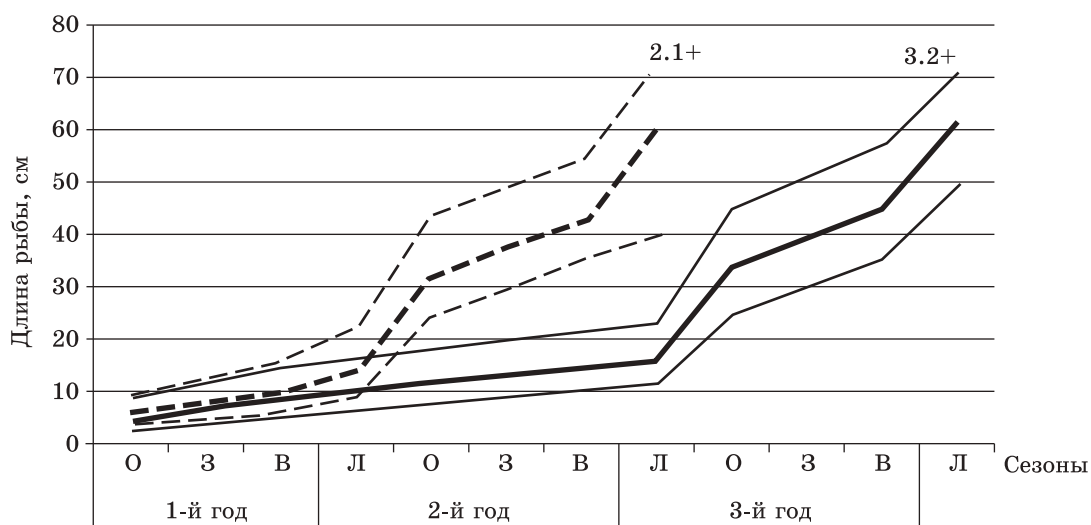


Рис. 2. Рост производителей кижуча в возрасте 2,1+ (пунктир) и 3,2+ (сплошная линия).
 Жирные линии — средние показатели, тонкие линии — пределы их колебаний:
 В — весна, Л — лето, О — осень, З — зима

жизни в пресной воде скатывались более крупные мальки со средней длиной тела более 10 см. Еще на 1 год в реке остаются мальки со средней длиной тела менее 10 см. Мальки (каюрок) с высоким темпом роста, прожившие в пресной воде 2 года, достигли при скате длины в среднем 20 см. Они провели в море 1 лето и созрели, имея среднюю длину около 40 см. Это мелкие самцы-каюрки. Мальки, прожившие в пресной воде 2 года и скатившиеся в море при средней длине около 15 см, по большей части проводят в море лето, зиму и еще одно лето — нерестовый возраст 3,2+. Малая часть этих рыб, а именно медленно растущие в течение 1-го и 2-го лета в море, остаются в нем еще на 1 год и возвращаются на нерест в возрасте 4,2+.

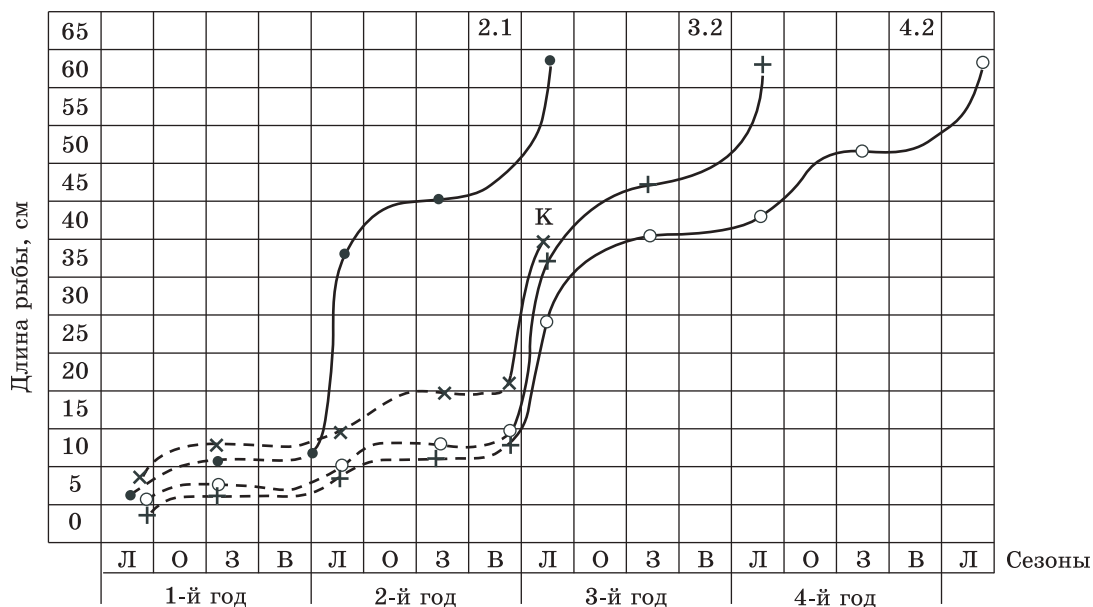


Рис. 3. Средние показатели роста производителей кижуча. 2,1+; 3,2+; 4,2+ — возраст рыб, К — каюрки. Пунктиром обозначен пресноводный период жизни. Обозначения, как на рис. 2

В заключение можно утверждать, что как и у других видов дальневосточных лососей — кеты [Salo, 1995], нерки [Furnell, Brett, 1986], жизненный цикл кижуча короче при более высоком темпе роста на всех этапах жизни.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Легкая и пищевая промышленность. 206 с.
- Зорбиди Ж.Х. 1990. Сезонные расы у кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопросы ихтиологии. Т.30. Вып.1. С.31–40.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа. 357 с.
- Furnell D., Brett J. 1986. Monthly marine growth and natural mortality of Babine Lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.48. N.6. P.999–1004.
- Salo E. 1995. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) / Pacific Salmon Life Histories. Ed. Groot C., Margolis L. UBC Press, Vancouver. P.230–308.
- Wetherley A. and Gill H. 1995. Growth / Pacific Salmon Life Histories. Ed. Groot C. and Margolis L. UBC Press. Vancouver. P.103–158.

УДК 597.5:597-14

ТЕРАТОГЕНИЯ У ПИЛЕНГАСА *MUGIL SOIUU* (BAS.) ИЗ САМОВОСПРОИЗВОДЯЩЕЙСЯ ЧЕРНОМОРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Е.В. Микодина, С.В. Пьянова, Н.Г. Сторожук (ВНИРО)

У рыб в естественных водоемах встречаются различные отклонения от нормы в строении тела и внутренних органов, например, деформация туловища, аномалии строения плавников либо их отсутствие, макрофтальмия, слепота, изменения формы и размеров головы [Patten, 1968; Vladykov, 1973; Шварц, 1993; Koumoundouros et al., 1995]. Таких особей называют уродливыми, или тератогенными, а само явление — тератогенией. Число уродливых рыб в различных внутривидовых группировках обычно невелико и редко превышает доли процента. Однако в последнее время все чаще отмечается увеличение количества половозрелых тератогенных рыб в основном в пресных водах, реже — в морских. Полагают, что это связано с усилением антропогенного воздействия на водные экосистемы. В загрязненных водоемах встречаются экземпляры с нарушениями морфологии тела, асимметрией или отсутствием одной из гонад, патологической резорбцией половых клеток в гонадах, стерильностью, новообразованиями в яичниках, на коже, в печени, изменениями строения и окраски печени и селезенки, нефро-кальцитозом, причем количество рыб с такими аномалиями в отдельных случаях достигает десятков процентов [Legendre et al., 1992; Решетников, 1995; Савваитова и др., 1995; Акимова, Рубан, 1996; Моисеева и др., 1997]. Аномалии ухудшают адаптивные возможности рыб, а наличие большой доли патологических изменений в органах воспроизводительной системы и печени приводит к снижению репродуктивного потенциала и численности популяций.

В конце 80-х годов XX столетия в Азовском и Черном морях вследствие акклиматизационных работ генеративно дальневосточный вид пиленгас *Mugil soiuu* Bas. образовал самовоспроизводящуюся популяцию, достигшую в 1993 г. промысловой численности. Несмотря на то, что пиленгас является акклиматизантом, он занял прочное место в ихтиофауне Азово-Черноморского бассейна и продолжает оставаться важным промысловым видом уже в течение 9 лет. В соответствии с прогнозом общих допустимых уловов (ОДУ) совместный с Россией и Украиной вылов этого вида на 2000 г. составил 7,0–7,5 тыс. т. [Отчет АзНИИРХ, 2000], на Дальнем Востоке его добывают только в Приморье и не более 50 т [Отчет ТИНРО, 2000].

В стадах пиленгаса, обитающего в Азово-Черноморском бассейне, часто встречаются особи с аномалиями в строении тела и органов [Микодина, 1994; Демьянко, 1995]. Постоянство тератогении и высокая частота встречаемости аномалий у рыб свидетельствуют, по мнению Ю.С. Решетникова и О.А. Поповой [1996], о неблагоприятном состоянии популяций и могут привести к снижению их численности.

Задачами настоящей работы были описание и количественная оценка встречающихся аномалий тела и внутренних органов у черноморского пиленгаса в период роста его численности и промыслового освоения, а также анализ причин возникновения этого феномена.

Материал методика. Материал для настоящей работы собирали в Черном море вблизи города Анапа, в Кизилташской системе лиманов с мая по декабрь 1992–2000 гг. (рис. 1). Кроме того, мы располагаем небольшим количеством материалов, полученных в июне – июле 1996–1998 гг. у черноморского побережья Южного берега Крыма в районе города Судак, у мыса Меганом, в июне 1999 г. — в Геленджикской бухте, в июне 2000 г. — в Канакской бухте Южного берега Крыма и марте 1998 г. — из садков пресноводного водоема-охладителя Курской АЭС, куда пиленгас был завезен из Кизилташских лиманов с целью биомелиорации. В 2000 г. впервые получено небольшое количество данных по приморскому пиленгасу, выловленному в бухте Юго-Западная, вблизи города Советская Гавань, на западном побережье Татарского пролива.



Рис. 1. Районы сбора материала в Азово-Черноморском бассейне

Аномалии строения тела и органов разновозрастных особей пиленгаса регистрировали визуально и фотографически. Всего исследовано 2515 экз. рыб. Содержание тяжелых и переходных металлов в воде, органах и тканях пиленгаса определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии [Методические указания..., 1981].

Результаты и обсуждение. Аномалии в строении тела и органов пиленгаса. Аномалии строения тела и органов стали постоянно встречаться у пиленгаса, вылавливаемого у северо-кавказского побережья Черного моря, в Кизилташской системе лиманов, в течение последних 8 лет, начиная с 1992 г. [Микодина, 1994; Демьянко, 1995; Mikodina et al., 1999; Смирнов и др., 2000; Mikodina et al., 2000]. С 1996 г. обнаружены уродства у пиленгаса, обитающего у черноморского побережья Крыма, в частности, вблизи мыса Меганом, а в 1998 г. — у рыб, выращенных в водоеме-охладителе Курской АЭС, куда они были завезены в 4-месячном возрасте из Кизилташских лиманов. В 2000 г. впервые обнаружены аномалии у дальневосточного пиленгаса, выловленного в бухте Юго-Западная, на западном побережье Татарского пролива.

В Кизилташских лиманах чаще всего встречаются особи с искривлениями позвоночника, туловищного и хвостового отделов в латеральном (лордоз) и дорзовентральном (сколиоз) направлениях (рис. 2). Попадаются единичные особи с

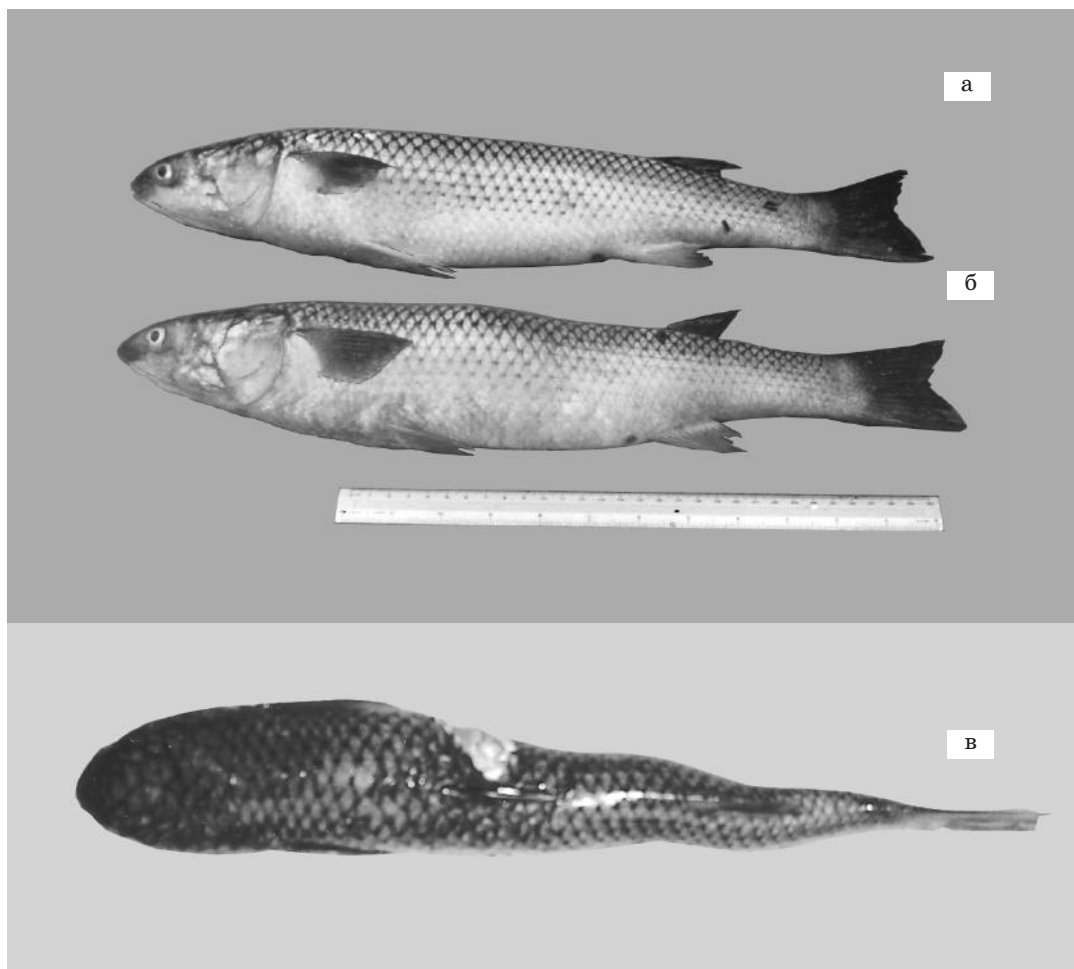


Рис. 2. Пиленгас с искривлениями тела: *а* — нормальная особь; *б* — искривление тела в латеральном направлении (сколиоз) у самца из Кизилташских лиманов, июнь 1993 г.; *в* — у отнерестившейся самки из Судакской бухты, июнь, 1998 г.

укорочением хвостового стебля, что может быть связано с недоразвитием позвонков в каудальном отделе позвоночника, а также с клювовидной и иными аномальными формами головы (рис. 3), что обусловлено сколиозом позвоночника в шейном отделе. Последняя аномалия встретилась у молоди пиленгаса, выращивавшейся в водоеме-охладителе Курской АЭС, куда она была завезена сеголетками из Кизилташской системы лиманов. Доля искривленных рыб в отдельные годы составляла более 70%. Они присутствуют уже у мальков, также встречаются и у сеголеток, двухлеток (рис. 4), трехлеток и половозрелых рыб.

При искусственном воспроизводстве других видов морских рыб зарегистрированные частоты искривлений скелета в раннем онтогенезе могут достигать 65% (*Sparus auratus*) и 34% (*Dicentrarchus labrax*), что счи-



Рис. 3. Аномальная (мопсовидная) форма головы у пиленгаса из Кизилташской системы лиманов, май 2000 г.

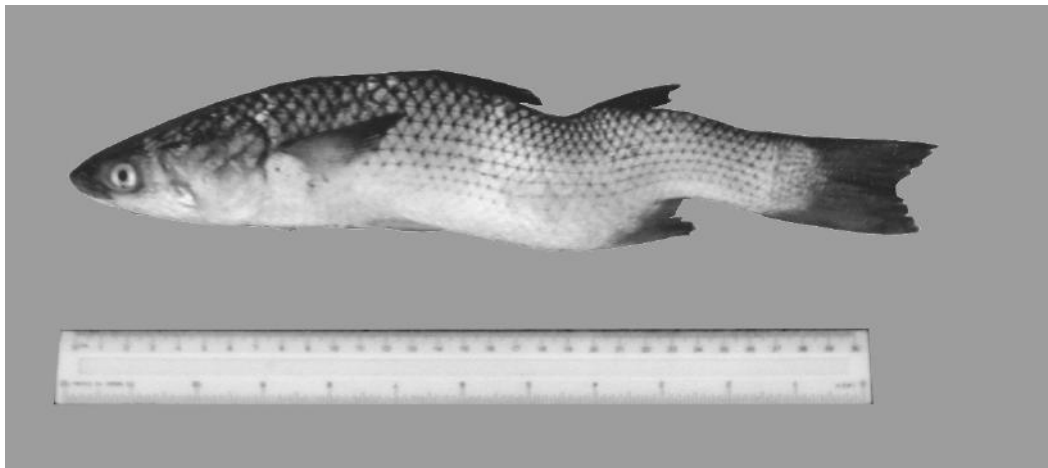


Рис. 4. Искривление тела у 2-летки пиленгаса Кизилташских лиманов, июнь 1993 г.

тают следствием хендлингового стресса [Marino et al., 1993; Koumoudouros et al., 1995]. В естественных популяциях рыб из Понто-Каспийского бассейна особей с искривлениями позвоночника практически нет. Известен лишь один экземпляр белуги из Каспийского моря с искривленной каудальной частью тела, однако его поимка относится к началу века [Шварц, 1993]. В нижней Волге, воды которой попадают в Каспий, отмечено до 40% предличинок осетровых, имеющих морфологические аномалии, в том числе искривления туловищного отдела позвоночника [Лепилина, 1997]. Нельзя исключать, что это особи искусственного происхождения. Так, с осетровых рыбоводных заводов в низовья Волги выпускается значительное количество личинок с нелетальными аномалиями, которых объединяют в группу риска [Горюнова, Соколова, Сторожук и др., 1997; Горюнова и др., 2000]. В других регионах такие нарушения с различной частотой встречаются, как правило, у рыб в пресноводных водоемах, расположенных вблизи крупных промышленных предприятий. Так, Ю.С. Решетников [1995] отмечает разнообразные аномалии, в том числе искривление позвоночника, у сиговых рыб из озер Куетсиярв, Имандра, реки Обь и связывает их с двумя факторами: эвтрофированием и загрязнением водоемов, ведущим к накоплению в рыбах тяжелых металлов. Однако в Норило-Пясинской водной системе, загрязненной стоками Норильского горно-металлургического комбината, аномалии строения тела у рыб (фенодевианты) единичны, однако в то же время доля рыб с нарушениями строения и патологическими изменениями внутренних органов может достигать 83% [Савваитова и др., 1995; Павлов и др., 1999].

У пиленгаса наибольшая доля тератогенных особей отмечалась нами в 1993–1995 гг., причем аномалии преобладали среди 2-леток (табл. 1). Число аномальных сеголеток обычно невелико и лишь в 1993 г. было значимым, причем их количество коррелировало с высокой долей искривленных 2-леток, отловленных в следующем году. Доля последних во все годы исследований была сходной, около 40%. Их количество в 1993–1994 гг. коррелировало с долей уродливых 3-леток в 1994–1995 гг., однако в 1992–1993 гг. такой связи не наблюдали. Наименьшее число уродливых 3-леток было зафиксировано в 1993 г. (табл. 2), в связи с чем в следующем, 1994 г., среди производителей такие рыбы отсутствовали. Если число 3-леток с искривлением позвоночника было велико, как в 1994 г., то и среди половозрелых рыб в следующем году их было много. Соотношение доли самок и самцов с искривленными позвоночниками в разные годы отличается, например, в 1992 г. было больше тератогенных самок, в 1995 г. — самцов.

В связи с этим впоследствии мы обращали особое внимание на рыб младших возрастных групп. Так, в июне 1997 г. среди личинок массой $0,18 \pm 0,01$ г доля аномалий скелета составила 9,86% (см. табл. 2), а у мальков массой до 0,88 г в 1996–2000 гг. искривления скелета не отмечались. В последующие годы у сеголеток в возрасте от 3-х месяцев массой от $2,92 \pm 0,24$ до $12,0 \pm 0,2$ г

Таблица 1

**Частота встречаемости пиленгаса с морфо-физиологическими нарушениями
в Кизилташской системе лиманов Черного моря, %**

Год	Пол рыб	Число рыб, экз.	Аномалии				
			желчного пузыря	печени	луковицы аорты	гонад	искривление позвоночника
1992	Самцы	50	0/3	0	0	0	0/16
	Самки	44	0/4	0/64	0	0/9	0/34
	2-летки	83	0	0	0	0	0/42
1993	Самцы	8	0	25/0	0	0	0
	Самки	6	0	17/0	0	0	0
	Сеголетки	79	0	0	0	0	29/0
	2-летки	25	0	14/0	0	0	7/36
1994	3-летки	20	0	0	0	0	5/0
	Самцы	7	14/0	0/0	86/0	0	0
	Самки	8	13/0	0/0	33/0	0	0
	Сеголетки	400	50/0	0/0	100/0	0	1/0
	2-летки	218	49/83	2/0	0/10	0	11/22
	3-летки	69	70/4	0	10/10	0	10/35
1995	Самцы	60	10/52	3/36	20/50	0	16/17
	Самки	50	20/35	58/24	50/75	/3	9/12
	Сеголетки	118	63/92	29/33	14/0	0	1/3
	2-летки	100	0/45	0/2	0/2	0	25/13
1996	3-летки	30	0/27	0	/10	0	0/37
	Сеголетки	55	6/0	0	0	0	33/0
1997	Самки	67	0	0	0	0	21/0

Примечание. Перед косой — рыбы из Бугазского гирла, за ней — из устья пресноводного магистрального канала.

Таблица 2

**Биологические показатели молоди пиленгаса и динамика доли уродств
в Кизилташских лиманах Черного моря в 1996–2000 гг.**

Дата вылова	Число рыб, экз.	Масса, г	Длина, см	Аномалии, %
1.06.96	69	—	0,006±0,002	0
10.06.97	45	—	0,15±0,004	0
06.06.2000	10	0,19±0,04	1,96±0,19	0
10–24.06.97	273	0,18±0,01	2,03±0,03	9,86
06.96	90	0,83±0,003	3,4±0,03	0
10.08.99	7	0,88±0,26	4,15±0,60	0
05.10.98	20	2,92±0,24	6,46±0,16	6,45
01–10.08.99	77	7,66±0,19	8,81±0,10	9,01
07–10.08.99	62	12,0±0,20	10,22±0,07	14,52

средняя доля аномальных особей составляла 9,99% при вариациях в разные годы от 6,45 до 14,52% (см. табл. 2).

Относительно пространственного распределения тератогенных особей в разных участках акватории Кизилташских лиманов можно заметить, что и в 1997–2000 гг. они встречались повсеместно, в 1992 г. — также везде, за исключением района Бугазского гирла, соединяющего лиманы с Черным морем, а в 1996 и 1997 гг. они отмечены только в устье пресноводного канала, обеспечивающего распреснение лиманов.

Помимо нарушений в морфологии тела, у особей в морских и пресных водоемах встречаются аномалии в строении внутренних органов. У пиленгаса первыми зарегистрированными в 1992 г. аномалиями оказались патология окраски печени, придающая ей мозаичный вид, наряду с искривлениями туловища у

16–42% рыб [Микодина, 1994]. Помимо мозаичности, отмечаются различные варианты патологического изменения цвета печени — от темно-коричнево-красного до анемичного бледно-коричневого (рис. 5,а), а также изменения цвета желчного пузыря до зеленого (рис. 5,б), желто-зеленого, бурого, красно-зеленого.

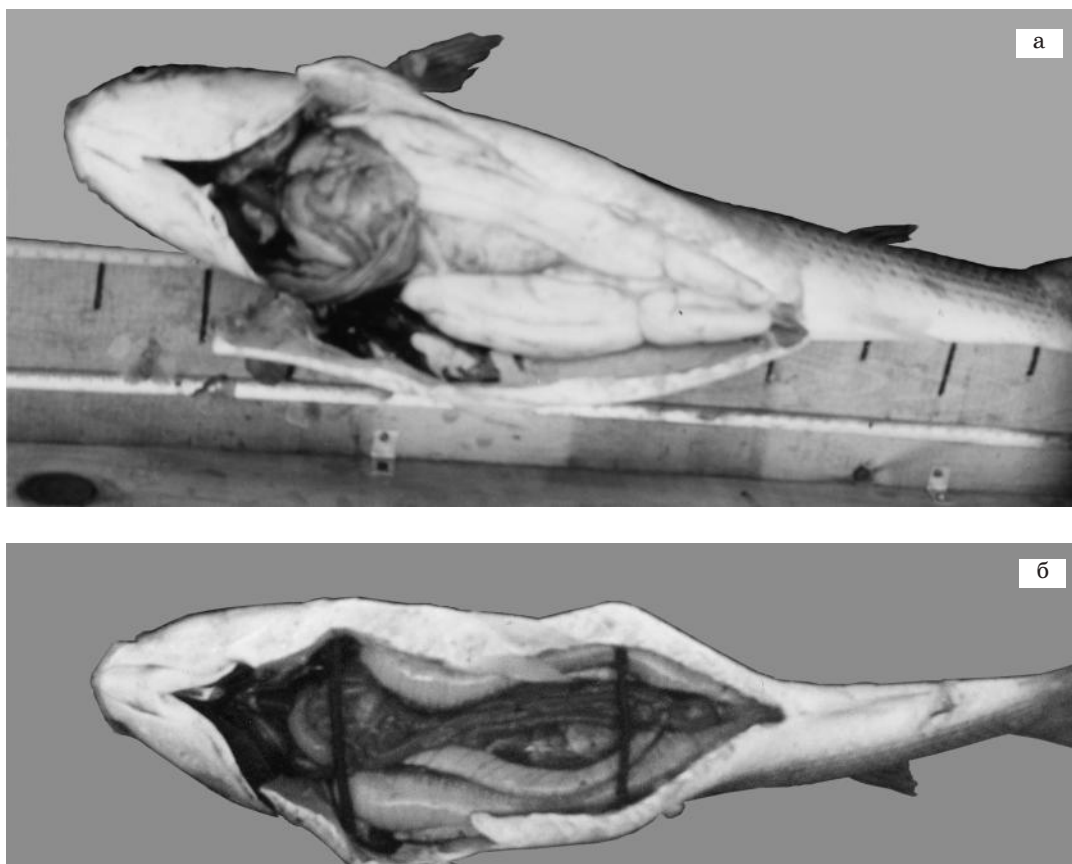


Рис. 5. Изменение нормального цвета печени на светло-желтый (а) и цвета желчного пузыря на сине-зеленый (б) у пиленгаса из Геленджикской бухты, июнь 1999 г.

У самок и самцов пиленгаса отмечены также отклонения в анатомическом строении яичников и семенников, в частности, уменьшение гонад в размерах или отсутствие одной гонады, кровоизлияния. Аномалии гонад встречаются реже, чем печени и других органов, что может объясняться наибольшей устойчивостью репродуктивной системы (см. табл. 1). У части рыб наблюдается патологическое ожирение луковицы аорты (см. табл. 1). Характерно, что доля особей с анатомо-физиологическими нарушениями в Бугазском гирле обычно ниже, чем в предустьевых участках и устье пресноводного канала, как в 1996–1997, так и в 1999–2000 гг. (см. табл. 1). Так, в предустьевых и устьевых участках встречаемость особей с тератогенными изменениями скелетной системы в 2,4 раза выше, чем в районе гирла; с нарушением цвета секрета желчного пузыря — в 2,6 раз выше, патологией окраски печени — в 4,5, а с ожирением луковицы аорты — в 6 раз. Их количество в выборках рыб разных возрастных групп колеблется в широких пределах, достигая в отдельные годы 100%. Не исключено, что у генеративно морского вида пиленгаса морфофизиологические аномалии могут появляться вследствие влияния распреснения среды обитания.

В отличие от пиленгаса Кизилташских лиманов, у Южного берега Крыма этот вид имеет меньшее разнообразие аномалий. Они затрагивают только гонады у самцов и печень у особей обоего пола. Количество аномалий значительно (рис. 6), доля самцов пиленгаса с нарушениями строения гонад достигла в 1997 г. 15%, а в 2000 г. 29,41 % (рис. 7). У самцов из Судакской бухты они заключа-

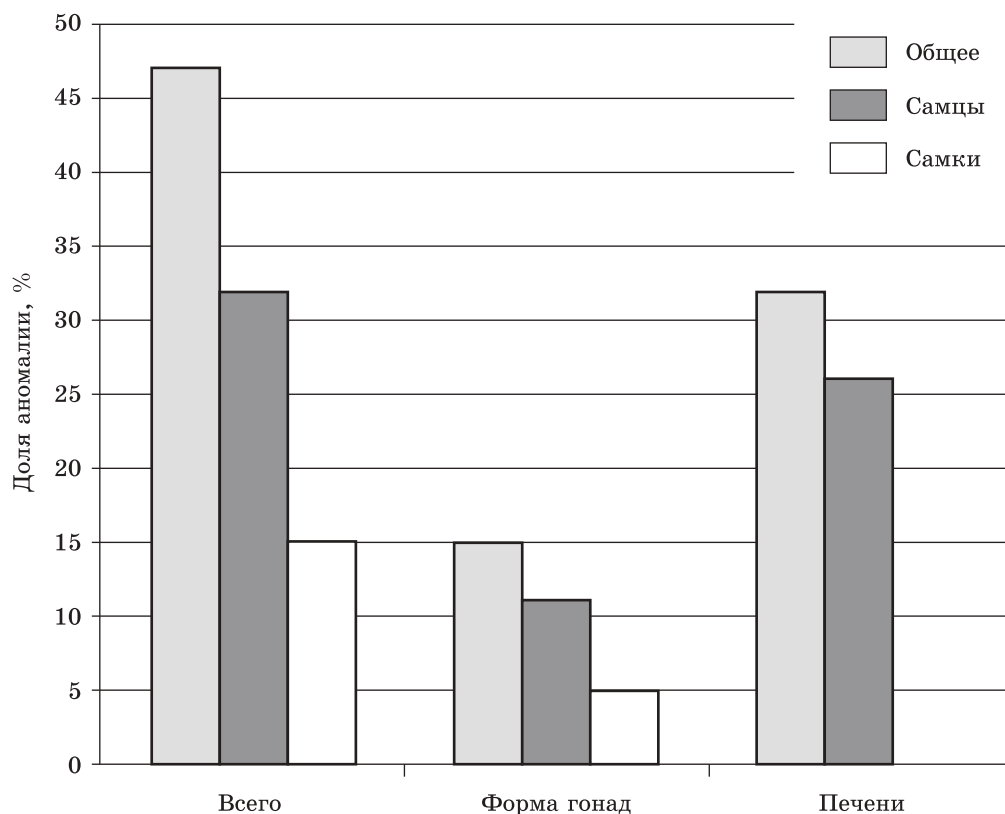


Рис. 6. Количество аномалий гонад и печени у пиленгаса из Судакской бухты, июнь 1997 г.

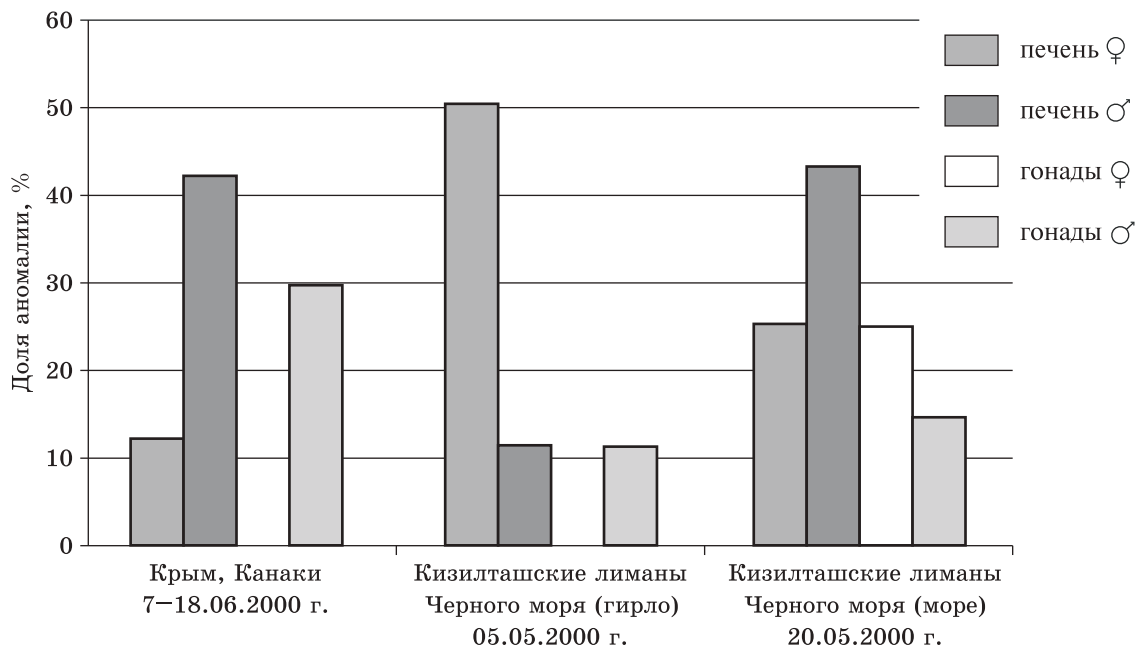


Рис. 7. Количество аномалий гонад и печени у черноморского пиленгаса в 2000 г.

лись в изменении морфологии семенников, например в уменьшении размеров одной гонады, перетяжек или образовании фестончатой каудальной части семенника (см. рис. 5,а, рис. 8), наличии кровоизлияний.

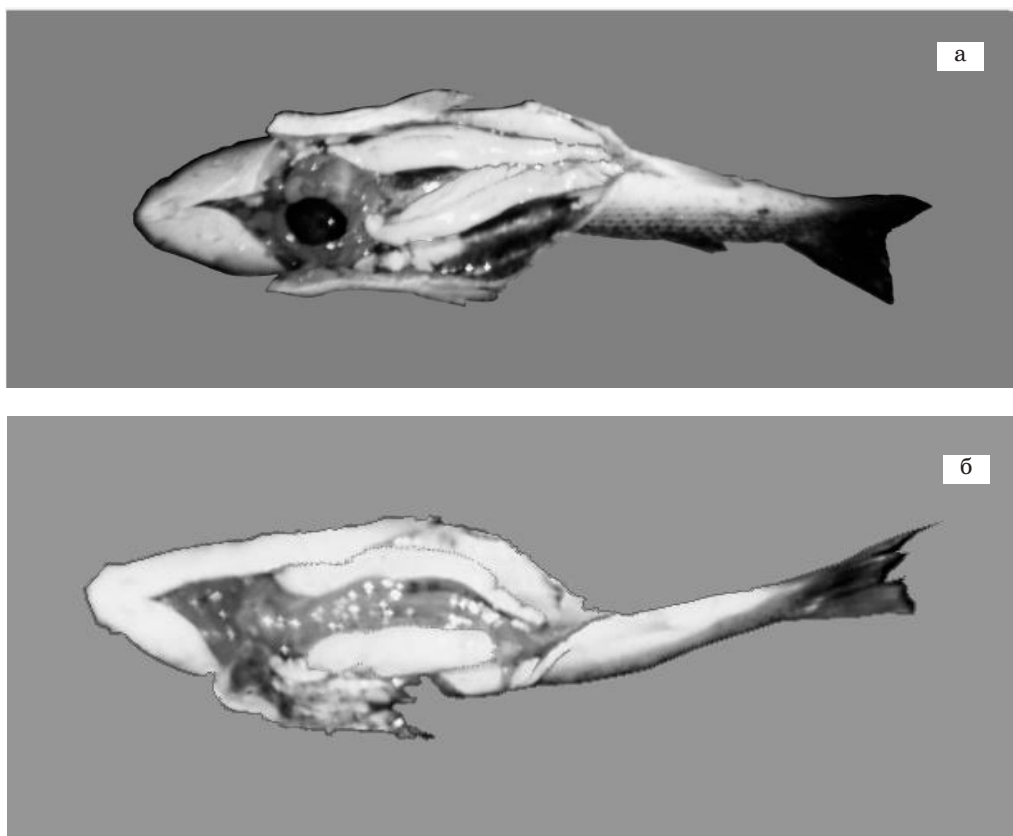


Рис. 8. Аномалии морфологии семенников у пиленгаса из Судакской бухты, июнь 1997 г.:
а — нормальная форма семенников; *б* — дольчатая каудальная часть правого
и укорочение левого семенников

Аномалии печени состояли в образовании кровоизлияний различной величины, опухолей не исследованной нами природы (см. рис. 5, *а*), а также в изменении цвета до бледного или темно-коричневого и мозаичности ее окраски. Доля особей с такими аномалиями в 1996–1997 гг. достигала 35%. В 1998–2000 гг. процент аномалий печени у пиленгаса из системы Кизилташских лиманов варьировал от 11,1 до 50,0, а у пиленгаса, выловленного у побережья Крыма, был несколько ниже — 10,5–41,8% (табл. 3). Не исключено, что наличие аномалий приводит к увеличению печеночно-соматического индекса (ПСИ) у рыб IV–V стадий зрелости, который также выше у пиленгаса из Кизилташских лиманов (1,69–3,24%), чем у особей побережья Крыма (0,88 до 1,68%).

Опухоли органов отмечены и у другой кефали — лобана в тихоокеанских водах, а также у камбал и саргана в водах Приморья [Сяпина, Соколовский, 1997;]. Аномалии морфологии гонад у рыб в Понто-Каспийском бассейне, в частности яичников, а также опухоли печени недавно отмечены у осетровых [Романов, Алтуфьев, 1990; Моисеева и др., 1997]. Эти данные могут свидетель-

Таблица 3

**Аномалии тела и органов у пиленгаса, выловленного в различных районах
Черного моря в 1998–1999 гг.**

Район вылова	Дата вылова	Средняя масса, г	Всего аномалий, %
Крым, Судакская бухта	01–27.06.98	2068±102,6	55,56
Кизилташские лиманы Черного моря (гирло)	07–10.08.99	12,0±0,20	14,52
	05.10.98	2,92±0,24	6,45
	10–12.06.99	1926,82±175	18,2
Кизилташские лиманы Черного моря (море)	01–10.08.99	7,66±0,19	9,01
Крым, Геленджикская бухта	01–19.06.99	2145±377	77,8

ствовать о более неблагоприятном эколого-токсикологическом состоянии Кизилташских лиманов по сравнению с крымской частью акватории Черного моря. В 1998–2000 гг. наметилась тенденция роста доли аномальных особей среди пиленгаса у побережья Крыма (см. табл. 3 и рис. 6). Вероятно, это является следствием усиления воздействия антропогенных факторов в данном районе [Никитенко, 2000].

Встречаются единичные особи, в фенотипе которых имеются признаки и пиленгаса, и аборигенной кефали — лобана *Mugil cephalus*, например, слабо-выемчатый хвостовой плавник, как у пиленгаса, и жировое веко, как у лобана. У некоторых рыб, по внешнему виду являющихся пиленгасами, имеется жировое веко, что типично только для лобана. По-видимому, такие рыбы являются межвидовыми гибридами пиленгаса и лобана. На возможность гибридизации указывает сходство экологии нереста, гаметогенеза и типа икрометания кефалей. Кизилташские лиманы издавна используются для нереста в конце июня–начале августа лобаном [Суханова, 1956], а в последние годы — и пиленгасом в конце мая — начале июня [Mikodina, Glubokov, 1996]. В годы с ранней и теплой весной периоды нереста пиленгаса и лобана перекрываются, о чем свидетельствует присутствие в ихтиопланктоне икры и личинок обоих видов. Так, в 1995 г., с 25 мая по 6 июня в ихтиопланктонных уловах было обнаружено 336 икринок пиленгаса и 8 — лобана, а в 1997 г. на морских станциях вблизи Бугазского гирла 2–3 июля поймано по 3 икринки пиленгаса и лобана и 1 и 4 личинки соответственно. У гибридных особей морфологических аномалий не обнаружено, однако их появление может отрицательно сказаться на сохранении обоих видов кефалей.

Приведенные выше материалы касаются рыб, обитающих в ареале акклиматизации. Сведений об аномалиях строения органов и тканей пиленгаса из водоемов его нативного ареала в доступной нам литературе обнаружить не удалось. По нашим данным, в 2000 г. у дальневосточного пиленгаса из бухты Юго-Западная на западном побережье Татарского пролива, вблизи города Советская Гавань, также отмечены аномалии печени (мелкие опухоли, мозаичность, анемия органа, рыхлость ткани) и гонад (кровоизлияния, асимметричность правой и левой гонад). Однако мы можем говорить лишь об их наличии, а не о количестве, поскольку располагаем выборкой особей с гонадами II стадии зрелости небольшого объема. Возможной причиной появления этих аномалий могут быть периодические сбросы стоков с Майской ГРЭС, находящейся в районе города Советская Гавань, а также зарегистрированное нами загрязнение этой акватории нефтяной пленкой. Эти данные позволяют предполагать, что появление отклонений в строении тела и органов у черноморского пиленгаса не связано с обитанием в новых условиях, а вызвано иными причинами, на что указывает наличие этих аномалий и у особей из водоемов нативного ареала.

Содержание тяжелых и переходных металлов в органах и тканях пиленгаса и среде его обитания. В связи с тем, что одной из возможных причин формирования морфофизиологических нарушений у пиленгаса может быть действие водных поллютантов, весной 1996 г. проведены исследования по оценке содержания тяжелых и переходных металлов в воде Кизилташских лиманов как места нагула и нереста пиленгаса, а также прилегающей к ним прибрежной акватории моря и тех районов у северо-кавказского побережья Черного моря, по которым осуществляется его нерестовая миграция (табл. 4).

Установлено, что в пробах воды из магистрального пресноводного канала, соединяющего Кизилташские лиманы с рекой Кубанка, концентрация меди в 2,5 раза превышает предельно-допустимую величину (ПДК). Кроме того, в этом канале отмечен более высокий уровень содержания свинца, чем в лиманах. Высокое содержание меди в воде магистрального канала коррелирует с уровнем этого металла в Кизилташских лиманах, где концентрация меди также превышает ПДК. Здесь важно отметить, что пробы воды в Кизилташских лиманах, куда и несет свои воды магистральный канал, брали на тех участках, где происходит нерест пиленгаса. Содержание остальных металлов в пробах воды из других мест системы Кизилташских лиманов не превышало ПДК для морских рыбохозяйственных водоемов.

Таблица 4

Содержание тяжелых и переходных металлов весной 1996 г. в пробах воды из различных участков Кизилташских лиманов и Черного моря, мкг/л

Место отбора проб, дата	Железо	Цинк	Медь	Марганец	Никель	Свинец
Пресноводный канал, 18.03	20,6	10,4	12,2	1,38	2,25	4,5
Кизилташский лиман, 18.03	14,9	10,9	6,93	1,37	0,59	1,87
Бугазский лиман, 07.04	11,3	1,84	4,09	2,34	0,06	1,92
Море вблизи Бугазского гирла, 07.04	22,8	35,4	7,65	5,67	0,01	14,7
28.04	132,5	11,7	4,62	3,35	0,01	13,7
Анапская бухта, 26.04	14,5	10,8	7,73	5,56	1,36	12,1
Новороссийская бухта, 30.04	12,6	16,6	5,46	4,54	0,18	8,19

При исследовании содержания металлов в пробах воды Черного моря на участке, расположенном перед входом в Бугазский лиман, были обнаружены высокие концентрации свинца, превышающие уточненную ПДК в 2 раза. Примечательно, что эта часть акватории Черного моря служит районом миграции молоди пиленгаса, идущей на нагул в систему Кизилташских лиманов из других районов, а также является завершающей частью пути нерестовой миграции производителей северокавказского стада.

На северокавказском побережье Черного моря, на юго-востоке от Кизилташских лиманов, расположены Анапская и Новороссийская бухты. Несмотря на то, что Анапская бухта находится в стороне от основных морских транспортных магистралей, в ее воде в апреле, в период нерестовой миграции пиленгаса, также обнаружены высокие концентрации свинца (2 ПДК). Видимо, сказывается влияние мелкого каботажного пассажирского транспорта. Однако в сентябре здесь концентрация свинца была ниже ПДК, что обусловило низкую токсичность вод в этом районе. Такая динамика содержания свинца в Анапской бухте, скорее всего, связана с его биогеохимическими циклами и особенностями циркуляции вод. В воде Новороссийской бухты отмечено повышенное содержание свинца, что связано с влиянием расположенного здесь нефтяного порта.

В отличие от 1996 г., весной самого многоводного за период исследований 1997 г. в пробах воды с 7-ми различных станций, охватывающих всю акваторию системы Кизилташских лиманов, содержание металлов не превышало ПДК, установленных для морских рыбохозяйственных водоемов. Такая межгодовая динамика количества тяжелых и переходных металлов в исследованных водоемах может быть одной из причин значительной вариации в разные годы частоты встречаемости аномалий у пиленгаса, проводящего в них часть жизненного цикла.

В органах и тканях пиленгаса количество тяжелых и переходных металлов в 1996 г. не превышало ПДК, установленных для продовольственного сырья и пищевых продуктов (табл. 5). Однако в печени пиленгаса содержание меди и свинца может превышать медико-допустимый уровень соответственно в 1,9 и 1,25 раза, как это было выявлено у рыб из Керченского пролива [Авдеева, 1988; Авдеева и др., 1993]. Следует иметь в виду, что медицинские и санитарные предельно-допустимые уровни металлов характеризуют лишь пригодность мяса рыб для употребления его в пищу, а природоохранными органами ПДК для печени промысловых рыб не установлены. При сравнении полученных данных со средним содержанием микроэлементов в печени других промысловых рыб Мирового океана ясно, что содержание железа в печени пиленгаса Кизилташских лиманов превышает средний уровень на порядок [Морозов, Петухов, 1986]. В связи с тем, что печень рыб активно участвует в метаболизме, а также в депонировании и выведении тяжелых и переходных металлов, их повышенное содержание может вызывать интоксикацию рыб и нарушение физиологических процессов.

Содержание металлов в мышцах и печени кефалей
из системы Кизилташских лиманов, мкг/г сырой массы

Вид	Орган или ткань, год	Железо	Цинк	Медь	Марганец	Никель	Свинец
Пиленгас	Печень, 1996	282,4	20,7	46,9	0,95	0,25	0,37
	1997	95,1	40,2	36,1	1,25	0,48	0,54
	Мышцы, 1996	33,1	9,21	1,07	0,61	0,34	0,22
	1997	14,2	6,0	0,76	0,29	0,04	0,14
Лобан	Печень	576,6	33,4	39,0	0,95	0,63	0,29
	Мышцы	22,1	12,9	3,43	0,36	0,17	0,27
Гибрид	Печень	102,6	15,2	24,6	1,72	0,14	0,31
	Мышцы	14,9	6,3	1,15	0,73	0,22	0,42

З а к л ю ч е н и е . Аномалии у рыб могут возникать в результате воздействия различных факторов среды [Patten, 1968]. В раннем онтогенезе они появляются вследствие воздействия неблагоприятных температур воды, ее солености [Крыжановский, 1956; Оявеер, 1981], кислородного режима [Гулидов, 1977] и других абиотических факторов, но, как правило, уродливые особи элиминируются, и доля аномальных рыб в природных водоемах редко превышает 0,5–1,0%. Однако при экстремальных экологических ситуациях (радиоактивном загрязнении [Шеханова и др., 1978; Белова и др., 1993], эвтрофировании водоемов и увеличении содержания в них тяжелых металлов, а также гибридизации [Кирпичников, 1987; Цыцугина, Куфтаркова, 1988; Решетников, 1995; Решетников, Попова, 1996; Савваитова и др., 1995; Павлов и др., 1999]) количество различных аномалий, в том числе генетических, у рыб увеличивается и может достигать 50% и более.

Частоты встречаемости аномалий строения тела и органов у пиленгаса из Черного моря, зарегистрированные нами в различных возрастных группах, значительно превышают фоновые показатели и приближаются по величине к отмечаемым в сильно загрязненных водоемах. Наличие аномалий у рыб всех возрастных групп свидетельствует об их возникновении в течение всего онтогенеза. Современная экологическая ситуация в Черном море неблагоприятна для рыб, а пиленгас как новый в этом водоеме вид наиболее подвержен ее воздействию. Известно, что воды Черного моря значительно эвтрофированы, что является следствием длительного влияния различных антропогенных факторов, а его прибрежная экосистема перманентно подвергается мощному воздействию различных поллютантов, таких как нефтяные углеводороды, тяжелые металлы, хлор- и фосфорорганические соединения, бытовые сточные воды [Экология прибрежной зоны Черного моря, 1992; Фащук, Сапожников, 1998]. В воде Кизилташских лиманов были обнаружены хлор- и фторорганические соединения, нефтепродукты, пестициды, соли тяжелых металлов [Никитенко, 2000].

Наши данные по увеличению содержания тяжелых и переходных металлов в воде водоемов, где обитает пиленгас, а также в его органах и тканях указывают на одну из реальных причин высокой частоты встречаемости аномалий у этого вида в новых условиях обитания. Другой причиной наличия аномалий у пиленгаса может быть его межвидовая гибридизация с аборигенной кефалью лобаном *Mugil cephalus*.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдеева Т.М., Третьякова В.Д., Вороненко Л.С. 1993. Токсикологический контроль состояния экосистемы Керченского пролива в условиях дампинга // Экология. №5. С.78–83.
Акимова Н.В., Рубан Г.И. 1996. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых (Acipenseridae) при антропогенном воздействии // Вопросы ихтиологии. Т.36. Вып.1. С.65–80.

Белова Н.В., Веригин Б.В., Емельянова Н.Г. и др. 1993. Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период. 1. Состояние воспроизводительной системы рыб, перенесших аварию // Вопросы ихтиологии. Т.33. Вып.6. С.814–828.

Воловик С.П., Котенев Б.Н., Микодина Е.В. 1998. Пиленгас — новый объект промысла в Азово-Черноморском бассейне // Рыбное хозяйство. №5–6. С.45–46.

Горюнова В.Б., Соколова С.А., Сторожук Н.Г. и др. 1997. Эколого-токсикологическая ситуация в низовьях Волги и морфологические аномалии в раннем онтогенезе осетровых рыб // Первый конгресс ихтиологов России. Тезисы докладов. М.: ВНИРО. С.147.

Горюнова В.Б., Шагаева В.Г., Никольская М.П. 2000. Анализ строения личинок и молоди осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна в условиях искусственного воспроизводства // Вопросы ихтиологии. Т.40. №6. С.804–809.

Гулидов М.В. 1977. Влияние газового режима среды на эмбриогенез животных // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука. С.174–210.

Демьянко В.Ф. 1995. Пиленгас в черноморских лиманах // Рыбное хозяйство. №4. С.40–41.

Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука. 520 с.

Крыжановский С.Г. 1956. Развитие салаки в воде повышенной солености // Вопросы ихтиологии. Вып.6. С.100–104.

Лепилина М.Н. 1997. Характер морфологических нарушений у предличинок осетровых // Первый конгресс ихтиологов России. Тезисы докладов. М.: ВНИРО. С.438.

Методические указания по отбору, первичной обработке, хранению и анализу образцов при биогеохимических исследованиях морских экосистем. Переходные и тяжелые металлы (составил Н.П. Морозов). 1981. М.: ВНИРО, 27 с.

Микодина Е.В. 1994. Пиленгас Кизилташских лиманов Черного моря // Информационный пакет ВНИЭРХ «Рыбное хозяйство». Сер. Аквакультура. Вып.2. С.2–9.

Моисеева Е.Б., Федоров С.И., Парфенова Н.А. 1997. О нарушениях строения половых желез у самок осетровых (*Acipenseridae*) Азовского моря // Вопросы ихтиологии. Т.37. №5. С.660–666.

Морозов Н.П., Петухов С.А. 1986. Микроэлементы в промысловой ихтиофауне Мирового океана. М.: Агропромиздат. 159 с.

Никитенко А.С. 2000. Влияние экологической и токсикологической обстановки в Азовском и Черном морях, лиманах и реках Краснодарского края на процессы воспроизводства ценных промысловых рыб // Материалы совещания «Воспроизводство рыбных запасов», 28 сентября – 2 октября 1998 г. М.: Полимаг. С.43–49.

Отчет АзНИИРХ о НИР. 2000. 195 с.

Отчет ТИПРО о НИР. 2000. 234 с.

Ояевер Э.А. 1981. Влияние температуры и солености на эмбриональное развитие салаки // Биология моря. №5. С.39–48.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М.А. и др. 1999. Разнообразие рыб Таймыра: систематика, экология, структура вида как основа биоразнообразия в высоких широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия. М.: Наука. 207 с.

Решетников Ю.С. 1995. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопросы ихтиологии. Т.35. №2. С.156–174.

Решетников Ю.С., Попова О.А. 1996. Оценка состояния пресноводных экосистем по состоянию рыбного сообщества // Проблемы экологии и рационального природопользования Северо-Запада России и Псковской области. Псков: изд. ПГПИ. С.41–52.

Романов А.А., Алтуфьев Ю.В. 1990. Новообразования в половых железах и печени осетровых рыб (*Acipenseridae*) Каспийского моря // Вопросы ихтиологии. Т.30. Вып.6. С.1040–1044.

Савваитова К.А., Чеботарева Ю.В., Пичугин М.Ю., Максимов С.В. 1995. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды // Вопросы ихтиологии, Т.35. №2. С.182–188.

Смирнов Б.П., Микодина Е.В., Глубоков А.И., Наволоцкий В.А., Королев А.Л., Сторожук Н.Г., Норвилло Г.В. 2000. Современное состояние популяции пиленгаса в системе Кизилташских лиманов и прилегающей акватории Черного моря на фоне эколого-токсикологической обстановки // Материалы совещания «Воспроизводство рыбных запасов», 28 сентября – 2 октября 1998 г. М.: Полимаг. С.207–217.

Сяпина М.Г., Соколовский А.С. 1997. Преднеопластические и неопластические изменения в ткани камбал залива Петра Великого // Первый конгресс ихтиологов России. Тезисы докладов. М.: изд-во ВНИРО. С.393–394.

Фащук Д.Я., Сапожников В.В. 1998. Антропогенная нагрузка на геосистему «море-водосборный бассейн» и ее последствия для рыбного хозяйства (методы диагноза и прогноза на примере Черного моря). М.: Изд-во ВНИРО. 124 с.

Цыцугина В.Г., Куфтаркова Е.А. 1988. Генетические эффекты в популяции морских амфипод при антропогенном эвтрофировании среды // Гидробиологический журнал Т.24. №6. С.19–20.

Шварц Ф. Дж. 1993. Деформации позвоночника и туловища у белуги *Huso huso* // Вопросы ихтиологии. Т.33. №4. С.588.

Шеханова М.А., Пешков С.П., Мунтян С.П., Ермохин В.Я. 1978. Биологическая характеристика хронически облучаемой популяции сибирской плотвы // Экологические аспекты химичес-

кого и радиоактивного загрязнения водной среды. Сборник научных трудов ВНИРО. Т.СХХХIV. С.106–122.

Экология прибрежной зоны Черного моря. 1992 // Сборник научных трудов ВНИРО (под ред. В.В. Сапожникова). М.: ВНИРО. 330 с.

Koumoundouros G., Gagllardi F., Divanach P., Stefanakis S., Kentourl I. 1995. Osteological study of the origin and development of the abnormal caudal fin in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) fry // Aquaculture. Sp. publ. N.23 (Quality in aquaculture. Short comm. of the European Aquae. Soc.). P.16–18.

Legendre M., Teugels G.G., Cauty C., Jalabert B. 1992. A comparative study of morphology, growth rate and reproduction of *Clarias gariiepinus* (Burchell, 1882), *Heterobranchus longifilis* (Valenciennes, 1840), and their reciprocal hybrids (Pisces, Clariidae) // Journ. Fish Biol. N.40. P.59–79.

Marino G., Boglione C., Bertolini B., Rossi A., Ferreri F. and Cataudella S. 1993. Observation on development and anomalies in the appendicular skeleton of sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. 1758, larvae and juveniles // Aquaculture and Fisheries Management. V.24. P.445–456.

Mikodina E.V., Glubokov A.I., Pyanova S.V., Kuznetsov V.V. 1999. Skeleton and organ abnormalities in the Black Sea acclimatized haarder (*Mugil soiuuy* Bas.) // Abstr. EAAP Ninth International Conference on Diseases of Fish and Shellfish Rhodes, Greece, 19th–24th September 1999. P.43.

Mikodina E.V., Glubokov A.I., Pyanova S.V., Kuznetsov V.V. 2000. On some abnormalities of haarder (*Mugil soiuuy* Bas.) in the Black Sea // Abstr. Int. Conf. «Aqua 2000», May 2–6, Nice, France. P.474.

Patten B.G. 1968. Abnormal freshwater fishes in Washington stream // Copeia. N.2. P.399–401.

Vladykov V.D. 1973. Macrophthalmia in the American eel (*Anguilla rostrata*) // Journ. Fish. Res. Board of Canada. V.30. N.5. P.689–693.

УДК 597.5: 597.553.2:597-105

БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ КЕТЫ ОХОТСКОГО МОРЯ В СВЯЗИ С ЯВЛЕНИЕМ ДРЯБЛОСТИ ЕЕ МЫШЦ

*Е.В. Микодина, Н.О. Минькова, Н.В. Кловач (ВНИРО)
Т.И. Лаптева, О.В. Зайцева, Ю.Б. Филиппович (МПГУ)*

В 1994 г. у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) Северо-Западной Пацифики впервые было описано явление дряблости мышц [Gritsenko et al., 1995], и доля таких рыб достигала 60%. Ранее у кеты оно не отмечалось, однако есть сообщения об аналогичной дегенерации скелетной мускулатуры у горбуши юго-восточного Сахалина в годы с экстремально высокой численностью, например в 1991 г. Ретроспективная оценка динамики этого феномена у кеты северо-западной части Тихого океана позволяет предполагать, что, по-видимому, в период 1994–1995 гг. численность кеты с дряблыми мышцами была максимальной. В последующем число таких рыб стало снижаться: в 1996 г. их было в среднем 45%, в 1997 г. — 43%, в 1998 г. — 22%, с 1999 г. этот показатель составлял менее 10%. С 1997 г. началось уменьшение возвратов кеты на японские рыболовные заводы и к 1999 г. численность возврата сократилась более чем на 30% [Watanabe, 2000]. По мнению ряда авторов, появление кеты с дряблыми мышцами было связано с высокой плотностью скоплений лососей в местах морского нагула [Gritsenko et al., 2000; Klovatch, 2000]. Привлекает внимание тот факт, что снижение вылова тихоокеанских лососей стало ощутимым в 1998 г., когда вернулись на нерест особи, родившиеся от самок, созревших в период максимального развития феномена дряблости мышц — 1995–1996 гг. Кета с дряблыми мышцами встречалась и в Охотском море. В свете изучения механизма возникновения дряблости мышц у кеты важным этапом является выяснение метаболических сдвигов в ее организме, сопровождающих это явление, и их влияния на качество потомства и его жизнестойкость.

В связи с вышеизложенным целью настоящего исследования было изучение особенностей обмена веществ в органах и тканях у кеты с нормальными и дряблыми мышцами, выловленной в Охотском море.

Материал и методы. Кету для настоящего исследования ловили дрефтерными сетями на СРТМ-К «Островка» в августе 1999 г. в восточно-сахалинской промысловой подзоне Охотского моря, ограниченной координатами 49,34–53,40° с.ш. и 144,30–152,34° в.д. Проводили биологический анализ выловленных рыб, а индексы органов рассчитывали как отношение массы органа к массе рыбы без внутренностей, выраженное в процентах. Качество мышц рыб определяли тактильно: упругие мышцы считали нормальными (Н), а размягченные — дряблыми (Д), причем среди них выделяли рыб с мышцами среднего качества (ПХ). Пробы мышц, печени и яичников (массой по 2–3 г) от самок кеты с нормальными и дряблыми мышцами во время завершения морской преднерестовой миграции фиксировали в реактиве Фолча. Обработку проб проводили в соответствии со схемой, приведенной на рисунке.

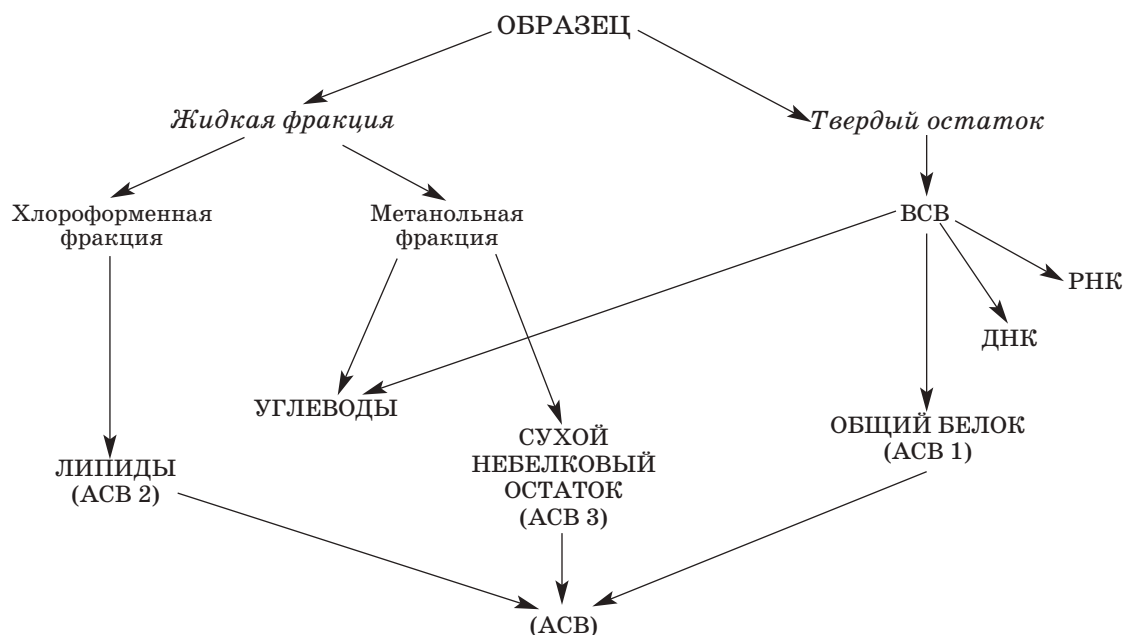


Схема работы с пробами. ВСВ — воздушно-сухое вещество,
АСВ — абсолютно-сухое вещество

Экстракцию липидов из сырой ткани проводили смесью хлороформ-метанол по Фолчу [Folch et al., 1951] в модификации Лапина, Черновой [1970]. Для этого образцы фильтровали через бумажный фильтр, жидкую фазу собирали в мерную пробирку, а твердую — помещали в ступку и дважды экстрагировали дополнительные количества липидов смесью хлороформ-метанол. К объединенному хлороформ-метаноловому экстракту добавляли необходимое количество воды, чтобы соотношение хлороформ-метанол-вода было равно 1:1:1 и оставляли на 24 ч, в течение которых достигалось извлечение липидов хлороформом, а метанол и другие примеси диффундировали в воду. Жидкая фаза в мерной пробирке разделялась на два слоя: нижний — хлороформенный, содержащий липиды, а верхний — водно-метаноловый, содержащий все нелипидные фракции. Количество липидов определяли весовым методом в хлороформной фракции после ее выпаривания и последующего высушивания до постоянной массы при 105 °С.

Объем водно-метаноловой фракции измеряли и определяли в ней содержание углеводов и небелкового остатка. Количественное определение растворимых углеводов проводили в аликвоте (1 мл) водно-метаноловой фракции по методу Хагедорна-Иенсена [Филиппович и др., 1982]. Оставшуюся часть водно-метаноловой фракции выпаривали, а затем высушивали при 105 °С до постоянной массы.

Остаток ткани после удаления хлороформ-метаноловой фракции подсушивали в фарфоровых чашках на воздухе, а затем до постоянного воздушно-сухого веса при 40 °С. Часть воздушно-высушенной ткани использовали для определения углеводов. Для этого навеску воздушно-сухого образца (около 200 мг) экстрагировали трехкратным объемом 70%-ного этанола в течение 30 мин, центрифугировали на рефрижераторной центрифуге К-24 при 5000g в течение 60 мин. Супернатант использовали для определения растворимых углеводов по методу Хагедорна-Иенсена. Расчеты показывают, что содержание растворимых углеводов в обезжиренном остатке образца примерно в 50 раз больше, чем в водно-метаноловой фракции.

Для определения нуклеиновых кислот использовали навеску 0,15–0,20 г воздушно-сухого обезжиренного материала, в которой содержание ДНК и РНК определяли по спектрофотометрическому методу Шмидта-Таннгаузера и рассчитывали по формуле Спирина [Филиппович и др., 1982].

Навеску воздушно-сухого материала ткани доводили до абсолютно-сухого состояния при 105 °С. Полученный сухой обезжиренный остаток принимали за общий белок, так как по данным ряда авторов [Миндер, Миндер, 1967; Шульман, Кокоз, 1968, 1971], обезжиренное сухое вещество тела рыбы почти целиком состоит из белков, тогда как количество зольных элементов и углеводов не превышает 2–3% массы рыбы. Корреляция между содержанием белка и сухим обезжиренным остатком составляет 90–95%, поэтому считают, что содержание сухого обезжиренного остатка отражает содержание общего белка [Шатуновский, 1980].

Вес абсолютно-сухого образца представляет собой сумму соответствующих весовых величин липидов (АСВ 2 на схеме), белка (АСВ 1 на схеме) и экстрактивного азота (АСВ 3 на схеме). По разнице между весом сырого образца и его весом в абсолютно-сухом состоянии определяли содержание влаги.

Биохимическому анализу подвергнуты 60 проб от 20 самок кеты разных стадий зрелости, отличающихся качеством мышц, в том числе 20 проб яичников, 20 — мышц и 20 — печени. Статистическую обработку биологических и биохимических данных проводили по рекомендациям Рокицкого [1964].

Результаты и обсуждение. Встречаемость кеты с дряблыми мышцами в Охотском море. В выборках кеты, выловленной в восточно-сахалинской промысловой подзоне Охотского моря, практически половина и самцов, и самок была с дряблыми мышцами (табл. 1). Однако большая часть самок имела мышцы среднего качества (Пх). Лишь 3,5% особей были с истинно дряблыми мышцами (П), что согласуется с динамикой вылова дряблой кеты в 90-е годы XX века в Северо-Западной Пацифике [Klovatch, 2000]. Можно допустить, что наличие в период завершения преднерестовой миграции у половины кеты Охотского моря мышц среднего качества отражает и их естественные изменения, связанные с завершением жизненного цикла, что подтверждается динамикой доли самок с мышцами среднего качества в период от начала августа к началу сентября (табл. 2).

Морфофизиологическая характеристика кеты Охотского моря в период исследований. Самки с дряблыми мышцами статистически достоверно отличаются от самок с нормальными мышцами только по двум показателям: массе тела и степени наполнения желудков. При достоверно меньшей массе тела дряблых самок (табл. 3) они имеют больший балл наполнения желудков, чем особи

Таблица 1
Доля кеты с дряблыми мышцами в восточно-сахалинской промысловой подзоне Охотского моря

Показатель	Всего	Самцы	Самки		
			всего (П + Пх)	дряблые (П)	среднего качества (Пх)
Число исследованных рыб, экз.	580	233	347		
В том числе дряблых особей, экз.	302	108	194	12	182
%	52,1	46,3	55,9	3,5	52,4

Таблица 2
Динамика доли самок кеты с дряблыми мышцами по пятидневкам в Охотском море (август – сентябрь 1999 г.)

Показатель	Период					
	05–09.08	10–14.08	15–19.08	21–25.08	26–30.08	31.08–01.09*
Число самок с дряблыми мышцами, экз.						
347	4	20	26	65	54	25
Доля самок с дряблыми мышцами, %						
55,9	1,2	5,8	7,5	18,7	15,6	7,2

* Данные за 2 дня.

Морфофизиологические показатели самок кеты Охотского моря с нормальными и дряблыми мышцами в августе – сентябре 1999 г.

Показатель	Качество мышц		Критерий Стьюдента
	нормальные	дряблые	
Длина AD, см	54,89±0,38	53,99±0,31	1,84
Масса, г	2626,67±54,54	2473±44,21	2,17*
Масса яичников, г	152,46±6,63	151,48±5,57	1,11
ГСИ, %	6,8±0,29	7,13±0,25	0,86
ПСИ, %	3,17±0,068	3,09±0,04	1,01
Коэффициент упитанности по Кларк	1,32±0,009	1,31±0,01	0,74
Наполнение желудка, балл	0,39±0,048	0,56±0,056	2,30*

* Различия достоверны при $P < 0,05$.

с нормальными мышцами, что свидетельствует о более интенсивном питании таких рыб. По литературным данным [Gritsenko et al., 2000; Klovatch, 2000], одной из причин дряблости мышц у кеты является недостаточность кормовых объектов в период нагула при высокой численности лососей в океане. Можно предположить, что более интенсивное питание кеты с дряблыми мышцами в Охотском море является компенсацией недостаточного откорма в предыдущий период нагула.

Биохимический состав тканей и органов кеты с нормальным и дряблым мышцами. Известно, что при несбалансированном питании, частичном или полном голодании на разных стадиях онтогенеза включаются различные механизмы регуляции метаболизма на тканевом и клеточном уровне. Ранее нами были установлены определенные различия в химическом составе мышц, печени и гонад кеты с дряблыми и нормальными мышцами с учетом обводненности тканей [Гриценко и др., 2000]. В настоящем исследовании проведено более подробное изучение биохимического состава этих тканей и органов кеты с нормальными и дряблыми мышцами. Судя по средним показателям (табл. 4), в мышечной ткани дряблых рыб произошли следующие изменения: возросло содержание влаги на 7,6%, белка — на 4,65%, а количество липидов и углеводов снизилось на 44 и 19,05% соответственно. При этом, на фоне дополнительного обводнения мышечной ткани дряблой кеты в ней резко снижено содержание липидов.

На первый взгляд, парадоксально, что у рыб с дряблыми мышцами содержание основного структурного элемента клеток — белка, достоверно не отличается от такового у кеты с мышцами нормальной консистенции. Имеющиеся гистологические данные показывают [Ланге, Кловач, 2001], что в мышцах у дряблых особей кеты имеются дегенерировавшие мышечные волокна, которые,

Таблица 4

Общий биохимический состав мышечной ткани и органов кеты с нормальными и дряблыми мышцами, % в АСВ

Ткань, орган	Влага	Белок	Липиды	Углеводы
Мышцы				
нормальные	72,4±0,87	90,3±2,08	9,1±2,09	0,42±0,03
дряблые	77,9±1,28	94,5±2,46	5,1±2,48	0,34±0,04
Печень кеты				
нормальной	76,5±2,56	80,4±1,92	17,0±1,99*	0,29±0,02
дряблой	79,1±1,93	87,9±2,40	10,0±2,42	0,36±0,05
Гонады кеты				
нормальной	71,5±3,81*	80,8±2,46	18,2±2,57	0,57±0,08*
дряблой	62,1±2,37	80,8±1,83	18,6±1,83	0,32±0,04

* Отличия достоверны при $P < 0,05$.

однако, не оставляют после себя пустоту, как у осетровых рыб при расслоении их мышц [Евгеньева, 1990], а заменены соединительноткаными клетками. Последнее нарушает общую структуру и консистенцию скелетной мускулатуры дряблых рыб и, по-видимому, обуславливает близкое содержание белка в мышцах у нормальных и патологических рыб за счет замещения в этой ткани одного типа клеток на другой.

Особенностью жизненного цикла кеты в период проведения исследований (август) является завершение у большинства рыб трофоплазматического роста ооцитов в гонадах, когда до нереста остается 1,5–2,0 мес. Одна из общих закономерностей метаболизма у рыб заключается в том, что в этот период резервные жировые и белковые запасы организма используются в процессе развития гонад [Лав, 1976; Шевченко, 1972; Лапина, 1976]. У представителей семейства лососевых [Мацук, Лапин, 1972] большая часть жира сосредоточена в мышцах и в полостном жире на кишечнике, что справедливо и для кеты, и этот резерв расходуется в процессе гаметогенеза. Установленное снижение содержания липидов в мышцах дряблой кеты в период активного гаметогенеза может указывать или на недостаточность в них липидного резерва у рыб с мышечной патологией, или на их более интенсивное расходование на нужды генеративного обмена. Поскольку, по нашим данным, в это же время жир на кишечнике еще сохранен в достаточной мере, а в норме у лососевых он расходуется быстрее, чем из мышц [Мацук, Лапин, 1972], последнее предположение кажется весьма реальным.

Кроме того, в мышцах дряблой кеты по сравнению с мышцами нормальных особей изменено содержание нуклеиновых кислот за счет снижения на 21% количества ДНК (табл. 5) и на 17,75% — РНК.

Таблица 5
Содержание нуклеиновых кислот в мышечной ткани и органах кеты с нормальными (Н) и дряблыми (П) мышцами, % в АСВ

Ткань, орган	Показатели	
	ДНК	РНК
Мышцы		
нормальные	0,014±0,0030	0,107±0,0120
дряблые	0,011±0,0026	0,088±0,0175
Печень кеты		
нормальной	0,084±0,0177	2,172±0,2386
дряблой	0,066±0,0115	1,674±0,2830
Яичники кеты		
нормальной	0,020±0,0043	0,441±0,0809*
дряблой	0,014±0,0035	0,209±0,0470

* Различия достоверны при $P < 0,05$.

низкого содержания углеводов является компенсацией снижения основного энергетического источника — липидов. При этом, содержание нуклеиновых кислот в печени у кеты с дряблыми мышцами достоверно уменьшено: ДНК на 22,2%, а РНК — на 23%. По литературным данным, для рыб в периоде трофоплазматического роста вплоть до вымета половых продуктов характерно высокое содержание нуклеиновых кислот в печени, что отражает ее роль как места синтеза пластических веществ, поступающих затем в созревающие половые клетки [Кривобок, 1964; Шатуновский, 1967; Ипатов, 1982]. Таким образом, в печени дряблых рыб изменен не только баланс энергетического материала, но и синтез пластических компонентов.

В генеративной ткани (яичниках) содержание ряда биохимических компонентов уменьшено. При равном содержании белков и липидов в этой ткани достоверно снижена обводненность (на 13,2%), содержание углеводов уменьшено на 43,8%. Снижение количества ДНК в яичниках дряблых рыб на 30% может

нуклеиновых кислот в мышцах в основном за счет РНК является отражением высокого темпа их роста [Ипатов, 1982], наши данные позволяют предполагать, что темп роста у дряблой кеты снижается.

Биохимический состав печени дряблых рыб также отличается от ее состава у рыб с нормальными мышцами (см. табл. 4 и 5). Хотя печень у рыб является общепризнанным депо липидов, их содержание в этом органе у дряблых рыб достоверно меньше (на 41,2%), чем у рыб с нормальной мускулатурой, а углеводов — на 24, 14% больше. По-видимому, увеличение в печени обычно

указывать на уменьшение числа половых клеток в единице навески, т.е. на сниженную плодовитость у дряблой кеты. Наиболее важным обстоятельством для яичников дряблой кеты является достоверное снижение содержания РНК — более чем наполовину (на 53%). Этот факт не только подтверждает снижение синтетической активности печени, но и свидетельствует об уменьшении в ооцитах пула матриц в виде РНК, запасаемых ими в течение оогенеза и используемых затем зародышем в раннем эмбриогенезе вплоть до этапа гастрюляции [Кафияни, Костомарова, 1978; Айзенштадт, 1984].

Таким образом, у кеты с нормальными и дряблыми мышцами выявлены тканеспецифические различия в содержании влаги, белка, липидов, углеводов и нуклеиновых кислот, свидетельствующие об изменении метаболизма в ключевых органах и мышцах. Изменение метаболизма заключается в усилении расходования энергетических резервов мышц, истощении энергетических (липидных) резервов печени с компенсацией их при помощи углеводной составляющей, а также в снижении синтетической функции этого органа. Показанный нами сдвиг метаболизма, по-видимому, дает возможность самкам кеты с дряблыми мышцами ценой повышенных энергетических потерь сформировать относительно полноценные по белковому и липидному составу ооциты. Однако данные по уменьшению содержания в гонадах (ооцитах) таких самок запасенных матриц в виде РНК, а также углеводов и снижению их общей обводненности указывают на невысокое качество сформированных у них половых продуктов.

Вышеприведенные заключения сделаны на основании средних данных, полученных для кеты с разной степенью зрелости гонад, поэтому представляет интерес рассмотреть динамику изменений биохимического состава мышечной ткани и органов кеты с нормальными и дряблыми мышцами по мере созревания ее половых продуктов, т.е. от II–III к IV–V стадии зрелости яичников (табл. 6 и 7). Поскольку у кеты жир запасается в основном в мышцах, у особей кеты с нормальной консистенцией мышц в процессе созревания гонад в период морского нагула содержание липидов в них закономерно уменьшается на 14% от II–III к IV–V стадии зрелости яичников. В то же время у рыб с дряблыми мышцами содержание липидов в мышечной ткани за этот период снижается по сравнению с нормой намного интенсивнее — более чем в 3 раза. В норме за период анадромной миграции содержание жира в мышцах к началу нереста у амурской осенней кеты снижается всего в 3,5 раза [Куликова, 1976], поэтому полученные нами данные убедительно показывают степень истощения липидного резерва мускулатуры у кеты с дряблыми мышцами, выловленной в море задолго до начала анадромной миграции в реки.

Таблица 6

Динамика биохимических показателей мышечной ткани, печени и гонад кеты с нормальными (Н) и дряблыми (П) мышцами на разных стадиях зрелости гонад, % в АСВ

Ткань	Стадия зрелости гонад	Влага		Белок		Липиды	
		Н	П	Н	П	Н	П
Мышцы	II–III	72,23±1,57	Не встречались	88,32±3,50	Не встречались	11,14±3,47	Не встречались
	III	72,34±1,19	79,34±3,36	96,99±1,13	90,80±7,63	2,32±1,11	8,85±7,68
	IV	72,82±0,97	75,98±0,34	89,95±0,27	95,32±2,19	9,60±0,29	4,21±2,19
	IV–V	Не встречались	77,75±1,72	Не встречались	96,81±1,06	Не встречались	2,69±0,99
Печень	II–III	73,01±3,99	Не встречались	80,59±2,79	Не встречались	17,39±2,89	Не встречались
	III	83,49±0,88	76,91±3,67	79,83±2,34	88,47±2,59	16,76±2,05	10,17±2,88
	IV	78,72±2,97	78,53±0,045	80,69±5,16	86,48±10,15	16,38±5,36	11,06±10,33
	IV–V	Не встречались	81,72±3,91	Не встречались	88,30±3,08	Не встречались	9,10±3,14
Гонады	II–III	75,29±4,43	Не встречались	81,58±4,07	Не встречались	17,00±4,18	Не встречались
	III	80,46 (n=1)	69,06±0,44	76,23±5,00	78,36±0,86	23,08±5,22	20,09±0,92
	IV	61,08±6,17	60,03±0,58	82,27±3,32	82,01±4,82	17,12±3,37	17,53±4,72
	IV–V	Не встречались	57,93±3,88	Не встречались	82,08±3,69	Не встречались	17,49±3,73

Таблица 7

Динамика содержания нуклеиновых кислот в мышечной ткани и органах кеты с нормальными (Н) и дряблыми (П) мышцами, % в АСВ

Ткань	Стадия зрелости гонад	Углеводы		ДНК		РНК	
		Н	П	Н	П	Н	П
Мышцы	II-III	0,43±0,029	-	0,0178±0,0065	-	0,0935±0,0179	-
	III	0,52±0,01	0,27±0,07	0,0056±0,0044	0,0083±0,0017	0,155±0,005	0,0633±0,0145
	IV	0,34±0,029	0,37±0,05	0,0127±0,0037	0,0135±0,0025	0,1±0,0152	0,09±0,05
	IV-V	-	0,37±0,06	-	0,0123±0,0060	-	0,105±0,0328
Печень	II-III	0,31±0,04	-	0,0547±0,0071	-	1,685±0,2945	-
	III	0,27±0,005	0,49±0,032	0,17±0,08	0,058±0,0098	2,97±0,21	0,81±0,347
	IV	0,24±0,009	0,32±0,14	0,086±0,0083	0,085±0,045	1,6133±0,221	2,06±0,22
	IV-V	-	0,26±0,014	-	0,06±0,0173	-	2,28±0,081
Гонады	II-III	0,76±0,09	-	0,0207±0,0008	-	0,5867±0,098	-
	III	0,305±0,005	0,38±0,06	0,0099±0,0001	0,0197±0,0060	0,375±0,215	0,3433±0,0705
	IV	0,39±0,07	0,32±0,00	0,0287±0,0162	0,0085±0,0065	0,1933±0,0584	0,1295±0,1105
	IV-V	-	0,27±0,065	-	0,0125±0,0060	-	0,147±0,0434

Интересно, что в мышцах дряблых рыб по мере созревания гонад практически в 2 раза (на 37%) увеличивается содержание углеводов, тогда как в нормальных мышцах, наоборот, уменьшается на 21% (см. табл. 7 и 8). Сходная динамика наблюдается в содержании белка в мышцах. У дряблых рыб этот показатель несколько увеличивается (на 7%), а у нормальных практически не изменяется. По-видимому, повышенный расход липидных энергетических ресурсов в мышцах компенсируется у дряблых рыб увеличением содержания других источников энергии — углеводов и белков.

Одновременно с мышечной тканью по мере созревания гонад у дряблых рыб происходит расходование из печени не только липидов, но и углеводов. При этом, у рыб с нормальными мышцами содержание липидов в печени снижается незначительно — на 6%, а у дряблых рыб — на 11%. Если учесть, что уровень содержания липидов в печени у дряблых рыб почти в два раза меньше (см. табл. 4), чем у кеты с нормальными мышцами, а в процессе созревания гонад

Таблица 8

Динамика биохимических показателей (± %) кеты с нормальными (Н) и дряблыми (П) мышцами в процессе созревания гонад

Ткань, орган	Стадия зрелости гонад	Влага		Белки		Липиды		Углеводы		ДНК		РНК	
		Н	П	Н	П	Н	П	Н	П	Н	П	Н	П
Мышцы	II-III→III	+0,01	-	+9,82	-	-79,17	-	+20,9	-	-68,89	-	+65,78	-
	III→IV	+0,66	-4,25	-7,26	+4,98	+313,8	-52,43	-34,6	+37,0	+126,7	+62,65	-35,48	+42,18
	IV→IV-V	-	+2,33	-	+1,56	-	-36,10	-	0,0	-	-8,89	-	+16,67
Печень	II-III→IV-V	+0,81	-2,0	+1,85	+6,62	-13,82	-69,60	-20,9	+37,04	-29,44	+48,19	+6,95	+65,88
	II-III→III	+14,35	-	-0,94	-	-3,62	-	-11,3	-	+210,7	-	+76,26	-
	III→IV	-5,71	+2,11	+1,08	-2,25	-2,27	+8,75	-12,7	-34,7	-49,41	+46,55	+12,01	+154,32
Гонады	IV→IV-V	-	+4,06	-	+2,10	-	-17,72	-	-18,8	-	-29,41	-	+10,68
	II-III→IV-V	+7,82	+6,25	+0,12	+0,19	-5,81	-10,52	-22,6	-46,9	+57,22	+3,45	+55,09	+181,48
	II-III→III	+6,87	-	-6,56	-	+35,76	-	-59,9	-	-52,17	-	-36,08	-
Гонады	III→IV	-24,09	-13,08	+7,92	+4,66	-25,82	-16,12	+27,9	-15,8	+189,9	-56,82	+48,45	-62,28
	IV→IV-V	-	-3,5	-	+0,09	-	-0,23	-	-15,6	-	+47,06	-	+13,51
	II-III→IV-V	-18,87	-16,12	+0,85	+4,75	+0,71	-16,32	-48,7	-28,94	+38,65	-36,55	-67,05	-57,17

их расходуется вдвое больше (см. табл. 8), то очевидно, что печень дряблых рыб несет более высокую нагрузку по транспорту липидов в развивающиеся гонады, чем печень нормальных рыб. Интересно, что несмотря на низкое относительное содержание углеводов в тканях рыб, их пул в печени у дряблой кеты не только увеличен, но и расходуется с такой же интенсивностью, как и липиды.

Таким образом, у дряблых рыб в мышцах и печени происходит усиленное расходование липидов и углеводов на обеспечение жизненных функций и генеративные процессы. Динамика содержания липидов в мышцах на изученных стадиях зрелости гонад различается в норме и патологии (см. табл. 8), что свидетельствует о невосполнении расходуемых липидов мышц у дряблых рыб в ходе гаметогенеза.

Основная биохимическая стратегия кеты как моноциклического вида — сформировать полноценные половые продукты и оставить качественное потомство. В яичниках нормальной и дряблой кеты на IV стадии зрелости содержание влаги, белка, липидов, углеводов практически не различается (см. табл. 6, 7). Это означает, что благодаря изменению метаболизма в мышцах и печени, описанному нами выше, кета с дряблыми мышцами к IV стадии зрелости гонад формирует ооциты с нормальным количеством запасных веществ, которые будут использованы позднее в эмбрионально-личиночном развитии ее потомства.

Однако у дряблой кеты в яичниках IV стадии зрелости выявлено снижение содержания нуклеиновых кислот: количество ДНК в 3 раза меньше (см. табл. 7), а РНК — в 1,5 раза меньше, чем у особей с нормальными мышцами. Поскольку в цитоплазме зрелых ооцитов рыб имеется избыточное количество ДНК, превышающее диплоидный эквивалент примерно в тысячу раз [Нейфах, Тимофеева, 1977], первое указывает на резкое снижение количества запасаемой в оогенезе ДНК, а последнее — на уменьшение их обеспеченности матрицами [Кафиани, Костомарова, 1978]. Таким образом, дефицит количества нуклеиновых кислот в гонадах дряблых самок свидетельствует о низком качестве формируемых ими ооцитов. Кроме того, снижение содержания ДНК в гонадах IV стадии зрелости у дряблой кеты коррелирует с резким увеличением у рыб при голодании деятельности ферментных систем лизосом, в том числе нуклеаз [Высоцкая и др., 1998], что наблюдалось и у кеты в исследуемый период [Кловач, 2002].

С другой стороны, исходя из литературных данных [Бердышев, 1968] о дегенеративных изменениях и гибели ядер в ряде тканей у горбуши в период анадромной миграции, наших данных о резком снижении ДНК в ооцитах дряблых самок кеты (см. табл. 5) и наличии среди овулировавшей икры кеты определенной, а иногда значительной, доли аномальных икринок типа «горох» [Гриценко и др., 2001], логично также сделать предположение о начале разрушения ядер у внешне нормальных ооцитов дряблых самок кеты еще в морской период жизни. Очевидно, необходимы дополнительные исследования природы этого явления.

Следует подчеркнуть, что при сопоставлении биохимических показателей (содержания влаги, белка, липидов, углеводов в гонадах) патологических рыб на IV–V стадии зрелости с соответствующими показателями нормальных рыб на IV стадии зрелости обнаружено их сходство. Однако по физиологическим показателям (по стадии зрелости гонад) рыбы с дряблыми мышцами уже готовы к выметыванию икры, еще находясь в периоде морского нагула. Привлекает внимание тот факт, что в период сбора материала нам не встретились особи с нормальными мышцами на IV–V стадии зрелости гонад, тогда как дряблая кета имела гонады на такой, весьма продвинутой, стадии зрелости, которая наступает у лососей только в реках непосредственно перед нерестом. Однако для кеты, выловленной нами в восточно-сахалинской промысловой подзоне Охотского моря, остается еще 1,0–1,5 мес до нереста и примерно 200 миль пути до нерестовых рек. Более раннюю готовность к нересту дряблой кеты косвенно подтверждают данные (см. табл. 8) о потере к моменту исследования в морской период ее мышцами около 70% липидов, а гонадами — 36% ДНК. Согласно Лаву [1976],

лососи погибают после нереста при суммарной потере липидов, равной 99%. Не исключено, что явление дряблости мышц связано с ускоренным темпом созревания гонад у миопатичных рыб, что, в свою очередь, может быть следствием наличия в стадах кеты определенной доли особей искусственного происхождения, имеющих исходно более высокий темп роста и, следовательно, более раннее созревание гонад.

На основании результатов наших исследований можно заключить, что биохимическая адаптация дряблых самок кеты состоит в интенсивном использовании энергетического материала мышц (липидов и белков) и печени (липидов и углеводов) для нужд генеративного обмена в значительно большей степени, чем у нормальных рыб, и приводит к аномально раннему завершению созревания ооцитов у особей с дряблыми мышцами еще в морском периоде их жизни. Это дает основание сомневаться в возможности участия таких самок в нересте. С другой стороны, низкое содержание ДНК и РНК в гонадах IV стадии зрелости у дряблых самок кеты свидетельствует о низком качестве формируемых ооцитов, что может привести к снижению жизнестойкости потомства.

ЛИТЕРАТУРА

- Айзенштадт Т.Б.* 1984. Цитология оогенеза. М.: Наука. 247 с.
- Бердышев Г.Д.* 1968. Причины и механизмы гибели дальневосточных лососей после нереста // Известия ТИНРО. Т.65. С.145–156.
- Гриценко О.Ф., Микодина Е.В., Кловач Н.В., Минькова Н.О., Филиппович Ю.Б., Лантева Т.И., Зайцева О.В.* 2000. Биохимические особенности органов и тканей кеты, обусловленные изменениями численности тихоокеанских лососей // Вопросы рыболовства. Т.1. №2–3. С.102–103.
- Гриценко О.Ф., Микулин А.Е., Любаев В.Я., Пукова Н.В., Новиков А.В.* 2001. Аномальные икринки типа «горох» в яичниках зрелой кеты // Рыбное хозяйство. Аналитическая и реферативная информация. Сер.: Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Вып.1. С.37–51.
- Высоцкая Р.У., Руоколайнен Т.Р., Крупнова М.Ю.* 1998. Ферментные системы лизосом у рыб при голодании // Возрастная и экологическая физиология рыб. Тезисы докладов Всероссийского симпозиума. Борок. С.19–20.
- Евгеньева Т.П.* 1990. Физиолого-биохимический статус волгокаспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск. С.82–87.
- Ипатов В.В.* 1976. Динамика нуклеиновых кислот у балтийской трески в репродуктивный период // Тезисы докладов III Всесоюзной конференции. Экологическая физиология рыб. Ч.2. С.128. 1982. Динамика содержания нуклеиновых кислот в тканях балтийской трески как показатель интенсивности процессов роста // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига: АВОТС. С.107–112.
- Кафиани К.А., Костомарова А.А.* 1978. Информационные макромолекулы в раннем развитии животных. М.: Наука. 335 с.
- Кловач Н.В.* 2001. Пространственно-временная динамика встречаемости размягченной мускулатуры у кеты (*Oncorhynchus keta*) и факторы ее определяющие // Зоологический журнал. Т.80. №6. С.703–709. 2002. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты *Oncorhynchus keta*. Автореф. дисс. д-ра биол. наук. М.: ВНИРО, 49 с.
- Кривобок М.Н.* 1964. О роли печени в процессе созревания яичников салаки *Clupea harengus membras L.* // Вопросы ихтиологии. Т.4. С.483–494.
- Куликова Н.И.* 1976. Некоторые морфофизиологические и биохимические показатели амурской осенней кеты в период анадромной миграции. Тезисы докладов III Всесоюзной конференции. Экологическая физиология рыб. Ч.2. С.8.
- Лав М.Р.* 1976. Химическая биология рыб. М.: Пищевая промышленность. 349 с.
- Ланге М.А., Кловач Н.В.* 2002. Дегенеративные изменения в мышцах кеты *Oncorhynchus keta*. Причины и возможные механизмы патологии // Вопросы ихтиологии (в печати).
- Лалин В.И., Чернова Е.Г.* 1970. О методике экстракции жира из сырых тканей рыб // Вопросы ихтиологии. Т.10. №4. С.753–756.
- Лапина Н.Н.* 1976. Сезонная динамика некоторых эколого-физиологических показателей плотвы Можайского водохранилища // Тезисы докладов III Всесоюзной конференции. Экологическая физиология рыб. Ч.2. С.15–16.
- Мацук В.Е., Лалин В.И.* 1972. Некоторые особенности жирового обмена двух форм гольцов *Salvelinus fontinalis* оз. Азабачье (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т.12. №5. С.917–922.
- Миндер Л.П., Миндер Р.А.* 1967. Пищевая и техническая ценность некоторых тресковых // Труды ПИНРО. Т.22. С.39–109.
- Нейфах А.А., Тимофеева М.Я.* 1977. Молекулярная биология процессов развития. М.: Наука. 311 с.
- Рокицкий П.Ф.* 1964. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа. 326 с.

- Филиппович Ю.Б., Егорова Т.А., Севастьянова Г.А.* 1982. Практикум по общей биохимии. М.: Просвещение. С.184–185.
- Шатуновский М.И.* 1967. Изменение биохимического состава печени и крови беломорской речной камбалы во время созревания ее половых продуктов в летне-осенний период // Вестник Московского университета. Биология и почвоведение. №2. С. 97–103.
- Шатуновский М.И.* 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука. 288 с.
- Шевченко В.* 1972. Динамика содержания сухого обезжиренного остатка и жира в тушке и органах североморской пикши в процессе роста и созревания гонад // Вопросы ихтиологии. Т.12. №6. С.908–916.
- Шульман Г.Е., Кокоз Л.М.* 1968. Особенности белкового роста и жиронакопления у черноморских рыб // Биология моря. №15. С.159–203.
- Шульман Г.Е., Кокоз Л.М.* 1971. Содержание обезжиренного сухого вещества в теле некоторых черноморских рыб // Вопросы ихтиологии. Т.11. №2. С.339–344.
- Gritsenko O.F., Klovatch N.V., Novikova M.V., Bazarkina L.* 1995. The problem of criteria for carrying capacity of the North Pacific // PICES. Abstracts. October 16–22. China. P.20–21.
- Gritsenko O.F., Klovatch N.V., Urusova L.F.* 2000. A new approach for salmon stocks in the North-Western Pacific // NPAFC. Doc. 503, 9 p.
- Folch J., Lees M., Stanley G.* 1957. A simple method for isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Boil. Chem. V.226. P.497–509.
- Klovatch N.V.* 2000. Tissue degeneration in chum salmon and carrying capacity of the North Pacific Ocean // Bull. NPAFC. N.2. Vancouver, Canada. P.83–88.
- Watanabe K.* 2000. Adults returning and ages at return of chum salmon around Northern Japan // NPAFC. Doc. 490, 5 p.

УДК 597.593.4:597–135.1:639.3.145.2

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И СОСТОЯНИЕ
ЯИЧНИКОВ ЧЕРНОМОРСКОГО АККЛИМАТИЗАНТА ПИЛЕНГАСА
ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ В ВОДОЕМЕ-ОХЛАДИТЕЛЕ КУРСКОЙ АЭС***Б.П. Смирнов, С.В. Пьянова, В.А. Наволоцкий, Н.Г. Сторожук (ВНИРО)*

Пиленгас *Mugil so-iuy* (Bas.) — дальневосточная кефаль, акклиматизированная в Азово-Черноморском бассейне, где она натурализовалась, широко расселилась и к 1993 г. достигла промысловой численности. Уловы этого вида в родном ареале — Приморье, составляют всего 50 т, тогда как в ареале акклиматизации в 2000 г. было выловлено (Россией и Украиной суммарно) около 7,5 тыс.т. Это стало возможно благодаря исключительной эврибионтности пиленгаса и его широкой экологической пластичности. Существенным моментом экологии размножения пиленгаса является тот факт, что при выращивании в пресных водах он хорошо растет, достигает половой зрелости, формирует гонады, но никогда не нерестится. В Китае [Zehng, 1987], на Украине [Старушенко, 1981] и в южной части Европейской России [Шевцова, 1991] пиленгаса выращивают, кроме соленых и солоноватых водоемов, в пресноводных садках, бассейнах, водохранилищах (Пролетарское водохранилище), прудах, водоемах-охладителях электростанций, например Красноводской ГРЭС [Смирнов, 2000]. Обычно осуществляется пастбищное выращивание пиленгаса, в том числе в поликультуре с карпом и другими видами рыб, отличающимися от него по типу питания. При выращивании эврибионтного пиленгаса в пресных водах его темп роста и упитанность выше, чем в соленых или солоноватоводных водоемах [Старушенко, 1981].

Таким образом, будучи вселенным в пресноводные водоемы, находящиеся в более северных климатических зонах, пиленгас сможет стать не только объектом товарного выращивания, но и выполнять роль вида-мелиоратора. Особенности экологии пиленгаса свидетельствуют, что благодаря его типу питания (детритофагия) при вселении в любые экосистемы он не составит пищевой конкуренции другим гидробионтам, так как детрит, как правило, недоиспользуется в водоемах. Еще Б.Н. Казанский [1971] считал, что для товарного выращивания пиленгас может быть использован практически повсеместно.

Учитывая вышеизложенное, нами выдвинуто предложение о возможности использования детритофага пиленгаса с биомелиоративными целями в водоемах-охладителях электростанций различного типа в средней полосе Европейской России, где традиционными биомелиораторами (белым и пестрым толстолобиками и белым амуром) утилизируется только избыток высшей водной растительности, фито- и зоопланктон, а детрит, накапливающийся в значительных количествах, остается не использованным. Последнее существенным образом ухудшает гидрохимию и экологию водоемов-охладителей и других подобных водоемов, создавая определенные трудности при их эксплуатации. Было разработано биологическое обоснование на вселение пиленгаса в водоем-охладитель Курской АЭС, которое было обсуждено учеными научно-консультативного совета по акклиматизации рыб Межведомственной ихтио-

логической комиссии и утверждено Протоколом №120 от 30.11.95 (см. статью в настоящем сборнике).

В настоящем исследовании приводятся результаты первого опыта перевозки и выращивания молоди пиленгаса в пресноводном водоеме-охладителе Курской АЭС, а также оценки начальных этапов развития гонад этого вида в пресных водах средней полосы Европейской России.

Материал и методика. Первая интродукция пиленгаса в водоем-охладитель Курской АЭС проведена в сентябре 1996 г. сотрудниками ВНИРО при участии Ростовской ПАС перевозкой первой опытной небольшой партии молоди пиленгаса. Она была отловлена в прибрежной части системы Кизилташских лиманов и магистральном канале, идущем от реки Кубанка (рис. 1). Весной и осенью в этих участках наблюдаются большие скопления молоди, которая легко облавливается (рис. 2). Молодь транспортировали в полиэтиленовых мешках с водой и кислородом при температуре 19 °С, плотность посадки составляла 75 экз. на мешок. Перевозка сеголеток пиленгаса из Кизилташских лиманов в Курскую область заняла 41 ч. После доставки на АОТ «Рыбхоз Курчатовский» (20 сентября) молодь пиленгаса была помещена в садок из дели размером 36 м², размещенный на племенном участке хозяйства в холодной части водоема-охладителя. Температура воды в это время составляла 20 °С. В последующий период выращивания молодь пиленгаса питалась только обрастаниями на садке и детритом, ее гибели не наблюдалось. Масса завезенных рыб варьировала от 3,4 до 25,6 г (в среднем 11,6±0,7 г). Выращивание пиленгаса продолжалось до марта 1998 г. Температура воды в водоеме-охладителе Курской АЭС в период выращивания пиленгаса (табл. 1) была холоднее, чем в водоемах юга России, и близка к температуре воды в нативных водоемах.

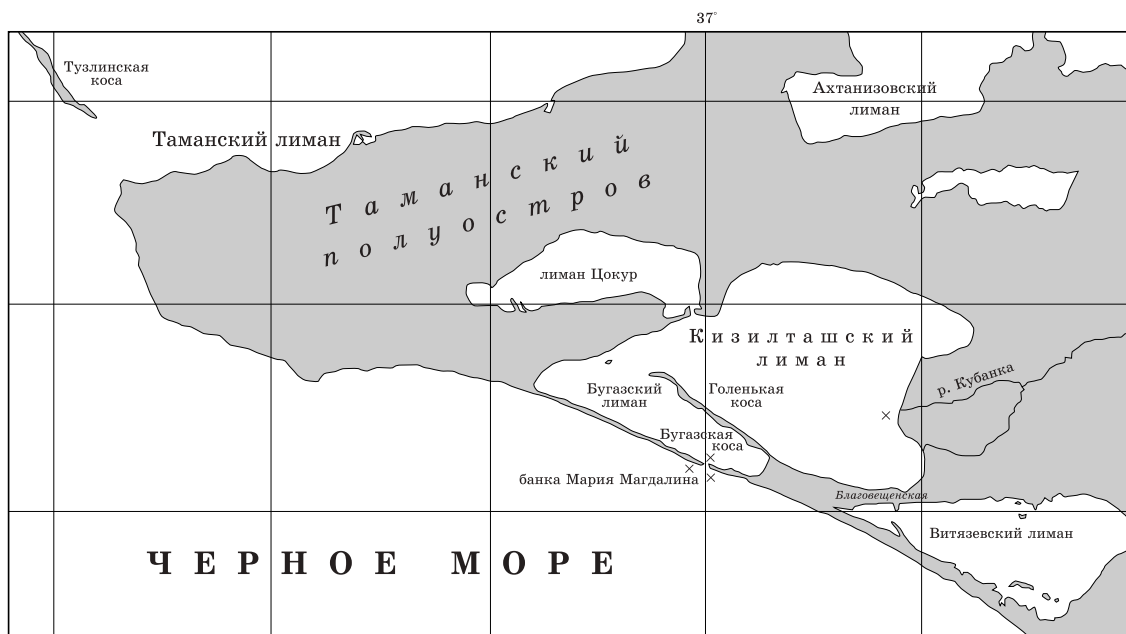


Рис. 1. Районы вылова молоди пиленгаса в Кизилташских лиманах Черного моря для интродукции

Результаты и обсуждение. Рост пиленгаса и пропорциональность размеров. Известно, что пиленгас начинает питаться при температуре воды выше 7–8 °С. Таким образом, в период выращивания в водоеме-охладителе Курской АЭС с сентября 1996 г. до марта 1998 г. его питание и рост продолжались в сентябре – ноябре 1996 г., а также с конца апреля 1997 г. по начало ноября 1997 г. (около 270 сут). За это время молодь выросла, ее масса составила более 100 г (табл. 2). Скорость ее роста в садке составила 1,28% /дн. Она оказалась в 2–3 раза ниже, чем в ареале акклиматизации при естественном нагуле, но сопоставима со скоростью роста пиленгаса, выращиваемого в садках на юге



Рис. 2. Массовые скопления пиленгаса в период отлова

России, и выше, чем в нативном ареале. Можно предполагать, что при свободном нагуле в водоемах-охладителях электростанций пиленгас будет расти существенно быстрее.

Для оценки пропорциональности роста пиленгаса были изучены его некоторые морфометрические характеристики (см. табл. 2). Оказалось, что для пиленгаса, обитающего в разных регионах, характерно постоянство относительных размеров тела даже у разноразмерных рыб. Так, относительные величины антеанального, антедорсального, антевентрального расстояний, длины, ширины и высоты головы и т.п. практически одинаковы у сеголеток и взрослых особей. Естественно, что у зрелых особей в преднерестовом состоянии относительная толщина и высота тела существенно выше, чем у молодежи и неполовозрелых особей.

Таблица 1

**Динамика температуры воды в холодном канале водоема-охладителя Курской АЭС
в период выращивания пиленгаса**

Год, месяц	Температура воды			Год, месяц	Температура воды		
	макс.	мин.	средн.		макс.	мин.	средн.
1996				1997			
Сентябрь	21	10	15	Июль	26	19	22,5
Октябрь	12	10	11	Август	24	19	21
Ноябрь	10	7	8	Сентябрь	22	13	17
Декабрь	8	2	5	Октябрь	12	8	9
1997				Ноябрь	9	5	7
Январь	3	3	3	Декабрь	6	3	3,5
Февраль	3	3	3	1998			
Март	6	4	5	Январь	3	3	3
Апрель	8	6	7	Февраль	3	3	3
Май	21	9	15	Март	4	6	5
Июнь	23	14	17				

Таблица 2

Морфометрические показатели пиленгаса из разных регионов Европейской России

Показатели	Курская АЭС (пресная вода), 2-годовики (март, 1998 г.)	Кизилташские лиманы (соленая вода)	
		сеголетки (сентябрь, 1996 г.)	половозрелые особи (июнь, 1997 г.)
Полная (стандартная) длина, см	22,5±0,18	12,2±0,3	55,45±1,04
Длина по Смитту, см	19,6±0,24	—	—
Длина тела до конца чешуйного покрова, см	21,7±0,2	10,4±0,3	49,9±1,0
Масса тела, г	101,20±2,6	16,90±1,3	2091,0±135,0
Масса порки, г	88,8±1,80	14,1±1,10	1683,0±104,0
Антедорсальное расстояние/L	38,00±0,30	39,40±0,20	39,70±0,21
Антеанальное расстояние/L	59,30±0,70	59,30±0,30	63,00±0,36
Антевентральное расстояние/L	30,40±0,20	31,1±0,20	30,9±0,38
Высота тела/L	15,60±0,24	16,30±0,24	19,00±0,30
Толщина тела/L	10,30±0,20	11,60±0,13	13,60±0,30
Длина головы/L	21,20±0,13	20,60±0,21	21,00±1,00
Высота головы/L	12,70±0,20	13,0±0,16	12,30±0,20
Ширина головы/L	13,96±0,09	12,80±0,13	15,30±0,20
Длина хвостового стебля/L	19,70±0,20	16,80±0,23	—
Длина основания спинного плавника/L	8,97±0,25	—	—
Длина основания грудного плавника/L	7,73±0,14	—	—
Высота 1-го спинного плавника/L	11,53±0,26	—	—
Высота 2-го спинного плавника/L	11,08±0,38	—	—
Длина грудного плавника/L	14,36±0,22	—	—
Длина брюшного плавника/l	12,47±0,15	—	—
Длина анального плавника/L	8,74±0,11	—	—
Высота анального плавника/l	11,04±0,25	—	—
Межглазничное расстояние/L	8,22±0,09	—	—
Диаметр глаза/L	—	4,6±0,07	—

Примечание. «—» — отсутствие данных, L — стандартная длина, l — длина до конца чешуйного покрова.

При выращивании в садках у 2-леток пиленгаса (см. табл. 2) указанные относительные размеры оказались близки к таковым в южных регионах России, т.е. условия садкового выращивания не привели к искажению пропорций их тела.

После завершения периода выращивания пиленгаса в пресноводном водоеме-охладителе, в марте 1998 г., коэффициент упитанности его 2-годовиков был равен $0,87 \pm 0,01$, а индексы органов составляли: для печени $2,96 \pm 0,10$, селезенки $0,22 \pm 0,01$, сердца $0,16 \pm 0,01$. В Кизилташских лиманах несколько позднее, в середине мая, коэффициент упитанности 2-годовиков пиленгаса массой $116,6 \pm 4,63$ г был уже почти вдвое выше (на 41%) и составил $1,23 \pm 0,05$, а индексы таких органов, как селезенка и сердце, оказались ниже ($0,23 \pm 0,01$ и $0,23 \pm 0,01$ соответственно). Эти отличия связаны с уже начавшимся откормом пиленгаса в лиманах северо-кавказского побережья. Исключение составляет величина индекса печени, которая у курских рыб была на 21% выше, чем у северокавказских, что, по-видимому, может отражать усиление нагрузки на этот орган в условиях водоема-охладителя Курской АЭС.

Гистологическое изучение гонад пиленгаса проводили для оценки особенностей их развития на ранних этапах в условиях выращивания в теплых пресных водах, а также изучения влияния на эти процессы экологических особенностей водоема-охладителя атомной станции. После завершения 2-летнего садкового выращивания молоди пиленгаса

установлено, что в пресных теплых водах осуществляется не только рост рыб, но и развитие их половых желез. По нашим данным, половые железы большей части самок (33,3%) достигли II стадии зрелости гонад, семенники части самцов (26,7%) были на I стадии зрелости, а у 40% рыб — еще ювенильные. В яичниках присутствовали ооциты 2-й ступени протоплазматического роста, в семенниках — сперматогонии типа А и Б (рис. 3, А, 4). В семенниках одного из исследованных самцов среди мужских половых клеток отмечены единичные ооциты протоплазматического роста (рис. 4), т.е. гонада оказалась гермафродитной (интерсексуальной). Явление гермафродитизма у пиленгаса отмечалось и ранее у рыб из

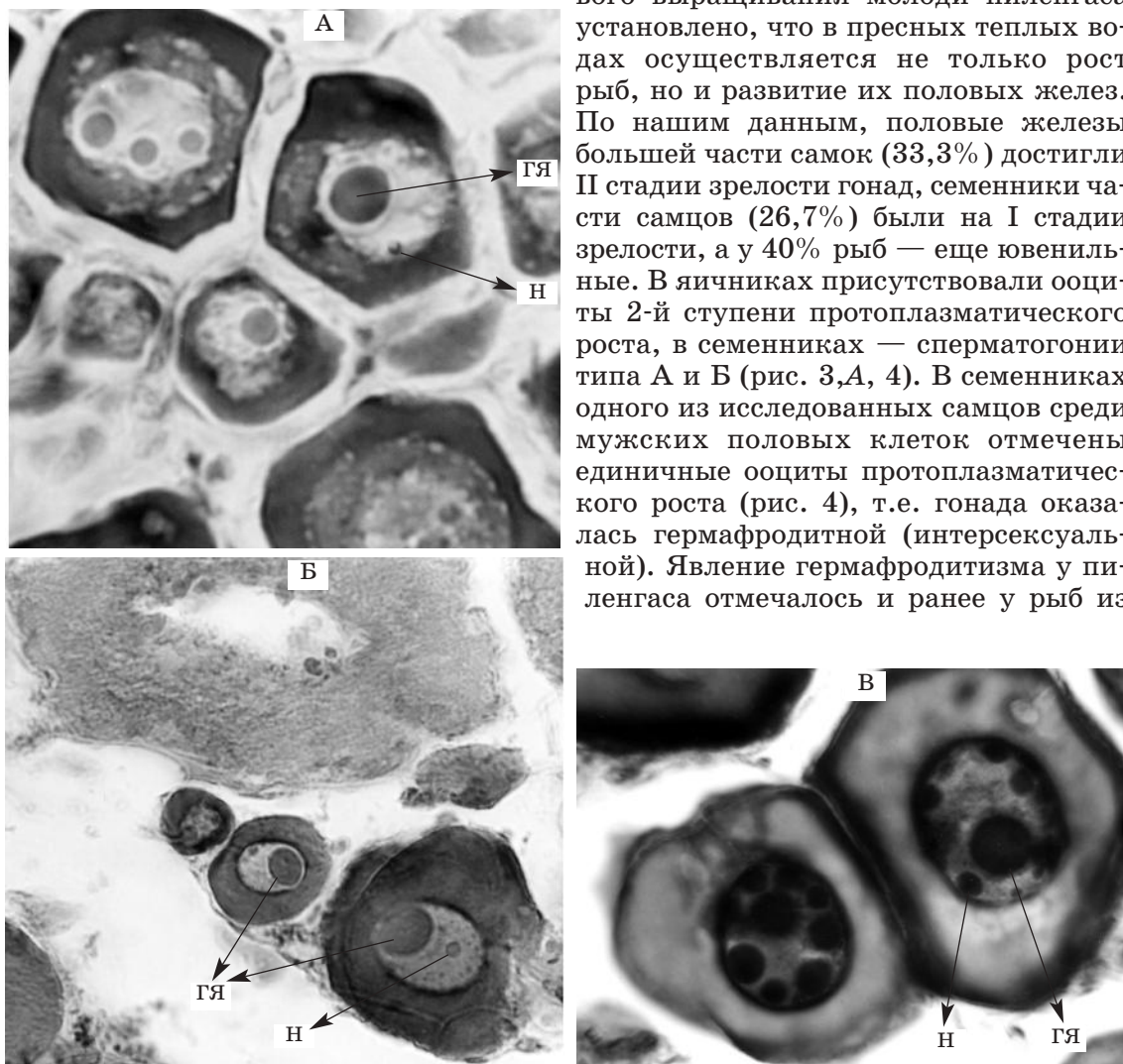


Рис. 3. Цитоплазматические ооциты в яичниках 2-леток пиленгаса, выловленных в водоеме-охладителе Курской АЭС (А), Судакской бухте Южного берега Крыма (Б), Кизилташских лиманах Черного моря (В). Ядра ооцитов содержат как нормальные (Н), так и гигантские ядрышки (ГЯ)

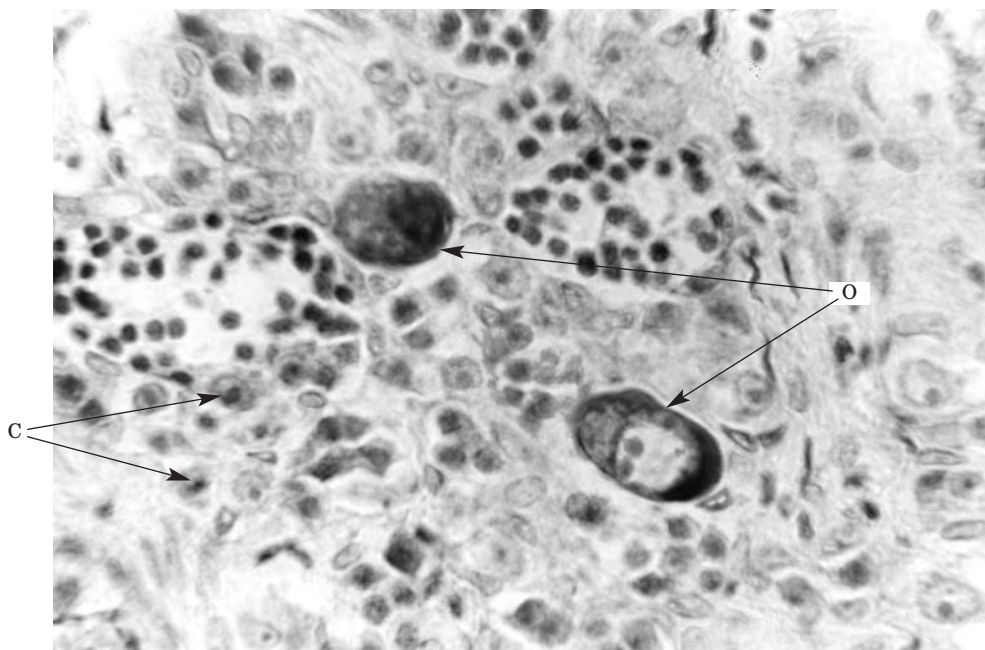


Рис. 4. Семенник пиленгаса из водоема-охладителя Курской АЭС:
 С — сперматогонии; О — ооциты

водоемов Приморья [Казанский, 1968; Шкарина и др., 1989], Азово-Черноморского бассейна [Казанский, Старушенко, 1980, 1984; Моисеева, Любомудров, 1997], а также у других видов кефалей в различных регионах Мирового океана [Stenger, 1959; Мое, 1966; Gandolei et al., 1969; Bruslé S., Bruslé J., 1975]. Основываясь на этих данных, мы полагаем, что появление гермафродитных особей пиленгаса в водоеме-охладителе Курской АЭС не является следствием влияния особой экологической обстановки этого региона, а свойство — присущее виду.

По цитоморфометрическим показателям протоплазматические ооциты пиленгаса, выращенного в пресноводном водоеме-охладителе, несколько отличались от таковых у рыб, выловленных не только в соленых водах ареала акклиматизации, но и в нативных водоемах (табл. 3).

Таблица 3

Размер, масса пиленгаса и цитоморфологические показатели протоплазматических ооцитов в его гонадах из разных районов обитания

Показатели	Татарский пролив*	Кизилташские лиманы	Курская область
	Стадия зрелости гонад		
	II	II	II
Число проб	10	6	15
Масса рыб, кг	1,06±0,03	0,93±0,24	0,101±0,03
Полная длина, см	43,17±0,32	53,4±7,80	22,5±0,18
Крупные ооциты			
диаметр ооцита, мкм	39,97±1,07	85,33±3,46	21,88±0,71
диаметр ядра, мкм	16,32±0,61	37,62±2,49	9,51±0,32
число ядрышек, шт.	3,5±0,20	6,27±0,46**	3,91±0,20
Мелкие ооциты			
диаметр ооцита, мкм	24,54±0,66	35,47±2,14	12,74±0,25
диаметр ядра, мкм	9,53±0,33	13,07±0,98	6,88±0,17
число ядрышек, шт.	3,01±0,30	1,53±0,20**	4,08±0,43**

* Бухта Юго-Западная вблизи города Советская Гавань.

** Различия достоверны при P < 0,01.

В яичниках II стадии зрелости пиленгаса из разных регионов ареала выделяются 2 группы цитоплазматических ооцитов: 1) лидирующие в своем росте крупные и 2) мелкие. В яичниках пиленгаса мелкие цитоплазматические ооциты представляют собой резервный фонд, который будет реализован при следующем нересте. Самых больших размеров эти ооциты достигают у рыб из Кизилташских лиманов Черного моря, а наименьших — у особей из водоема-охладителя Курской АЭС, расположенного в средней полосе Европейской России. Выявленные различия в размерах обеих групп цитоплазматических ооцитов, очевидно, являются отражением экологических условий, в которых осуществляется их развитие (в первую очередь, температурных), и продолжительностью вегетационного периода в разных регионах.

Развитие мелких цитоплазматических ооцитов происходит наряду с крупными до определенного размера, однако в природных условиях на Дальнем Востоке такие ооциты составят генерацию половых клеток следующего года [Казанский, 1968], в условиях Кизилташских лиманов — будут выметаны в виде второй порции в текущем нерестовом сезоне [Смирнов и др., 2000], а в средней полосе России, по-видимому, из-за отсутствия экологических условий их судьба будет, как у дальневосточных рыб. Этот момент необходимо учитывать в случае организации искусственного получения посадочного материала в пресноводных водоемах умеренной климатической зоны.

В ядрах цитоплазматических ооцитов пиленгаса из водоема-охладителя Курской АЭС число ядрышек близко к таковому у рыб из дальневосточных водоемов, например Татарского пролива, а у особей из Кизилташских лиманов этот показатель достоверно больше. В мелких ооцитах, наоборот, число ядрышек у северокавказских рыб наименьшее. Так как в процессе оогенеза рыб в ядрышках ооцитов запасаются экстрахромосомные копии ДНК для использования в эмбриональном развитии [Айзенштадт, 1984], остается неясным, почему в ооцитах пиленгаса из различных географических районов число ядрышек различается.

Детальное изучение морфометрических показателей мелких цитоплазматических ооцитов из гонад II стадии зрелости пиленгаса, выращенного в водоеме-охладителе атомной электростанции, показало, что у них различны не только число ядрышек, но и их величина. Обычно ядрышки в протоплазматических ооцитах рыб представляют собой мелкие трудно измеряемые образования, и при изучении цитоморфометрических показателей ооцитов, как правило, подсчитывают лишь их количество. В ооцитах пиленгаса, выращенного в водоеме-охладителе Курской АЭС, число мелких ядрышек находится в пределах нормы и варьирует от 1 до 8 на срез, что согласуется с данными литературы [Чмилевский, 2000]. Наряду с мелкими обнаружены очень крупные, гигантские ядрышки (см. рис. 3,А) диаметром около 6 мкм в количестве от 1 до 5 (табл. 4). Ранее в литературе упоминаний о наличии гигантских ядрышек в ооцитах пиленгаса не было. Считается, что в норме крупные ядрышки в ооцитах рыб отсутствуют, а появляются они в неблагоприятных условиях, как, например, у молоди белого толстолобика — потомков рыб, подвергшихся воздействию аварии на Чернобыльской АЭС [Макеева и др., 1994].

Таблица 4

Цитоморфометрические показатели ядер и ядрышек в мелких протоплазматических ооцитах пиленгаса из разных районов вылова

Показатели	Район и год вылова		
	Татарский пролив, 2000 г.	Курская область, 1998 г.	Кизилташские лиманы, 2000 г.
Диаметр, мкм ядра	9,53±0,33	6,88±0,17	13,07±0,98
крупных ядрышек	8,28±0,34**	6,03±0,30**	8,81±0,30
Число ядрышек всего	3,01±0,30* 2–5	4,08±0,43* 1–8	1,53±0,20* 1–5
крупных	1,52±0,19*** 2–5	2,52±0,28* 1–5	1,45±0,14* 1–3

Примечание. Достоверно: * при P < 0,05, ** при P < 0,001.

Поскольку в Курскую область пиленгас был завезен из Черного моря, мы сравнили диаметры ядрышек в ооцитах самок этого вида, выловленных в водоемах Северного Кавказа (система Кизилташских лиманов), а также — у Южного берега Крыма, в Судакской бухте вблизи мыса Меганом. Оказалось, что в них также имеются гигантские ядрышки (см. рис. 3, *Б*, *В*), причем их размеры даже больше, чем у рыб из водоема-охладителя Курской АЭС (см. табл. 4). Более того, в протоплазматических ооцитах пиленгаса из различных материнских дальневосточных водоемов, отличающихся своей соленостью, таких как река Барабашевка в Южном Приморье и залив Юго-Западный вблизи города Советская Гавань на западном берегу Татарского пролива, также имеются гигантские ядрышки, близкие по размерам к ядрышкам ооцитов рыб из Кизилташских лиманов (рис. 5, *А*, *Б*).

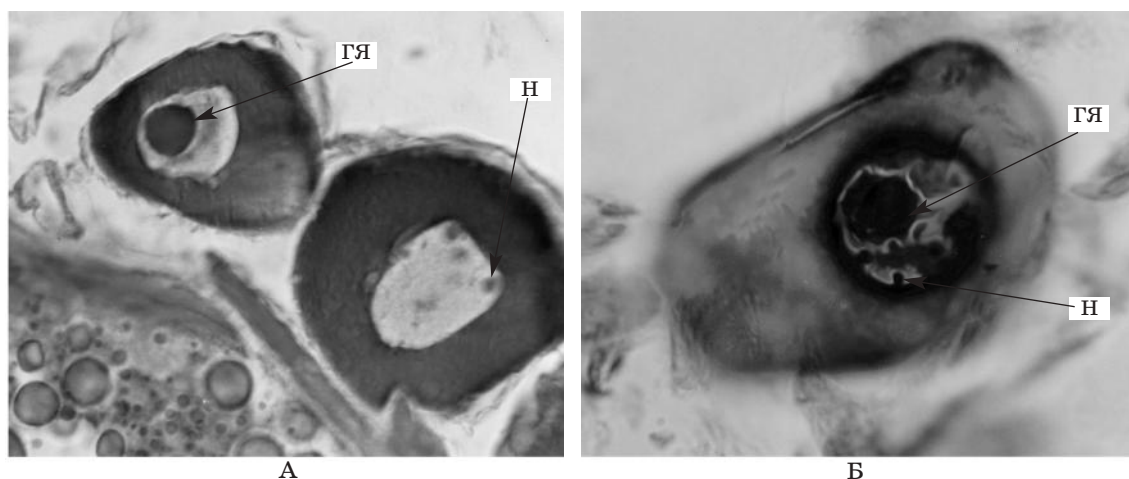


Рис. 5. Ооциты II ступени цитоплазматического роста в яичнике половозрелых самок пиленгаса из дальневосточных водоемов: *А* — река Барабашевка (Приморский край); *Б* — устье реки Май в бухте Юго-Западная на западном побережье Татарского пролива, вблизи города Советская Гавань. Обозначения, как на рис. 3

Наличие гигантских ядрышек в цитоплазматических ооцитах у самок пиленгаса из трех географически отдаленных регионов может свидетельствовать о неблагоприятной экологической ситуации в местах их обитания: как в Приморье, так и в лиманах Северного Кавказа, вызванной рядом причин. Поскольку у пиленгаса из водоема-охладителя Курской АЭС число гигантских ядрышек достоверно выше, чем у дальневосточных и северокавказских рыб, в данных условиях их наличие можно считать неспецифической реакцией клеток в ответ на влияние среды обитания, т.е. водоема-охладителя атомной электростанции.

Содержание тяжелых и переходных металлов. Выращивание рыбы в таких специфических водоемах, как охладители атомных станций, неизбежно ставит вопрос об оценке не только ее физиологического состояния, но и пригодности для пищевых целей. В связи с этим нами проведено измерение содержания тяжелых и переходных металлов в мышцах и печени (табл. 5) пиленгаса и проведено

Таблица 5

Содержание тяжелых и переходных металлов в мышцах и печени пиленгаса из водоемов разных климатических зон в 1993–1997 г., мкг/г сырой массы

Водоем	Fe	Zn	Cu	Mn	Cd	Pb
<i>Мышцы</i>						
Охладитель Курской АЭС	12,60	12,50	2,40	0,43	0,03	0,63
Кизилташские лиманы	10,70–30,80	7,0–15,60	1,37–3,05	0,23–1,87	0,02–0,03	0,16–0,38
<i>Печень</i>						
Охладитель Курской АЭС	102,60	39,30	23,00	2,18	0,20	0,59
Кизилташские лиманы	63,20–342,50	14,3–52,2	19,60–77,10	1,30–4,71	0,19–0,30	0,17–0,52

сравнение результатов с аналогичными данными, полученными для пиленгаса из системы Кизилташских лиманов. Установлено, что содержание в мышцах железа, цинка, меди, марганца и кадмия сходно у рыб из Кизилташских лиманов и выращиваемых в водоеме-охладителе Курской АЭС и не превышает допустимых остаточных концентраций металлов (ДОК) в продовольственном сырье и пищевых продуктах [СанПиН, 1997]. У рыб из водоема-охладителя Курской АЭС в мышцах и печени отмечено лишь несколько более высокое содержание свинца.

Для печени промысловых рыб ПДК природоохранными органами не установлены, однако сравнение полученных данных со средним содержанием микроэлементов в печени промысловых рыб Мирового океана [Морозов, Петухов, 1986] показало, что у пиленгаса из Кизилташских лиманов и водоема-охладителя Курской АЭС содержание железа в этом органе превышает средний уровень в 5–6 раз, а содержание меди — в 5–10 раз. Последнее отражает содержание этих элементов в воде. Содержание всех остальных металлов не отличается от среднего и находится в пределах нормы.

З а к л ю ч е н и е . Результаты показывают, что условия водоемов-охладителей тепловых электростанций средней полосы России благоприятны как для пастбищного выращивания пиленгаса в самих водоемах в качестве биомелиоратора, так и для товарного выращивания в садках.

Для зарыбления водоемов-охладителей средней полосы России с целью биомелиорации и товарного выращивания в первые годы работы пиленгаса рекомендуется завозить сеголетками. В последующем для повышения эффективности работы и зарыбления собственным посадочным материалом возможна организация работ по искусственному воспроизводству пиленгаса вдали от моря. Для этого предлагается создание установок с контролируемыми условиями среды на основе замкнутого цикла водоснабжения. В таком случае половозрелых особей пиленгаса в начале нерестового сезона (апрель – май) отлавливают в водоеме-охладителе и переводят в рециркуляционные установки с соленой водой (соленостью 18–25 ‰). После определенного периода выдерживания производителей и применения гормональной стимуляции по методике, разработанной во ВНИРО, получают и оплодотворяют икру [Глубоков и др., 1991; Glubokov et al., 1994]. Инкубацию икры и подращивание личинок можно проводить в установках, где параметры среды поддерживаются в соответствии с уже разработанными нормативами. Молодь, достигшую жизнестойких стадий и готовую к переводу в пресную воду примерно через 30–40 дней после вылупления, вначале следует выпускать в небольшие нагульные водоемы для подращивания, а затем — в водоемы-охладители или водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

- Айзенштадт Т.Б.* 1984. Цитология оогенеза. М.: Наука. 247 с.
- Глубоков А.И., Микодина Е.В., Коуржил Я., Барт Т., Вахта Р.* 1991. Стимуляция созревания пиленгаса с помощью гонадолиберина и нейролептиков // Рыбное хозяйство. № 12. С.63–65.
- Казанский Б.Н.* 1968. Биологическое обоснование акклиматизации пиленгаса (*Mugil so-iuu* Bas.) из залива Петра Великого (Южное Приморье) в Каспийское и Аральское моря // XI Научная конференция Дальневосточного государственного университета. Тезисы докладов. Ч.2. Владивосток. С.308–313.
- Казанский Б.Н.* 1971. Пиленгас как перспективный объект для акклиматизации и лиманного рыбоводства в Южных морях СССР // Перспективы развития рыбного хозяйства в Черном море. Одесса. С.62–63.
- Казанский Б.Н., Старушенко Л.И.* 1980. Акклиматизация пиленгаса в бассейне Черного моря // Биология моря. № 6. С.46–50.
- Казанский Б.Н., Старушенко Л.И.* 1984. Результаты процесса акклиматизации кефали-пиленгаса в бассейне Черного моря // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Межвузовский сборник. Владивосток: изд-во Дальневосточного университета. С.86–94.
- Макеева А.П., Емельянова Н.Г., Белова Н.В., Рябов И.Н.* 1994. Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в

послеаварийный период. 2. Развитие воспроизводительной системы у потомства первого поколения // Вопросы ихтиологии. Т.34. №5. С.681–696.

Моисеева Е.Б., Любомудров А.К. 1997. Морфофункциональная характеристика семенников пиленгаса *Mugil so-iuу*, акклиматизированного в Азово-Черноморском бассейне // Вопросы ихтиологии. Т.37. №2. С.231–241.

Морозов Н.П., Петухов С.А. 1986. Микроэлементы в промысловой ихтиофауне Мирового океана. М.: Агропромиздат. 159 с.

Смирнов Б.П., Микодина Е.В., Глубоков А.И., Наволоцкий В.А., Королев А.Л., Сторожук Н.Г., Норвилло Г.В. 2000. Современное состояние популяции пиленгаса в системе Кизилташских лиманов и прилегающей акватории Черного моря на фоне эколого-токсикологической обстановки // Материалы совещания «Воспроизводство рыбных запасов». Ростов-на-Дону, 28 сентября – 2 октября 1998 г. С.207–217.

Старушенко Л.И. 1981. Холодоустойчивость пиленгаса — акклиматизанта в бассейне Черного моря // Рыбное хозяйство. № 2. С.26–27.

СанПиН. 1997. Гигиенические требования к качеству и безопасности продовольственного сырья и пищевых продуктов. М. 279 с.

Чмилевский Д.А. 2000. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук. С.-Петербург: СПбГУ. 31 с.

Шевцова Э.Е. 1991. Итоги работы по акклиматизации пиленгаса // Информационный пакет ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура. №2. С.12–13.

Шкарина Т.В., Мизюркина А.В., Курдяева В.П. 1989. Некоторые данные о размножении пиленгаса *Mugil so-iuу* Basilevsky в заливе Петра Великого // Экология и гистофизиология размножения гидробионтов. Межвузовский сборник. Л.: Изд-во ЛГУ. С.119–126.

Stenger A.H. 1959. A study of the structure and development of certain reproductive tissues in *Mugil cephalus* Lin. // Zoologica. N.Y. N.44. P.53–70.

Мое М.А. 1966. Hermaphroditism in mullet, *Mugil cephalus* Lin. // Quart. J. Florida Acad. Sci. V.29. N.2. P.111–116.

Gandolei G., Carrona E., Orsini P. 1969. Ermafroditismo in *Mugil saliens* Risso (Pisces, Mugilidae) // Bol. Pesca Piscic. Idrobiol. V.24. F.1. P.61–70.

Bruslé S., Bruslé J. 1975. Intersexualité testicular chez les muges méditerranéens *Mugil cephalus* et *Mugil ramada* // Bull. Soc.Zool. France. V.100. N.2. P.249–250.

Glubokov A.I., Kouril J., Mikodina E.V., Barth T. 1994. Effect of synthetic GnRH analogues and dopamine antagonists on the maturation of Pacific mullet, *Mugil soiuу* Bas. // Aquaculture and Fish Management. V.25. N.4. P.419–425.

Zehng C.V. 1987. Cultivation and propagation of mullet, *Mugil soiuу*, in China // Naga. V.10. P.18.

УДК 597.5.639.311.045

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОБОСНОВАНИЯ НА ВСЕЛЕНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО АККЛИМАТИЗАНТА — ПИЛЕНГАСА В ВОДОЕМЫ-ОХЛАДИТЕЛИ ЭЛЕКТРОСТАНЦИЙ РАЗЛИЧНОГО ТИПА, РАСПОЛОЖЕННЫХ В СРЕДНЕЙ ПОЛОСЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Б.П. Смирнов, В.А. Наволоцкий, Н.Г. Сторожук (ВНИРО)

В настоящее время успешно проводится товарное выращивание пиленгаса в соленых, солоноватоводных и пресноводных водоемах Юга Европейской России — в Ставропольском и Краснодарском краях [Шевцова, 1991; Горелов, Есипова, 1992; Москул, 1995; Кизер, 1997], а также в аналогичных водоемах Украины [Пилипенко и др., 1996; Старушенко и др., 1997; Семененко, 1997; Поляруш и др., 1999]. Как правило, осуществляется пастбищное выращивание этого вида, в том числе в поликультуре с карпом и другими видами рыб, отличающихся от него по типу питания. Имеются сведения о том, что в пресной воде пиленгас не нерестится, а его температурный преферендум необычайно широк [Глубоков, 1994]. Вышеизложенное может позволить использовать этот вид для интродукции и выращивания в замкнутых пресноводных водоемах не только Юга Европейской России, но и иных рыбоводных зон, причем, и как товарную продукцию и с иными целями.

В середине 90-х годов XX века по инициативе подразделения экологической безопасности Курской АЭС и руководства Рязанской ГРЭС лабораторией физиологии промысловых рыб ВНИРО выдвинуто предложение об использовании детритофага пиленгаса в комплексе с растительноядными рыбами с биомелиоративными целями в водоемах-охладителях электростанций различного типа в средней полосе Европейской России. В водоемах-охладителях традиционными биомелиораторами (белым и пестрым толстолобиками и белым амуром) утилизируется только избыток высшей водной растительности, фито- и зоопланктон, а детрит, накапливающийся в значительных количествах, остается не использованным. Последнее существенным образом ухудшает гидрохимию и экологию водоемов-охладителей и других подобных водоемов, создавая определенные трудности при их эксплуатации.

Предложение получило поддержку производственно-акклиматизационного отдела ЦУРЭН. Для его осуществления в лаборатории физиологии промысловых рыб ВНИРО разработаны два биологических обоснования на опытное вселение с биомелиоративными целями пиленгаса в водоем-охладитель Курской АЭС и Новомичуриноское водохранилище, выполняющее роль водоема-охладителя Рязанской ГРЭС.

I. Биологическое обоснование на вселение пиленгаса в водоем-охладитель Курской АЭС

А. Свойства интродуцента

Планируется зарыбление водоема-охладителя Курской атомной электростанции (г. Курчатова) с целью биомелиорации кефалью пиленгасом из районов ареала натурализации в Азово-Черноморском бассейне. Этот водоем, эксплуа-

тирующийся около 15 лет, имеет систему защиты от избыточного зарастания высшей водной растительностью и вспышек развития планктона в виде растительноядных рыб, выполняющих мелиоративную функцию. Вместе с тем, как замкнутый водоем, не имеющий высокой скорости течения воды, он подвергается заилению с отложением на дне ила и на высшей водной растительности детрита, практически не используемого гидробионтами. Этому способствует также наличие на водоеме садковой линии по выращиванию карпа и живорыбного завода, усугубляющих увеличение донных отложений остатками корма и фекалиями.

В этой связи предлагается вселение в водоем-охладитель Курской АЭС детритофага-пиленгаса *Mugil so-iuu* (Bas.) как дополнительного мелиоратора. Пиленгас — дальневосточная кефаль, акклиматизированная в Азово-Черноморском бассейне, где она натурализовалась и к 1993 г. достигла промысловой численности. Это эврибионтный вид, обладающий широкой экологической пластичностью. Он способен выдерживать колебания температуры от минус 0,4 до плюс 35 °С, солености — от 0 до 60 ‰, содержания растворенного кислорода — от 1 мг/л до полного насыщения, жесткости — от 0,0 (родниковая вода) до 213,3 мг/л. В естественных условиях самки пиленгаса достигают половой зрелости в возрасте 4–5 лет, а самцы — в 3–4 года. При достижении половой зрелости в нативном ареале пиленгас имеет размер около 35 см и массу 0,4–0,5 кг, а к 10 годам его длина достигает 60 см, а масса — 3 кг. В ареале акклиматизации он крупнее: длина 60 см и масса до 8 кг и более [Глубоков, 1994].

В южной части Европейской России пиленгас выращивается в пресных водах: в прудах Краснодарского края, Пролетарском водохранилище, на Краснодарской ГРЭС, причем его темп роста и жирность в этом случае выше, чем при выращивании в соленых и солоноватоводных водоемах. Б.Н. Казанский считал, что для товарного выращивания пиленгас может быть использован практически повсеместно [Шевцова, 1991; Кизер, 1991].

Существенным моментом экологии размножения пиленгаса является тот факт, что при выращивании в пресных водах он хорошо растет, достигает половой зрелости, формирует гонады, но никогда не нерестится. Таким образом, будучи вселенным в водоем-охладитель Курской АЭС, находящийся в более северной рыболовной зоне, он будет выполнять, в первую очередь, мелиоративную функцию, а также использоваться в пищу, как это происходит с растительноядными рыбами и пресноводными раками, населяющими этот водоем. Гастрономическая ценность пиленгаса, как и всех кефалей, неоспорима. Опасность неконтролируемого расселения пиленгаса в средней России можно считать минимальной, поскольку водоем-охладитель Курской АЭС не имеет связи с естественными водоемами, а возможность нереста пиленгаса, даже в случае гипотетического ухода в другие водоемы, по современным сведениям, можно считать исключенной.

Особенности экологии пиленгаса свидетельствуют, что при вселении в водоем-охладитель Курской АЭС он не составит конкуренции другим видам рыб в экосистеме. Дело в том, что тип питания пиленгаса (детритофагия) ставит его вне пищевой конкуренции с другими гидробионтами, так как детрит, как правило, недоиспользуется в водоемах.

Паразитофауна пиленгаса изучена крайне мало. Из пресноводной паразитофауны можно отметить наличие микоспоридий, дигенетических сосальщиков, плоских червей, некоторых нематод. Однако нами в Азово-Черноморском бассейне паразитов у пиленгаса не встречено. Более того, при проведении акклиматизационных работ необходимо учитывать, что сохранение старых паразитов, не характерных для нового места обитания пиленгаса, возможно только при совпадении гидрохимических показателей среды и наличии всех промежуточных хозяев паразита или тех, которые способны их заменить в новом водоеме [Глубоков, 1994].

Б. Приемная емкость заселяемого водоема

Водоем-охладитель Курской АЭС имеет площадь водного зеркала около 2,2 тыс. га, протяженность береговой линии 32,6 км. Этот пресноводный водоем

разделен косой на две части, в первую из них поступает вода со станции для охлаждения, а из второй — охлажденная вода поступает на станцию. Температура воды в первой части водоема в летний период составляет 30–35 °С, в зимний — 10–15 °С; во второй его части она колеблется летом от 20 до 22 °С, зимой — от 5 до 10 °С. Продукция детрита, основного корма пиленгаса, составляет 300–400 г/м³ или 25–30 тыс. т в пересчете на весь водоем. Ихтиофауна водоема-охладителя представлена растительноядными рыбами и карпом, выращиваемым в садках. Из хищных рыб встречаются сом, судак, редко — щука. Приемная емкость водоема при зарыблении пиленгасом 875 тыс. экз. молоди. Таким образом, биоценологические параметры водоема вселения характеризуют отсутствие конкурентов для пиленгаса, достаточную кормовую емкость, толерантный температурный и соленостный режимы. Увеличение численности вселенного объекта не планируется в связи с невозможностью естественного воспроизводства в водоеме вселения. Будет осуществляться пастбищное выращивание пиленгаса с частичным использованием продукции в виде пищевой.

В. Биотехника работ по вселению пиленгаса в водоем-охладитель Курской АЭС

Предлагается получение посадочного материала с Кизилташского нагульно-воспроизводственного кефалевого хозяйства Анапского района Краснодарского края. Хозяйство располагает пиленгасом разных возрастных групп, в том числе сеголетками и годовиками. Рекомендуются провести вселение в два этапа: поздней осенью (в ноябре – декабре) зарыбить водоем сеголетками средней массой около 10 г; весной (в марте – апреле) — годовиками, вышедшими с зимовки, такой же средней массой. В связи с рекомендуемой плотностью посадки при зарыблении пиленгасом водоемов для товарного выращивания 350 экз/га [Глубоков, 1994] следует на первом этапе вселения завести 200 тыс. экз. сеголеток, а на втором — также 200 тыс. экз. годовиков. Это количество меньше приемной емкости водоема, однако, учитывая будущие приросты, полагаем остановиться на данном количестве. При достижении половой зрелости пиленгасом, вселенным в водоем-охладитель, предполагается получение потомства в регулируемых искусственных условиях с последующим выпуском молоди на нагул.

При проведении акклиматизационных работ рекомендуется осуществлять постоянный мониторинг за вселенцем для оценки темпа его роста, численности, зараженности паразитами, физиологических показателей. Также считаем необходимым проводить постоянный контроль за содержанием и накоплением тяжелых и переходных металлов в донных отложениях, органах и тканях пиленгаса.

Биологическое обоснование на вселение пиленгаса в водоем-охладитель Курской АЭС утверждено НКС по акклиматизации рыб Межведомственной ихтиологической комиссии (протокол №120 от 30.11.95).

II. Биологическое обоснование на вселение пиленгаса в водоем-охладитель Рязанской ГРЭС

1. Свойства интродуцента

Планируется зарыбление водоема-охладителя Рязанской ГРЭС (Новомичуринское водохранилище) кефалью пиленгасом из районов ареала натурализации в Азово-Черноморском бассейне с целью биомелиорации. Этот водоем имеет систему защиты от избыточного зарастания высшей водной растительностью и вспышек развития планктона в виде растительноядных рыб, выполняющих мелиоративную функцию. Вместе с тем, как водоем, не имеющий высокой скорости течения воды, он подвергается заилению с отложением на дне ила и на высшей водной растительности детрита, практически не используемого гидробионтами. Этому способствует также наличие на водоеме нескольких садковых линий по выращиванию карпа и бассейнового рыбоводного хозяйства, усугубляющих увеличение донных отложений остатками корма и фекалиями.

В этой связи предлагается вселение в водоем-охладитель Рязанской ГРЭС детритофага-пиленгаса *Mugil so-luu* (Bas.) как дополнительного мелиоратора. Пиленгас — дальневосточная кефаль, акклиматизированная в Азово-Черно-

морском бассейне, где она натурализовалась и к 1993 г. достигла промысловой численности. Это эврибионтный вид, обладающий широкой экологической пластичностью. Он способен выдерживать колебания температуры в диапазоне от минус 0,4 до плюс 35 °С, солености — от 0 до 60 ‰, содержания растворенного кислорода — от 1 мг/л до полного насыщения, жесткости от 0,0 (родниковая вода) до 213,3 мг/л. В естественных условиях (на Дальнем Востоке) самки пиленгаса достигают половой зрелости в возрасте 4–5 лет, а самцы — в 3–4 года. При достижении половой зрелости в нативном ареале пиленгас имеет длину около 35 см и массу 0,4–0,5 кг, а к 10 годам — 60 см и 3 кг соответственно. В ареале акклиматизации (в Азово-Черноморском бассейне) пиленгас крупнее (длина 60 см и масса до 8 кг и более) и созревает на 1–2 года раньше, чем в нативном ареале. Скорость роста также существенно выше в ареале акклиматизации. Так, сеголетки достигают массы 12–20 г, годовики 100–200 г, а 2-годовики — 500–1000 г.

В южной части Европейской России пиленгас выращивается в пресных водах: в прудах Краснодарского края, Пролетарском водохранилище, в водоем-охладителе Красноводской ГРЭС, а также в аналогичных водоемах Украины. Причем темп его роста и жирность в этом случае выше, чем при выращивании в соленых и солоноватоводных водоемах. Как правило, осуществляется пастбищное выращивание этого вида, в том числе в поликультуре с карпом и другими видами рыб, отличающимися от него по типу питания. Б.Н. Казанский считал, что для товарного выращивания пиленгас может быть использован практически повсеместно.

Лабораторией физиологии промысловых рыб ВНИРО выдвинуто предложение использовать детритофага пиленгаса в комплексе с растительноядными рыбами для биомелиорации в водоемах-охладителях электростанций различного типа, где традиционными биомелиораторами (белым и пестрым толстолобиками, черным и белым амурами) утилизируется только избыток высшей водной растительности, бентос, фито- и зоопланктон, а детрит, накапливающийся в значительных количествах, остается не использованным. Последнее существенным образом ухудшает гидрохимию и экологию водоемов-охладителей ГРЭС и АЭС, создавая определенные трудности при их эксплуатации. Проведено опытное выращивание пиленгаса в садках на водоем-охладителе Курской АЭС.

Существенным моментом экологии размножения пиленгаса является тот факт, что при выращивании этого вида рыб в пресных водах он хорошо растет, достигает половой зрелости, формирует гонады, но никогда не нерестится. Таким образом, будучи вселенным в водоем-охладитель Рязанской ГРЭС, находящийся в более северной рыбоводной зоне, он будет выполнять в первую очередь мелиоративную функцию, а также использоваться в пищу, как и другие растительноядные рыбы, населяющие этот водоем. Гастрономическая ценность пиленгаса, как и всех кефалей, неоспорима. Опасность неконтролируемого расселения пиленгаса в средней России можно считать минимальной, поскольку возможность его нереста, даже в случае гипотетического ухода в другие водоемы, по современным сведениям, можно исключить.

Особенности экологии пиленгаса свидетельствуют, что при вселении этого вида в водоем-охладитель Рязанской ГРЭС, он не составит конкуренции другим видам рыб в экосистеме. Тип питания пиленгаса (детритофагия) ставит его вне пищевой конкуренции с другими гидробионтами, так как детрит, как правило, недоиспользуется в водоемах.

Паразитофауна пиленгаса изучена крайне мало. Из пресноводной паразитофауны можно отметить наличие микоспоридий, дигенетических сосальщиков, плоских червей, некоторых нематод. Однако нами в Азово-Черноморском бассейне паразиты у пиленгаса не встречены. Более того, при проведении акклиматизационных работ необходимо учитывать, что сохранение старых паразитов, не характерных для нового места обитания пиленгаса, возможно только при совпадении гидрохимических показателей среды и наличии всех промежуточных хозяев паразита или тех, которые способны их заменить в новом водоеме.

2. Приемная емкость заселяемого водоема

2.1. Географическое положение и гидрологическая характеристика. Новомичурунское водохранилище, созданное в 1971–1972 гг., представляет собой водоем-охладитель Рязанской ГРЭС. Его площадь при НПУ 11 м составляет 1760 га, объем — 4,5 млн.м³, протяженность — 40 км, максимальная ширина — 1,5 км, средняя и максимальная глубины — 3,8 и 11,5 м соответственно. Водоохранилище расположено на реке Проня, являющейся притоком Оки, т.е. относится к Волго-Каспийскому бассейну. Подпор воды обеспечивает плотина с сегментным затвором. Максимальный сброс воды составляет 400 м³/с, минимальный — 0,5 м³/с.

Гидрологический режим водохранилища определяется поступлением вод Прони, ее притоков (Галинки, Денисовки и др.), грунтовых вод, забором воды на ГРЭС и другие хозяйственные нужды, сбросом подогретых вод ГРЭС и возвратных вод рыбхоза. Средний многолетний расход воды Прони равен 10,2 м³/с.

Среднегодовая температура воды в целом по водоему колеблется от 8,6 до 15,1 °С (при нормальном режиме работы ГРЭС). Подогретые воды по двум каналам сбрасываются в нижнюю часть водохранилища. Зона влияния сбросных вод занимает более 50% акватории, температура в ней летом достигает 30–32 °С, зимой опускается до 6–8 °С. Температурная стратификация в водохранилище практически отсутствует, разность температур поверхностных и придонных слоев не превышает 4,5 °С по причине мелководности водоема и ветрового перемешивания.

В зимний период часть поверхности водохранилища может покрываться льдом — при очень сильных морозах образуются береговые закраины до 500 м. В летний период, по-прежнему, температура поверхностного слоя воды в обогреваемой зоне достигает 32 °С, тогда как в расположенной выше по течению части водохранилища она составляет 22–23 °С.

Содержание кислорода в открытой части водоема в условиях частых ветров постоянно высокое — 7–11 мг/л. Содержание свободной углекислоты, согласно многолетним наблюдениям, колеблется от 0,7 до 4,7 мг/л, максимальные значения отмечались в районе садковой линии, в зоне влияния возвратных вод рыбхоза.

Прозрачность воды летом в верхней части водохранилища составляет 1,2 м, в основной части водоема, подверженной тепловому, органическому и минеральному загрязнению — 0,5–0,7 м. Весной по причине влияния паводковых вод прозрачность снижается до 0,2–0,3 м. Содержание биогенных веществ в воде довольно высокое: концентрация ионов аммония колеблется от 0,16 до 0,52 мг/л; нитритов — от 0,02 до 0,05 мг/л; нитратов — от 0,73 до 13,6; фосфора общего — 0,05–0,23; железа общего — 0,01–0,6; кремния — 0,06–2,2 мг/л.

Содержание большинства тяжелых и переходных металлов в воде Новомичурунского водохранилища не превышает ПДК для рыбохозяйственных водоемов. Отмечено его превышение по цинку ~ в 5 раз и по меди ~ в 6 раз. Содержание тяжелых и переходных металлов в воде донорского водоема (магистрального пресноводного канала Кизилташских лиманов) также не превышает ПДК. В 1996 и 1997 гг. отмечено превышение ПДК по цинку (в 2 раза) и меди (в 3–12 раз) (таблица).

Содержание тяжелых и переходных металлов
в пробах воды Новомичурунского водохранилища и в магистральном канале
Кизилташских лиманов, мкг/л

Место сбора проб	Fe	Zn	Cu	Mn	Cd	Ni	Co	Pb
Новомичурунское водохранилище	19,8	47,4	5,88	6,62	0,71	0,58	0,21	5,51
ПДК	50	10	1	10	5	10	10	6
Магистральный канал, 1996 г.	20,6	10,4	12,2	1,38	—	2,25	—	4,5
1997 г.	8,16	21,2	3,12	1,56	—	—	—	3,04

Данное содержание цинка и меди в воде не вызывает гибели молоди и взрослых особей пиленгаса, но может привести к накоплению этих металлов в тканях и органах рыб, а в итоге — к ослаблению рыб и появлению анатомо-физиологических нарушений: искривлению позвоночника, укорочению хвостового стебля, уменьшению размеров теменных костей, неправильному формированию спинных и анального плавников, изменению цвета секрета желчного пузыря с зеленого в норме до желто-зеленого, желтого, бурого, красно-зеленого; появлению на печени светлых пятен, изменению нормального цвета печени до бледно-коричневого — с одной стороны, до темно-коричнево-красного — с другой; ожирению луковицы аорты различной степени; недоразвитию одной или обеих гонад; резорбции ооцитов и др. [Глубоков, Микодина, 1996; Смирнов и др., 2000].

Необходимо проводить регулярные наблюдения за содержанием тяжелых металлов в воде и грунтах, а также в органах и тканях пиленгаса после его вселения в Новомичуринское водохранилище.

В целом можно считать, что Новомичуринское водохранилище по основным гидрохимическим параметрам отвечает требованиям рыбохозяйственных нормативов. По термическому режиму водоем является относительно тепловодным, в результате чего в нем можно ожидать достаточно быстрого роста промысловых рыб, в частности, осетровых и пиленгаса.

2.2. Экосистема водохранилища

2.1.1 Фитопланктон. Как показывают исследования ВНИПРХ, в водохранилище обитают 60 видов планктонных водорослей из групп улотриковых, диатомовых, пиррофитовых, протококковых, эвгленовых, десмидиевых, золотистых, а также цианобактерии. Биомасса фитопланктона в вегетационный период колеблется в широких пределах — от 0,155 до 2823 мг/л, численность водорослей — от 120 до 940 тыс. кл./л; количественные показатели развития зависят от сезона и влияния сбросов теплых вод.

Весной в водохранилище отмечали представителей около 25 таксонов планктонных водорослей, их биомасса колебалась в пределах 0,156–1,160 мг/л; летом разнообразие видового состава фитопланктона возрастало (около 40 таксонов), биомасса составляла 0,154–2823,000 мг/л; осенью количество таксонов превышало 50, биомасса колебалась от 0,171 до 0,922 мг/л.

В составе фитопланктона доминируют протококковые и диатомовые водоросли, к осени возрастает роль эвгленовых. Летом на отдельных участках существенное развитие имеют пиррофитовые и цианобактерии, к осени роль пиррофитов снижается. Максимальное развитие протококковых и эвгленовых наблюдается на «теплых» участках. В зоне влияния сбросного канала численность фитопланктона минимальна, здесь обычно высокая мутность воды. Вообще достаточно высокое содержание в воде взвешенного детрита отмечается во многих участках озера.

2.2.2. Макрофитон. Высшая водная растительность занимает более 25% площади водоема, образуя 3 яруса: надводные растения — тростник, камыш, рогоз; растения с плавающими листьями — горец земноводный, ряска трехдольная, водокрас; погруженные растения — рдестовые, валлиснерия, уруть. Биомасса макрофитов по отдельным участкам литоральной зоны колеблется от 2,5 до 6,5 кг/м², преобладают тростник (2,5–6,5 кг/м²), рдест курчавый (3,5–4,6 кг/м²), валлиснерия (3,0–4,2 кг/м²); в последние годы наблюдается тенденция к расширению литоральной зоны за счет распространения погруженных макрофитов в глубину.

2.2.3. Зоопланктон. Зоопланктон водохранилища не богат по видовому составу и представлен широко распространенными видами коловраток, веслоногих и ветвистоусых рачков, а также велигерами дрейссены. Весной его численность развитие незначительно — численность в апреле колеблется в разных участках водоема от 1,7 до 13,6 тыс. экз/м³, биомасса — от 9,9 до 10,5 мг/м³, численно преобладают циклопы (преимущественно *Ectocyclops phaleratus*) и ветвистоусые (*Bosmina longirostra*, *Diaphanosoma brachiurum*), численность коловраток (*Brachionus diversicornis*, *Asplanchna priodonta*, *Keratella quadrata*)

невелика. Слабое развитие весеннего зоопланктона характерно для последних лет и вызвано нарушением прежнего термического режима в связи с неполной загрузкой ГРЭС.

Во второй половине мая после значительного прогрева воды численность и биомасса зоопланктона возрастают за счет всех групп организмов, достигая соответственно 7,2–367,8 тыс. экз/м³ и 200–3600 мг/м³. Основу численности по-прежнему составляют веслоногие и босмина, однако заметную роль начинают играть и коловратки. Веслоногие занимают доминирующее положение в верхних участках водоема, особенно в зоне влияния притока Прони, а босмина — в подогреваемой зоне.

Летом численность зоопланктона ниже, чем в мае (29,6–131,0 тыс. экз/м³), но его биомасса возрастает до 1900–12300 мг/м³, поскольку в его составе начинают преобладать крупные формы рачков. Численность коловраток в летнем зоопланктоне колеблется по годам от незначительных величин до значений, сравнимых с численностью рачкового зоопланктона.

Осенью численность и биомасса зоопланктона резко снижаются (соответственно в среднем до 8,4 тыс. экз/м³ и 170 мг/м³).

2.2.4. Зообентос. «Мягкий» зообентос представлен в основном олигохетами и личинками хирономид (последних — более 10 видов). В литоральной зоне, кроме того, встречаются личинки мокрецов, ручейников, стрекоз, клопы и водяные жуки с их личинками. Наиболее массовый вид моллюсков — *Dreissena polymorpha*, кроме того, встречаются *Unio pictorum*, *Valvata depressa*, *V. amplicqua*, *Lymnaea stagnalis*, *Bithinia tentaculata*. Среди ракообразных доминирующее положение занимают вселенные в водоем пресноводные креветки Ханкайского комплекса (количество видов точно не определено, но наиболее многочисленна *Macrobrachium nipponense*).

Численность «мягкого» зообентоса в вегетационный период составляет на разных участках водоема от 1,0 до 12,4 тыс. экз/м², биомасса — 0,44–6,0 г/м². Максимальные показатели отмечаются за пределами области теплового загрязнения. Основу численности этой части зообентоса составляют олигохеты, численность личинок хирономид летом находится в обратной зависимости от температуры воды.

Численность дрейссены в зоне ее обитания, т.е. на глубинах 1,5–4,0 м, колеблется от 2,0 до 6,0 тыс. экз/м², биомасса — от 0,3 до 4,5 кг/м². Перловица встречается повсюду в водоеме на тех же глубинах, что и дрейссена, другие моллюски характерны для литорали. Креветки обитают преимущественно среди высшей растительности, их численность точно не оценена и может колебаться, однако бывает сравнительно высокой.

2.2.5. Ихтиофауна. В Новомичуринском водохранилище встречаются 10 видов рыб аборигенной фауны: лещ, плотва, густера, голавль, жерех, судак, окунь, линь, карась серебряный, уклейка, щука; а также вселенцы: карп, буффало большеротый, канальный сом, белый и черный амуры (последний вселен в 1995 г. и представлен некрупными особями), белый и пестрый толстолобики. Массовыми видами являются лещ, плотва, густера, в меньшей степени — судак, большеротый буффало и канальный сом весьма малочисленны. Таким образом, ихтиофауна по характеру питания подразделяется на хищников (жерех, судак, щука, окунь), бентофагов (лещ, густера, карп, линь, голавль, черный амур), фито- и зоопланктофагов (толстолобики), макрофитофагов (белый амур).

Хищники в водохранилище сравнительно немногочисленны и не оказывают сильного пресса на мирную ихтиофауну.

Из описываемых видов только три — плотва, густера и вселенец черный амур — могут активно потреблять наиболее массовый вид беспозвоночных — дрейссену, а также других моллюсков. Высшую растительность и обрастания могут поедать лещ, густера, плотва, карп, линь и белый амур. Специализированные детритофаги в фауне водохранилища отсутствуют. Между тем в водоеме накапливается большое количество детрита, приводящее к постепенно усиливающейся эвтрофикации.

Продукция детрита, основного корма пиленгаса, составляет 300–400 г/м³ или 1,5–2,0 тыс. т в пересчете на весь водоем.

Исходя из описания биоценоза водоема, можно сделать следующие выводы:

1. Экосистема водоема не сбалансированна, что выражается в чрезмерно высокой продукции макрофитов и дрейссены и накоплении детрита, образующегося преимущественно в результате разложения отмерших макрофитов.

2. В ихтиофауне значительное место занимают малоценные виды рыб, причем среди аборигенных видов отсутствуют или недостаточно представлены макрофитофаги, планктофаги, бентофаги и потребители моллюсков, а также хищники, питающиеся мелкой рыбой.

3. Наличие в водохранилище рыб, требовательных к условиям среды (щуки, судака) свидетельствует о том, что водоем в целом соответствует рыбохозяйственным нормативам.

4. Было бы полезно вселение в водоем ценных в пищевом отношении детритофагов, бентофагов, способных к питанию моллюсками и креветкой, макрофитофагов, планктофагов, а, возможно, и хищников, потребляющих мелкую сорную рыбу. Такие работы уже начаты (вселение черного амура, белого амура, толстолобиков, буффало и канального сома), имеет смысл их продолжить и расширить количество вселяемых видов.

Приемная емкость водоема при зарыблении пиленгасом — 615 тыс. экз. молоди.

Таким образом, биоценологические параметры водоема вселения показывают отсутствие конкурентов для пиленгаса, достаточную кормовую емкость, толерантные температурный и соленостный режимы. Увеличение численности вселенного объекта не планируется из-за невозможности естественного воспроизводства в водоеме вселения. Будет осуществляться пастбищное выращивание с частичным использованием продукции в виде пищевой.

3. Биотехника работ по вселению пиленгаса в водоем-охладитель Рязанской ГРЭС

Предлагается получение посадочного материала с Кизилташского нагульно-воспроизводственного кефалевого хозяйства (КНВКХ) Анапского района Краснодарского края или из Таганрогского залива Азовского моря. КНВКХ располагает пиленгасом разных возрастных групп, в том числе сеголетками и годовиками. Рекомендуется провести его вселение осенью (в октябре – ноябре) и зарыбить водоем сеголетками средней массой 10–20 г. В связи с рекомендуемой плотностью посадки при зарыблении пиленгасом водоемов для товарного выращивания 350 экз/га [Глубоков, 1994] рекомендуется в первый этап вселения завести 100 тыс. экз. сеголеток. Это количество меньше приемной емкости водоема, однако, учитывая будущие приросты, полагаем остановиться на данном количестве. При достижении половой зрелости пиленгасом, вселенным в водоем-охладитель, рекомендуется получение потомства в регулируемых искусственных условиях с последующим выпуском молоди на нагул.

При проведении акклиматизационных работ рекомендуется осуществлять постоянный мониторинг за вселенцем для оценки темпа его роста, численности, зараженности паразитами, физиологических показателей. Также считаем необходимым проводить постоянный контроль за содержанием и накоплением тяжелых и переходных металлов в донных отложениях, органах и тканях пиленгаса.

Данное биологическое обоснование было рассмотрено и утверждено на заседании Бюро Научно-консультативного совета (НКС) по проблемам акклиматизации водных организмов Межведомственной ихтиологической комиссии (МИК) 12 октября 1998 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Горелов В.К., Есипова М.А.* 1992. Некоторые итоги акклиматизации пиленгаса // Рыбное хозяйство. №2. С.24–25.
- Глубоков А.И.* 1994. Дальневосточная кефаль-пиленгас как объект акклиматизации и разведения // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Информпакет. Аквакультура: проблемы и достижения. Вып.2. М.: ВНИЭРХ. С.9–27.
- Глубоков А.И., Микодина Е.В.* 1996. Морфофизиологические показатели пиленгаса *Mugil so-iu* Bas. в период натурализации вида в Азово-Черноморском бассейне как основа его рыбохозяйственного освоения // Материалы совещания «Состояние и перспективы научно-технических разработок в области марикультуры России». Ростов-на-Дону, август 1996. С.74–77.
- Кизер А.И.* 1991. Пиленгас в Азовском море // Рыбное хозяйство. Сер.: Аквакультура. Информационный Пакет. Нетрадиционные объекты выращивания и проблемы акклиматизации. Вып.2. М.: ВНИЭРХ. С.10–11. 1997. Биологическое обоснование и биотехника вселения в Азовское море пиленгаса // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура: проблемы и достижения. Информационный пакет. Вып.4–5. М.: ВНИЭРХ. С.33–36.
- Москул Г.А.* 1995. Выращивание пиленгаса с прудовыми рыбами // Рыбоводство и рыболовство. №2. С.9.
- Пилипенко Ю.В., Шерман И.М., Рылов В.Г.* 1996. Перспективы расширения видового состава малых водохранилищ Украины // Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Тезисы докладов Международного симпозиума. Краснодар. С.124.
- Поляруш В.П., Овечко В.Ю., Шевцова Г.Н., Иванова В.П.* 1999. Использование водохранилищ для получения товарного пиленгаса и посадочного материала (на примере Миусского лимана) // Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Материалы 2-го международного симпозиума. Краснодар. С.161.
- Семененко Л.И.* 1997. Биологическое обоснование на интродукцию дальневосточной кефали пиленгаса из Японского моря в приморские водоемы Северного Приазовья // Информационный пакет ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура. Вып.4–5. С.36–40.
- Смирнов Б.П., Микодина Е.В., Глубоков А.И., Наволоцкий В.А., Королев А.Л., Сторожук Н.Г., Норвилло Г.В.* 2000. Современное состояние популяции пиленгаса в системе Кизилташских лиманов и прилегающей акватории Черного моря на фоне эколого-токсикологической обстановки // Материалы совещания «Воспроизводство рыбных запасов». Ростов-на-Дону. 28 сентября – 2 октября 1998 г. С.207–217.
- Старушенко Л.И., Шекк П.В., Куликова Н.И.* 1997. Процесс акклиматизации дальневосточной кефали пиленгаса *Mugil so-iu* (Basilewsky) в западной части Черного моря // Информационный пакет ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура. Вып.4–5. С.2–22.
- Шевцова Э.Е.* 1991. Итоги работы по акклиматизации пиленгаса // Информационный пакет ВНИЭРХ. Сер. Аквакультура. № 2. С.12–13.

УДК 597.553.2:597–11:697–14

ПРЕДНЕРЕСТОВЫЕ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ У ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ ПРИ СМЕНЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

*А.Е. Микулин (МГТА), О.Ф. Гриценко, Б.П. Смирнов, Е.В. Микодина (ВНИРО),
В.Я. Любаев (ООО «Салмо»), Т.Н. Любаева (Сахалинрыбвод),
О.Н. Зайченко (Охотский ЛРЗ)*

Известно, что в реках у ряда видов лососевых рыб появляются преднерестовые изменения, такие как возникновение брачной окраски [Крашенинников, 1755 — цит. по Абрамову, 1953], утолщение кожных покровов, появление горба [Jordan, Everman, 1896], а также искривление челюстей и увеличение на них зубов [Чернавин, 1918, 1921; Davidson, Shostrom, 1936; Берг, 1948; Соин, 1954а, б; Смирнов, 1959, 1975].

Существуют различные взгляды на целесообразность таких преобразований. По мнению одних авторов, искривление челюстей не носит приспособительного характера [Чернавин, 1921], является атавизмом, патологией или возникает в процессе прекращения питания лососей. Известно, что такой процесс прекращения питания характерен в основном для представителей рода Дальневосточных лососей — *Oncorhynchus*, размножающихся один раз в жизни. Следует, однако, отметить, что в преднерестовый период многие рыбы других систематических групп прекращают питаться, тем не менее это не приводит к искривлению их челюстей [Никольский, 1971, 1974а, б]. По мнению других исследователей, такие преобразования челюстей носят приспособительный характер и вкупе с формированием «горба» обеспечивают лососям определенные гидродинамические характеристики [Алеев, 1963а, б, 1968; Кудряшов, 1969; Матюхин, 1973].

Распространено мнение, что утолщение кожи лососей является преднерестовым изменением, необходимым для расчистки нерестового участка и копания галечникового грунта при строительстве нерестового бугра [Абрамов, 1953]. В.В. Абрамов указывает на то обстоятельство, что лососевые рыбы со слабо выраженным таким брачным нарядом, хотя и достигают нерестилиц, гибнут, не оставляя потомства. Можно предположить, что искривление челюстей и увеличение на них зубов (кожного происхождения) являются признаками, генетически сцепленными с утолщением кожных покровов, а само искривление челюстей — турнирное вооружение в период нереста [Никольский, 1974а; Pacific Salmon..., 1991]. Однако искривление челюстей характерно далеко не для всех лососевых рыб, строящих нерестовые бугры. Как известно, у самцов тихоокеанских лососей наиболее выражены утолщение кожи и мощное искривление челюстей, в то время как гнезда строят самки. Более того, остается не доказанной генетическая сцепленность утолщения кожи и увеличения зубов на челюстях, а также искривление последних. Нет достоверных данных и о преимуществе искривленных челюстей в турнирных боях не только для большинства видов лососевых рыб, но и для представителей рода *Oncorhynchus*.

Что касается способности лососей выпрыгивать из воды, то Р.С. Семко [1954] считал, что при небольшой глубине нерестовых рек и избыточном заполнении их производителями дальневосточных лососей, в воде возникает дефицит

кислорода, что и вынуждает этих рыб выпрыгивать из воды для захвата кислорода из атмосферы.

В настоящей статье рассматривается значение прыжков из воды и искривления челюстей у лососей рода *Oncorhynchus* в связи с особенностями их жизненного цикла, т.е. с необходимостью перехода этих рыб в преднерестовый период из морской воды в пресную.

Результаты и обсуждение. У дальневосточных лососей преднерестовые изменения появляются постепенно. Например, кета и кижуч появляются в прибрежных водах, имея пелагическую окраску с начальными признаками ее изменения в виде нечетко выраженных поперечных полос сероватого цвета. Форма тела и челюстей нормальная (рис. 1, А, В).

Изучение особенностей поведения кеты в период ее нерестового хода из залива Мордвинова в реки, впадающие в озеро Тунайча острова Сахалин, показало, что в морской воде (33 %) залива Мордвинова среди производителей кеты совершают прыжки единичные экземпляры, не более 0,05% от числа рыб в косяке в минуту. В это время их челюсти еще не искривлены и имеют нормальную форму, кожа не утолщена, чешуя снимается довольно легко.

Известно, что наполнение плавательного пузыря газами у лососей происходит путем заглатывания воздуха [Аминева, Яржомбек, 1984]. Мы считаем, что подъем рыб к поверхности воды позволяет лососям облегчить захват воздуха для заполнения им плавательного пузыря, что обеспечивает большую плавучесть рыб в менее плотной пресноводной или опресненной среде. При этом, собственно выпрыгивание из воды облегчает им не только захватывание воздуха, но и заполнение им плавательного пузыря.

При заходе из моря в солоноватые воды пролива Красноармейский озера Тунайча частота выпрыгиваний кеты из воды существенно увеличивается. Так, на отрезке пролива в 25 м из 11–12 тыс. экз., прошедших через этот участок пролива в час, совершают прыжки 1,5 тыс. экз. То есть, за время прохода через подверженный приливно-отливным течениям пролив длиной в 3 км каждый производитель совершает не менее 15 прыжков из воды. При этом над поверхностью воды появляется верхняя часть головы или вся верхняя часть тела со спинным плавником. Это характерно в основном для тех рыб, у которых начался процесс искривления челюстей. Броски над поверхностью воды отмечаются реже и более характерны для рыб с еще не искривленными челюстями.

В удаленной от моря части пролива, в зоне слабого влияния приливно-отливных течений или его отсутствия, поднимаются к поверхности не более 25–30 экз. кеты в минуту из 300–400 экз. косяка, т.е. 6–10%. В это время у самцов кеты заметно искривлены челюсти.

На участке озера Тунайча с соленостью 3 ‰, через которое кета проходит до устьев рек расстояние длиной в 5–25 км, она уже почти не совершает прыжков. Однако рыбы периодически поднимаются к поверхности, выставляя над водой перпендикулярно вверх только сильно искривленную верхнюю челюсть.

Перед устьями рек в зоне распреснения озера и в их нижних течениях кета держится у самой поверхности воды, выставляя над поверхностью верхнюю часть головы и всю верхнюю часть тела со спинным плавником, реже совершая при испуге прыжки из воды.

Таким образом, наиболее интенсивно кета выпрыгивает из воды на участках миграции с резким изменением солености.

Следует отметить, что на протяжении всего наблюдаемого нами миграционного пути из моря в речку Ударница через озеро Тунайча кета не сталкивалась с какими-либо препятствиями на своем пути, однако прыжки совершала. Следовательно, у дальневосточных лососей одной из первых физиологических адаптаций при переходе из морской среды обитания в пресную является выпрыгивание из воды, представляющее собой приспособление, связанное главным образом с необходимостью приобретения положительной плавучести при переходе их из более плотной среды в менее плотную. Параллельно с этим происходит искривление челюстей, что облегчает захват воздуха. Таким образом, преодоление препятствий в реках за счет прыжков, видимо, возникло вторично и развилось в ре-

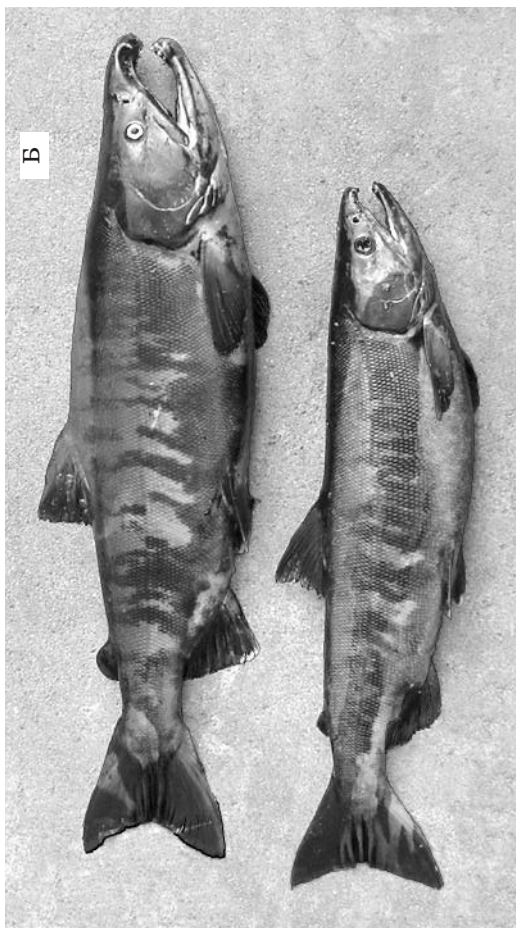
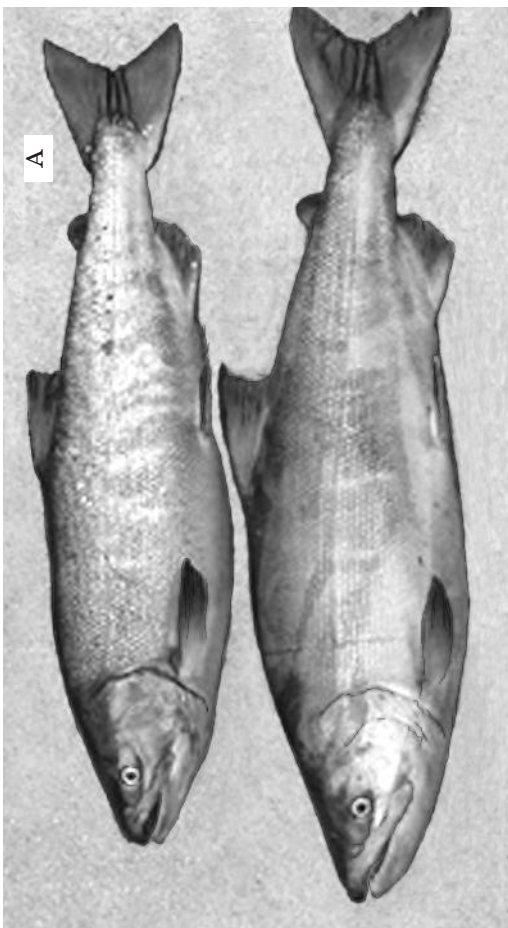
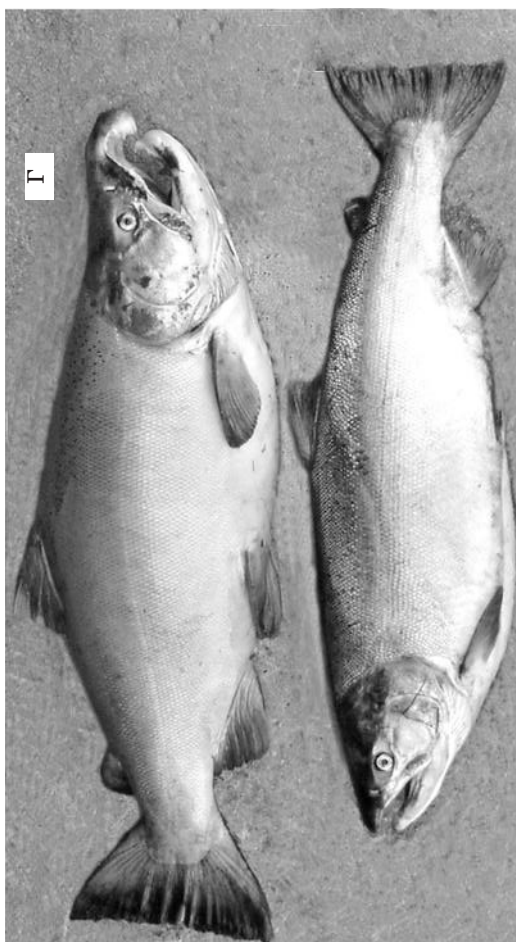


Рис. 1. Изменение формы челюстей у кеты (А, Б) и кижуча (В, Г) в начале (А, В) и в конце (Б, Г) анадромной миграции

**Размерно-весовые и физиологические характеристики тихоокеанских лососей
с различной морфологической выраженностью брачного наряда**

Вид	Искривление челюстей, баллы	Горбатость, баллы	Пол	L _с , см	l, см	Q, г	K _Ф *	Жирность мышц, %**
Кета	4	1	z	73,1	68,2	4305	1,102	3,9
Кета	1	0	!	69,6	64,7	3728	1,106	4,4
Горбуша	3	2	z	54,4	50,9	1838	1,142	3,6–7,1
Горбуша	0	0	!	49,7	46,6	1404	1,144	4,0–5,3
Нерка	3	2	z	61,5	58,3	2710	1,165	до 9
Нерка	0	0	!	61,9	58,0	2875	1,212	до 9
Кижуч	5	0	z	66,3	61,5	3194	1,096	6–9
Кижуч	2	0	!	64,6	57,7	2712	1,006	6–9
Чавыча	2	0	z	72	54,0	5200	1,393	10–13
Чавыча	0	0	!	100,3	75,2	14833	1,470	10–13
Сима	2	0	z	38,7	36,5	820	1,420	13,6
Сима	0	0	!	41,5	39,1	1031	1,442	13,6

* Коэффициент упитанности по Фультону.

** — по Быкову и др. [Справочник по..., 1998].

Примечания: Степень искривления челюстей на момент нереста: 0 — нет искривления; 1–5 различная степень искривления. Степень выраженности горба на момент нереста: 0 — нет горба; 1 — горб слабо выражен; 2 — горб сильно выражен.

зультате морфофизиологических адаптаций у тихоокеанских лососей к смене плотностных характеристик среды обитания.

У дальневосточных лососей, помимо искривления верхней челюсти (см. рис. 1,Б, Г), в передней части ротовой полости развивается кожистый карман (см. рис. 1,Б). Он более развит у самцов, чем у самок. Среди дальневосточных лососей он более выражен у кеты, чем у кижуча, обладающего большей жирностью, или у горбуши, для увеличения подъемной силы которой у самцов возникает горб (таблица). Причем, вначале преднерестового миграционного пути кеты из моря в пресные воды по мере увеличения лошалости объем кожистого кармана верхней челюсти увеличивается: у самцов с 2,0 до 3,8 см³, у самок с 1,48 до 2,03 см³. Перед устьями рек объем воздуха, захватываемый кожистым карманом верхней челюсти, в среднем составляет у самцов 2,8 см³, у самок — 1,76 см³.

Следует отметить, что у лососей искривляется не только верхняя челюсть, но и, в меньшей степени, нижняя. Причем, передний край искривленной нижней челюсти при закрытой ротовой полости попадает на поверхность кожистого мешка верхней челюсти, при этом оставшаяся внутренняя полость поверхности верхней челюсти полностью заполняется языком, что обеспечивает выдавливание захваченного воздуха из кожистого мешка через глотку в пищевод и далее, в плавательный пузырь. Подтверждением этому служат наши наблюдения: в слабо текучей воде пролива и стоячей воде озера кета, постоянно поднимаясь к поверхности воды, захватывает и прогоняет воздух через жабры, выпуская его пузырьки из-под жаберных крышек.

При пересадке производителей горбуши из морской воды в бассейны с проточной пресной водой, в которых поверхность воды отделена от рыб сеткой, самцы в течение нескольких дней пытались достичь поверхности. Через 5–7 дней они стали плавать под углом в 45° головой к поверхности, далее легли на дно и погибли. У некоторых из них в плавательном пузыре была обнаружена вода. Самки же остались живы и нормально перемещались по бассейну.

Более сильное искривление челюстей у самцов дальневосточных лососей, видимо, связано с их большими энергетическими затратами в процессе нерестовой миграции [Строганов, 1962], чем у самок, и более быстрой потерей жирности в силу меньшего запаса жира в их мышцах и гонадах (см. таблицу), а, следовательно, и более быстрой потерей плавучести. Чем меньше коэффициент упитан-

ности у различных видов дальневосточных лососей, тем сильнее выражены брачные изменения челюстей, особенно у самцов (рис. 2).

Следует отметить, что по мере дальнейшего удлинения и искривления челюстей (см. рис. 1, Б, Г) размеры кожистого кармана не увеличиваются. Зубы на передних концах искривленных челюстей сильно увеличиваются, что приводит к невозможности смыкания челюстей и питания этих рыб, а в итоге — к посленерестовой гибели производителей, то есть к моноцикличности. Такие преобразования челюстей в брачном наряде, несомненно, должны иметь какой-то биологический смысл.

Мы полагаем, что именно усиливающееся искривление челюстей у дальневосточных лососей в преднерестовый период обеспечивает однонаправленность движения их против течения вверх по реке к местам нереста. Вероятно, дальнейшее искривление челюстей и увеличение размера зубов на них у лососей вызывает затруднение дыхания, приводя к необходимости постоянного движения в стоячей воде или к расположению тела головой против течения и, в конечном счете, — движению против течения.

Нами отмечено, что в устье реки Ударница при концентрации кеты у берега отцеживающими орудиями лова, когда ее подвижность резко ограничена, рыба вскоре гибнет. Ее окраска быстро блекнет вследствие контракции меланофоров кожи при гибели от асфиксии [Микулин, 2000]. Эти наблюдения подтверждают высокую чувствительность дальневосточных лососей к недостатку кислорода при ограничении их двигательной активности.

Более выраженные искривление челюстей и увеличение размеров зубов на них наблюдаются у самцов дальневосточных лососей, чем у самок, что объясняет их более быстрое перемещение к местам нереста и более раннее достижение последних. Так, мечение производителей кеты в проливе Красноармейский озера Тунайча показало, что при соотношении самцов и самок в проливе на 2 сентября 51 и 49% соответственно (9 сентября обоих полов по 50%) через озеро к устью реки Ударница (путь в 25 км) первые самцы подошли через 6 сут, а самки — только через 16 дней.

Конечно, сложно представить с позиций дарвинизма, основной принцип которого: «выживает сильнейший», что происходит отбор на угнетение функций дыхания. С другой стороны, у дальневосточных лососей в процессе нерестовой миграции происходят редукция функции пищеварительного тракта, необратимые изменения в жаберно-челюстном аппарате, а в конечном счете — посленерестовая гибель. Все эти преобразования выгодны для процветания популяции в целом.

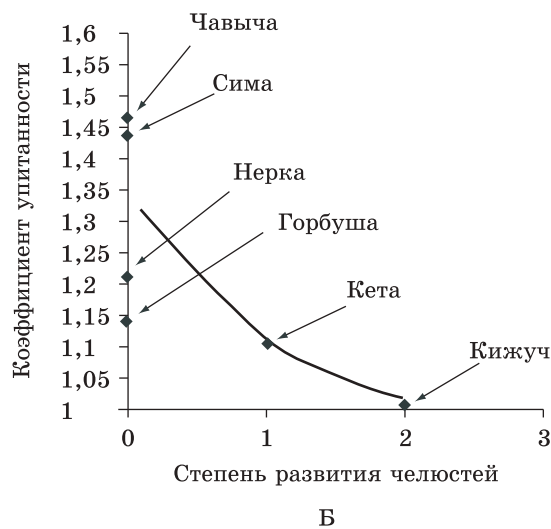
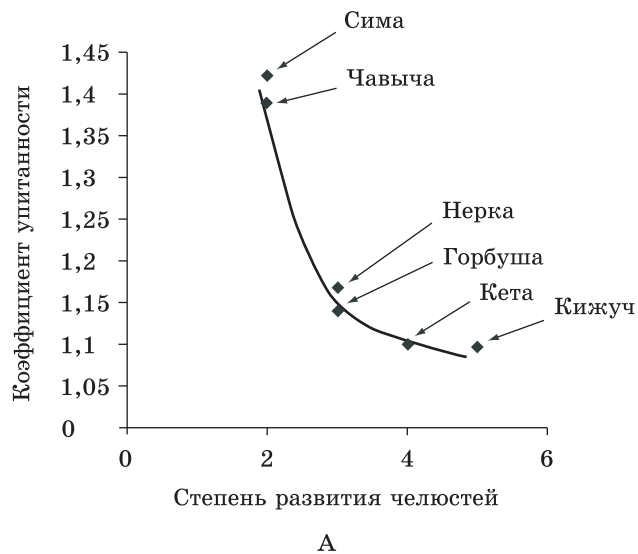


Рис. 2. Связь между степенью развития челюстей и коэффициентом упитанности у самцов (А) и самок (Б) разных видов лососевых рыб

Таким образом, «брачные» изменения челюстей дальневосточных лососей есть приспособление как для перехода из морской среды в пресную, так и для целенаправленного их подъема в реки на нерестилища с целью обеспечения воспроизводства.

З а к л ю ч е н и е . Совершение прыжков из воды в процессе преднерестовой миграции на участках смены соленой воды на пресную обусловлено необходимостью захвата воздуха и заполнения им плавательного пузыря для компенсации уменьшения плавучести рыб при изменении плотности окружающей среды. Преднерестовое искривление челюстей, особенно верхней, и образование кожистого кармана в передней части внутренней поверхности верхней челюсти способствуют усилению захвата воздуха с поверхности воды. Степень искривления верхней челюсти и величина кожистого кармана на ней больше у видов тихоокеанских лососей с меньшей средней упитанностью и жирностью тканей, а также меньшим развитием горба. Преодоление препятствий путем выпрыгивания из воды развилось у лососей как производное механизма увеличения выталкивающей силы тела в изменяющейся плотности среды. Дополнительной функцией «брачного» наряда в виде искривления челюстей является целенаправленное перемещение производителей в верховья рек к местам нереста.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов В.В. 1953. Приспособительные признаки взрослых лососей рода *Oncorhynchus* в пресных водах // Зоологический журнал. Т.32. Вып.6. С.1198–1210.
- Алеев Ю.Г. 1963а. Местоположение наибольшей высоты тела у рыб // Труды Севастопольской биологической станции. Т.ХVI. С.369–373. 1963б. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: изд-во АН СССР. 1968. Об исследованиях по функциональной морфологии рыб // Бионика. С.192–198.
- Аминева В.А., Яржомбек А.А. 1984. Физиология рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 200 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т.1. М.-Л.: изд-во АН СССР. 466 с.
- Кудряшов А.Ф. 1969. О сопротивлении воды движению рыб // Биология моря. Вып.16. Киев: Наукова думка. С.21–38.
- Матюхин В.А. 1973. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 154 с.
- Микулин А.Е. 2000. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. М.: изд-во ВНИРО. 231 с.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высшая школа. 471 с. 1974а. Экология рыб. М.: Высшая школа. 357 с. 1974б. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность. 447 с.
- Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение // Известия ТИНРО. Т.41. С.3–109.
- Смирнов А.И. 1959. Функциональное значение преднерестовых изменений покровов лососей // Зоологический журнал. Т.38. Вып.5. С.734–744. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во Московского университета. 335 с.
- Соин С.Г. 1954а. Закономерности развития летней кеты, горбуши, симы // Труды совещания по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. Вып.4. М.: Изд-во АН СССР. С.144–155. 1954б. Изучение дальневосточных лососевых рыб // Вестник МГУ. Сер. Физико-математические и естественные науки. №2. С.143–145.
- Справочник по химическому составу и технологическим свойствам морских и океанических рыб. 1998. Составители: Быков В.П., Ионас Г.П., Головкова Г.Н. и др. М.: изд-во ВНИРО. С.137–138.
- Строганов Н.С. 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во Московского университета. Т.1. 444 с.
- Чернавин В.В. 1918. Брачные изменения скелета у лососей // Известия отделения рыбоводства и научно-промысловых исследований. Вып.1. 1921. Происхождение брачного наряда у лососей // Журнал Петроградского агрономического института. С.3–4.
- Pacific salmon life history, 1991 // UBC Press, Vancouver, Ed. C. Groot, L. Margolis. 564 p.
- Davidson F., Shostrom O. 1936. Physical and chemical changes in the pink salmon during the spawning migration // Bur. Fisher. Rep. N.33.
- Jordan D.S., Evermann B.W. 1896–1900. The fishes of North and Middle America: descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the water of North America north of the isthmus of Panama // Smithsonian Inst. U.S.Nat.Mus. Bull. U. S. Nat. Mus. N.47. V.1–4.

УДК 639.3 041.2: 639.3.03: 639. 371.13

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ФОРЕЛИ ИЗ 2-ГО ПОКОЛЕНИЯ ОТ САМЦА, ОБРАБОТАННОГО МЕТИЛТЕСТОСТЕРОНОМ

К.В. Метальникова (ВНИРО)

Основная цель федеральной программы «Аквакультура России в период до 2005 года» — последовательное увеличение выпуска продукции аквакультуры. Одно из приоритетных направлений — «Совершенствование методов искусственного воспроизводства...», в связи с чем направленное воздействие на формирование у рыб желаемого пола относится к таким методам. Схема получения преимущественно самок широко известна: на первом этапе получают небольшое количество реверсантов с использованием аналогов тестостерона из обычной молоди, на втором этапе полученных реверсантов скрещивают с обычными самками и получают преимущественно самок, которых выращивают до созревания. В США патент №5480774 от 2 января 1996 г. дает возможность идентифицировать самцов лососевых рыб на ранних этапах жизненного цикла по псевдогену GH-Y, половому детерминированному локусу на Y хромосоме у самцов, рекомендованному для определения пола в качестве маркера у лососевых рыб. Отсутствие такого локуса у реверсантов позволит определить их как самок. Метод рекомендуется авторами к использованию в Объединенном Королевстве, где производство реверсантов лососевых видов рыбы поставлено на промышленную основу с 1979 г. [Choy L. Hew, Shao J. Du, 1998].

Метод получения интерсексов был запатентован в Абердинском университете как метод ауто-иммунной кастрации в 1986 г. [Bye V.J. et. al., 1986].

В 1998 г. на заседании ICES в городе Хельсинки была создана Головная рабочая группа по координации получения интерсексов на биологических объектах аквакультуры. Одним из основных партнеров по тематике, определенной как «P4501A induction and imposex / intersex measurement», была названа FRS Морская лаборатория, Абердин. Программа создавалась для координации действий по каждой партнерской программе с применением ее через инфраструктуру, составляющую Центральную группу управления и Экспертную лабораторию [ICES, 1999].

У нас в стране метод получения интерсексов и реверсантов разрабатывался с 1978 г. на лососевых рыбах [Метальникова, 1992]. В отличие от общепринятой практики использования интерсексов для получения однополого потомства из самок, мы [Метальникова, 1991, 1992; Метальникова, Голубев, 2000] отбираем реверсантов — рыб с вполне сформировавшимися гонадами, густо пронизанными кровеносными сосудами, за счет чего увеличивается оплодотворяющая способность спермы реверсантов. **При этом реверсантов из самок можно использовать несколько нерестовых сезонов.** Для ранней идентификации реверсантов нами используется гистологический метод изучения гонад [Метальникова, 1989, 1992, 1999]. Организацией, например, 1–2-х репродукторов по воспроизводству приоритетных видов рыбы с использованием этого метода можно значительно интенсифицировать воспроизводство лососевых рыб, а разработка ана-

логичных методов воспроизводства для осетровых рыб, угрей, сигов и других позволит расширить и интенсифицировать рыбоводство [Fish Farm International, 2000], поставить на промышленную основу товарное производство самок объектов аквакультуры и восстановить утраченные популяции редких и исчезающих видов рыбы.

При формировании стада из рыб желаемого пола во 2-м поколении после использования аналогов тестостерона в 1-м поколении никакого вмешательства в геном самок не происходит [Choy L. Hew et. al., 1998], по качеству потомство от реверсантов из самок соответствует потомству от обычных производителей форели [Jonstone et. al., 1979; Okada et. al., 1979, 1982]. Адаптивная реакция организма самок под влиянием внешних факторов позволяет получать рыб желаемого пола с небольшими материальными затратами [Метальникова, 1996].

На состоявшейся в сентябре 2000 г. 20-й конференции Европейского общества для сравнительной эндокринологии в Португалии, в Фаро, был заявлен и представлен доклад по имеющейся в нашей стране методике получения реверсантов лососевых рыб. Был выставлен доказательный иллюстративный материал с полученными результатами. Материалы опубликованы в сборнике 20th Conference of European Comparative Endocrinologists, 5–9 september 2000, Faro, Portugal [Metalnikova, 2000].

Ранее нами исследованы дозы метилтестостерона и тестостерон-пропионата в 1, 3, 6, 16 мг гормона на 1 кг корма. Аналоги тестостерона добавляли в корм стальноголового лосося и форели с перехода молодежи на внешнее питание в разных климатических областях России: от субтропиков до заполярья [Метальникова, 1989, 1990а,б, 1992, 1999, 2000 а,б; публикаций по теме более 20]. Условия содержания рыбы были оптимальными во всех экспериментах. Контрольные рыбы получали комбикорм без добавления аналогов тестостерона. В работе использовали морфометрические [Правдин, 1966], физиологические [Строганов, 1962], рыбоводные [Канидьеv, Гамыгин, 1985], гистологические [Ромейс, 1953; Паушева, 1988], статистические [Рокицкий, 1961; Урбах, 1961] методы исследования, проанализированы несколько тысяч рыб, проведено несколько десятков тысяч измерений.

В ходе работы выявили общие закономерные изменения в формировании вторичных половых признаков у лососевых рыб при воздействии аналогами тестостерона. В первую очередь это относится к динамике формирования реверсантов через «интерсексуальную стадию развития» [Метальникова, 1999]: из 100% экспериментальных рыб с соотношением полов 1:1 получается среди самок до 98% реверсантов при оптимальных условиях проведения работы, как это было на нерестово-выростном хозяйстве «Прибрежное» в 1996 г. При менее оптимальных условиях в период обработки будущих реверсантов аналогами тестостерона получают не менее 3% реверсантов из самок [Метальникова, Бурцев и др., 1989]. У экспериментальных рыб были выше, чем у контрольных, темп роста (рис. 1) и интенсивность потребления кислорода при одинаковой температуре воды. Причем эти феномены выявлялись в разных климатических зонах у экспериментальных лососей (рис. 2), что объясняется анаболическим характером воздействия андрогенов [Метальникова, 1987, 1992].

От стальноголовых лососей в условиях субтропической зоны Северного Кавказа и от форели в условиях приморского климата (Прибалтика) дважды получено потомство от реверсантов из самок, частично — от одних и тех же реверсантов (табл. 1).

В Прибалтике потомство реверсантов вырастили до наступления половой зрелости, выявив определенные закономерные изменения, связанные с наследованием массы и длины тела у самок — потомства реверсантов лососевых рыб. На рис. 3–5 приведены показатели выхода самок в потомстве от 3-х реверсантов в Прибалтике, темпов роста и выживания потомства по сравнению с контролем: чем больше в потомстве было самок, тем выше были все показатели. Аналогичные результаты наблюдали у потомства реверсантов стальноголового лосося в субтропиках на Северном Кавказе [Метальникова, 1990]. Нашли высокодоверные корреляционные связи между массой и длиной тела у потомства реверсантов и родительского поколения в одном возрасте, у форели в Приморье и у

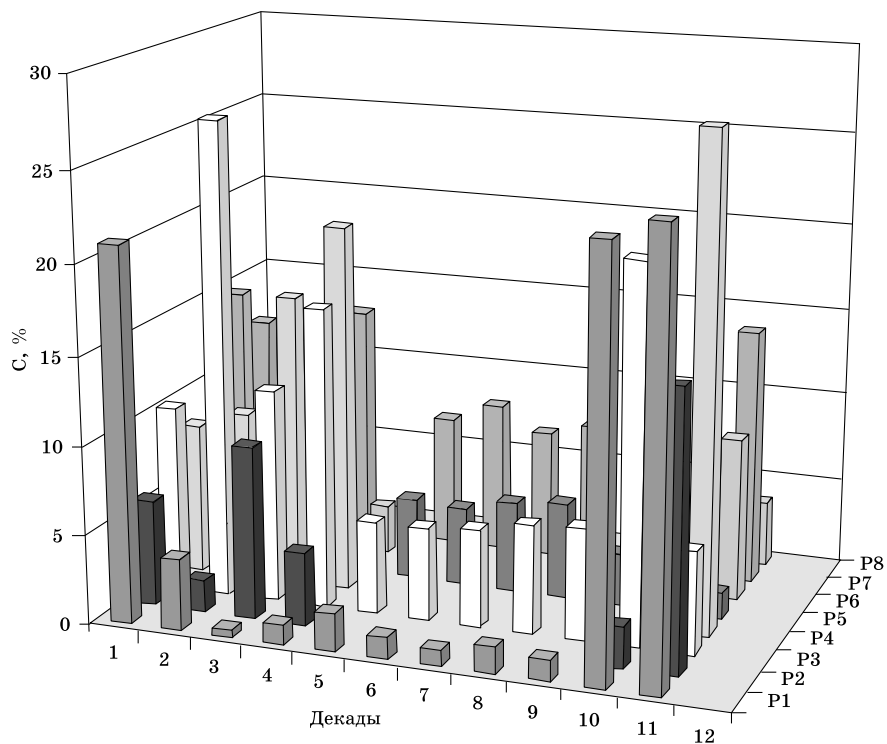


Рис. 1. Удельная скорость роста: $C = [(\ln W_2 - \ln W_1) / 0,4343(T_2 - T_1)] \cdot 100\%$

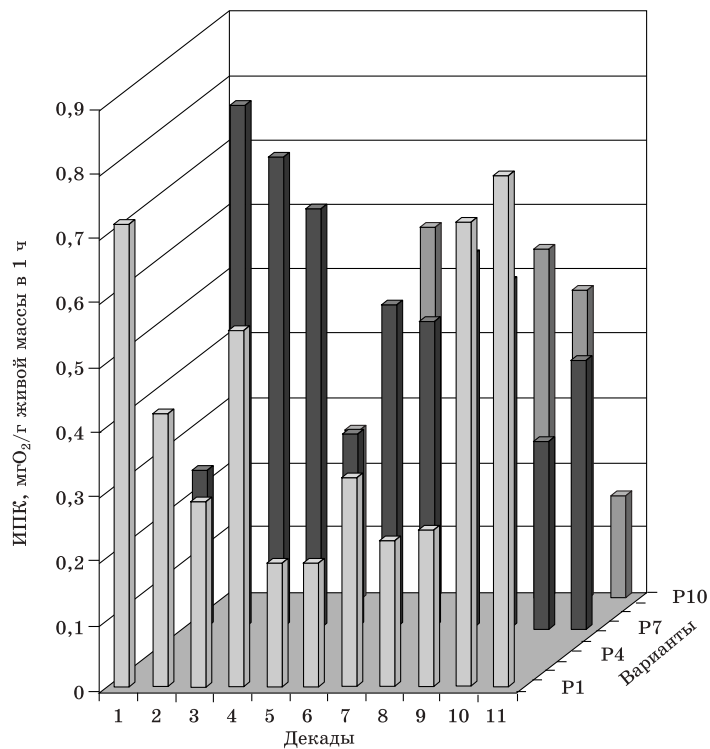


Рис. 2. Интенсивность потребления кислорода, $\text{mgO}_2/\text{г}$ живой массы в 1 ч

стальноголового лосося в субтропиках ($r = (0,88) - (+0,71)$ и $r = (-0,78) - (-0,75)$ соответственно при $p < 0,05$) [Метальникова, 1990; Метальникова, Голубев, 2000]. По-видимому, длина и масса тела у лососевых передаются по наследству индивидуально и зависят от производителей. В данном случае скрещивали самок.

Таблица 1

**Выход самок в потомстве реверсантов в условиях субтропиков (1987 и 1988 гг.)
и приморского климата (1995, 1996, 1997 гг.)**

Вид рыбы	Варианты				
	I (ЗМТ)	II (ЗМТг)	III (6МТ)	IV (6ТII)	Контроль
Стальноголовый лосось	1987 г.				
	90,7	–	87,5	100,0	52,0
	1988 г.				
	96,5	–	83,0	100,0	48,0
Форель	1994 г.				
	75,0	80,0	92,8	–	61,5
	1995 г.				
	64,1	61,6	90,9	–	53,8
	1997 г.				
	67,6	69,7	73,4	–	53,8

Примечание. В скобках указаны дозы и вид андрогенов: МТ — метилтестостерон; ТII — тестостерон-пропионат; ЗМТг — потомство реверсантов, полученных с использованием гиногенетической методики с последующим кормлением кормом с МТ.

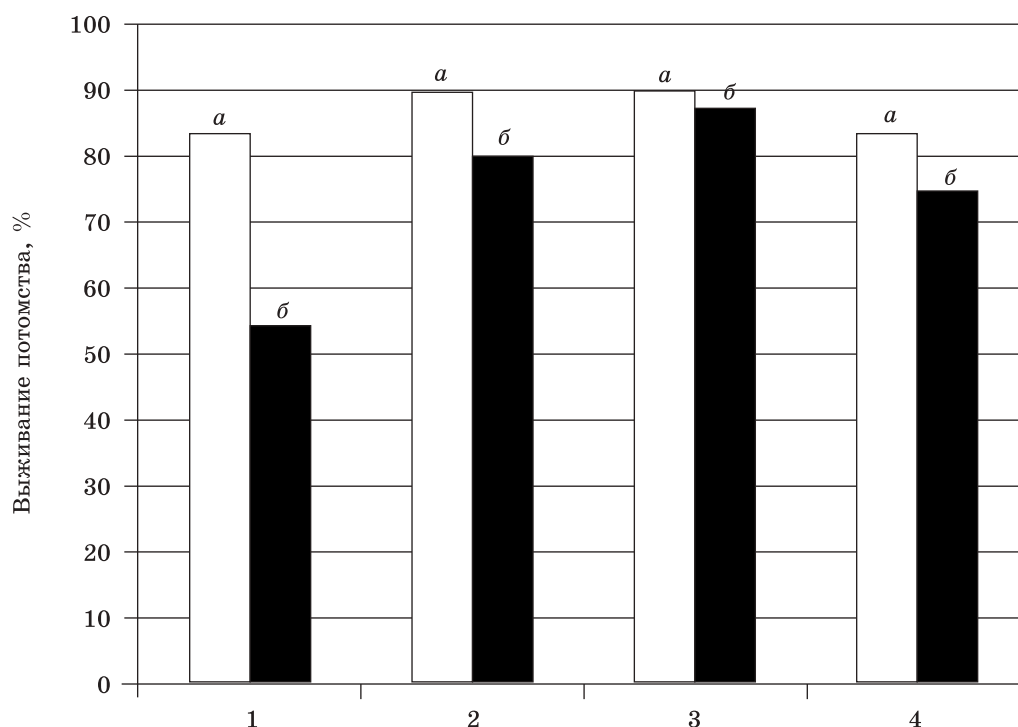


Рис. 3. Выживание потомства реверсантов и контрольных рыб в 1995 и 1996 гг.:
1 — ЗМТ; 2 — ЗМТг; 3 — 6МТ; 4 — К; а — в 1995 г.; б — в 1996 г.

В Прибалтике провели скрещивание 2-го поколения потомства реверсантов и потомства самцов, обработанных метилтестостероном. Большую помощь в этой работе оказали работники нерестово-выростного хозяйства «Прибрежное» и студенты КГТУ (г. Калининград). Рассмотрим результаты исследования 2-го поколения потомства одного самца, обработанного метилтестостероном, полученного в 1996 г. на нерестово-выростном хозяйстве «Прибрежное».

Материал и методика. Первое поколение потомства одного самца, обработанного метилтестостероном (реверсанта из самца), рассортировали на элитную форель (Э) и кондиционную (К). К элитной группе форели относились особи с наиболее высокими на момент сортировки экстерьерными показателями: $L_c = 18,2 + 3,1$ см и $P = 46,3 + 4,1$ г, имеющие высокую подвижность при

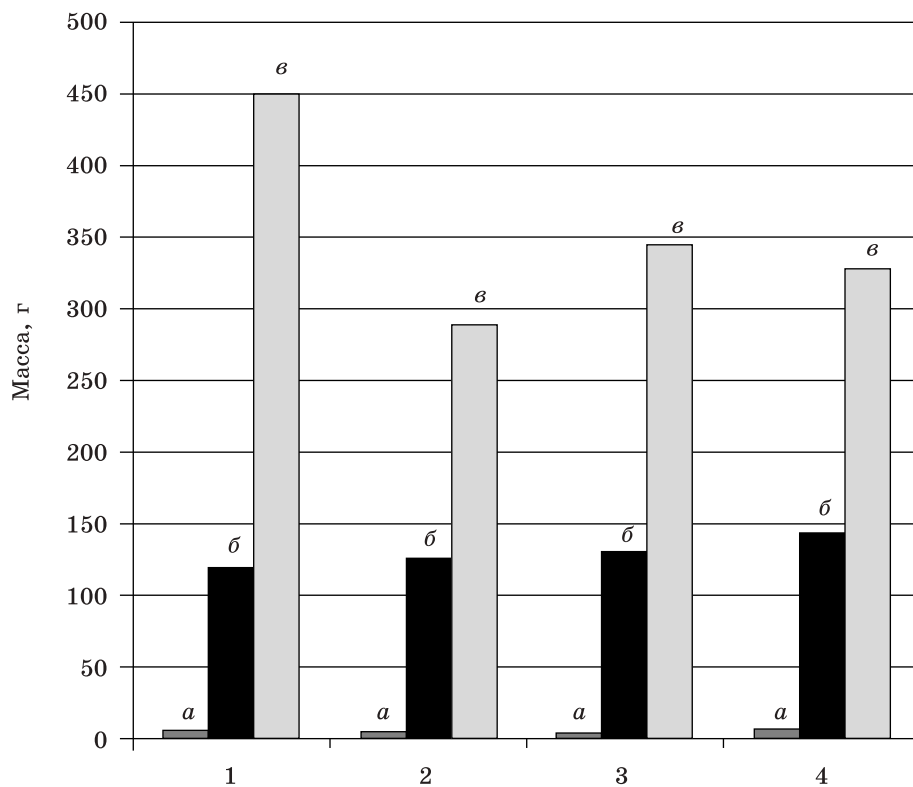


Рис. 4. Прирост массы потомства форели обычной, потомства реверсанта, полученного с использованием гиногенетической методики, потомства реверсанта от обычной самки в 1994 г. (а), в 1995 г. (б) и в 1996 г. (в). Обозначения, как на рис. 3

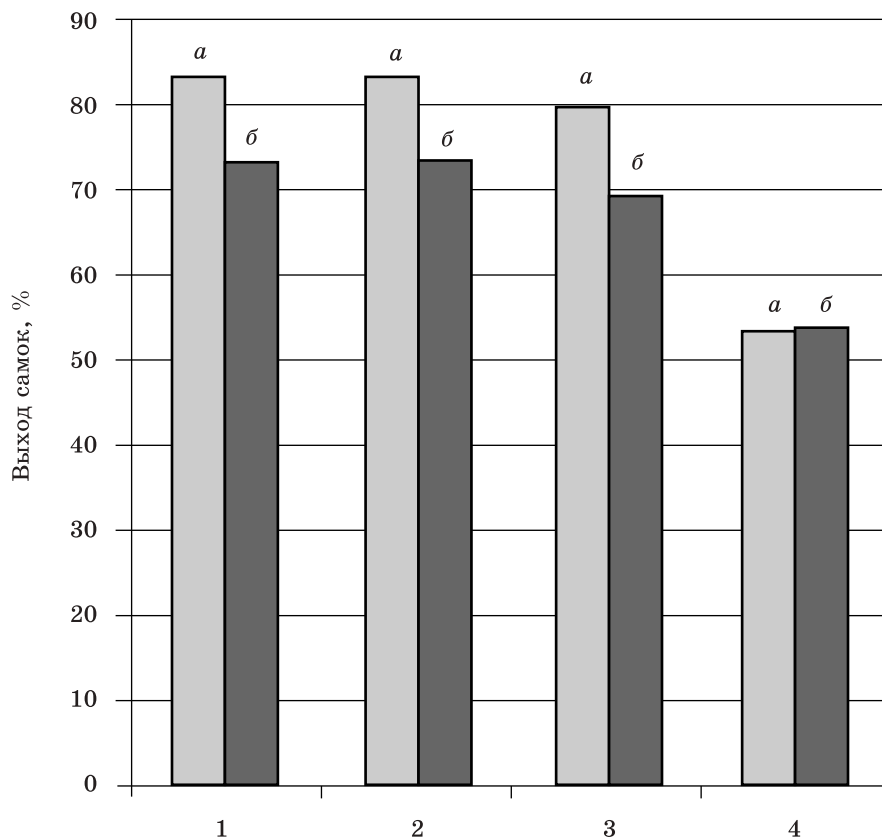


Рис. 5. Выход самок в потомстве в 1995 г. (а) и в 1997 г. (б). Обозначения, как на рис. 3

облове, а к кондиционной — форель длиной по Смиту $15,4 \pm 2,8$ см и массой $46,3 \pm 4,1$ г с обычным поведением при бонитировочных работах. Рассортированную форель выращивали до нереста в одном садке, разделенном на два полусадка, при идентичных условиях содержания. К нересту средняя масса элитной форели была 1666 г, а кондиционной — 1526 г. Выживание в элитной группе рыб составило 94,5%, в кондиционной — 94,3%. Скрещивание проводили по следующей схеме:

- Вариант 1-й: самки (К) × самцы (Э) (сибсы) — опыт.
- Вариант 2-й: самки (К) × самцы (Н) (полусибсы) — контроль.
- Вариант 3-й: самки (К) × самцы (К) (сибсы) — опыт.
- Вариант 4-й: самки (Э) × самцы (Н) (полусибсы) — контроль.
- Вариант 5: самки (Э) × самцы (Э) (сибсы) — опыт.
- Контроль: самки (Н) × самцы (Н) — «производственная».

Примечание: (Н) — нормальные рыбы из «производственной» форели; (Э) — элитные форели, F₁; (К) — кондиционные форели, F₂; Э и К являются потомками от общих родителей (самки и самца); «сибсы» — скрещиваются полные «братья» и «сестры», «полусибсы» — скрещиваются «сестры» и обычные производственные самцы форели (терминология по В.С. Кирпичникову [1987]).

Количество исследованного материала представлено в табл. 2.

Таблица 2

Количество исследованного материала, экз.

Сроки, процесс	Икра	Личинки	Молодь	Производители	Фиксация
Весна	—	—	—	4059	—
Нерест	8371	—	—	80	34
Инкубация	1256	119	217	—	217

Для сравнения использовали потомство, полученное от скрещивания самок того же возраста (1993 г.) с самцами в возрасте 2+, таких же самцов использовали и для скрещивания с экспериментальными самками из F₁ (см. схему). Определяли выживаемость икры и рыбы (в %), у рыб измеряли длину тела (в см), длину по Смиту (в см), определяли массу полную на некормленной рыбе и без внутренностей (в г), измеряли массу гонад (в мг), подсчитывали гонадосоматический индекс (в %), гонады фиксировали в 10%-ном формалине и далее пробы обрабатывали по ускоренной методике проводки через спирты повышающейся концентрации, заливали парафином в блоки, срезы делали на ротационном микротоме толщиной 5–7 мк, окрашивали гематоксилином с докраской эозином, фотографировали с использованием микроскопа Laboval. Производителей исследовали индивидуально, у каждого самца определяли объем эякулята мерными пробирками, подвижность спермиев измеряли (в секундах) с использованием бинокуляра, качество спермы оценивали по 5-балльной шкале [Казаков, 1978], у каждой самки определяли рабочую плодовитость (в г и шт.), измеряли диаметр икры и определяли среднюю массу одной икринки в выборке из 10 г от каждой самки. Процент оплодотворения икры определяли на развивающейся икре на стадии гастролы с использованием общеизвестной рыбоводной методики осветления икры 5%-ным уксусным альдегидом и просмотром выборки икринок не менее 100 шт. под бинокуляром в камере Богорова. Второе поколение самца, обработанного метилтестостероном, проверяли, руководствуясь схемой диаллельного скрещивания по сибсам и полусибсам [Кирпичников, 1987]. Материал обрабатывали статистически [Рокицкий, 1961], но коэффициенты наследуемости, которые рекомендует вычислять В.С. Кирпичников [1987], не искали, так как гистологический анализ гонад проведен у 35% рыб. Темп роста рассчитывали по удельной скорости роста:

$$C = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{0,4343(T_2 - T_1)} \times 100\%,$$

где W — показатели исследуемого признака в период T; 0,4343 — коэффициент перевода натуральных логарифмов [Чугунова, 1957].

Результаты. Исследуя производителей при нересте 1-го поколения потомства самца, обработанного метилтестостероном, получили следующие средние показатели (табл. 3).

Таблица 3

Рыбоводная характеристика производителей

Самки				
Вариант	Масса самки, г	Масса икры, г	Рабочая плодовитость	N, шт.
1-й	1,334±0,007	171,9±19,8	3675±412	10
2-й	1,388±0,057	210,2±10,6	3754±191	9
3-й	1,493±0,078	187,6±19,01	3350±341	7
4-й	1,857±0,062	190,8±16,47	3394±283	7
К	Нет данных	395	3640	3
Самцы				
Вариант	Масса самца, г	Масса эякулята, г		N, шт.
1-й	1,611±0,109	56,0	–	5
2-й	1,189±0,179	71,0	–	5
3-й	1,435±0,059	57,0	–	5
4-й	1,027±0,061	64,0	–	5
К	Нет данных	Нет данных	–	6

Наилучшие показатели развития личинок форели из икры были в 1, 2 и 3-й вариантах, в которых для скрещивания использовали кондиционных самок (см. схему и табл. 4).

Таблица 4

Результаты развития икры экспериментальной и контрольной форели при инкубации

Линия	Отход		Закладка икры		Выклев личинок,		Масса личинок	
	мл	шт.	на инкубацию, шт.	% оплодотворения	шт.	%	общая, мг	% жел. мешка
1-я	320	3516	20463	98,6	16947	82,2	90,75	32,7
2-я	400	3809	22879	99,1	19070	83,4	105,4	33,8
3-я	300	2777	20104	97,8	17327	86,2	108,2	24,4
4-я	200	2222	20283	85,4	18061	89,1	89,6	35,3
К	–	–	20978	99,2	Нет данных		128,5	14,9

В 4-м и 5-м вариантах наблюдали дружные вылупления личинок форели с небольшой гибелью икры в период инкубации, однако масса личинок была достоверно ниже при вылуплении, чем в первых трех вариантах, и ниже, чем в контроле (см. табл. 4). Запас питательных веществ был самым низким у контрольных личинок при вылуплении. Вылупление личинок произошло через 348,6 дн., и судя по коэффициенту вариации, не различалось по времени между 1, 2-м и 3-м вариантами (CV, % = 6,4%) и в 4-м и 5-м (CV, % = 14,5%).

Выращивание молоди проводили в бассейнах отдельно по вариантам. Темп роста закономерно снижался с возрастом у молоди форели во всех вариантах (табл. 5).

Таблица 5

Показатели удельной скорости роста у второго поколения потомства самца, обработанного метилтестостероном, в %

Возраст, сут.	Варианты					
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	К
86–97	9,78	10,55	5,82	11,89	22,03	11,53
98–131	8,23	9,58	9,38	7,61	9,77	4,78
132–167	7,09	2,16	4,92	4,92	4,29	1,09

При завершении выращивания молоди форели оценили корреляционные связи между длиной тела рыбы, наименьшей высотой и массой гонад и регрессионную зависимость между длиной рыбы и наименьшей высотой тела (табл. 6).

Таблица 6

Корреляционные связи между показателями длины тела (X), наименьшей высоты тела (Y), массы гонад (Z) у форели и регрессионная зависимость между длиной тела (X) и наименьшей высотой (Y) в возрасте 5,5 мес. от выклева личинок из икры

Вариант	N, шт.	r_{xyz}	$t_r > 3\sigma$	r_{xy}	$t_r > 3\sigma$	R_{xy}
1-й	10	0,622	2,25>	0,915	6,43>	0,121
2-й	22	–	–	0,204	0,95<	0,058
3-й	9	0,078	-0,21<	-0,069	0,19<	–
4-й	17	–	–	0,954	12,7>	0,223
5-й	25	0,806	6,53>	0,628	3,96>	0,736
К	10	-0,046	0,13<	0,474	1,62<	0,085

Выявили высокодостоверные положительные корреляционные связи между длиной тела у молоди форели, наименьшей высотой тела и массой гонад в 1-м и 5-м вариантах, между длиной тела у молоди форели и наименьшей высотой в 1, 4-м и 5-м вариантах. В потомстве самок и самцов элитной группы (5-й вариант) положительная регрессионная зависимость выявлена между длиной и наименьшей высотой тела рыб (см. табл. 6). Во всех остальных вариантах степень корреляционной связи недостоверна. На основании проделанного статистического анализа можно сделать вывод, что в эксперименте на протяжении всего опыта использовали в 1-м и 5-м вариантах сибсов, а в 4-м варианте — полусибсов, так как только в этих вариантах были получены однородные высокодостоверные показатели корреляционной связи между изучаемыми признаками и положительная регрессионная зависимость между длиной тела рыбы и ее наименьшей высотой (см. табл. 6). В контроле использовали разнородную молодь форели, полученную от производителей из того же поколения, что и экспериментальная рыба, но не после близкородственного скрещивания. Выживание форели в вариантах 2, 3-м и 4-м было в 1,6 раз выше, чем в 1-м и 5-м, что, возможно, объясняется проявлением эффекта близкородственного скрещивания в 1-м и 5-м вариантах.

У самок форели из 1-го и 5-го вариантов гонады были на II–III стадиях зрелости со сформировавшимися яйценосными пластинками, имели ооциты в фазе протоплазматического роста, на разных ступенях оогенеза, что подтверждается высоким показателем изменчивости гонадо-соматического индекса $CV=106\%$ (табл. 7).

У части самок из 3-го варианта гонады находились на III стадии зрелости, их гонадосоматический индекс существенно не отличался у рыб (см. табл. 7). Другая часть форели из этого варианта опыта имела ювенильные гонады. В контроле самцы имели I стадию зрелости гонад: в них были сперматогонии типа В

Таблица 7

Результаты исследования гонад у потомства самца, обработанного метилтестостероном во 2-м поколении

Вариант	Самки, %	ГСИ самок, % CV, %	Стадия зрелости самок форели	Самцы и ювенильные рыбы, %
1-й	50	0,053/106	11–111	30
	20	0,0035/25		
2-й	–	–	–	100
3-й	55,5	0,056/10,2	111	44,5
4-й	–	–	–	100
5-й	62,5	0,161/21,9	11–111	37,5
К	61,5	0,055/12,8	1	38,5

в семенных ампулах и клетки тестикулы с округлыми ядрами в активном состоянии. У контрольных самок ооциты, окруженные фолликулярными клетками в один слой, находились на I ступени периода протоплазматического роста, т.е. на II стадии зрелости. В 1-м и 5-м вариантах гонады у форели развивались одинаковыми темпами, находились на II–III стадии зрелости, то же сходство в степени развития гонад наблюдали и у форели из 2-го и 4-го вариантов, имевших ювенильные гонады. Форель из 3-го варианта по своим рыбоводным показателям была ближе к «производственному» контролю.

З а к л ю ч е н и е . За период экспериментального выращивания потомства самца, обработанного метилтестостероном во 2-м поколении, не выявили существенных отличий между экспериментальной и производственной форелью даже при близкородственном скрещивании рыбы. Предположение о модификационном воздействии метилтестостерона на лососевых рыб на ранних этапах онтогенеза при искусственной обработке им рыбы не подтвердилось при рыбоводно-биологическом обследовании двух поколений потомства от самца, обработанного метилтестостероном.

ЛИТЕРАТУРА

- Аквакультура* России в период до 2005 года. Федеральная программа. 84 с.
- Ананьев В.И., Метальникова К.В., Манохина М.С. 1999. Возможности применения методов реверсии пола и криоконсервации спермы для сохранения генетического разнообразия рыб // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Вып.1. С.30–34.
- Метальникова К.В. 1988. Влияние метилтестостерона и тестостерон-пропионата на гаметогенез лососевых рыб // Материалы IV Всесоюзной конференции по раннему онтогенезу рыб. Ч.11. С.8–10. 1991. Регуляция пола у радужной форели // Рыбное хозяйство. №12. С.35–38. 1991. Потомство реверсантов стальноголового лосося // Рыбное хозяйство. №2. С.35–38. 1992. Влияние синтетических аналогов тестостерона на передифференцировку пола у стальноголового лосося *Oncorhynchus mykiss* (Walb.). Автореф. дисс. на соиск. уч.ст.канд. биол. наук. 16 с.
- Метальникова К.В., Бурцев И.А. и др. 1989. Методические рекомендации по получению однополого женского потомства стальноголового лосося. 16 с. М.: изд-во ВНИРО
- Метальникова К.В., Голубев В.А. 2000. Получение потомства форели от реверсантов в нерестово-выростном хозяйстве «Прибрежное» (Калининградская обл.) // Рыбное хозяйство. Сер. Пресноводная аквакультура. Вып.4. С.19–24.
- Канидьева А.Н. и др. 1985. Инструкция по разведению радужной форели. ВНИИПРХ. 60 с.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. С-Пб.: Наука. 520 с.
- Паушева З.П. 1988. Практикум по цитологии растений. 262 с.
- Правдин И.Ф. 1996. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). 376 с.
- Рокицкий П.Ф. 1966. Основы вариационной статистики. 168 с.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. 718 с.
- Строганов Н.Н. 1981. Особенности газообмена животных в водной среде // Руководство по физиологии. Ч.2. С.264–273.
- Урбах В.Ю. 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. 323 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М. 164 с.
- Annual report NXXXXYL. Report for the year ended 31th December 1991 // The Annual Reports of the Salmon Research Agency of Ireland Incorporated Follow in Sequence to Those of Its Predecessor. The Salmon Research Trust of Ireland Incorporated. Farran Laboratory. Newport. Co. Mayo. 855-CK ICES Cooperative Res. Rep. Rep.Des.Res. Col. N.233. May 1999.
- Bye V.J. et. al. 1986. Commercial methods for the control of sexual maturation in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) // Aquaculture. 57. P.35–50.
- Choy L. Hew et. al. 1996. Determination of genomic sex in salmonids // Patent USA N.5480774. P.35–50.
- Fish Farming International. 2000 // V.27. N.3. P.12–13.
- Metalnikova K.V. Simulated hormon-genetic regulation of reproduction in salmon // In: 20th Conference of European Comparative Endocrinologists. P.106.

УДК 639.3/6:639.3.043

ПРИМЕНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ДОБАВОК В СТАРТОВЫХ КОРМАХ

Т.К. Лебская (ПИНРО)

У представителей лососевых рыб Salmonidae переход к внешнему питанию отмечен при наличии желточного мешка, когда резорбция последнего составляет 2/3 от первоначальной массы [Стартовые и продукционные..., 1986; Павлов, 1989; Комбикорма для рыб..., 1989]. В природных условиях и при искусственном выращивании лососевых этот период отличается высокой смертностью личинок, обусловленной не только абиотическими факторами, но и слабой сформированностью пищеварительной системы.

Многочисленными исследованиями показано, что применение стартовых кормов на основе традиционных компонентов (рыбной, мясокостной, кровяной, водорослевой муки, а также сухого обрат, дрожжей кормовых, шрота соевого, пшеницы и др.) сопровождается значительной смертностью личинок. Это вызвало необходимость проведения исследований в области совершенствования рецептур стартовых кормов для повышения их усвояемости и выживания молоди в этот критический период онтогенеза.

Экспериментальными исследованиями доказана эффективность применения в стартовых кормах для различных видов рыб белковых гидролизатов и фосфолипидов.

Данные о частичной замене рыбной муки на белковые гидролизаты (БГ), а также рыбного жира на биологически активные фосфолипиды и сапонины (ФЛ) свидетельствуют о целесообразности совершенствования рецептур стартовых кормов именно в этом направлении [Остроумова, Дементьева, 1981; Турецкий, Ильина, 1985; Гидролизаты рыбной муки..., 1986; Arzel, 1995; Chen J.-C., Chen K.-W., Chen J.-M., 1996; Grisdale-Helland, Helland, 1997; Абросимова, Бирюкова, Саенко, 1997; Бигжи, 2000; Лебская, Мухина, 2000].

Цель настоящей работы заключалась в изучении влияния частичной замены рыбной муки белковым гидролизатом, а рыбного жира — фосфолипидами на выживаемость личинок атлантического лосося в условиях рыбоводного завода.

Желточный мешок представляет собой единственный источник питательных веществ при переходе личинок на смешанное питание. В связи с этим нами проведено исследование адекватности химического состава и биохимических свойств желточного мешка по отношению к экспериментальным кормам.

Материал и методы исследования. Объектом исследования служили личинки атлантического лосося *Salmo salar* L. с желточным мешком в период перехода на смешанное питание, а контролем — корм стандартной рецептуры без добавок БГ, концентрата ФЛ и параллельно — стартовый корм Respons E 0,6 финской фирмы «Рэйхо Райсио»; диеты 1 и 2 — корма, в которых рыбная мука заменена на БГ соответственно на 5 и 20%; диета 3 — корм с частичной заменой рыбьего жира на концентрат ФЛ (2%).

БГ получали из непищевых частей исландского гребешка путем ферментативного гидролиза сырья комплексом протеиназ, выделенных из гепатопанкреаса камчатского краба, акклиматизированного в Баренцевом море [Мухин,

1999]. ФЛ выделяли из гонад камбалы и вводили в рыбий жир в виде спиртового экстракта [Лебская, Шаповалова, 2000].

Общий химический состав кормов и тканей рыбы анализировали стандартными методами [Лазаревский, 1955], показатели качества липидов кормов (перекисное, альдегидное и кислотные числа) — согласно Временной инструкции по определению степени окисления липидов в кормах... [1987]. При вычислении валовой (GE), обменной (ME) и усвоенной (DE) энергий учитывали только энергию, получаемую от белков и липидов, так как роль углеводов в обмене веществ лососевых рыб незначительна [Краснов, 1988]. Валовую, обменную энергию рассчитывали по коэффициентам [Phillips, Brockway, 1959], усвоенную энергию — с учетом коэффициентов «видимой переваримости» основных питательных веществ кормов.

Фракционный состав липидов кормов и желточного мешка личинок семги определяли методом одномерной тонкослойной хроматографии. Липиды экстрагировали по методу Блайя-Дайэра [Ржавская, 1976], разгоняли на пластинках фирмы «Merck» в системе растворителей: для общих липидов это гексан – эфир – уксусная кислота (45:10:5), для фосфолипидов — бутанол – этанол – вода (25:5:20). Пятна общих и индивидуальных фосфолипидов проявляли 50%-ной серной кислотой, сканировали с помощью прибора CS-9000 фирмы «Шимадзу» (Япония) при длине волны 540 нм. Идентификацию фракций осуществляли с помощью стандартов фирмы «Сигма». Для подтверждения присутствия сапонинов применяли качественную реакцию гемолиза эритроцитов. Хроматограмму опрыскивали 0,2%-ной суспензией кровяных клеток в физиологическом растворе. Гемолиз сапонами должен сопровождаться появлением более светлого пятна на рыжевато-коричневом фоне [Кейтс, 1975; Справочник биохимика, 1991].

Растворимость ФЛ в этиловом спирте определяли по наивысшей степени их извлечения из ФЛ, по оптической плотности спиртовых экстрактов [Лебская, Шаповалова, 2000].

Аминокислотный состав проб исследовали методом двумерной ТСХ по методике научно-производственного центра «Ленхром» [Методика разделения смеси..., 1995]. Количественное определение аминокислот проводили на приборе CS-9000 фирмы «Шимадзу» (Япония), сканирование осуществляли при длине волны 520 нм.

Продукционные свойства кормов определяли по выживаемости, приросту и химическому составу молоди [Применение методов морфофизиологического..., 1972].

Определение эффективности комбикормов проводили на Кандалакшском экспериментальном лососевом заводе Мурманской области с 3.06 по 20.07.2000. Личинок семги с начальной массой 0,145 г рассадили в 4-х прямооточных лотках размерами 2 x 0,35 x 0,25 м и глубиной воды 15 см, разделяя их на 3 части с помощью сетчатых рамок, применяемых для инкубации икры. Каждый вариант экспериментального кормления в лотках и бассейнах осуществлялся в 3-х повторностях. 19.06.2000 мальков из лотков перевели в бассейны ИЦА-1 площадью 2,25 м² с глубиной воды 20 см. При этом освещенность, насыщенность кислородом, расход и рН воды соответствовали нормативам [Щербина, 1983]. Кормление рыбы выполняли вручную с 8 до 20 ч, каждые 30 мин.

Результаты и обсуждение. Потребности лососевых в основных питательных веществах — белке и жире, в период личиночного развития составляют 50–55 и 20–25% соответственно [Маликова и др., 1969; Стартовые и продукционные..., 1986; Комбикорма для рыб..., 1989; Arzel, 1995; Grisdale-Helland, Helland, 1997]. На основании этого нами были сформированы рецептуры опытных кормов, адекватных по содержанию белка и жира потребностям лососевых рыб (табл. 1).

Из табл. 1 видно, что опытные варианты диет с БГ и ФЛ отличались от контроля и корма финской фирмы «Рэйхо Райсио» более низким содержанием белка (48–50%) и различным содержанием жира (20–25%). Это определило показатели соотношения белка и жира в корме и их энергетические эквиваленты.

Наибольшей калорийностью характеризовалась диета 1 (23,4 МДж на 1 кг сухого корма), наименьшей — стартовый корм финского производства (21,3 МДж).

Таблица 1

Химический состав и показатели качества липидов кормов и желточного мешка

Показатели	Контроль	Диета 1	Диета 2	Диета 3	Respons E 0,6	Желточный мешок
Химический состав кормов (массовая доля, %)						
Вода	5,2	5,4	6,6	6,4	6,5	55,6
Жир	23,2	25,9	20,9	24,8	18,0	10,6
Белки	52,7	50,3	50,2	48,6	54,0	25,1
Зола	6,3	6,3	7,9	6,5	10,5	–
Показатели качества липидов кормов						
Перекисное число, % I ₂	0,13	0,15	0,18	0,11	–	–
Кислотное число, мг КОН/г	7,06	6,46	12,53	8,99	–	–
Альдегиды, мг%	0,14	0,17	0,37	0,19	–	–

Сравнительный анализ кормов и желточного мешка выявил идентичность показателей валовой и перевариваемой энергии контрольной диеты, диеты с ФЛ и желточного мешка (рис. 1). В то же время распределение перевариваемой энергии было идентичным в желточном мешке и диете 2 с БГ в количестве 20% (рис. 2). Показатели качества липидов всех диет соответствовали нормативным значениям [Временная инструкция по..., 1987].

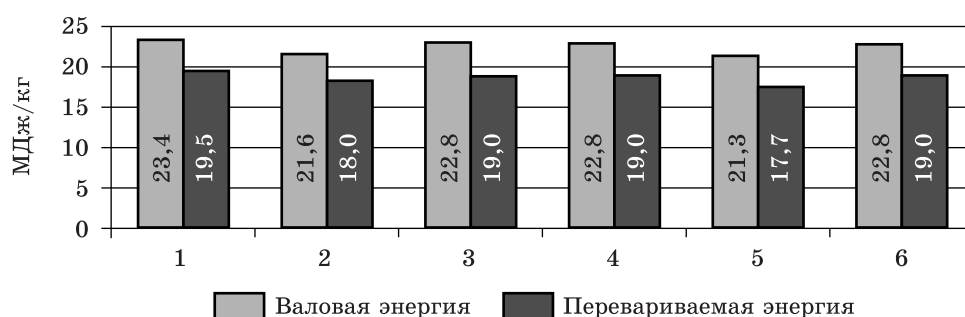


Рис. 1. Энергетическая ценность стартовых кормов и желточного мешка личинок атлантического лосося: 1 — диета 1; 2 — диета 2; 3 — диета 3; 4 — контроль; 5 — финский корм; 6 — желточный мешок

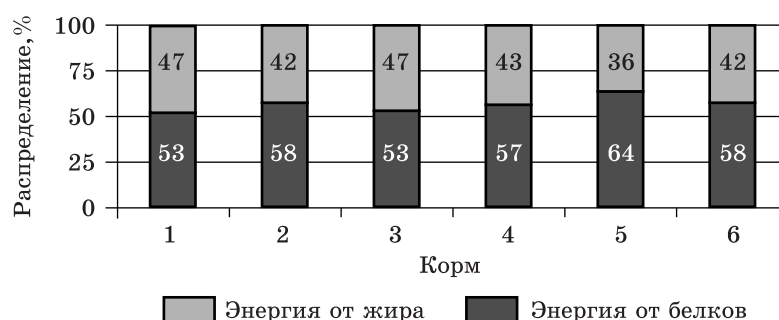


Рис. 2. Соотношение основных источников перевариваемой энергии в стартовых кормах и желточном мешке личинок атлантического лосося. Обозначения, как на рис. 1

Данные аминокислотного состава свидетельствуют о том, что белок всех исследуемых нами кормов содержал все незаменимые аминокислоты (табл. 2). Тем не менее, количество таких кислот, как валин, лизин, фенилаланин, гистидин и аргинин, было ниже значений, соответствующих потребностям лососевых в незаменимых аминокислотах [Halver, 1960; Mertz, 1972]. Замена рыбной муки

Таблица 2

Аминокислотный состав белка стартовых кормов

Показатели	Контроль		Диета 1		Диета 2		Финский корм		Рекомендуемое*	
	% от белка	мг/100 г белка	% от белка	мг/100 г белка	% от белка	мг/100 г белка	% от белка	мг/100 г белка	% от белка	мг/100 г белка
Белок, %	52,7		50,3		50,2		54,0		50-55,0	
В том числе:										
аргинин	7,51	3957	7,18	3611	7,48	3754	7,19	3882	12-12,5	6000
гистидин	5,95	3136	5,66	2846	5,50	2761	5,29	2856	6,4-8,0	3200
лейцин+изолейцин	2,99	1575	3,21	1614	3,30	1656	3,32	1792	3,5	1800
лизин	12,61	6645	12,58	6327	12,83	6440	10,12	5464	12-12,2	6100
метионин	8,91	4695	9,81	4937	9,08	4558	7,63	4120	10,-10,5	5000
треонин	3,50	1844	3,40	1710	3,40	1706	3,60	1944	2,5-3,0	4000
триптофан	4,17	2197	4,71	2369	4,60	2309	5,17	2791	4,0-4,4	2200
фенилаланин	1,10	579	1,11	553	1,10	552	1,10	594	1,0	500
фенилаланин	5,11	2692	4,75	2389	4,69	2354	3,90	2106	5,2-10,5	5000
Заменимые аминокислоты:										
аланин	5,65	2977	5,81	2922	5,56	2791	6,26	3380	-	-
аспарагиновая кислота	9,11	4800	9,06	4557	9,27	4653	9,31	5027	-	-
глицин	4,48	2360	4,50	2263	4,80	2409	5,10	2754	-	-
глутаминовая кислота	14,83	7815	14,64	7363	14,19	7123	16,00	8640	-	-
пролин	4,42	2329	4,17	2097	4,24	2128	5,90	3186	-	-
серин	4,54	2392	4,43	2228	4,53	2274	4,45	2403	-	-
тирозин	3,56	1876	3,54	1780	3,56	1787	3,69	1993	-	-
цистин	1,16	611	1,12	563	0,94	472	1,28	691	-	-
Общее количество аминокислот	99,6	52489	99,32	50134	99,67	49733	99,77	53632	-	-

* По литературным данным [Mertz, 1972 и др.]

Фракционный состав липидов опытных кормов, %

Фракции	Контроль	Финский корм	Диета 1	Диета 2	Диета 3	Желточный мешок личинки
Нейтральные липиды, в том числе:						
диглицериды	0,8	1,2	1,3	1,3	1,0	2,5
триглицериды	47,2	48,8	47,7	47,1	46,9	55,0*
Свободные жирные кислоты	2,5	5,7	2,7	3,4	2,1**	1,0
Стерины	9,7	9,9	12,2	14,1	9,0	8,1
Эфиры стерinov	6,5	9,8	6,0	5,4	5,6	12,6
Неидентифицированные фракции, в том числе пигменты и каротиноиды	0,8	2,0	2,0	2,7	0,9	1,5
Фосфолипиды, в том числе:						
лецитин	32,5	22,6	28,2	26,0	34,5	18,8**
кефалин	19,8	13,7	16,6	14,7	23,1	13,1*
Неидентифицированные фракции, в том числе другие фосфолипиды и сапонины	8,4	6,2	7,5	7,2	8,9	3,4
	4,3	2,7	4,0	4,1	2,5**	2,2**

* В указанную фракцию входит суммарное содержание пигментов.

** На основании качественной реакции можно сделать вывод о присутствии в этой фракции сапонинов.

на БГ (20%) привела к тому, что содержание свободных аминокислот в диете 2 было практически идентично их количеству в желточном мешке (см. табл. 2).

В составе липидов всех кормов доминировали фракции триглицеридов (46–54%), фосфолипидов (22–34%) и лецитина (13–23%) (табл. 3). Полагают, что эффективные стартовые корма должны содержать около половины ФЛ от общих липидов при соотношении $\omega 3/\omega 6$ кислот в пределах от 1,3 до 1,6 [Абросимова, Бирюкова, Саенко, 1997]. В кормах нашего эксперимента наиболее высокое содержание ФЛ и лецитина было в диете 3 (см. табл. 3). Качественными реакциями выявлено присутствие в этой диете сапонинов, которые были внесены вместе с ФЛ. Эти соединения также обнаружены и в желточном мешке личинки.

Начало экспериментального кормления сопровождалось у личинок слабо выраженной положительной реакцией на корм.

Согласно данным В.Н. Тимейко и Г.Г. Новикова [1987], пищеварительный тракт личинок семги в этот период представлен узкой прямой трубкой, не дифференцированной на отделы. Пищеварительные железы желудка не развиты, что сопровождается слабой активностью кислых протеаз и неспособностью к перевариванию и усвоению поступающей пищи в виде искусственного корма. Переход на активное питание в этих условиях приводит к значительной смертности личинок [Городилов, 1986; Павлов, 1989].

Результаты наших исследований согласуются с этими представлениями и показывают высокую смертность личинок во всех вариантах кормления (рис. 3). Тем не менее, наиболее высокая выживаемость личинок (на 50% выше по сравнению с контролем и импортным аналогом) отмечалась на диете 2 с БГ (20%), самая низкая — на диете 3 с ФЛ. По всей вероятности, использование БГ в стартовых кормах внесло в состав корма легкоусвояемые низкомолекулярные пептиды, свободные аминокислоты и привело к компенсации недостаточности развития активности кислых протеаз пищеварительного тракта [Остроумова, Дементьева, 1981].

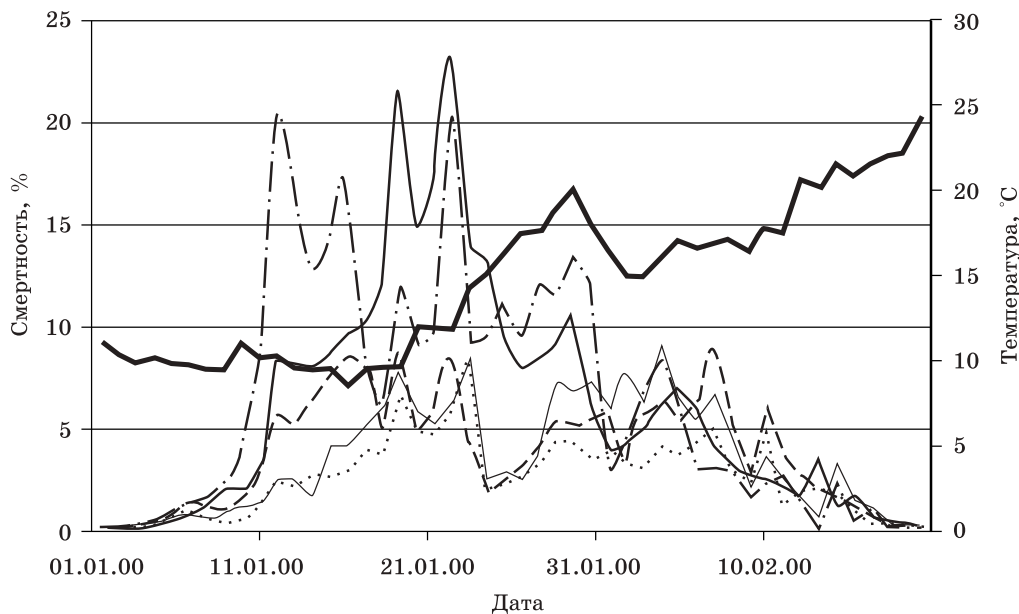


Рис. 3. Характеристика смертности личинок атлантического лосося выращиваемых на различных кормах

Значительная смертность личинок на диете 3 с ФЛ могла быть обусловлена токсичным влиянием сапонинов, выявленных нами с помощью качественных реакций в липидах диеты 3 и привнесенных в корм с фосфолипидами (см. табл. 3). Известно, что эти соединения в зависимости от концентрации могут проявлять чрезвычайно широкий спектр биологической активности — от острой токсичности до иммуномодулирующих и антиоксидантных эффектов [Калинин и др., 1994]. Так, показано, что добавление 0,1 мг сапонинов в воду при подращивании

личинки креветки сопровождается повышением скорости их роста [Chen J.C. et al., 1996]. Механизмы, посредством которых сапонины проявляют активность, еще неясны. Одно из объяснений можно связать с поверхностно-активными свойствами этих веществ и их способностью вызывать изменения структуры, повышение или нарушение проницаемости биологических мембран. При повышении проницаемости мембран, по всей вероятности, может происходить более эффективное усвоение питательных веществ, особенно на этапе перехода на активное питание, когда происходит главным образом мембранное пищеварение. Рассмотрение перспектив применения этих соединений в стартовых кормах требует проведения дополнительных исследований, в частности, точной идентификации и выяснения дозового интервала, оказывающего влияние на повышение усвояемости стартовых кормов. Можно предположить, что применение низких концентраций сапонинов приведет к повышению проницаемости мембран прямой трубки пищеварительной системы личинок и повышению усвояемости корма.

Как видно из рис. 3, после 20 сут подрачивания смертность молоди, выращиваемой с использованием всех кормов, заметно снижается, и существенных различий в зависимости от диеты не обнаруживается. Это свидетельствует о том, что БГ следует применять только в начальный период перехода на экзогенное питание. При морфологической и физиологической сформированности пищеварительной системы молоди фракционный состав белка не играет такой ведущей роли, которая была отмечена в период перехода на смешанное питание многими авторами и подтверждена нашими исследованиями.

Таким образом, результаты исследований показали, что определяющими факторами повышения выживаемости личинок в период перехода на смешанное питание являются такие показатели, как распределение перевариваемой энергии корма, состав белка и содержание свободных аминокислот. Введение в корм 20% БГ, содержащего легкоусвояемые низкомолекулярные пептиды, свободные аминокислоты, определило компенсацию недостаточности развития пищеварительной системы и повышение жизнестойкости личинок.

Перспективы совершенствования стартовых кормов могут быть связаны с исследованием дозового интервала применения фосфолипидов, сапонинов, каротиноидов и других БАВ.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросимова Н.А., Бирюкова А.А., Саенко Е.М. 1997. Пути удовлетворения потребностей осетровых рыб в жирных кислотах и аминокислотах // Тезисы докладов Первого конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С.326.
- Бигжи А.И. 2000. Разработка технологии приготовления гидролизата без отделения непроферментированного белкового остатка из мелкой рыбы и создание рецептуры стартового комбикорма для молоди осетровых рыб. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. тех. наук. Калининград: Калининградский государственный технический университет. 24 с.
- Временная инструкция по определению степени окисления липидов в кормах и оценке влияния качества кормов на рыб. 1987. / Картавцева Н.Е., Абрамова Ж.И., Остроумова И.Н. и Шабалина А.А. Л.: ГосНИОРХ, НПО Промрыбвод. 27 с.
- Гидролизаты рыбной муки в стартовых кормах для личинок сиговых рыб как ведущий фактор эффективности кормления. 1986. Канидьев А. Н., Турецкий В. И., Пономарев С.В., Слободяникова Л. С., Латов В.Л. // Биологические основы рационального кормления рыб: Сборник научных трудов. Вып.49. С.121–126.
- Городилов Ю.Н. 1986. Методические материалы по определению возраста и стадий развития зародышей атлантического лосося. Мурманск: ПИНРО. 72 с.
- Калинин В.И., Левин В.С., Стоник В.А. 1994. Химическая морфология: тритерпеновые гликозиды голотурий (Holothuriidae, Echinodermata). Владивосток: Дальнаука. 274 с.
- Кейтс М. Техника липидологии. 1975. Выделение, анализ и идентификация липидов / Пер. Вавера В.А. М.: Мир. 322 с.
- Комбикорма для рыб: производство и методы кормления. 1989. / Гамыгин Е.А., Лысенко В.Я., Скляров В.Я., Турецкий В.И. М.: Агропромиздат. 168 с.
- Краснов А.М. 1988. Совершенствование технологии кормления и оценка возможностей роста молоди атлантического лосося и радужной форели при выращивании в условиях рыбоводных заводов: Автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. тех. наук. М.: ВНИИПРХ. 24 с.
- Лазаревский А.А. 1955. Технохимический контроль в рыбоперерабатывающей промышленности. М.: Пищепромиздат. 518 с.

Лебская Т.К., Мухина И.Н. 2000. Эффективность биологически активных добавок в стартовых кормах для атлантического лосося // Марикультура северо-запада России. Тезисы докладов научно-практической конференции 25–27 октября 2000 г. Мурманск: изд-во ПИНРО. С.30.

Лебская Т.К., Шаповалова Л.А. 2000. К вопросу о получении биологически активной пищевой добавки на основе рыбного жира и фосфолипидов из морской камбалы // Материалы научно-практической конференции «Техника и технологии пищевых производств на рубеже 21 века» (11–12 октября, 2000 г.). Мурманск: МГТУ. С.5–15.

Маликова Е.М., Котова Н.И., Резникова И.С. Выращивание молоди балтийского лосося на рыбободных заводах. Биотехника и приготовление искусственного корма КРТ. Рига: Зинатне. 1969. 35 с.

Методика разделения смеси 23 свободных аминокислот методом двумерной хроматографии. 1995. Санкт-Петербург: Ленхром. 8 с.

Мухин В.А. 1999. Оценка возможности комплексного использования гепатопанкреаса камчатского краба *Paralithodes camtschatica* для выделения препаратов липидов и протеолитических ферментов // Материалы конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, посвященной 275-летию Российской академии наук (г. Мурманск, май, 1999 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С.87–88.

Остроумова И.Н., Дементьева М.А. 1981. О начале функционирования поджелудочной железы в пищеварительном процессе личинок карпа // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т.17. №3. С.302–304.

Применение методов морфофизиологических индикаторов в экологии рыб. 1972 / Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков Л.П. и др. // Петрозаводск: Карелия. 168 с.

Ржавская Ф.М. 1976. Жиры рыб и морских млекопитающих.-М.:Пищевая промышленность. 470 с.

Павлов Д.А. 1989. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: МГУ. 216 с.

Справочник биохимика. 1991. Досон Р., Эллиот Д., Эллиот У., Джонс К. М.: Мир. 544 с.

Стартовые и продукционные комбикорма для атлантического лосося. 1986 / Полина А.В., Валетов В.А., Коренев О.Н. и др // Биологические основы рационального кормления рыб. М.: ВНИИПРХ. Вып.49. С.105–109.

Тимейко В.Н., Новиков Г.Г. 1987. Протеолитическая активность пищеварительного тракта семги *Salmo salar* L. в процессе личиночного развития // Вопросы ихтиологии. Т.27. Вып.2. С.300–306.

Турецкий В.И., Ильина И.Д. 1985. Пищевые потребности личинок карпа в гидролизированных (деструктурированных) белковых продуктах // Тезисы докладов Всесоюзного совещания по промышленному рыбободству и проблемам кормов, кормопроизводства и кормления рыб. М.: ВНИИПРХ. С.155–158.

Щербина М.А. 1985. Методические указания по физиологической оценке питательной ценности кормов для рыб. М.: ВНИИПРХ. С.155–158.

Arzel J. 1995. The protein requirement of braun trout (*Salmo trutta*) fry // Aquaculture. V.130. N.1. P.67–78.

Chen J.C., Chen K.W., Chen J.M. 1996. Effects of saponin on survival, growth, molting and feeding of *Penaeus japonicus* juveniles // Aquaculture. V.144. N.1. P.165–175.

Grisdale-Helland B., Helland S.J. 1997. Replacement of protein by fat and carbohydrate in diets for Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the end of the freshwater stage // Aquaculture. V.152. N.1–4. P.167–180.

Halver J.E. 1960. Vitamin and amino acid requirements of salmon // Proc. 5 Int. Congr. Nutr., Washington, D.C. 81 p.

Mertz E.T. 1972. The protein and amino acid needs // J.E. Halver (ed.), Fish Nutrition. Academic Press. New York. P.105–143.

Philips A.M., Brockway D.R. 1959. Dietary calories at the production of trout in hatcheries // Prog. Fish. Cult. V.21. P.6.

УДК 597.553.2:597–116 (265.5)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЯИЧНИКОВ ПОКАТНОЙ МОЛОДИ НЕРКИ *ONCORCHYNCHUS NERKA* ИЗ РЕКИ ОЗЕРНАЯ В РАЗНЫЕ ГОДЫ

С.Б. Городовская (КамчатНИРО)

Озерновское стадо нерки, воспроизводящееся в озере Курильское (Западная Камчатка), относится к числу наиболее крупных азиатских стад. Различными сторонами биологии этого стада занимались многие исследователи [Крогиус, Крохин, 1956; Иевлева, 1970, 1982; Егорова, 1970; Селифонов, 1970, 1983; Белоусова, 1974; Куренков, 1975; Дубынин, 1986; Николаев, 1988; Бугаев, 1995 и др.]. Наиболее полная сводка о биологии озерновской нерки в пресноводный период жизни принадлежит В.Ф. Бугаеву [1995]. Многие исследователи, применяя различные методы, пытались ответить на одни и те же вопросы: какой будет выживаемость поколений, сколько вернется производителей и какова будет возрастная структура стада. Основными возрастными группами производителей являются особи в возрасте 4_2+ и 5_2+ . Однако соотношение возрастных групп производителей варьирует по годам [Бугаев, 1995]. Одним из методов прогнозирования возрастной структуры производителей является анализ темпа полового созревания покатников, который, в свою очередь, в значительной степени определяется условиями нагула молоди в озере Курильское.

Цель настоящей работы — выявление особенностей состояния гонад молоди озерновской нерки в скатах 1996 и 1997 гг. в сравнении с таковыми в 60-е – 80-е годы. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) оценить величину резервного фонда ооцитов, представленного оогониями и ооцитами ранней профазы мейоза, в разные годы;
- 2) определить темп развития половых клеток основного фонда яичников, представленного ооцитами периода протоплазматического роста;
- 3) определить размеры ооцитов и их ядер разных ступеней протоплазматического роста;
- 4) попытаться прогнозировать возрастной состав производителей на основе сравнительного анализа гистологических характеристик яичников покатников нерки.

Материал и методика. Материал собирали во время ската молоди нерки из озера Курильское в реку Озерная в период с 1985 по 1997 г. Данные за период с 1963 по 1984 г. были взяты из неопубликованных научных отчетов М.Я. Иевлевой и ее публикаций [1970, 1982]. Биологические показатели покатников и доля отдельных возрастных групп скатывающейся молоди за некоторые годы любезно предоставлены В.А. Дубыниным, а данные о температурном режиме и кормовой базе озера Курильское — Л.В. Миловской.

Молодь ловили в истоке реки Озерная с помощью мальковой ловушки. Биологический анализ молоди, включавший измерение длины, взвешивание рыб и определение пола, проводили на месте лова. Гонады фиксировали в жидкости Буэна. Для гистологической обработки были отобраны яичники самок в возрасте $2+$, поскольку молодь именно этой возрастной группы доминирует в скате. Всего за период с 1985 по 1997 г. гистологической обработке было подвергнуто

600 яичников молоди нерки. Обработку проводили по стандартным гистологическим методикам [Персов, 1966]. Состояние половых клеток яичников молоди нерки определяли на основе периодизации процесса оогенеза, разработанного Г.М. Персовым [1966] для лососевых рыб с некоторыми изменениями, учитывающими особенности этого процесса у нерки [Иевлева, 1982].

Диаметр половых клеток и их ядер измеряли с помощью окуляр микрометра при увеличении 7×40 и 7×90 . Всего измерено 2800 клеток и их ядер. Для оценки темпа развития половых клеток основного и резервного фонда яичников просчитано 15000 клеток. Средние размеры яйцеклеток разных стадий развития определяли по методу М.Я. Иевлевой [1982].

Оценка темпа созревания озерновской нерки была проведена на основе количественного учета доли смолтов с разным темпом полового созревания [Иевлева, 1982]. Согласно этой методике, оценка темпа созревания поколений дается для доминирующей в популяции возрастной группы самок, мигрирующей в море в возрасте 2+.

Результаты и обсуждение. Популяция нерки из реки Озерная характеризуется длительным периодом жизни молоди в пресных водах от 1-го до 3-х лет. Основная часть молоди до ската в море нагуливается в Курильском озере 2 года. В то же время доля покатников в возрасте 2+ варьирует по годам (табл. 1).

Таблица 1

Соотношение покатников нерки разного возраста из озера Курильское в 1979–1997 гг., %

Год ската	Доля покатников (%) в возрасте			Число особей экз.
	1+	2+	3+	
1979	1,90	93,67	4,43	158
1980	1,20	91,02	7,78	167
1981*	0,60	89,72	9,68	166
1982	4,62	80,93	14,45	173
1983	21,83	68,02	10,15	197
1984**	22,22	76,19	1,59	126
1985**	38,30	54,20	7,50	133
1986	11,35	84,39	4,26	282
1987	4,00	91,11	4,89	225
1996	17,72	77,22	5,06	386
1997	17,50	70,00	12,50	58

* Извержение вулкана Алаид.

** Искусственная фертилизация озера.

Доля покатников разного возраста существенно варьировала в разные периоды времени (см. табл. 1), что в значительной степени определялось условиями нагула.

В 1963–1965 гг. численность зрелой части стада озерновской нерки была еще относительно высокой — 4809–4030 тыс. экз., но уже началось ее падение. 1968 г. характеризовался продолжающимся падением численности стада (4136 тыс. экз.), а в 1976 г. наблюдался крайне низкий уровень запасов нерки из реки Озерная (1753 тыс. экз.) [Егорова, 1968; Селифонов, 1974]. Молодь нерки, мигрировавшая из озера Курильское в 1977 г., также была малочисленной. В результате многолетнего непрерывного падения численности стада нерки в экосистеме озера Курильское произошли изменения: в отсутствии достаточно большого количества потребителей увеличилась биомасса кормового зоопланктона [Носова, 1972]. Улучшение условий нагула молоди отразилось на ее биологических показателях. Так, длина и масса покатников в 1976 и 1977 гг. были больше, чем в 1963–1965 и 1968 гг. (табл. 2). Хорошие кормовые условия привели к лучшему, чем в предшествующий период, выживанию молоди, и уже в 1979 г. численность покатной молоди была выше среднемноголетней за предшествующий 12-летний период [Николаев, 1983; Дубынин, 1986]. Увеличение плотности молоди в озере привело к повышению степени выедания кормовых организмов. Их

биомасса в 1981 г. стала ниже, чем в годы низкой численности молоди, и составила 92 мг/м³. Уменьшились длина и масса покатной молоди (см. табл. 2).

Таблица 2

Характеристика температурных условий, кормовой базы озера Курильское и биологические показатели покатников нерки в разные годы

Годы ската	За год до ската			В год ската	
	Средняя T °C воды в слое 0–100 м	Число градусо-дней с t воды +4 °C и более	Биомасса кормовых организмов, мг/м ³	Длина, см	Масса, г
1963–1965	3,7	786	110	9,8	9,7
1968	3,9	853	144	9,5	7,7
1976	2,7	496	241	10,6	12,6
1977	2,6	520	166	10,9	11,8
1979	2,9	550	105	9,7	7,6
1980	2,6	575	108	9,6	7,6
1981	2,6	463	92	9,3	7,1
1982	3,6	853	120	9,4	7,7
1983	3,5	826	124	9,8	8,5
1984	3,9	830	143	11,6	10,7
1985	4,2	1199	175	10,0	8,5
1986	3,6	643	208	9,9	8,4
1987	3,6	820	242	8,9	7,0
1996	3,0	481	38	8,8	5,7
1997	3,1	635	19	7,2	3,5

В 1981 г. произошло извержение вулкана Алаид, а вслед за этим в течение ряда лет проводилась искусственная фертилизация озера Курильское. Все это повлекло за собой бурное развитие планктона в озере, улучшение условий нагула молоди, рост ее численности и биологических показателей, ускорение процессов созревания. Так, в течение 1983–1985 гг. заметно выросла доля покатников в возрасте 1+ по сравнению с их долей в предшествующий период (см. табл. 1). В то же время в связи с высокой плотностью нагуливающейся молоди увеличилось потребление кормового зоопланктона, и, несмотря на его обилие (см. табл. 2), кормовые условия, начиная с 1985 г., стали менее благоприятными. С 1985 г. биологические показатели покатной молоди начали снижаться и приблизились к тем, что имели место до периода фертилизации озера (см. табл. 1, 2).

Во 2-й половине 90-х годов произошли существенные изменения в условиях обитания молоди нерки в озере Курильское. Биомасса кормового зоопланктона в 1996–1997 гг. была минимальной за весь период наблюдений, что привело не только к снижению численности и биомассы молоди нерки, но и к резкому ухудшению ее биологических показателей. Так, если в 60–80-е годы средняя длина 2-годовалых покатников составляла 9,3–11,6 см, а средняя масса в разные годы — от 7,1 до 12,6 г, то в 1996–1997 гг. эти показатели составили соответственно 7,2–8,8 см и 3,5–5,7 г (см. табл. 2). Длина и масса покатников в возрасте 2+ в 1996–1997 гг. была минимальной за весь период наблюдений. Низкие биологические показатели молоди наряду с возрастанием доли покатников-годовиков свидетельствуют о том, что при недостатке кормового зоопланктона в условиях низких температур происходят ускоренное созревание и скат значительной части молоди в возрасте 1+ (см. табл. 1). Однако, как и прежде, среди покатной молоди основу составляли особи в возрасте 2+. Именно поэтому для оценки темпа созревания поколений традиционно анализировалась именно эта группа самок.

В яичниках смолтов озерновской нерки встречаются оогонии, ооциты ранней профазы мейоза, представляющие резервный фонд яичников, и ооциты всех 4-х ступеней периода протоплазматического роста, представляющие основной фонд половых клеток самок. Степень развития основного фонда и величина резерва половых клеток подвержены значительной индивидуальной и межгодовой изменчивости. В то же время потенциальная плодовитость особей находится в обратной зависимости от величины резервного фонда половых клеток. Поэтому

увеличение и уменьшение относительной численности половых клеток резерва яичников служит показателем изменения уровня потенциальной плодовитости смолтов разных поколений. Данные о доле ооцитов резервного фонда, а также другие гистологические показатели яичников покотников нерки в возрасте 2+ из оз. Курильское в разные годы представлены в табл. 3. Характеристики ооцитов 4-й ступени протоплазматического роста не приводятся в данной таблице, поскольку эти клетки крайне малочисленны и встречаются не у всех самок.

Таблица 3

Гистологические показатели яичников покотников нерки в возрасте 2+ из озера Курильское в разные годы

Годы ската	Доля ооцитов резервного фонда, %	Соотношение ооцитов разных ступеней протоплазматического роста, %			Диаметр ооцитов и их ядер на разных ступенях протоплазматического роста, мк					
		1-я	2-я	3-я	1-я		2-я		3-я	
					Ооцит	Ядро	Ооцит	Ядро	Ооцит	Ядро
1963–1965	16,88	3,80	85,95	10,25	29,0	24,0	131,0	72,0	158,0	82,0
1968	14,46	2,48	88,86	8,46	52,0	31,0	120,0	65,0	154,0	79,0
1976	6,27	1,81	68,62	29,57	49,0	29,0	134,0	71,0	158,0	82,0
1977	7,59	2,47	87,11	10,43	41,0	25,0	126,0	68,0	155,0	81,0
1979	4,11	1,07	83,66	15,27	42,9	28,0	121,6	65,5	144,1	73,8
1980	7,96	1,85	83,88	14,27	35,1	22,7	112,7	62,2	133,6	70,1
1981	8,46	1,08	86,67	12,25	43,4	27,9	122,9	69,0	154,3	81,6
1982*	56,34	16,47	22,82	62,35	50,3	28,3	81,5	42,6	110,3	58,4
1983	23,54	5,40	83,37	11,23	96,0	58,	155,1	85,4	228,8	110,5
1984	54,69	9,19	15,68	75,87	53,5	28,7	76,9	39,5	174,6	80,9
1985	64,26	9,26	17,91	72,82	51,3	28,9	75,0	39,2	100,9	51,9
1986	65,36	6,22	12,75	81,03	45,2	28,8	81,6	42,2	115,0	57,7
1987	81,19	2,42	86,78	10,76	56,7	30,5	88,3	44,0	114,1	56,5
1996	61,25	43,43	32,03	24,54	57,1	36,0	89,5	40,9	113,1	55,9
1997	68,59	61,07	32,68	6,25	61,6	34,8	91,9	45,4	108,0	55,3

Доля ооцитов резервного фонда в дофертилизационный период (1963–1981 гг.) была невелика — 4,11–16,88% от общего числа клеток (см. табл. 3). В период, последовавший за извержением вулкана Алаид и фертилизацией озера (1982–1987), доля ооцитов резервного фонда увеличилась и варьировала в пределах от 23,54 до 81,19%. По-видимому, благоприятные кормовые условия, обеспечившие рост численности молоди, вызвали к жизни внутрипопуляционные механизмы, регулирующие ее потенциальную плодовитость посредством снижения темпа развития половых клеток резервного фонда.

Совершенно иными причинами объясняется высокая доля клеток резервного фонда в 1996–1997 гг. Величина резерва половых клеток яичников увеличивается по мере снижения массы тела самок (см. табл. 2, 3). Таким образом, у более мелких покотников заметно снижается потенциальная плодовитость в связи с низким темпом полового созревания, обусловленным плохой обеспеченностью пищей при низкой температуре воды в 1996–1997 гг. Как показал Л.Е. Грачев [1971], при низкой потенциальной плодовитости смолтов и последующей резорбции части клеток в море конечная плодовитость особей ожидается также низкой.

У двухгодовалой молоди нерки, мигрирующей из озера Курильское в 1963–1965 гг., подавляющая часть половых клеток основного фонда была представлена ооцитами 2-й ступени протоплазматического роста. Доля ооцитов 3-й ступени была значительно меньше. Ооциты 1-й ступени встречались очень редко (см. табл. 3). В 1968 г. основную массу половых клеток в яичниках также составляли ооциты 2-й ступени. У молоди нерки, мигрировавшей в 1976 г., отмечалось заметное увеличение доли ооцитов 3-й ступени развития за счет сокращения доли ооцитов 2-й ступени, составлявших в 60-х годах основу половых клеток яичников. Увеличение доли более развитых ооцитов обусловлено, на наш взгляд, улучшением условий нагула молоди в озере в период низкой чис-

ленности нерки и высокой биомассы зоопланктона (см. табл. 2). У покатников в возрасте 2+ в 1977 г. доля ооцитов 3-й ступени вновь сократилась до величин, наблюдавшихся в 1963–1965 гг. В 1979–1982 гг. двухгодовалые смолты из озера Курильское характеризовались средним темпом полового развития (см. табл. 3).

Таким образом, гистологический анализ яичников молоди нерки, скатывающейся из оз. Курильское в дофертилизационный период, показал, что состав основного фонда ооцитов у мигрантов изменялся в соответствии с размерными показателями молоди, численностью стада, биомассой кормового зоопланктона в озере и температурными условиями в год, предшествующий скату.

Период с 1982 по 1987 г. характеризовался более высокой, чем в предыдущий период, температурой воды в озере, высокой биомассой кормового зоопланктона, увеличением биологических показателей молоди и, как следствие этого, — высоким темпом развития половых клеток (см. табл. 2, 3).

Низкая температура воды в озере в 1996–1997 гг., а также плохие кормовые условия негативно повлияли не только на биологические показатели молоди, но и на темп оогенеза покатников. У самок нерки в возрасте 2+, скатившихся в эти годы, основной фонд половых клеток характеризовался высокой долей ооцитов 1-й ступени протоплазматического роста. Она была наиболее высокой по сравнению с их долей во все предыдущие годы исследований (рис. 1, 2). В 1997 г. ооциты 3-й ступени в отличие от предыдущих лет исследований встречались не у всех самок и были очень малочисленны, что свидетельствует о низком темпе оогенеза у нерки в этот период. Скорее всего, такая молодежь дольше задержится в море и вернется на нерест в возрасте 5₂+

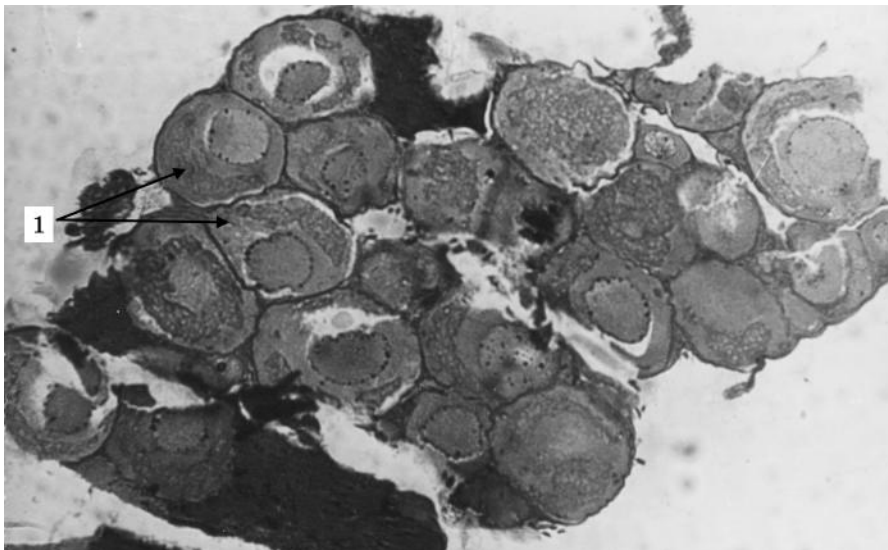


Рис. 1. Срез яичника покатной самки нерки возрастом 2+ в 1997 г. (длина 9,5 см, масса 4,7 г); 1 — ооциты 2-й ступени протоплазматического роста. Ув. 4 × 40

Наряду с увеличением доли ооцитов 1-й и 2-й ступеней протоплазматического роста и снижением доли ооцитов 3-й ступени в 1996–1997 гг. отмечалось увеличение размеров диаметров ооцитов и их ядер у преобладающих групп клеток (см. табл. 3). Такое увеличение размеров клеток при низком уровне потенциальной плодовитости отмечалось ранее для всех видов тихоокеанских лососей [Грачев, 1971].

Таким образом, неблагоприятные условия нагула — низкая температура воды и плохие кормовые условия в озере Курильское в 1996–1997 гг., обусловили снижение биологических показателей покатной молоди нерки. Ее размеры и масса были самыми низкими за весь период наблюдений.

Наряду со снижением размеров и массы молоди уменьшилась ее потенциальная плодовитость, о чем свидетельствует увеличение резервного фонда ооцитов. Отмечен минимальный за весь период наблюдений темп полового созревания молоди. У многих самок отсутствовали ооциты 3-й ступени протоплазматического роста, а доля клеток 1-й ступени была максимальной за весь период наблю-

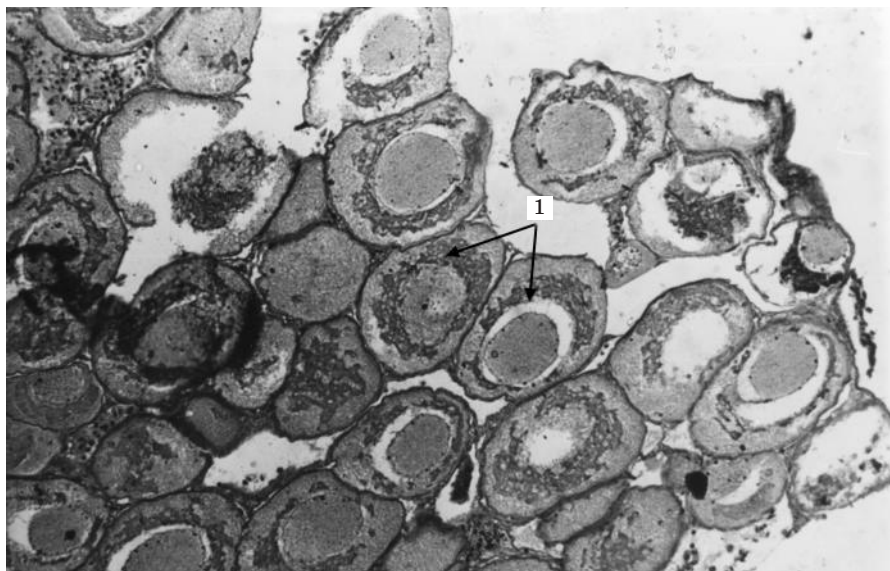


Рис. 2. Срез яичника покатной самки нерки возрастом 2+ в 1983 г. (длина 12,5 см, масса 17,6 г); 1 — ооциты 3-й ступени протоплазматического роста. Ув. 4 × 40

дений. В то же время увеличился диаметр ооцитов и их ядер. Это дает основание полагать, что жизнестойкость ооцитов будет достаточной высокой, а резорбция в море минимальной.

Скат молоди с такими биологическими и гистологическими характеристиками, скорее всего, приведет к увеличению периода морского нагула. Большая часть производителей от ската 1997 г. вернется на нерест в возрасте не менее чем 5₂⁺.

ЛИТЕРАТУРА

- Белюсова С.П. 1974. Питание молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в оз. Азабачье // Известия ТИНРО. Т.90. С.81–91.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка. М.: Колос. 464 с.
- Грачев Л.Е. 1971. О количестве ооцитов у молоди тихоокеанских лососей. Автореф. дисс. на соик. уч. ст. канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 25 с.
- Дубынин В.А. 1986. Связь размерно-весовых показателей покатной молоди с численностью поколений и производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Курильское (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т.26. Вып.6. С.1023–1026.
- Егорова Т.В. 1968. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерной // Автореф. дисс. на соик. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 22 с. 1970. Размножение и развитие красной в бассейне р. Озерная // Известия ТИНРО. Т.73. С.39–53.
- Ивлева М.Я. 1970. Состояние гонад у молоди красной в период ее миграции из реки в море // Известия ТИНРО. Т.73. С.54–71. 1982. К методике раннего прогнозирования возрастной структуры половозрелой части стада красной // Вопросы ихтиологии. Т.22. Вып.6. С.949–956.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. 1956. Причины колебания численности красной на Камчатке // Труды тематического совещания ЗИН АН СССР. Т.6. С.144–149.
- Куренков И.И. 1975. Изменение биологической продуктивности озера под влиянием вулканического пеплопада // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск. С.127–130.
- Николаев А.С. 1983. Некоторые результаты изучения распределения молоди красной в пелагиали оз. Курильского (южная Камчатка) // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л. С. 144–145. 1988. Некоторые исследования экологии распределения пелагической молоди нерки до и после фертилизации оз. Курильского // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток. С.65–82.
- Носова И.А. 1972. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в оз. Курильское // Автореф. дисс. на соик. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 25 с.
- Персов Г.М. 1966. Ранний период гаметогенеза проходных лососей // ММБИ. Вып.12 (16). С.7–44.
- Селифонов М.М. 1970. Вопросы роста молоди красной оз. Курильского // Известия ТИНРО. Т.78. С.33–41. 1974. Изменчивость роста молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Курильского // Известия ТИНРО. Т.90. С.49–69. 1983. Динамика численности и возрастной структуры стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) рек Озерная, Камчатка // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л. С.195–196.

УДК 597.553.2:597–146.5

ПОЛИМОРФИЗМ СЕМЕННИКОВ У ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
ЛОСОСЕЙ Р. *ONCORHYNCHUS*

Н.В. Пукова, Е.В. Микодина, Н.В. Кловач, А.Л. Королев, А.В. Новиков (ВНИРО)

Развитие, строение и функционирование репродуктивной системы рыб является одним из важных показателей оценки состояния их организма и популяции в различных условиях обитания. В последние годы у разных видов рыб из различных естественных водоемов возросла встречаемость аномалий (фенодевиантов) в строении тела, и особенно — гонад (семенников), что многие исследователи связывают с интенсивным возрастанием антропогенной нагрузки на водоемы [Селюков и др., 1994; Савваитова и др., 1995; Решетников и др., 1995, 1999; Павлов и др., 1999; Шарова, Лукин, 2000]. Ранее у рыб аномалии в строении семенников были описаны только после воздействия хронического облучения в экспериментальных условиях [Воронина, 1974], а в последние годы они были обнаружены у рыб из водоемов, подвергшихся воздействию аварии на Чернобыльской АЭС [Макеева и др., 1994; Белова и др., 1998]. Отклонения от нормы в строении половых желез предложено использовать в качестве индикатора при определении степени благополучия существования той или иной популяции [Акимова и др., 2000].

В 1998 г. у тихоокеанской кеты *Oncorhynchus keta* из 4-х нерестовых рек острова Сахалин в период анадромной миграции впервые было обнаружено значительное число самцов, имеющих анатомические отклонения в строении семенников [Mikodina et al., 1999]. До этого было лишь одно упоминание об аномалии строения яичников у одной особи кеты [Воловик, Гриценко, 1968], а у самцов нарушений анатомии семенников отмечено не было.

Настоящее исследование проведено для оценки состояния здоровья популяций дальневосточных лососей по анатомическим отклонениям в строении гонад самцов из разных регионов ареала и динамики их числа в период 1998–2000 гг.

Материал и методы. Материал для настоящего исследования был собран в различных регионах ареала тихоокеанских лососей: в нерестовых реках острова Сахалин в сентябре – октябре 1998–2000 гг., в 1998–1999 гг. — в реках Тымь, Пиленга, Ударница и Калининка, на забойках Адо-Тымовского лососевого рыбноводного завода (ЛРЗ), Пиленга-Годо ЛРЗ, Охотского ЛРЗ и Калининского ЛРЗ, а в 2000 г. — еще и в ручье Рыбоводный бассейна реки Поронай, на забойке Побединского ЛРЗ.

Рыб подвергали биологическому анализу. Для обозначения аномалий семенников использовали сокращение — «ф», которое является производным от слова «фенодевианты» [Савваитова и др., 1995]. Аномалии в строении гонад регистрировали фотографически с помощью камеры «Canon EOS 300». В 1998–1999 гг. морфологию семенников оценивали по 6-балльной шкале, в 2000 г. — по 22-балльной. В пресноводных водоемах всего проанализировано 3126 самцов разных видов дальневосточных лососей. На острове Сахалин изучены 996 самцов кеты из разных нерестовых рек и 15 самцов симы с Охотского ЛРЗ, на северо-охотоморском побережье — 100 самцов кеты из реки Тауй и 103 — из реки Яна, а также 200 самцов кижуча и 100 — горбуши, выловленных в реке Яна. На

западном побережье Камчатки изучено: в устье реки Большая 34 самца летней нерки, 98 — кеты, 105 — горбуши, 102 самца — кижуча; в реке Плотникова — 642 самца кеты, 84 — нерки, 1 самец кижуча; в реке Облуковина — 78 самцов горбуши, 124 самца кеты, 16 самцов нерки, 4 самца кижуча и 3 — чавычи. На западном берегу Татарского пролива подвергнуто анализу 48 самцов горбуши и 24 самца кеты. На островах Курильской гряды строение семенников обследовано у 147 самцов горбуши и 30 самцов гольца из водоемов острова Парамушир, а также — у 41 самца кижуча, 15 самцов горбуши и 16 самцов гольца из рек острова Онекотан.

В период морского нагула изучена морфология семенников лососей у 1420 особей. В том числе в Северо-Западной Пацифике обследовано 296 самцов, из них в Западно-Беринговоморской промысловой зоне 16 самцов, в Карагинской промысловой подзоне — 69, Петропавловско-Командорской — 185, Северо-Курильской — 26 самцов. В Охотском море проанализировано 1124 самца лососей, в том числе в Камчатско-Курильской промысловой подзоне — 40, в Восточно-Сахалинской подзоне — 490 самцов кеты, 459 — горбуши, 135 — кижуча.

Авторы выражают искреннюю благодарность за помощь в сборе материала сотрудникам ВНИРО — ст. научн. сотр. канд. биол. наук. В.М. Стыгару, аспирантам С.В. Пьяновой и О.В. Зайцевой, студентам-лаборантам Д.А. Сажину и Г.Н. Маркевичу, а также инспекторам Камчатрыбвода и сотрудникам ЛРЗ «Озерки».

Результаты. Полиморфизм семенников у дальневосточных лососей.

У самцов тихоокеанских лососей семенники IV и V стадий зрелости представляют собой парные удлинненные железы, лежащие в дорзальной части полости тела

вдоль всего плавательного пузыря и по сторонам от него. В поперечном сечении они округлые, иногда уплощенные. У этих самцов оба семенника обычно окрашены в молочно-белый цвет. Они одинаковой длины, с ровной, гладкой поверхностью и краями, без добавочных образований (долек, лопастей) (рис. 1).

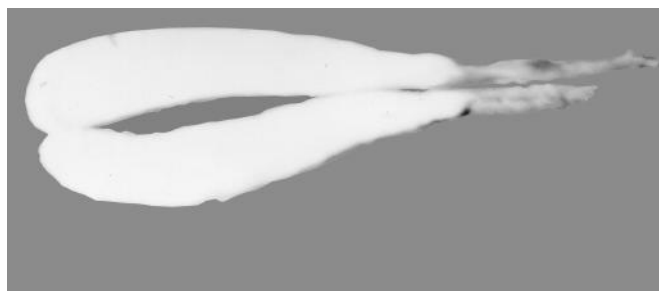


Рис. 1. Нормальный вид семенников

Семенники самцов кеты по их анатомии можно отнести к ацинозному (циприноидному) типу, характерному и для некоторых европейских лососевых рыб — атлантического лосося и кумжи [Турдаков, 1972; Мурза, Христофоров, 1991]. Часть исследованных нами самцов тихоокеанских лососей имеет семенники именно такого строения.

У другой части самцов из разных популяций существуют разнообразные отклонения от описанного строения семенников циприноидного типа. Зарегистрировано 22 типа различных отклонений (фенодевиантов — «ф»), или аномалий семенников, которым даны следующие краткие обозначения: 1 — кровоизлияния на поверхности семенника («ф»); 2 — в гонаде имеются перетяжки («ф1»); 3 — в гонаде имеются одна или несколько добавочных долей («ф2»); 4 — переклесты тела гонады вокруг своей оси («ф3»); 5 — перекручивание семявыносящего протока («ф4»); 6 — недоразвитие каудальной части семенника («ф5»); 7 — уменьшение размеров одной из гонад («ф6»); 8 — сжатие тела с боков («ф7»); 9 — нахлест одной части гонады на другую («ф8»); 10 — латерально подогнутые гонады («ф9»); 11 — сужение тела гонады («ф10»); 12 — утолщение тела гонады («ф11»); 13 — неровные края гонады («ф12»); 14 — продольные борозды на теле семенника («ф13»); 15 — каудальная часть загнута вниз («ф14»); 16 — краниальная часть гонады подогнута вниз («ф15»); 17 — гонада грушевидной формы («ф16»); 18 — гроздьевидная фрагментарность тела гонады («ф17»); 19 — фестончатые края («ф18»); 20 — расширение сосудов (гиперемия) гонады («ф19»); 21 — изменение окраски («ф20»); 22 — опухоли на гонадах («ф21»).

Дискуссионным является наличие таких двух типов отклонений во внешнем виде семенников, как кровоизлияния (гематомы) на поверхности («ф») и

гиперемия гонады вследствие переполнения расширенных сосудов кровью (сосудистый стаз) («ф19»). Рыбаки обычно считают их появление результатом неосторожного обращения с рыбой при выборке ее из орудий лова или хендлинга, например оглушения рыбы при рыбоводных манипуляциях. По нашим наблюдениям, и при одинаковой системе выборки рыб из сетей, например при морском дрефтерном промысле, и на рыбоводных заводах гематомы на теле гонад самцов имеются не у всех рыб. По мнению ряда авторов [Моисеенко, Лукин, 1999], гематомы и сосудистый стаз являются клиническими симптомами при разных видах патологии, в том числе интоксикации. Кроме этого, у некоторых самцов цвет семенников изменен на бурый, что мы также считаем отклонением от нормы.

Такие два отклонения от описанной вначале нормы строения семенника у кеты, как одна или несколько добавочных («ф2») долей (рис. 2,А) и продольные борозды («ф13») на теле семенника (см. рис. 2,Б), ранее считались обычными для семенников циприноидного типа [Кулаев, 1998] и принимались за норму. Однако позднее, в эпоху выраженного антропогенного загрязнения водных экосистем, наличие в семенниках сиговых рыб большого количества добавочных долей стали относить к нарушениям внешней морфологии половых желез, т.е. аномалиям [Савваитова и др., 1995; Чеботарева, 1996, 1997; Павлов и др., 1999]. Поскольку добавочные доли отмечены нами не только у кеты, но и у кижуча (см. рис. 2,В), причем в весьма выраженном виде, наличие добавочных долей в семенниках тихоокеанских лососей мы принимали за аномалию. Таким образом, из двух вышеперечисленных типов отклонений в строении семенников кеты к аномалиям, по нашему мнению, относится только наличие продольных борозд на теле семенника.

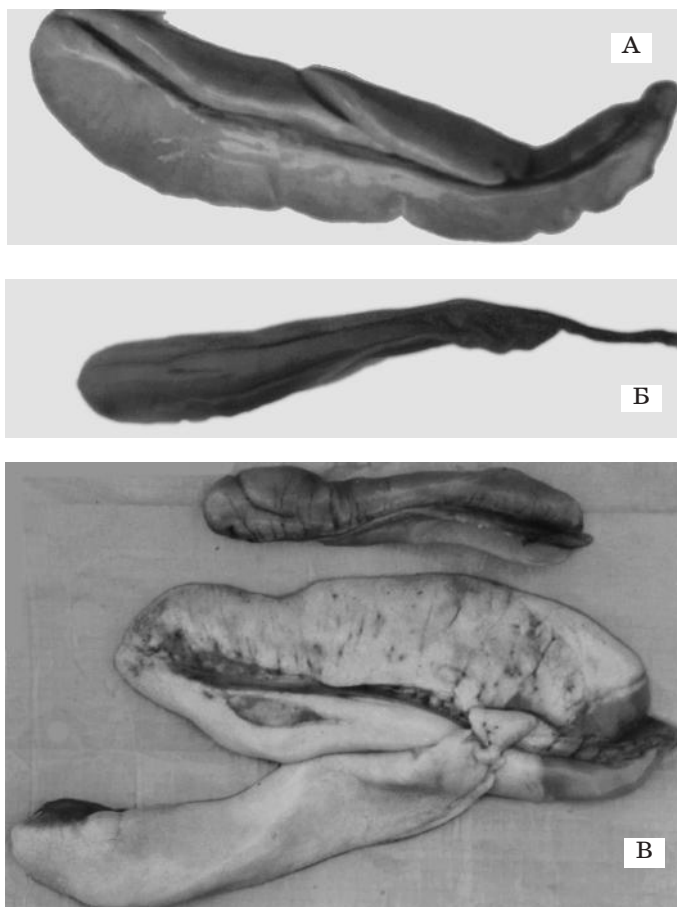


Рис. 2. Анатомические отклонения в строении семенников тихоокеанских лососей в период анадромной миграции: А, Б — морская кета; В — кижуч; Ф2 — добавочные доли, Ф13 — продольные борозды на теле семенника

С.И. Кулаев [1998] отмечал, что у некоторых пресноводных рыб, имеющих семенники ацинозного типа, например у плотвы *Rutilus rutilus* L., в средней части гонады, ближе к краниальному отделу, имеется угловатый выступ, возникающий вследствие заполнения ими перетяжки в плавательном пузыре. У кижуча, а также других видов дальневосточных лососей — кеты, сима и горбуши, в отличие от плотвы, на вентральной части семенников угловатого выступа нами не обнаружено (рис. 3,А, Б, В, Г), в связи с чем появление таких выступов у кеты, а также горбуши и кижуча можно отнести к аномалиям. Однако такой тип отклонений в строении семенников у дальневосточных лососей за 3 года исследований нами ни разу не обнаружен.

У самцов тихоокеанских лососей разных видов весьма многочисленны такие аномалии строения гонад, как перетяжки («ф1»). Различны степень выраженности перетяжек в семеннике разных самцов и их количество в одной

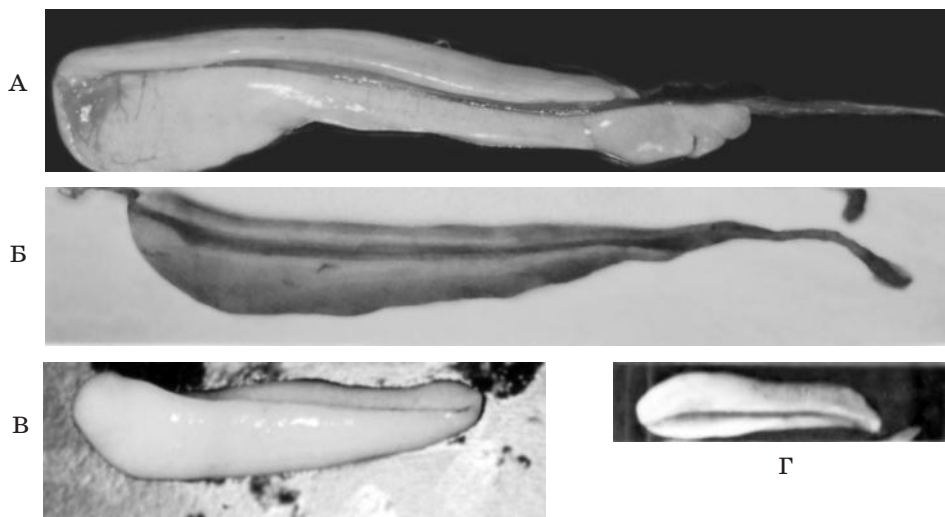


Рис. 3. Анатомическое отклонение в строении семенников тихоокеанских лососей в период анадромной миграции: А — кижуч; Б — кета; В — сима; Г — горбуша; Ф19 — расширение сосудов

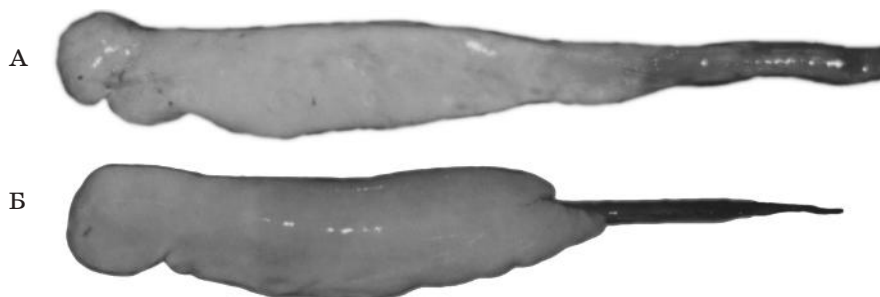
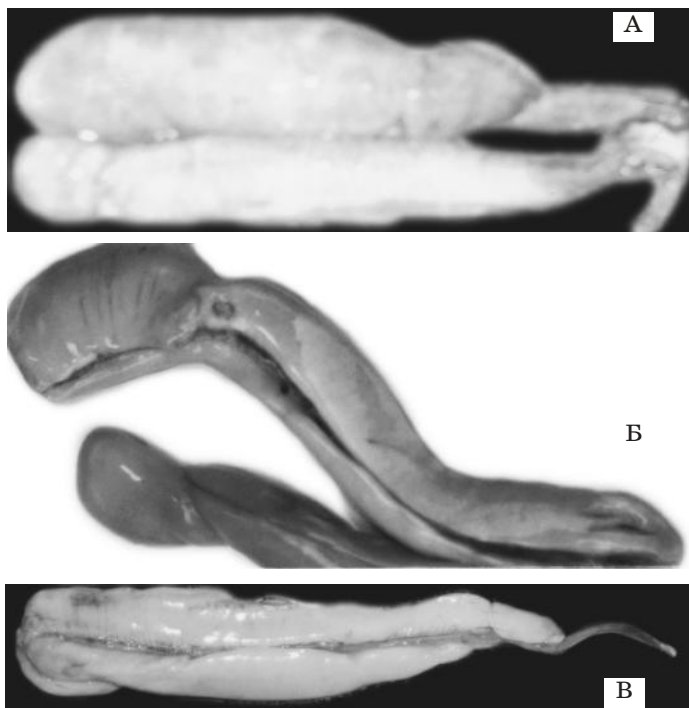


Рис. 4. Анатомическое отклонение в строении семенников тихоокеанских лососей в период нереста: А — речная кета; Б — кижуч; Ф1 — перетяжки



гонаде (рис. 4, А, Б), а возникают они при соединительнотканном перерождении части генеративной ткани семенника, что показано как для других видов рыб [Воронина, 1974; Савваитова и др., 1998; Белова и др., 1998; Павлов и др., 1999; Таликина и др., 1999], так и для дальневосточных лососей [Mikodina et al., 2000]. Мы считаем, что начальные этапы формирования перетяжек выражаются в неровных («ф12») или фестончатых («ф18») краях гонады (рис. 5, А, Б, В, Г), а при максимальном развитии процесса резорбции ткани семен-

Рис. 5. Анатомические отклонения в строении семенников дальневосточных лососей в период нерестовой миграции: А — речная кета; Б — морская кета; В — кижуч; Г — горбуша; Ф12 — неровные края; Ф18 — фестончатые края

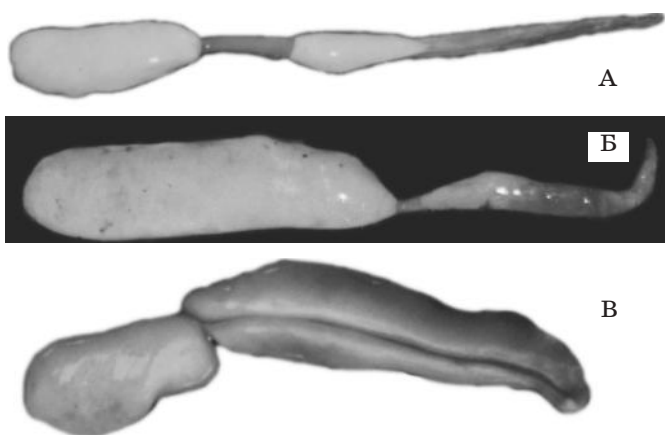


Рис. 6. Анатомическое отклонение в строении семенников кеты в период нерестовой миграции: *А, Б* — речная кета; *В* — морская кета; $\Phi 17$ — фрагментарность

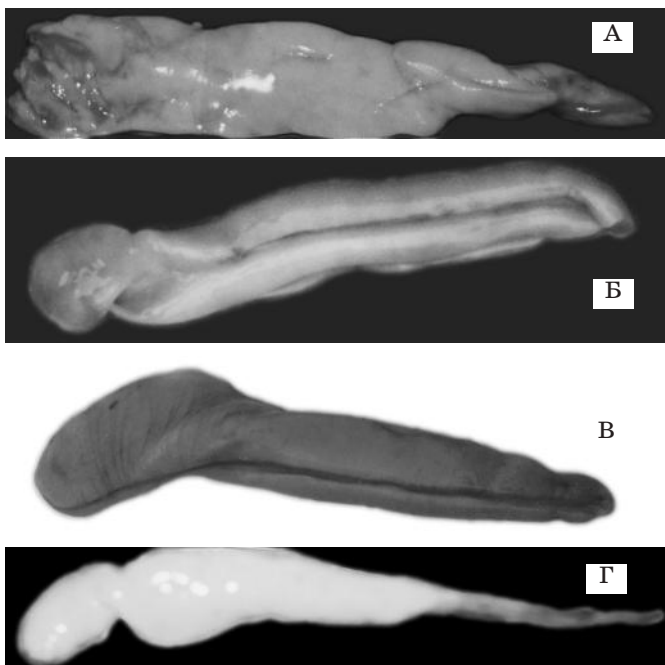
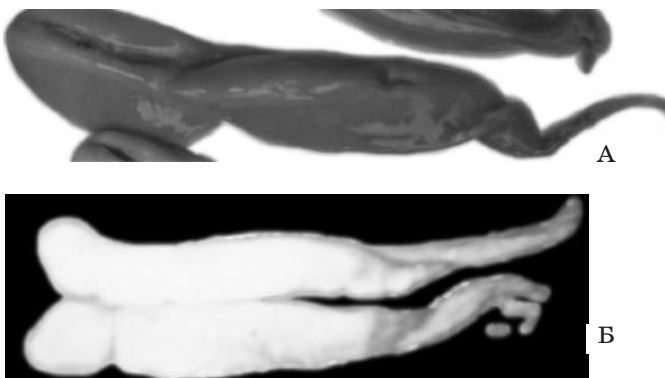


Рис. 7. Анатомические отклонения в строении семенников дальневосточных лососей в период нерестовой миграции: *А* — кижуч; *Б, В* — морская кета; *Г* — речная кета; $\Phi 8$ — нахлест тела гонаде; $\Phi 3$ — перехлест или перекручивание тела гонады вокруг своей оси



ника через дольчатость («ф2») появляется его фрагментарность («ф17») (рис. 6, *А, Б, В*). По-видимому, описанные выше типы аномалий являются неспецифическим следствием воздействия различных факторов среды, в том числе ее антропогенного загрязнения, поскольку такие же аномалии возникают при влиянии и тяжелых металлов, и радиоактивного поражения разного типа [Воронина, 1974; Белова и др., 1998; Павлов и др., 1999].

Аномалии строения семенников типа нахлесты («ф8») и перехлесты или перекручивание тела гонады вокруг своей оси («ф3») также отражают разную степень выраженности одного процесса (рис. 7, *А, Б, В, Г*). Эти типы аномалий семенников описаны у сиговых рыб, но неизвестно, что приводит к такому видоизменению формы гонад. Предположительно, нахлесты и перехлесты семенников вокруг своей оси могут возникнуть из-за того, что нормальному расположению мешают внутренние органы.

В норме выводной проток семенника циприноидного типа тянется вдоль всей дорсальной стороны каждой половой железы [Кулаев, 1998], но встречаются самцы лососей с перекрученным («ф4») семевыносящим протоком в половой железе (рис. 8, *А, Б*). Это может создать механические затруднения для выведения зрелой спермы, поэтому считается нами аномалией.

Кроме этого, у многих самцов наблюдаются недоразвитие каудальной части («ф5») гонады (рис. 9, *А, Б*) и уменьшение размеров («ф6») одного из семенников (рис. 10, *А, Б, В*), что в конечном счете выражается в уменьшении объема генеративной ткани и приведет к снижению объема продуцируемой спермы.

Рис. 8. Анатомическое отклонение в строении семенников кеты в период нерестовой миграции: *А* — морская кета; *Б* — речная кета; $\Phi 4$ — перекручивание семевыносящего протока в половой железе

Часть аномалий строения семенников возникает, по-видимому, из-за того, что нормальному расположению половой железы в полости тела «мешают» внутренние органы. Нередко семенники дальневосточных лососей сжаты с боков («ф11») так, что тело гонады частично или полностью закрывает собой магистральный кровеносный сосуд и семявыносящий проток, который в норме проходит по дорзальной поверхности семенника, слегка погружены в *hilus* и хорошо различимы. Несколько отличается по внешнему виду от описанного сужение тела гонады («ф10») или ее утолщение («ф11») (рис. 11, А, Б, В, Г). Изменяют морфологию семенника его дорзально подогнутые крапильный или каудальный концы. Эти аномалии не создают механических препятствий для выведения спермы, не уменьшают объема генеративной ткани, в связи с чем мы не считаем их истинными.

Все перечисленные выше типы аномалий строения гонад у дальневосточных лососей отмечаются и у других видов рыб в пресноводных водоемах с повышенным уровнем техногенного загрязнения, например у сиговых из водоемов острова Таймыр [Павлов и др., 1999]. Однако ни в одной из имеющихся публикаций мы не встретили упоминания о 80–100%-ной встречаемости самцов с аномалиями семенников.

Отмечено, что чаще всего аномальным является левый семенник или видоизменены оба.

В отличие от самцов, у самок тихоокеанских лососей аномалии гонад крайне редки. Так, в Северо-Западной Пацифике доля самок кеты с анатомическими аномалиями яичников в 2000 г. была равна 0,3%, горбуши — 0,89%, у нерки и кижуча таких гонад не было. В Охотском море, например, количество самок кеты с аномалиями гонад было несколько большим, составив 1,6%, а у самок других видов лососей они не были обнаружены.

Из изложенного выше следует, что у разных видов дальневосточных лососей р. *Oncorhynchus* в период с 1998 по 2000 г. имелись множественные анатомические отклонения в строении половых желез, преимущественно в семенниках самцов. Они подразделены нами на две группы: 1) анатомические отклонения, не влияющие на продукционные качества самцов, именуемые фенотипическими и 2) анатомические отклонения, снижающие репродуктивные показатели самцов, т.е. истинные аномалии. Причины их возникновения не были предметом настоя-

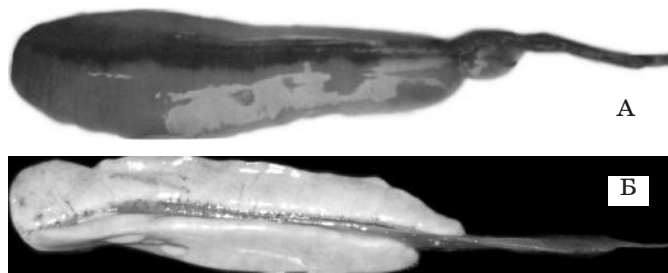


Рис. 9. Анатомическое отклонение в строении семенников дальневосточных лососей в период нерестовой миграции: А — морская кета; Б — кижуч; Ф5 — недоразвитие каудальной части гонады

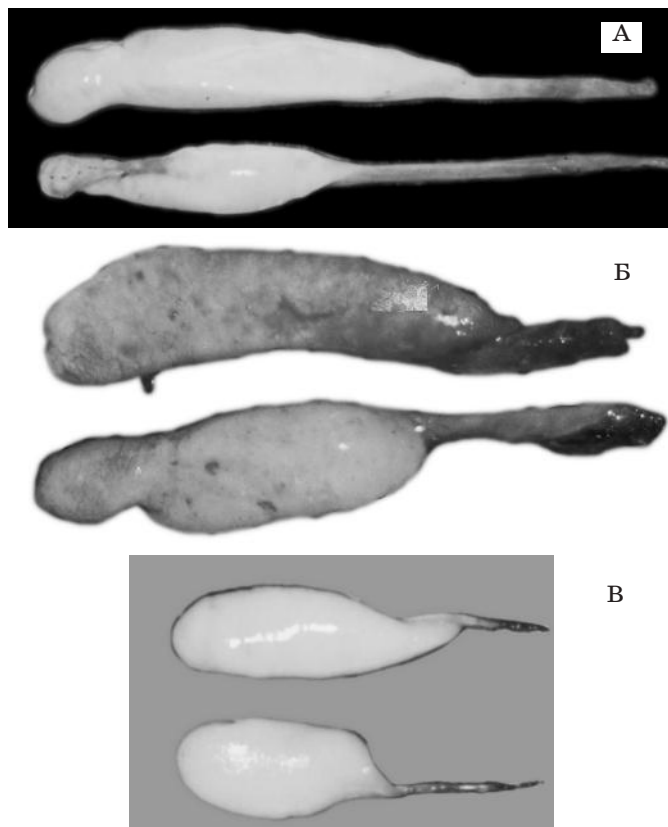


Рис. 10. Анатомическое отклонение в строении семенников дальневосточных лососей в период нерестовой миграции: А, Б — кета; В — сима; Ф6 — уменьшение одного из семенников



Рис. 11. Анатомические отклонения в строении семенников кеты в период нерестовой миграции: А, Б — сужение тела гонады (Ф10); В, Г — утолщение тела гонады (Ф11)

Таблица 1
Доля самцов кеты разных стадий зрелости, выловленных в Сахалино-Курильском регионе Охотского моря, с печенью разного качества (июль – август, 2000), (%)

Качество печени	Стадии зрелости семенников					
	Juvenis	II	II-III	III	III-IV	IV
Нормальная	0	0	0	28	27	30
Мозаичная	0	10	90	67	57	30
Анемичная	0	0	10	15	16	30
Анемично-рыхлая	0	0	0	0	0	10

буша, кижуч, в разных регионах их дальневосточного ареала. Например, у кеты из нерестовых рек острова Сахалин число аномалий семенников варьировало в 1998 г. от 12 до 35%, в 1999 — от 7,5 до 20,4%, и в оба года оно было наибольшим у особей из реки Калининка, протекающей на юго-западном побережье острова [Mikodina, Klovach, Pukova, 1999; Mikodina et al., 2000]. Аналогичные аномалии и в сходном количестве отмечены у самцов кеты, горбуши и кижуча из рек Яна и Тауй северного побережья Охотского моря [Mikodina et al., 2000]. Ранее у лососевых из рек Тауйской губы были обнаружены отклонения во внешнем строении рыб [Бойко, 1999, 2001]. Установлено также, что аномалии семенников имеются у дальневосточных лососей не только в период анадромной миг-

щего исследования, однако анализ данных литературы позволяет предполагать, что аномалии могут появляться вследствие антропогенного загрязнения среды их обитания [Павлов и др., 1999] или повышения ее температуры [Таликина и др., 1999]. Так, показано, что загрязнение пресных вод промышленными стоками, содержащими тяжелые металлы, оказывает негативное влияние на рыб, причем в первую очередь страдают жабры, печень и почки [Лукин, Кашулин, 1991; Кашулин, Решетников, 1995; Решетников, Попова, 1995; Акимова и др., 2000]. Косвенным подтверждением влияния загрязнения среды обитания тяжелыми металлами на дальневосточных лососей является наличие большого количества особей, например кеты, в период морского нагула в Сахалино-Курильском регионе (табл. 1) с увеличенной мозаичной, анемичной или рыхлой печенью (рис. 12). Этот показатель, с одной стороны, служит диагностическим признаком патологии рыб в загрязненных водоемах [Моисеенко, Лукин, 1999], с другой — возникает при низком качестве кормов.

Встречаемость дальневосточных лососей с аномалиями строения семенников в разных регионах Дальнего Востока. Предыдущее изучение анатомических аномалий семенников у самцов разных видов дальневосточных лососей показало, что они имеются у таких видов тихоокеанских лососей, как кета, гор-



Рис. 12. Аномалии в строении печени кеты в период морского нагула в Сахалино-Курильском регионе Охотского моря

рации в нерестовых реках бассейна Охотского моря, но и в период их нагула в Охотском море. Например, по материалам 1999 г., в Сахалино-Курильском регионе доля самцов кеты с аномалиями гонад варьировала от 67 до 100% (в среднем около 80%) [Микодина и др., 2000].

Представляло интерес выяснить, ежегодно ли встречаются самцы тихоокеанских лососей с аномалиями гонад в исследованных ранее районах их ареала, а также в других, неисследованных.

У половозрелых самцов кеты из нерестовых рек острова Сахалин анатомические нарушения в строении семенников выявлялись и в 2000 г., причем доля таких самцов во всех исследованных нами сахалинских реках — Тыми, Пиленги, Поронай (ручьев Рыбоводный), Ударнице, Калининке, была наибольшей именно в 2000 г. (рис. 13).

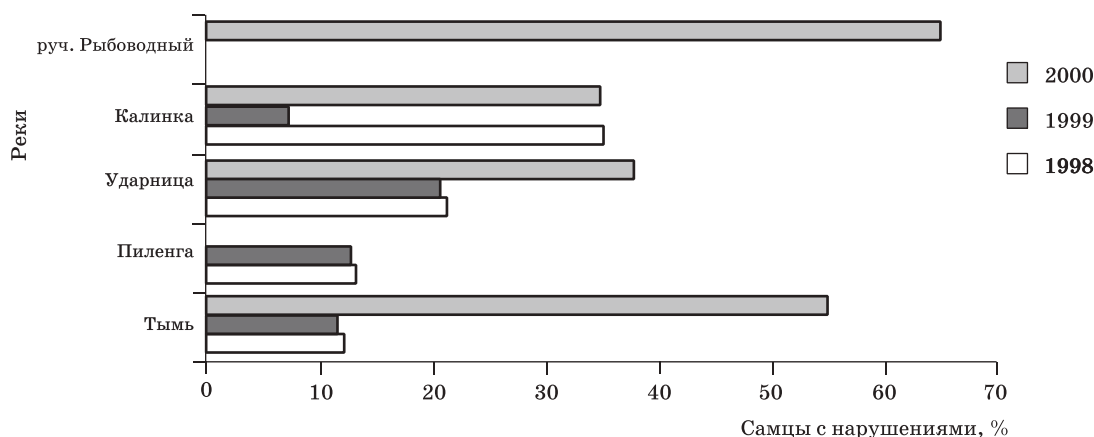


Рис. 13. Количество самцов кеты с истинными аномалиями в строении семенников из разных нерестовых рек острова Сахалин

Удалось изучить динамику изменения доли самцов с семенниками-фенодевиантами у кеты в течение нерестового хода на примере реки Ударница в период с 26 августа по 4 октября 2000 г. До появления в этой реке кета проходит путь из прибрежных вод залива Мордвинова на юго-восточном побережье острова Сахалин через протоку Красноармейскую, соединяющую залив Мордвинова и озеро Тунайчу, через само озеро и появляется в реке через 2–3 недели от момента захода в пресные воды. У кеты, заходящей из залива Мордвинова в протоку Красноармейскую в конце августа — начале сентября, доля самцов с семенниками-фенодевиантами равна 89,6%. В этот же период в устье Ударницы (8 сентября) число самцов с семенниками-фенодевиантами было близким к выявленному в протоке — 93,9%. В середине нерестового хода (23 сентября) недалеко от устья Ударницы, на забойке Охотского ЛРЗ, процент самцов с аномальными се-

менниками значительно снизился и составил 57,1%. В конце нерестового хода (4 октября) общая доля самцов с семенниками-фенодевиантами вблизи устья реки равнялась 45,2%. Таким образом, доля самцов кеты с аномальными семенниками наиболее высока в начале нерестового хода и снижается по мере его окончания.

Из общего числа самцов с аномалиями семенников подсчитана доля особей с «истинными» аномалиями. В Ударнице в течение периода нереста количество таких самцов также оказалось столь же значительным, как и их общее количество, и варьировало от 12,5 до 47% (рис. 14).

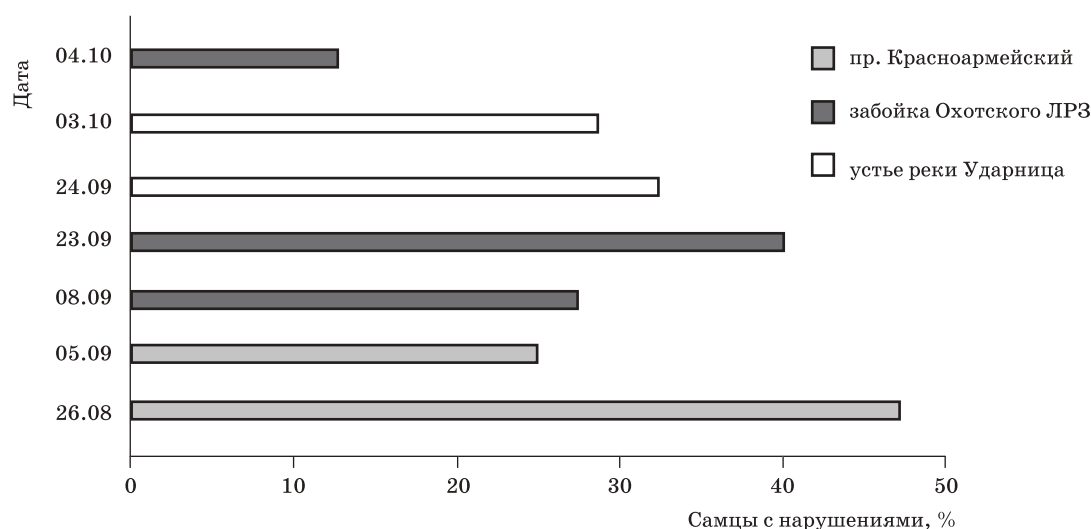


Рис. 14. Доля самцов кеты с истинными аномалиями в строении семенников в период миграции на Охотский ЛРЗ в 2000 г.

Кроме кеты реки Ударница, относящейся к заводской популяции Охотского ЛРЗ, на этом же заводе у карликовых самцов симы искусственного происхождения также выявлены анатомические отклонения в строении семенников, преимущественно левом. Среди них обнаружены перехлесты, недоразвитие каудальной части, нахлесты и перетяжки, т.е. истинные аномалии, а доля самцов с такими аномалиями составила 60%.

Таблица 2
Среднее число самцов тихоокеанских лососей с аномалиями семенников (%) в реках Западной Камчатки (2000 г.)

Вид	Устье реки Большая	Река Плотникова	Река Облуковина
Горбуша	66,9	–	58,9
Кета	84,9	10,9	83,1
Нерка	100	8,3	68,8
Кижуч	92,5	–	75,0
Чавыча	–	–	66,7

В 2000 г. удалось изучить особенности морфологии семенников тихоокеанских лососей, обитающих на западном побережье Камчатки — регионе, не обследованном в этом отношении. Установлено, что у самцов горбуши, кеты, кижуча, чавычи и нерки, также как и в других регионах, имеются анатомические аномалии семенников. В устье реки Большая доля таких самцов в период нерестового хода варьировала от 46,2 до 100%, ее притоке — реке Плотникова (ЛРЗ «Озерки») — от 0 до 21,9%, а в устье реки Облуковина у разных видов лососей колебалась между 58,9 и 83,1% (табл. 2).

В трех исследованных на западном побережье Камчатки реках наименьшее количество аномальных самцов выявлено в реке Плотникова, что может быть связано с наибольшей удаленностью места исследования (около 160 км) от побережья полуострова.

Предварительное обследование самцов горбуши в лимане реки Май бухты Юго-Западная на западном берегу Татарского пролива, в районе города Совет-

ская Гавань, показало, что у горбуши из этого участка также имеются аномалии в строении семенников. Доля таких самцов варьировала от 42,9 до 90%.

Все перечисленные выше данные получены в реках регионов, где расположены различного ранга населенные пункты и промышленные предприятия. Представляло интерес провести аналогичные исследования в малонаселенных районах со слабо развитой или отсутствующей промышленностью. Такими районами можно считать острова Курильской гряды. В связи с вышеизложенным изучали особенности строения семенников в преднерестовый период у тихоокеанских лососей, заходящих в реки островов Парамушир и Онекотан. На острове Парамушир исследовали лососей из озера Подлагерное, реки Озерная и ручья Анечкин, расположенного несколько севернее устья этой реки. На острове Онекотан исследования проводили в реках Шелехова, Покой, Чайка, Кохмаюри, а также в месте слияния рек Тайна и Шимоюр. В районах исследований кета встречается крайне редко, а у выловленных 18 экз. аномалии строения гонад не обнаружены. У других видов горбуши, кижуча и гольца *Salvelinus malma Krasnennikovii* анатомические отклонения в строении гонад встречаются также редко, причем как у самцов, так и у самок. В большинстве случаев гонады имеют форму, близкую к нормальной. Из встреченных аномалий семенников и яичников можно отметить уменьшение размеров или недоразвитие одной из гонад, добавочные доли и перетяжки. У одной самки гольца имелась только одна гонада. Наибольший процент аномальных самцов (табл. 3) отмечен на острове Парамушир у горбуши в реке Покой в конце июля (18,2%), а на острове Онекотан — у кижуча из реки Озерная в начале сентября (17%). Большая встречаемость аномалий у лососей из рек острова Парамушир может коррелировать с географической близостью этого острова с населенной южной частью полуострова Камчатка, прибрежные воды которого подвержены антропогенному загрязнению.

Таблица 3

Наличие анатомических отклонений в строении гонад у тихоокеанских лососей Курильских островов (2000 г.)

Водоем	Число рыб, экз.	Число самцов, экз.	Число самцов с аномалиями гонад		Число самок, экз.	Число самок с аномалиями гонад	
			экз.	%		экз.	%
о. Парамушир							
<i>Горбуша</i>							
р. Покой	55	33	6	18,2	22	0	0
р. Шелехова	45	29	0	0	16	0	0
р. Чайка	34	24	3	12,5	10	0	0
р. Кохмаюри	99	61	2	3,3	38	0	0
<i>Голец</i>							
р. Покой	24	9	0	0	15	0	0
р. Чайка	13	6	0	0	7	0	0
оз. Подлагерное	47	15	1	6,6	0	0	0
о. Онекотан							
<i>Кижуч</i>							
р. Озерная	99	41	7	17	58	0	0
<i>Горбуша</i>							
р. Озерная	27	15	0	0	62	0	0
<i>Голец</i>							
р. Озерная	152	45	1	2,2	110	0	0
руч. Анечкин	9	4	0	0	5	3	60

Таким образом, при изучении морфологии гонад тихоокеанских лососей в период анадромной миграции, т.е. в пресноводных водоемах разных регионов бассейна Охотского моря (юго-западное и восточное побережье острова Сахалин, северо-охотоморское побережье, западное побережье полуострова Камчатка, западное побережье островов Парамушир и Онекотан Курильской гряды), а

также на западном берегу Татарского пролива установлено, что у разных видов лососей встречаются в значительном количестве самцы с аномалиями строения семенников. У гольца доля аномальных самцов в пределах нормы.

Прежде чем достичь нерестовых рек бассейна Охотского моря, тихоокеанские лососи заканчивают нагульный период в Охотском море, куда заходят из северо-западной части Тихого океана через проливы Курильской гряды. Самцы лососей с аномальными семенниками обнаружены и во время морского нагула в исключительной экономической зоне России в Тихом океане. Так, в Западно-Беринговоморской промысловой зоне, Карагинской, Петропавловско-Командорской и Северо-Курильской подзонах в июне – августе 2000 г. аномальные самцы

Таблица 4
Доля самцов тихоокеанских лососей с аномалиями семенников (%) в Охотском море в июле – августе 2000 г.

Месяц	Нерка	Горбуша	Кета	Кижуч
<i>Сахалино-Курильский регион</i>				
Июль	–	79,6	87,7	91
Август	–	68,0	96,9	100
<i>Камчатско-Курильская промысловая подзона</i>				
Июль	12,5	15,1	28,0	26,7

выявлены у нерки, кижуча, кеты и горбуши (табл. 4). Доля особей с аномалиями семенников была наибольшей у нерки Западно-беринговоморской промысловой зоны в июле, у кижуча — в Петропавловско-Командорской промысловой подзоне в июле и в Карагинской — в августе, а наименьшей — у кеты в июле в Западно-беринговоморской и в августе в Карагинской под-

зонах. В целом, наибольшее число самцов с анатомическими отклонениями в строении семенников у изученных видов лососей зарегистрировано в Петропавловско-Командорской промысловой подзоне Северо-Западной Пацифики.

В Охотском море, куда тихоокеанские лососи заходят через Курильские проливы, доля самцов с аномалиями строения семенников в уловах наибольшей была в Сахалино-Курильском регионе (июль – август) по сравнению их долей во всех других обследованных регионах, но и в Камчатско-Курильской промысловой подзоне (июль) вылавливались аномальные самцы горбуши, кеты, кижуча, нерки в значительном количестве (табл. 5). Из четырех видов лососей наименьшее число аномальных самцов отмечено у заканчивающих период морского нагула нерки и горбуши, что, как показано выше, согласуется со снижением этого показателя у кеты к концу нерестового хода в реки, а наибольшее — у кеты и кижуча, подготавливающих к его началу.

З а к л ю ч е н и е . Впервые у тихоокеанских лососей — кеты, горбуши, кижуча, нерки, симы и чавычи, анадромных рыб, в разные периоды своего жизненного цикла обитающих и в пресных, и в соленых водах, выявлены самцы с морфологическими аномалиями семенников, доля которых в отдельных выборках может достигать 100%. Выделены 22 типа анатомических отклонений в строении семенников лососей. Одни из них являются фенотипическими, т.е. имеющими такие отклонения от нормы, которые не влияют на репродуктивный потенциал самцов, а другие — снижают продукционные показатели самцов и рассцениваются нами как истинные аномалии. Доля самцов лососей с истинными аномалиями семенников ниже, чем общее число особей с аномалиями с учетом фенотипических, однако также является аномально высокой и варьирует, например в реке Ударница острова Сахалин, между 13 и 47%. Количество самок с аномальными гонадами составляет не более 1–2%.

Самцы лососей с аномалиями семенников вылавливаются в природе практически во всех районах их обширного ареала, а также в искусственных условиях — на лососевых рыбоводных заводах. Они обнаружены в различных регионах исключительной экономической зоны России в Северо-Западной Пацифике: 1) Западно-Беринговоморской промысловой зоне, Карагинской, Петропавловско-Командорской, Северо-Курильской промысловых подзонах; 2) Камчатско-Курильской и Восточно-Сахалинской промысловых подзонах Охотского моря; 3) реках восточного и юго-западного побережий острова Сахалин, северо-охотоморского побережья, западного берега Камчатки, охотоморского побережья островов Онекотан и Парамушир Курильской гряды, а также на западном берегу Татарского

Доля самцов тихоокеанских лососей с аномалиями семенников в разных промысловых подзонах Северо-Западной Пацифики (июнь – август, 2000 г.) Таблица 5

Кета		Горбуша				Кижуч				Нерка			
Количество		Количество				Количество				Количество			
самцов	п	самцов с аномалиями		самцов с аномалиями		самцов с аномалиями		самцов с аномалиями		самцов	п	самцов с аномалиями	
		п	%	п	%	п	%	п	%				
16	1	$\frac{6,3}{0}$								15	7	$\frac{46,7}{0}$	
<i>Западно-Беринговоморская зона</i>													
Нет данных													
<i>Карагинская подзона</i>													
Нет данных													
<i>Петропавловско-Командорская подзона</i>													
Июнь – июль													
185	39	84	9	$\frac{10,7}{8,3}$	13	4	$\frac{30,8}{0}$	186	41	Июнь – июль			
<i>Северо-Курильская подзона</i>													
Август													
26	5	21	2	$\frac{9,5}{0}$	7	1	$\frac{14,3}{0}$	22	5	Август			

Примечание. Над чертой — общий процент самцов с аномалиями, под чертой — процент самцов с истинными аномалиями.

пролива. Наименьшее число самцов с аномалиями семенников обнаружено в реках северо-охотоморского побережья (12–17%) и таких островов Курильской гряды, как Парамушир и Онекотан с их охотоморской стороны (0–18%), наибольшее — в реках западного побережья полуострова Камчатка (0–100%) и восточного и юго-западного побережий острова Сахалин (8–94%). На примере сахалинских рек установлено, что доля самцов лососей с аномалиями семенников возрастала от 1998 к 2000 г., в котором была сходной с таковой в реках Западной Камчатки. В период морского нагула в Северо-Западной Пацифике число самцов лососей с аномалиями гонад было меньше (6–47%), чем в Охотском море, где они преобладали (0–100%). Число самцов с аномальными семенниками уменьшается от начала к концу нерестового хода в реки.

При сравнении наших данных по аномалиям семенников со сведениями из литературы обращает на себя внимание факт, что столь высокого процента самцов с аномальными гонадами не было встречено ни в одном из загрязненных пресноводных водоемов, даже в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС.

Наличие анатомических отклонений в строении семенников у дальневосточных лососей можно рассматривать с нескольких позиций: 1) полиморфизм семенников — норма для лососей р. *Oncorhynchus*; 2) адаптивная реакция организма, обусловленная естественным механизмом регуляции числа особей популяции в условиях ее высокой численности и низкой обеспеченности пищей; 3) патология, вызванная неблагоприятными внешними воздействиями различного типа, такими как антропогенное загрязнение водной среды или искусственное воспроизводство. Поскольку доля аномальных самцов у разных видов тихоокеанских лососей, по нашим данным, может варьировать от 0 до 100%, полагаем неправомерным рассматривать их наличие как видовую норму. Однако из-за снижения репродуктивного потенциала вследствие наличия аномалий гонад, ведущего к снижению абсолютной и популяционной плодовитости, уменьшается и численность популяций [Иванова, 1990; Селюков и др., 1994]. По-нашему мнению, наиболее вероятной является вторая точка зрения, поскольку максимальное количество самцов с семенниками-фенодевиантами было отмечено в 2000 г., когда основу нерестовых стад составляли рыбы поколений 1995 и 1996 гг. Именно в эти годы численность стад дальневосточных лососей, например кеты, была наиболее высокой [Гриценко и др., 2000; Klovatch, 2000], а затем началось снижение их уловов. Нельзя исключать воздействие искусственного воспроизводства, но оно, по-видимому, невелико. Повод к такому заключению дает наличие аномалий семенников у карликовых самцов симы, выросших в условиях рыбоводного завода. Но вместе с тем, они встречаются не только у наиболее массового объекта искусственного разведения — кеты, но и у других видов дальневосточных лососей, например горбуши, кижуча и нерки, которых разводят мало. Вопрос о влиянии антропогенного загрязнения остается открытым, поскольку воды Тихого океана принято считать чистыми. Однако в начале 90-х годов прошлого столетия сотрудниками бассейновых институтов системы Госкомрыболовства показано, что многие районы Берингова и Охотского морей загрязнены алифатическими углеводородами, являющимися остро- и среднетоксичными, содержат экстремально высокое количество пестицидов, заносимых аэрогенным путем из сельскохозяйственных регионов Юго-Восточной Азии. Комплексными исследованиями экосистем Берингова и Охотского морей показано, что в северо-восточной части шельфа острова Сахалин, в Прикурильском районе и в Сахалинском заливе на отдельных станциях обнаруживается более высокое содержание алифатических углеводородов, чем в остальных исследованных районах [Немировская, 1997]. На некоторых станциях отмечалось экстремально высокое содержание пестицидов (ДДЕ). Поверхностный слой воды у Южных Курил проявляет заметную токсичность, особенно с тихоокеанской стороны, а на шельфе и материковом склоне Восточного Сахалина отмечена слабая токсичность поверхностного слоя воды, а число аномальных зародышей морского ежа в такой воде достигает 30% [Соколова и др., 1997]. В отдельных районах Охотского моря, особенно в прибрежных, значительно превышено содержание железа, меди, марганца, свинца по сравнению со средней концентрацией этих элементов как в водах Мирового океана, так и Тихого [Горюно-

ва и др., 1997]. Специалистами Сахалинрыбвода также было отмечено повышенное содержание железа, меди и других элементов в некоторых базовых реках, где расположены лососевые рыболовные заводы Сахалинской области [Сахалинрыбвод, 1997]. Поскольку пути миграций тихоокеанских лососей могут пролегать и через загрязненные акватории океана и побережья, влияние антропогенного загрязнения вод на возникновение аномалий в строении гонад их самцов нельзя исключать. Вместе с тем, в патологический симптомокомплекс рыб, обитающих в загрязненных водоемах [Акимова и др., 2000; Моисеенко, 2000], входят не только аномалии строения тела и внутренних органов, но и поражение других органов, в частности жабр, печени и почек в виде нефрокальциоза. Если поражение печени у дальневосточных лососей имеется, то заболевание почек в течение 3-х лет наших исследований встречены не были.

Макроотклонения в строении половых желез рыб рекомендуют использовать в виде теста при определении степени неблагополучия существования популяций рыб [Акимова и др., 2000]. Выявлено нарастание числа самцов с анатомическими аномалиями строения семенников у 6-ти видов тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* в течение 3-х лет наблюдений, т.е. в период вступления в нерестовое стадо 3-х разных поколений, обнаруженных практически во всех регионах обширного дальневосточного ареала лососей. Вместе с тем, макроотклонения в анатомии яичников встречаются у ничтожно малого количества самок, однако у них выявлен другой тип нарушений в строении гонад — избыточное количество аномальных икринок типа «горох», встречающийся практически у половины самок [Гриценко и др., 2001]. Вместе с нарушением макроанатомии печени полученные данные свидетельствуют об ухудшении состояния здоровья популяций исследованных видов тихоокеанских лососей, поскольку все патологические изменения в гонадах рыб постепенно ведут к стерилизации гонад и полной деградации всей воспроизводительной системы [Черфас, 1962; Павлов и др., 1999].

ЛИТЕРАТУРА

- Акимова Н.В., Попова О.А., Решетников Ю.С., Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.А. 2000. Морфологическое состояние репродуктивной системы рыб в водоемах Кольского полуострова // Вопросы ихтиологии. Т.40. №2. С.282–285.
- Белова Н.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Веригин Б.В., Рябов И.Н. 1998. Состояние воспроизводительной системы самцов белого (Hypophthalmichthys molitrix) и пестрого (Aistichthys nobilis) толстолобиков в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеварийный период // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И. Кулаева и его последователей. М.: МГУ. С.270–286.
- Воловик С.П., Гриценко О.Ф. 1968. Некоторые особенности биологии кеты бассейна р.Тымы (северо-восточный Сахалин) // Известия ТИНРО. Т.65. С.266–267.
- Воронина Э.А. 1974. Влияние инкорпорированного радиостронция на половые железы самцов тилапии // Экологические аспекты химического и радиоактивного загрязнения водной среды. Труды ВНИРО. Т.С. С.84–94.
- Горюнова В.Б., Соколова С.А., Сторожук Н.Г. 1997. Содержание и распределение растворенных тяжелых металлов и нефтяных углеводородов в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: изд-во ВНИРО. С.179–188.
- Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путивкин С.В. 2000. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Промыслово-биологические исследования рыб.... Сборник научных трудов ВНИРО. С.241–246.
- Иванова Ю.В. 1990. Естественное воспроизводство печорской ряпушки в современных экологических условиях // IV Всесоюзное Совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. М. С.87–88.
- Кашулин Н.А., Решетников Ю.С. 1995. Накопление и распределение никеля, меди и цинка в органах и тканях рыб в субарктическом водоеме // Вопросы ихтиологии. Т.35. №5. С.687–697.
- Кулаев С.И. 1998. Годовые циклы и шкалы зрелости семенников некоторых видов костистых рыб и их сравнительно-эмбриологический и промысловый анализ // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И. Кулаева и его последователей. М.: МГУ. С.23–161.
- Лукин А.А., Кашулин Н.А. 1991. Состояние ихтиофауны водоемов в приграничной зоне СССР и Норвегии // Препринт. Апатиты: ИПЭС КНЦ РАН. 51 с.
- Макеева А.П., Емельянова Н.Г., Белова Н.В., Рябов И.Н. 1994. Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеварийный период. 2. Развитие воспроизводительной системы у потомства первого поколения // Вопросы ихтиологии. Т.34. №5. С.681–696.

Микодина Е.В., Коваленко С.А., Демьянов Т.В. 2000. Исследование тихоокеанских лососей в северо-восточной части Охотского моря в районе нефтяных и газовых разработок // Аналитическая и реферативная информация ВНИЭРХ. Рыбное хозяйство. Сер. Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Вып.3. С.36–49.

Микодина Е.В., Пукова Н.В., Бойко И.А., Коваленко С.А. 2000. Анатомические аномалии половых желез у тихоокеанских лососей в разных регионах Дальнего Востока // Материалы Всероссийской Конференции по воспроизводству ценных видов рыб (в печати).

Моисеенко Т.И. 2000. Морфофизиологические перестройки организма рыб под влиянием загрязнения (в свете теории С.С. Шварца) // Экология. №6. С.463–472.

Моисеенко Т.И., Лукин А.А. 1999. Патологии рыб в загрязненных районах Субарктики и их диагностика // Вопросы ихтиологии. Т.39. №4. С.535–547.

Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: ГосНИОРХ. 102 с.

Немировская И.А. 1997. Углеводороды воды, взвеси и донных осадков Охотского моря (распределение, формы, миграции, генезис) // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: изд-во ВНИРО. С.172–179.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М.А., Максимов С.В., Медников Б.М., Пичугин М.Ю., Савоскул С.П., Чеботарева Ю.В., Павлов С.Д. 1999. Разнообразие рыб Таймыра: систематика, экология, структура видов, как основа биоразнообразия в высоких широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия. М.: Наука. 207 с.

Решетников Ю.С., Попова О.А. 1995. Оценка состояния пресноводных экосистем по состоянию рыбной части сообщества // Проблемы экологии и рационального природопользования Северо-Запада России и Псковской области. Псков: Псковский государственный педагогический институт С.41–52.

Решетников Ю.С., Попова О.А., Кашулин Н.А. и др. 1999. Оценка благополучия рыбной части водного сообщества по результатам морфо-патологического анализа // Успехи современной биологии. Т.119. №2. С.165–177.

Савваитова К.А., Чеботарева Ю.В., Пичугин М.Ю., Максимов С.В. 1995. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды // Вопросы ихтиологии Т.35. Вып.2. С.182–184.

Савваитова К.А., Савоскул С.П., Чеботарева Ю.В. 1998. Нарушение гаметогенеза у самцов рыб в неблагоприятных экологических условиях Норило-Пясинских озер Таймыра // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И.Кулаева и его последователей. М.: МГУ. С.287–296.

Сахалинрыбвод. 1997. Отчет по рыбоводству за 1997 год. Южно-Сахалинск. 106 с.

Селюков А.Г., Мосеевский А.С., Коев А.В., Токарев И.Н. 1994. Состояние жизненно важных органов сиговых рыб в условиях интенсивного загрязнения Оби и проблема сохранения их биопотенциала // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Материалы V Всероссийского совещания СПб. С.125–127.

Соколова С.А., Старцева А.И., Моисейченко Г.В., Черкашин С.А. 1997. Исследование воды и донных отложений в Охотском море методом биотестирования // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: изд-во ВНИРО. С.167–172.

Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Папченкова Г.А. 1999. Влияние токсических веществ в период эмбриогенеза на выживаемость, линейно-весовые показатели и формирование гонад сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* // Вопросы ихтиологии. Т.39. №3. С.401–409.

Турдаков А.Ф. 1972. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе: Илим. 280 с.

Чеботарева Ю.В. 1996. Аномалии в строении рыб Норило-Пясинской водной системы (Таймыр) как показатели состояния окружающей среды. Автореф. дисс на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.

Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П., Савваитова К.А. 1997. Аномалии в строении воспроизводительной системы самок рыб Норило-Пясинских водоемов Таймыра // Вопросы ихтиологии. Т.37. №2. С.217–223.

Черфас Н.Б. 1962. Радиационное поражение гонад карпа // Вопросы ихтиологии. Т.2. Вып.1 (22). С.104–115.

Шарова Ю.Н., Лукин А.А. 2000. Система воспроизводства сига *Coregonus lavaretus* в условиях многофакторного загрязнения // Вопросы ихтиологии. Т.40. №3. С.425–428.

Klovatch N.V. 2000. Tissue degeneration in chum salmon and carrying capacity of the North Pacific Ocean // NPAFC. Bull. N.2. P.83–88.

Mikodina E.V., Klovach N.V., Pukova N.V. 1999. Muscle and gonad abnormalities in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during sea period // Abstr. 9th Int. Conf. «Diseases of fish and shellfish», 19–24 Sept., Rhodes, Greece. P.033.

Mikodina E.V., Pukova N.V., Klovach N.V., Sedova M.A., Boiko I.A., Flejshans M. 2000. Anatomical abnormalities of testis in mature salmonids from the Sea of Okhotsk basin rivers // Proc. IV Ceskou Icht. Konf. 10–12 kvetna, Vodnany, Czech Resp. P.258–261.

УДК 597.553.2:597-14

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОТКЛОНЕНИЯ В СТРОЕНИИ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ У ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ ТАУЙСКОЙ ГРУППЫ РЕК

И.А. Бойко (МагаданНИРО)

Экосистемы многих водоемов России в результате усиливающегося на современном этапе антропогенного воздействия трансформируются. Усугубляет ситуацию наличие кумулятивного эффекта всего многообразия сочетаний различных видов воздействий на среду и ее компоненты [Савваитова и др., 1995]. В последнее время у разных видов рыб из различных водоемов возросла встречаемость аномалий в строении внешних и внутренних органов. Выделяют ряд причин, которые могут вызывать те или иные изменения в строении функционально важных органов рыб, способствовать возникновению фенотипических отклонений: загрязнение окружающей среды [Салменкова, 1994; Савваитова и др., 1995; Шатуновский и др., 1996; Чеботарева и др., 1997], нарушение генетического разнообразия (имбридинг) в результате неправильного ведения рыболовства и браконьерства [Алтухов, 1994; Савваитова и др., 1995], негативные последствия рыбозаведения [Алтухов, 1994].

Водоемы Магаданской области не являются исключением и также подвергаются различным антропогенным воздействиям, которые вызывают изменения в структуре популяций рыб [Макоедов и др., 1994; Рогатных и др., 1994; Волобуев, Тюрин, 1995; Бачевская, Пустовойт, 1996].

Нарушения в строении тихоокеанских лососей из рек Магаданской области начали отмечать во второй половине 90-х годов XX столетия [Бойко, 1999]. Несколько позднее ВНИРО и МоТИНРО при изучении половых желез у лососевых из смешанных и естественных популяций рек острова Сахалин и Магаданской области обнаружили, что семенники самцов кеты из всех исследованных рек Магаданской области (Яна и Тауй) и Сахалина (Тымь, Пиленга, Ударница и Калининка) имели перетяжки, добавочные доли, недоразвитие каудальной части гонады, перехлесты гонад вокруг своей оси в одном или нескольких участках, обширные кровоизлияния [Mikodina et al., 2000].

Цель настоящей работы — изучение нарушений в строении внешних и внутренних органов, которые наблюдаются у разных видов тихоокеанских лососей из естественных и смешанных популяций трех рек Магаданской области, подвергающихся антропогенному воздействию различной интенсивности.

Материал и методы. Материал для настоящей работы собирали в 1993–1999 гг. в реках Армань, Яна и Тауй Магаданской области. Исследовано 1061 экз. кеты, 1000 экз. горбуши, 526 экз. кижуча. При проведении патолого-анатомического анализа были использованы рекомендации В.С. Кирпичникова [1987], К.А. Савваитовой с соавторами [1995], Шатуновского с соавторами [1996]. Регистрировали и систематизировали аномалии в строении внутренних органов, нарушения внешней морфологии и другие патологические изменения у лососей Магаданской области.

Автор выражает благодарность студентам-дипломникам, участвовавшим в выполнении этого исследования — Новиковой Л., Ерохиной О., Головиной И.

Межгодовая динамика отклонений от нормального строения у кеты, горбуши, кижуча реки Яна

Год	N, экз.	Число случаев	Отклонения в строении		
Кета					
<i>Фенодевианты</i>					
1998	300	1	Деформированный левый грудной плавник		
		1	Деформированные лучи брюшного плавника		
				<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
		26	Стяжки на обеих гонадах		
		3	Стяжка на правой гонаде		
		15	Стяжка на левой гонаде		
		2	Стяжка на гонаде в месте выхода спермы		
		1	Гонада недоразвита		
		1	Печень бледная		
		1	Вкрапления жира в печени		
		1	Складки на гонаде с опухолевыми образованиями		
		1	Гонады, сросшиеся с кишечником		
		1	Ястыки бледные, резорбция		
		1	Правый ястык больше левого в два раза		
		1	Бугристая левая гонада		
		1	Сердце с белыми вкраплениями		
		<i>Фенодевианты</i>			
1999	661	1	Справа сросшиеся жаберные лучи		
		1	Сросшиеся брюшные плавники		
		1	Искривление правого грудного плавника		
		1	Сросшиеся лучи правого брюшного плавника		
				<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
		39	Стяжка на обеих гонадах		
		99	Складка на гонаде		
		7	Деформированный ястык		
		22	Перетяжка на гонаде		
		2	Резорбция икры		
		6	Кишечник, приросший к брюшине		
		2	Пилорические придатки, приросшие к брюшине		
		1	На печени жировые включения		
		1	Гематома на печени		
		1	Морщинистость гонады		
		1	Разрушенная печень		
		1	Кровоизлияние в полости		
Горбуша					
1998	300	4	Стяжка на правой гонаде		
		3	Резорбция икры		
		1	Стяжки на обеих гонадах		
		1	Недоразвитая левая гонада		
		2	Недоразвитый левый ястык		
1999	500	1	Уродливая форма левого ястыка		
		42	Стяжки на обеих гонадах		
		5	Деформированная гонада		
		1	Икра с жировыми включениями		
		5	Перетяжка на гонаде		
		1	Кишечник, приросший к брюшине		
		1	Жировые включения на печени		
		13	Складка на гонаде		
		1	Деформированный ястык		
		1	Гонады неправильной формы		
		2	Резорбция икры		
		Кижуч			
		1998	226	17	Стяжки на гонадах
5	Резорбция икры				
1	Деформированный ястык				
1999	300	2	Недоразвитый ястык		
		57	Складки на гонадах		
		6	Перетяжки на гонадах		
		18	Стяжки на гонадах		
		1	Печень разрушена		
		1	Резорбция икры		
		1	Жировые включения на печени		
		1	Кровоизлияние в мозг		

Результаты. Аномалии строения лососей из реки Яны. До 1998 г. популяции лососей (кеты, кижуча, горбуши) реки Яны являлись природными с естественным типом воспроизводства. В 1995 г. с Янского рыбопроизводного завода, который расположен на берегу Яны, был осуществлен первый выпуск молоди кеты. Для закладки оплодотворенной икры на инкубацию были использованы половые продукты производителей кеты «родной» реки. В 1998 г. популяция кеты Яны была отнесена к типу природных, затронутых рыбоводными мероприятиями, т.к. в 1998 г. был установлен факт возврата заводской кеты поколения 1995 г. (возраст 3+) в смешанных подходах производителей по меткам на отолитах. В 1999 г. отмечен возврат заводской кеты поколения 1996 г. (возраст 3+), трансплантированной из природной популяции-донора реки Челомджа (притока реки Тауй). С 1999 г. популяция кеты Яны считается смешанной.

Популяции горбуши и кижуча Яны являются пока естественными, затронутыми рыбоводными мероприятиями.

Для Яны (от устья до верховьев) характерно наличие большого количества протоков, большинство из них нерестовые. К сожалению, провести обследование нерестилищ не представилось возможным. О фактах браконьерства выше по течению реки от места контрольного лова свидетельствует наличие в уловах «поротой» рыбы. При проведении контрольных заметов на плесах у нерестилищ было отмечено, что соотношение полов аномально: самок было 20–40%, особенно в утренних уловах, т. е. в ночное время нерестилища активно облавливались браконьерами. Из вышеизложенного следует, что популяции лососей Яны подвергаются двум факторам антропогенного воздействия: прессу промысла (в том числе и незаконного) и влиянию рыбоводных мероприятий.

В результате исследований выяснено, что наиболее часто встречающимися аномалиями в строении внешних и внутренних органов у кеты Яны являются стяжки на обеих гонадах, а также деформация ястыков и резорбция икры; у горбуши и кижуча — стяжки на гонадах, резорбция икры (табл. 1). Остальные аномалии единичны.

Обнаруженные перетяжки на гонадах самцов сохраняются в течение всего периода созревания. Они механически препятствуют выходу спермы из большей части гонады. Репродуктивный потенциал популяций, таким образом, имеет тенденцию к снижению.

У кеты число рыб с отклонениями в строении внутренних органов почти в 5 раз больше, чем у кижуча (см. табл. 4–6) наибольшее число аномалий в строении внутренних и внешних органов было у кеты в 1998 г. в возрасте — 3+; в 1999 г. — в возрасте 4+. В улове присутствовали производители, выпущенные с рыбопроизводного завода. На данном этапе исследований можно только предположить, что популяция кеты реки Яны несет большую антропогенную нагрузку, чем популяции горбуши и кижуча.

Сравнительный анализ по 2-м годам исследований выявил, что в 1999 г. у лососей 3-х исследованных видов рыб с отклонениями от нормального строения стало больше, чем было в 1998 г.: у кеты — в 2,5 раза, у горбуши — 4 раза, у кижуча — в 2,5 раза (табл. 2).

В 1998 г. у кеты доля особей с гельминтами была равна 38%, в 1999 г. — 35%. У кижуча в 1999 г. рыб, пораженных гельминтами, было обнаружено почти в 9 раз больше, чем в 1998 г. (49,3 и 5,6% соответственно). У горбуши Яны выявлены единичные случаи сапролегниоза. Следует отметить, что в 1998–1999 гг. у кеты Яны отмечены некоторые изменения морфологических показателей: в 1999 г. средняя масса кеты (3,19 кг) была меньше минимальной средне-

Таблица 2
Отклонения от нормального строения у лососей реки Яны, % от общего количества исследованных рыб

Год	N, экз.	Число рыб с отклонениями от нормального строения	
		экз.	%
<i>Кета</i>			
1998	300	31	10,3
1999	661	182	27,5
<i>Горбуша</i>			
1998	300	12	4
1999	500	72	14,4
<i>Кижуч</i>			
1998	226	25	11
1999	300	85	28,3

многолетней (3,22 кг); доля самок (58%) превышала максимальное среднелетнее значение (56,4%) [Бойко, 1999].

В 1999 г. у производителей кеты Яны отмечено ухудшение некоторых критериев стабильности развития, которые косвенно могут отражать уменьшение генетического разнообразия. В результате отмечены согласованные изменения в сторону увеличения всех рассматриваемых интегральных показателей (уровней ФА флуктуирующей асимметрии, грудных и брюшных плавников, асимметричного проявления на признак, числа мелких фенотипических отклонений в развитии внутренних органов). На основании этих исследований состояние популяции кеты Яны было оценено как неудовлетворительное.

Аномалии строения лососей из реки Тауй. Популяции лососей реки Тауй являются естественными. В результате исследований отмечено, что у кеты Тауя в 1999 г. наиболее часто встречающиеся аномалии в строении внутренних органов — складки и стяжки на гонадах. Отмечено наличие фенотипических отклонений: сросшиеся жаберные лучи (1%), недоразвитый брюшной плавник (1%) (табл. 3).

Таблица 3

Отклонения от нормального строения, выявленные у кеты и горбуши реки Тауй

Год	N, экз.	Число случаев	Типы отклонений
Кета			
<i>Фенотипические отклонения</i>			
1999	100	1	Дефективный левый плавник
		1	Недоразвитый брюшной плавник
		1	Сросшиеся жаберные лучи
		<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
		5	Кишечник, приросший к брюшине
		17	Складка на гонадах
		6	Стяжка на гонаде
Горбуша			
<i>Фенотипические отклонения</i>			
1998	100	1	Деформированный анальный плавник
		3	16-й луч анального плавника раздвоен
		2	14-й луч анального плавника раздвоен
		<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
		3	Стяжки на обеих гонадах
		9	Стяжка на правой гонаде
		4	Стяжка на левой гонаде
		3	Деформированный ястык
		1	Патология печени
		1	Деформированная правая гонада
2	Недоразвитые левая и правая гонады		
<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>			
1999	100	17	Стяжки на гонадах
		2	Печень с жировыми включениями

Таблица 4
Динамика отклонений от нормального строения у лососей реки Тауй по годам, %

Год	N, экз.	Количество рыб с отклонениями	
		экз.	%
<i>Горбуша</i>			
1998	100	29	29
1999	100	19	19
<i>Кета</i>			
1999	100	28	28

У горбуши Тауя также наиболее часто встречающиеся нарушения — стяжки на гонадах и деформация ястыка. Отмечено, что в 1999 г. рыб с отклонениями от нормального строения стало меньше, чем в 1998 г. Сравнение показывает, что у кеты Тауя в 1999 г. рыб с отклонениями от нормального строения было в 1,5 раза больше, чем у горбуши (табл. 4).

В 1998 г. у 8% самок горбуши реки Тауй выявлены случаи наличия гельминтов в икре (см. табл. 4). Отмечено существенное уменьшение числа гельминтозных рыб горбуши в 1999 г. (2%) по сравнению с 1998 г. (32%). В 1999 г. у кеты рыб с гельминтами было в 8 раз больше, чем у горбуши: 16 и 2% соответственно.

Аномалии строения органов и тканей лососей из реки Армань. Популяции лососей реки Армань являются смешанными. На Арманском заводе первая закладка икры кеты на инкубацию была проведена в 1985 г. (популяции — дозоры — Яма и Туманы). Первую реакцию со стороны популяции можно было ожидать при возврате производителей в 1989 г., т.е. кету Армани можно относить к смешанной популяции, начиная с поколения 1989 г.

В результате проведенного биологического мониторинга в течение 1993–1997 гг. были обнаружены многочисленные аномалии в строении внутренних органов кеты и горбуши, в том числе изменения размеров и массы икры, стяжки на гонадах, недоразвитые гонады и др. (табл. 5–7).

Таблица 5

Типы и количество отклонений от нормального строения у кеты и горбуши реки Армань (1993–1997 гг.)

Год	№, экз.	Число случаев	Типы отклонений
Кета			
1993	629	<i>Фенодевианты</i>	
		2	Отсутствует правый брюшной плавник
		1	Недоразвит правый брюшной плавник
		1	Недоразвит правый грудной плавник
		<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
		1	Изменение размеров и массы икры
		2	Недоразвита левая гонада
		1	Недоразвита правая гонада
1994	400	5	Врастание кишечника в брюшную полость
		<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
1995	178	1	Асимметричное развитие гонад (одна больше другой)
		<i>Фенодевианты</i>	
1996	256	1	Деформация жаберных лучей
		2	Карликовая форма тела
		<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
1997	105	1	Врастание кишечника в брюшную полость
		<i>Фенодевианты</i>	
		4	Деформация жаберных лучей
		1	Деформация первого луча левого брюшного плавника
		<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
		36	Стяжки на гонадах
		1	Недоразвитая гонада
1	Изменение размеров и массы икры		
1996	300	5	Нарушение окраски и структуры печени
		Горбуша	
		<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
		1	Не развита одна из гонад
		1	Изменение размеров и массы икры
1997	225	<i>Аномалии в строении внутренних органов</i>	
		5	Стяжки на гонадах
		3	Нарушение окраски и структуры печени

Межгодовая динамика доли отклонений от нормального строения у кеты и горбуши представлена в табл. 7. В 1997 г. в выборке горбуши 3,6% рыб имели отклонения от нормального строения — это в 12 раз больше, чем в 1996 г. Отмечена тенденция к увеличению рыб с нарушениями: у кеты в 1993 г. 0,8%; в 1994 г. — 0,25%, в 1996 г. — 0,1%, а в 1997 г. — 3,1%. Тот же вывод относится и к горбуше, у которой доля аномалий в 1997 г. была в 7,5 раз больше, чем в 1996 г. (соответственно 0,2 и 1,5%). Анализ результатов проведенных исследований также позволил сделать вывод о неблагоприятном состоянии популяций лососей (кеты, горбуши) реки Армань.

В 1998 г. у 8% самок горбуши реки Тауй выявлены случаи наличия гельминтов в икре (см. табл. 4). Отмечено существенное уменьшение числа гельминтозных рыб горбуши в 1999 г. (2%) по сравнению с их числом в 1998 г. (32%).

Отклонения от нормального строения у кеты и горбуши реки Армань в 1993–1997 гг., %

Год	N, экз.	Возраст рыб	Тип отклонений						
			Фенодевианты		Аномалии в строении внутренних органов		Оба типа отклонений		
			число случаев	%	число случаев	%	число случаев	%	
<i>Кета</i>									
1993	629	2+	–	–	–	–	–	–	–
		3+	–	–	2	0,3	2	0,3	–
		4+	4	0,6	7	1,1	11	1,7	–
		5+	–	–	–	–	–	–	–
								Всего: 13	2,1
1994	400	2+	–	–	–	–	–	–	–
		3+	–	–	–	–	–	–	–
		4+	–	–	–	–	–	–	–
		5+	–	–	1	0,3	1	0,3	–
								Всего: 1	0,3
1995	178	2+	–	–	–	–	–	–	–
		3+	1	0,6	–	–	1	0,6	–
		4+	1	0,6	–	–	1	0,6	–
		5+	–	–	–	–	–	–	–
								Всего: 2	1,1
1996	256	2+	–	–	–	–	–	–	–
		3+	–	–	–	–	–	–	–
		4+	–	–	–	–	–	–	–
		5+	–	–	1	0,4	1	0,4	–
								Всего: 1	0,4
1997	105	2+	–	–	9	8,5	9	8,5	–
		3+	1	1,0	21	20	22	21	–
		4+	–	–	8	7,6	8	7,6	–
		5+	4	3,8	4	3,8	8	7,6	–
		6+	–	–	1	1	1	1	–
								Всего: 48	46
<i>Горбуша</i>									
1996	300	1+	–	–	1	0,3	1	0,3	–
1997	225	1+	–	–	8	3,6	8	3,6	–

Таблица 7
Межгодовая динамика отклонений от нормального строения у кеты и горбуши реки Армань

Год	N, экз.	Число рыб с отклонениями от нормального строения	
		экз.	%
<i>Кета</i>			
1993	629	13	2
1994	400	1	0,25
1995	178	2	1,12
1996	256	1	0,39
1997	105	48	45,7
<i>Горбуша</i>			
1996	300	1	0,3
1997	225	8	3,55

В 1999 г. у кеты рыб с гельминтами было в 8 раз больше, чем у горбуши: 16% и 2% соответственно.

Сравнительный анализ качественного состояния лососей из естественных и смешанных популяций. Сравнительный анализ материалов, полученных в 1993–1999 гг. в 3-х реках Магаданской области с естественными и смешанными популяциями 3-х видов тихоокеанских лососей позволяет отметить тенденцию к увеличению числа патологических отклонений в их строении в смешанных популяциях видов (табл. 8). Так, в смешанной популяции кеты реки Яна в 1999 г. по сравнению с 1998 г. отмечено значительное увеличение числа особей с отклонениями от нормального строения — с 10,3 до 27,5%. Однако в

Сравнительная характеристика различных патологических отклонений у лососей из популяций рек Магаданской области разного типа

Река	Тип популяции	Год	Отклонения от нормального строения, % от количества исследованных рыб	Гельминтоз, % от количества исследованных рыб
<i>Кета</i>				
Армань	Смешанная	1993	2,0	
		1994	0,3	
		1995	1,1	6,7
		1996	0,4	18
		1997	45,7	22,8
Яна	Естественная, затронутая рыболовными мероприятиями	1998	10,3	38
	Смешанная	1999	27,5	35
Тауй	Естественная	1999	28	16
<i>Горбуша</i>				
Армань	Смешанная	1996	0,3	1,6
		1997	3,6	4
Яна	Естественная	1998	4	1,6
		1999	14,4	1,2
Тауй	“	1998	29	32 (8)
		1999	19	2
<i>Кижуч</i>				
Яна	“	1998	11	5,6
		1999	28,3	49,3

этом году доля особей с отклонениями от нормального строения у кеты смешанной популяции Яны (27,5%), кижуча естественной популяции Яны (28,3%) и кеты естественной популяции реки Тауй (28%) была примерно одинаковой. За все годы исследований (1996–1999 гг.) наибольшее количество аномалий в строении внутренних и внешних органов было отмечено у горбуши естественной популяции реки Тауй. Особей с патологическими нарушениями у горбуши реки Тауй в 1999 г. было в 1,4 раза больше, чем у горбуши реки Яна.

На состояние лососей в популяциях разного типа влияет ряд факторов. В естественных популяциях оно зависит от промысловой нагрузки на реках, в море и незаконного промысла. При этих факторах возникает вероятность селективного лова и, следовательно, нарушение эколого-генетической структуры стад. Негативное влияние на эти популяции оказывает также систематическое изъятие генетического материала (перевозки искусственно оплодотворенной икры) [Дирин, 1995; Горбачева и др., 1996]. Состояние лососевых рыб индустриальной популяции зависит только от проводимых рыболовных мероприятий. Смешанные популяции несут максимальную нагрузку — на них влияют все факторы. Наряду с отмеченными выше факторами, у лососевых отклонения в строении органов, зараженность паразитами, грибковые заболевания и травматизация, по нашему мнению, также являются отражением усиления антропогенной нагрузки, воздействующей в большей степени на популяции кеты, чем горбуши и кижуча.

Наличие аномалий семенников тихоокеанских лососей интерпретируется с двух точек зрения: адаптивной нормы и патологии, вызванной неблагоприятными внешними воздействиями различного типа, такими как искусственное воспроизводство и антропогенное загрязнение водной среды. Высказано предположение, что наиболее вероятной причиной появления аномалий гонад у самцов является хроническое воздействие на рыб в их раннем онтогенезе не остро

токсичных концентраций водных поллютантов [Mikodina et al., 2000], что подтверждается экспериментальными данными других исследователей, изучавших влияние различных токсикантов на плотву в период эмбриогенеза [Таликина и др., 1999].

З а к л ю ч е н и е . В настоящее время в реках Магаданской области существует 3 типа популяций лососей — естественные и смешанные, а также индустриальная популяция кеты, искусственно созданная в реке Кулькuty, где кеты никогда не было. Эти популяции несут различную антропогенную нагрузку, которая определяется суммой факторов воздействия и является специфичной для каждого типа популяций [Бойко, 1999]. Состояние естественных популяций зависит от промысловой нагрузки на реках, в море, незаконного промысла — при этих факторах возникает вероятность селективного лова, и, следовательно, нарушения эколого-генетической структуры стад. На природные популяции-доноры, кроме пресса промысла и браконьерства, негативное влияние оказывает систематическое изъятие генетического материала (перевозки искусственно оплодотворенной икры). Состояние индустриальной популяции зависит только от проводимых рыбоводных мероприятий. Смешанные популяции несут максимальную нагрузку — на них влияют все факторы [Бойко, 1999]. Усиливающиеся антропогенные воздействия на качество водоемов и увеличение интенсивности промысла сопряжены со снижением численности лососевых [Пономарев и др., 1997; Селюков, 1997]. Аномалии внешнего строения и внутренних органов лососей могут являться факторами, способствующими снижению их численности.

Среди лососей рек Магаданской области наиболее часто встречающиеся аномалии в строении внешних и внутренних органов рыб — это перетяжки и стяжки на обеих гонадах, деформация ястыков и резорбция икры (у кеты), а у других видов — стяжки на гонадах и резорбция икры (у горбуши и кижуча). У кеты естественной популяции реки Тауй также наиболее часто встречающиеся аномалии в строении внутренних органов — складки и стяжки на гонадах. В 1999 г. кеты с отклонениями от нормального строения было в 1,5 раза больше, чем горбуши. В естественной популяции кеты реки Яна (1998 г.) доля кеты с нарушениями была в 5 раз больше, чем доля горбуши и в 2 раза больше, чем доля кижуча. В смешанной популяции кеты реки Яна (1999 г.) число рыб с нарушениями у кеты и кижуча было примерно одинаковым, но в 2 раза больше, чем у горбуши. Число лососей Яны с отклонениями от нормального строения в 1999 г. (смешанная популяция) стало больше, чем в 1998 г. (естественная популяция): у кеты в 2,5 раза, у горбуши в 4 раза, у кижуча в 2,5 раза. У кеты смешанной популяции реки Армань встречается в 5,5 раз больше рыб с отклонениями от нормального строения, чем у горбуши. За период с 1993 по 1999 г. самое большое количество рыб, зараженных гельминтами, отмечено у кижуча Яны в 1999 г. — 49,3%. Их было в 9 раз больше, чем в 1998 г. Гельминтозные особи встречались и у кеты во всех реках. У 8% самок горбуши реки Тауй выявлено наличие гельминтов в икре.

ЛИТЕРАТУРА

Акимова Н.В., Рубан Г.И. 1997. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых (Acipenseridae) при антропогенном воздействии // Тезисы докладов Первого конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО. С.138.

Алтухов Ю.П. 1994. Генетические последствия селективного рыболовства // Генетика. Т.30. №1. С.5–21.

Бачевская Л.Т., Пустовойт С.П. 1996. Генетическое разнообразие популяций кеты из рек северного побережья Охотского моря и его изменение в условиях естественного и искусственного воспроизводства // Вопросы ихтиологии. Т.36. №5. С.660–666.

Бойко И.А. 1999. Результаты мониторинга флуктуирующей асимметрии, проводимого для оценки состояния естественных, смешанных и индустриальной популяций кеты водоемов Магаданской области в 1997–1998 гг. // Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей. Сборник научных докладов Российско-американской конференции по сохранению лососевых. Хабаровск, сентябрь 1999. С.26–34.

Бойко Н.Е. 1996. Обонятельный импринтинг и влияние антропогенных факторов на поведение молоди осетра // Сборник научных трудов АзНИИРХ. С.278–289.

- Волобуев В.В., Тюрин В.В.* 1995. Современное состояние запасов кеты материкового побережья Охотского моря // Вопросы ихтиологии. Т.35. №5. С.608–612.
- Горбачева Л.Т., Исаева Л.Н., Дагли Е.В., Чихачева В.П., Воробьева О.А.* 1996. Влияние антропогенного загрязнения на результаты искусственного разведения осетровых рыб // Труды АЗНИИРХ. Ростов на Дону. С.209–297.
- Дирин Д.К.* 1995. Негативное влияние существующей биотехники на структуру популяции атлантического лосося // Тезисы докладов Международного Симпозиума по марикультуре. Краснодар-Небуг. М. С.53–55.
- Кирпичников В.С.* 1987. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука. С.171–175.
- Пономарев В.И., Юркин О.М., Юркина Н.С.* 1997. Современное состояние популяций лососевидных рыб р.Уса // Тезисы Докладов Первого конгресса ихтиологов России (Астрахань, сентябрь 1997 г.). М.: ВНИРО. С.129.
- Савваитова К.А., Чеботарева Ю.В., Пичугин М.Ю., Максимов С.В.* 1995. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды // Вопросы ихтиологии. Т.35. №2. С.182–188.
- Салменкова Е.А.* 1994. Внутривидовое генетическое разнообразие лососевых и его изменение под влиянием антропогенных воздействий. С.-П.: Наука. С.???
- Селюков А.Г.* 1997. Состояние репродуктивной системы и печени рыб в условиях загрязнения Обь-Иртышского бассейна // Тезисы докладов Первого конгресса ихтиологов России (Астрахань, сентябрь, 1997 г.). М.: ВНИРО. С.130.
- Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Папченкова Г.А.* 1999. Влияние токсических веществ в период эмбриогенеза на выживаемость, линейно-весовые показатели и формирование гонад сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* // Вопросы ихтиологии. Т.39. №3. С.401–409.
- Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П., Савваитова К.А.* 1997. Аномалии в строении воспроизводительной системы самок рыб Норило-Пясинских водоемов Таймыра // Вопросы ихтиологии. Т.37. №2. С.217–223.
- Шатуновский М.И., Акимова Н.В., Рубан Г.И.* 1996. Реакция воспроизводительной системы рыб на антропогенные воздействия // Вопросы ихтиологии. Т.36. №2. С.229–238.
- Mikodina E.V., Pukova N.V., Klovač N.V., Sedova M.A., Boiko I.G., Flajčhans M.* 2000. Anatomické anomalie gonad mličkaču adultních lososů z rek vlevajících se do Ochotského moře (Anatomical abnormalities of testis in marine salmonids from the Okhotsk basin rivers) // Sborník referátů ze IV České ichtyologické konference, Vodrány, 10–12 května 2000. S.258–261.

УДК 597.442:597.553.2:577.112:577.114:577.115:577.118

БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДИКОЙ И ЗАВОДСКОЙ МОЛОДИ ОСЕННЕЙ КЕТЫ, КАЛУГИ И ОСЕТРА

Т.С. Крупина (Хабаровский госуниверситет)

Изучение биохимических особенностей рыб на ранних этапах онтогенеза имеет большое значение, поскольку функциональные свойства взрослого организма определяются этими ранними этапами развития. В настоящее время к естественному воспроизводству многих видов рыб добавляется искусственное разведение их на рыбопроизводных заводах, где выращиваемая молодь подкармливается дополнительно, что, видимо, должно сказываться на изменении ее жизнеспособности и приспособляемости к условиям внешней среды.

О приспособляемости мальков к условиям внешней среды могут говорить многие биохимические показатели, определяющие их адаптационную пластичность. Большинство биохимических адаптаций, обеспечивающих нормальный жизненный процесс, сводится к определенным видам молекулярных механизмов: меняются типы макромолекул в той или иной части организма, их количество и концентрация или происходит адаптивная регуляция функций макромолекул.

Основной целью настоящей работы является оценка биохимических особенностей: 1) молоди осенней кеты в динамике и в различных условиях обитания, определяющих ее адаптационную пластичность; 2) молоди калуги в зависимости от характера кормления; 3) молоди осетра в зависимости от плотности посадки.

В данной работе разрешались следующие задачи:

провести широкое сравнительное изучение количественной изменчивости отдельных биохимических показателей мальков рыб: сухое вещество, зола, жир, азот, общий белок, гликоген печени, перекисное число жиров, хлориды жаберной жидкости;

исследовать количественное содержание ненасыщенных жирных кислот, входящих в состав липидов (олеиновой, линолевой, линоленовой), и насыщенной (пальмитиновой);

изучить влияние некоторых кормов на характер изменения отдельных биохимических показателей молоди калуги в условиях искусственного воспроизводства на рыбопроизводных заводах Хабаровского края.

М а т е р и а л и м е т о д и к и . Для биохимического анализа была взята дикая молодь осенней кеты, выловленная в районе Анюя в течение апреля – июня (30.04; 14.05; 26.05 и 07.06). Пробы дикой молоди осенней кеты от 26 мая и 7 июня характеризуют начало ската молоди и его активный период. Исследовали также заводскую молодь, взятую с Тепловского и Биджанского заводов 27.04.99.

Для сравнительного изучения биохимических показателей молоди калуги были взяты мальки из различных лотков, отличающихся характером кормления в течение июля – августа. В лотке №1 мальки получали только комбикорм в течение всего эксперимента, в лотке №4 — корм, состоящий из трубочника, в течение июля, а с 31 июля их корм включал добавки комбикорма. В лотке №7

мальки калуги в течение 2-х месяцев получали смешанный корм (трубочник и комбикорм).

В эксперимент были включены мальки осетра в возрасте 43 дней, выращиваемые в лотках №9 и 10, отличающихся плотностью посадки (от 5,5 до 3,5 тыс. экз/м²).

Комбикорма, использованные для кормления мальков калуги и осетра, были охарактеризованы как *стартовые* и *местные*.

Определение сухого вещества и золы. Сухое вещество в образцах мальков определяли гравиметрическим методом. Для этого навеску от 80 до 150 мг измельченных мышц мальков, взятых, в основном, со стороны спинной части, высушивали в сушильном шкафу при температуре 100–105 °С до постоянной массы, а затем сжигали в муфельной печи при температуре 400–500 °С до превращения ткани в светлую, иногда окрашенную золу. По разнице масс определяли в процентах массу сухого вещества (золы).

Определение азота и общего белка. Азот и общий белок определяли по методу Кьельдаля, основанному на деструкции органического вещества в присутствии медного купороса, сульфата калия и пероксида водорода. При этом азот органических соединений сразу освобождается в виде аммиака, улавливаемого титрованным раствором соляной кислоты. Содержание белка в биологическом препарате находили путем умножения процентного содержания азота в образце на коэффициент 6,25.

Определение гликогена. Для определения гликогена в печени брали навеску измельченной печени (около 50–100 мг), помещали ее в пробирку, добавляли 1 мл 30%-ного раствора КОН и 20 мин выдерживали на кипящей водяной бане. Горячие растворы охлаждали, разводили до объема 5 мл дистиллированной водой, добавляли 0,5 мл спиртового раствора дифениламина и нагревали на водяной бане в течение 10 мин. Пробы охлаждали и фотометрировали против холостой пробы при 600 нм на ФЭКе. Такую же цветную реакцию проводили с раствором глюкозы для построения калибровочной кривой. Для расчета содержания гликогена по калибровочному графику количество глюкозы делят на коэффициент 1,01, который отражает соотношение молярной массы глюкозы к молярной массе глюкозного остатка в гликогене.

Определение жира в теле мальков рыб. Для определения жира использовали метод, основанный на экстракции липидов ацетоном и смесью растворителей — эфира и этанола (1:1).

Навеску ткани рыб (0,2–0,4 г) измельчали, добавляли безводный Na₂SO₄ и хорошо растирали в ступке пестиком до однородной массы. Сухую массу из ступки ложкой переносили в колбу и заливали 2–3-кратным объемом смеси эфира с этанолом. После настаивания в течение суток раствор отфильтровывали через бумажный фильтр, остаток снова заливали смесью растворителей для полной экстракции. После испарения растворителя остаток взвешивали на аналитических весах и определяли содержание жира:

$$\text{Жирность, \%} = (\text{сухой остаток, г} / \text{навеска рыбы, г}) \cdot 100\%.$$

Определение перекисного числа жиров. Перекисное число (п.ч.) характеризует содержание в жире перекисных соединений, способных при определенных условиях выделять йод из подкисленного раствора йодистого калия. Для этого навеску жира массой 0,02–0,03 г растворяют в 10 мл смеси ледяной уксусной кислоты с дихлорэтаном (2:1). Затем в колбу вливают 1 мл насыщенного водного раствора йодистого калия. После этого колбу закрывают притертой пробкой и оставляют стоять в течение 20 мин в темном месте. Затем в колбу вливают 25 мл свежепрокипяченной и охлажденной воды, 1,5 мл 1%-ного раствора крахмала и оттитровывают выделившийся йод 0,002н раствором тиосульфата натрия (9Na₂S₂O₃).

В таких же условиях ставили контрольный опыт. Раствор Na₂S₂O₃ готовили из фиксаля. Перекисное число определяли по формуле

$$\text{п.ч.} = (a_1 - a) \cdot 0,02538/A,$$

где a_1 и a — количество 0,002н раствора тиосульфата, израсходованного на титрование йода в опытах с навеской жира (a_1) и контрольном (a); A — навеска исследуемого жира.

Определение хлоридов. Количественное определение хлоридов проводили по методу Мора, основанному на осаждении хлора титрованным раствором азотнокислого серебра в присутствии индикатора — хромата калия (K_2CrO_4). Хромат калия вступает в реакцию с серебром после осаждения всего хлора и образует с серебром осадок кирпично-красного цвета. Количество $AgNO_3$, пошедшее при титровании на образование осадка $AgCl$, эквивалентно количеству хлора.

Для определения ионов хлора отмеривают в колбу 1 мл жаберной жидкости, добавляют 5 мл воды и 2–3 капли 5% -ного раствора K_2CrO_4 в качестве индикатора. Титруют 0,01н раствором $AgNO_3$, причем в начале выпадает белый осадок, титруют далее до образования осадка кирпично-красного цвета. Для расчета количества хлорида результат титрования умножают на 0,355 (количество миллиграммов хлора, соответствующее 0,1 мл 0,01н раствора $AgNO_3$).

Определение жирных кислот. Для определения жирных кислот использовали метод тонкослойной хроматографии на силуфоле. Образец жира гидролизуют в спиртовом растворе щелочи в течение 1 ч при температуре 100 °С, затем нейтрализовали и хроматографировали в системе растворителей: бензол-этилацетат (5:4). В качестве стандартных свидетелей использовали растворы пальмитиновой, олеиновой, линоленовой и линолевой кислот известных концентраций.

Результаты. Характеристика дикой молодежи осенней кеты. Динамика основных биохимических показателей дикой молодежи осенней кеты представлена в табл. 1; из нее видно, что количественное содержание многих химических веществ у дикой молодежи Анюя изменяется незначительно, видимо, потому, что наблюдения за ней велись в пределах полутора месяцев, т.е. с 27.04 до 07.06.99.

Сухое вещество у молодежи осенней кеты, как показывают результаты, находится на уровне от 20,2 до 21,3%; содержание золы — 2,0–2,2%. Небольшие колебания этих показателей можно отнести за счет индивидуальных и возрастных изменений, а также — разницы в условиях обитания.

Динамика жира у дикой молодежи осенней кеты положительна до начала ската, т.е. количество жира в мышечной ткани мальков возрастает с 2,66 до 3,71%, а в период активного ската начинает несколько снижаться.

Динамика высших жирных кислот хорошо коррелирует с динамикой жира и перекисного числа у диких мальков осенней кеты. Как видно из табл. 1, количество непредельных жирных кислот в жирах мальков возрастает с 2,84 до 3,6 мг/мл, а количество пальмитиновой кислоты снижается с 2,52 до 1,96%, т.е. происходит увеличение суммы непредельных кислот и уменьшение количества предельных кислот (около 20–23%).

Активное появление длинноцепочечных непредельных кислот группы C18 в жирах мальков явно свидетельствует об их подготовленности к смене условий обитания.

Характер изменения перекисного числа в жирах мальков также положителен, увеличение его составляет около 10%. Увеличение перекисного числа жиров за данный период времени у мальков осенней кеты свидетельствует об изменении структуры жиров, связанной с синтезом непредельных кислот. Биосинтез в жирах мальков линолевой и линоленовой непредельных кислот также говорит о том, что у мальков осенней кеты в данный период возможно исключение жировой недостаточности, а отсюда — и различных патологических изменений (например, инфекция плавников). Т.е. исследуемые нами биохимические показатели могут служить индикаторами физиологического состояния молодежи осенней кеты.

Сумма всех непредельных кислот у диких мальков возрастает за исследуемый период примерно на 1,0 мг/мл, а количество пальмитиновой кислоты уменьшается на 0,5 мг/мл до ската. Затем оно стабилизируется и составляет 1,96 мг/мл с начала ската. Следовательно, в связи со скатом у мальков осенней кеты идет перестройка жиров, связанная с увеличением общего количества

Таблица 1

Биохимические показатели у молоди осенней кеты (лето 1999 г.)

Объект исследований, водоем	Дата	Сухое вещество, %	Зола, %	Жир, %	Перекисное число	Гликоген печени, %	Азот, %	Общий белок, %	Cl ⁻ , мг-экв/л	Органические кислоты, мг/мл				
										олеиновая	линолевая	линоленовая	общая сумма ненасыщенных кислот	пальмитиновая
Молодь заводской осенней кеты	27.04	20,09	2,19	2,85	1,68	2,14	1,44	9,00	114,80	1,04	0,92	0,30	2,26	2,26
Теплое озеро Биджан	27.04	18,03	1,90	2,78	1,46	2,28	1,62	10,12	118,01	1,33	0,88	0,36	2,57	2,48
Молодь дикая Анхой	30.04	20,18	1,94	2,66	1,30	2,31	1,67	10,43	116,26	1,53	0,93	0,38	2,84	2,52
то же	14.05	21,14	2,01	3,05	1,35	2,42	1,71	10,69	118,29	1,62	1,09	0,42	3,13	2,18
Анхой, скат	26.05	21,28	2,22	3,71	1,40	2,46	1,70	10,62	122,40	1,64	1,11	0,52	3,27	1,96
то же	07.06	21,33	2,20	3,68	1,44	2,38	1,66	10,37	127,85	1,72	1,25	0,63	3,60	1,96

непредельных кислот и уменьшением количества предельных кислот. Таким образом, путем увеличения или уменьшения степени насыщенности жирных кислот у мальков осуществляется адаптация к изменению среды (температуры, солености, экологии и пр.), позволяющая им существовать в пределах ареала.

Азот и общий белок у диких мальков осенней кеты изменяются незначительно. Количество азота составляет от 1,6 до 1,7%, а количество белка — 10,0–10,5%. Эти незначительные белковые изменения связаны, видимо, только с ростом мальков в естественных условиях обитания.

Гликоген печени у диких мальков за исследуемый период изменяется также незначительно, в пределах 2,3–2,4%, поскольку он является наиболее специфической формой аккумуляции энергии, используемой для производства кратковременной неэнергоёмкой работы. Эти данные хорошо согласуются с данными, полученными нами при изучении дикой и озерной молоди в 1988–1991 гг., у той и другой содержание гликогена в течение месяца практически не менялось и находилось на уровне 2,46–2,58%.

Содержание ионов хлора Cl^- в жаберной жидкости характеризует подготовку дикой молоди к скату и начало ската, т.е. идет подготовка к переходу из пресной воды с меньшим осмотическим давлением в соленую воду со значительно большим осмотическим давлением. Но этот переход еще не прошел, а потому колебания в содержании ионов хлора пока незначительны. Эти незначительные колебания в содержании ионов хлора в жаберной жидкости говорят о том, что мальки находились примерно в одинаковых условиях (речная вода), осмотическое давление в клетках примерно одно и то же, поэтому и концентрация хлоридных клеток очень близка — 116–120 мг-экв/л. Ионы хлора являются наиболее важными осмотическими ионами жаберной жидкости, что и позволяет малькам воспринимать извне и отдавать во внешнюю среду ряд веществ, обеспечивая возможность нормального осуществления клетками их физиологических функций.

Характеристика заводской молоди осенней кеты. Заводская молодь осенней кеты была взята на анализ с Тепловского и Биджанского заводов в конце апреля 1999 г. (см. табл. 1). Сравнивая эту молодь, можно видеть некоторые различия в биохимических показателях, а именно, у молоди Биджанского завода при практически одинаковом содержании жира, предельных и непредельных кислот, перекисное число намного меньше, чем в жирах мальков Тепловского завода.

Более высокое перекисное число жиров у мальков Тепловского завода говорит о том, что условия обитания здесь менее благоприятны, чем у мальков Биджанского завода (более высокая температура воды, экологические факторы и пр.). Другие биохимические показатели — белок, азот, гликоген печени, изменяются незначительно [Сидоров, 1987; Шульман, 1967]. Количество ионов хлора в жаберной жидкости у этих мальков примерно одинаковое (114–118 мг-экв/л) и соответствует практически их содержанию у дикой молоди в данный период онтогенеза.

Биохимический анализ осетровых рыб, выращиваемых на искусственных кормах. Данные биохимического исследования мальков калуги и осетра представлены в табл. 2. При смешанном кормлении мальков в лотке №7 наблюдается довольно равномерное повышение основных биохимических показателей: количество белка составляет 9,5%, гликогена печени — 2,7%, жира — 3,75%. Перекисное число за исследуемый период изменяется незначительно, видимо, экспериментальный период невелик, и потому количество непредельных кислот меняется незначительно.

При кормлении мальков калуги только комбикормом нами замечено значительное увеличение жиров (до 4,6%), гликогена печени (до 2,94%). Общий белок мальков этой пробы повышен (10,2%), но незначительно по сравнению с белком контрольной пробы (лоток №7).

Перекисное число жиров у мальков, получающих только сухой корм, изменяется также незначительно, что может говорить о нормальном жизненном тоне этих мальков. В жирах наблюдаются небольшое увеличение пальмитиновой

Таблица 2

Динамика биохимических показателей мальков калуги и осетра (лето 1999 г.)

Объект исследований, условия содержания	Дата	Сухое вещество, %	Зола, %	Общий белок, %	Жир, %	П. ч.	Гликоген, %	Cl ⁻ , мг-экв/л	Органические кислоты, мг/мл	
									пальмитиновая	олеиновая
Лоток №1 (кормление комбикормом)	31.07	20,11	1,86	10,11	4,01	1,45	2,861	134	2,56	1,04
	10.08	20,09	1,98	10,25	4,63	1,55	2,94	137	2,62	1,28
Лоток №4 (кормление трубочником и с 31.07 — трубочником с комбикормом)	31.07	21,31	1,76	8,65	3,91	1,95	2,30	131	2,01	1,01
	10.08	20,86	1,88	9,01	3,62	1,65	2,45	133	2,22	1,29
Лоток №7 (кормление трубочником и комбиормом)	31.07	19,83	1,85	9,55	3,55	1,60	2,62	141	2,41	1,30
	10.08	20,31	1,92	9,68	3,95	1,68	2,71	139	2,59	1,38
<i>Осетр</i>										
Лоток №9 (плотность посадки 5, 5 тыс.экз/м ²)	6.07	20,55	2,01	9,01	3,50	1,61	2,91	121	3,01	1,29
	6.07	20,76	2,22	11,24	4,08	1,24	4,06	126	2,18	1,11

кислоты (в пределах 3%) и увеличение в этих же пределах количества олеиновой кислоты. Содержание ионов хлора во всех исследуемых пробах независимо от кормления остается примерно одинаковым — на уровне 130–140 мг-экв/л, что свидетельствует о том, что возраст мальков одинаков и одинакова среда обитания, т.е. пресная вода.

Несколько по-другому выглядят биохимические показатели у мальков, получавших только корм из трубочника до 01.08.99. Эта группа мальков до 31.07.99 отличалась низкими показателями содержания жира (3,91%), гликогена в печени (2,3%), а также общего белка (8,65%). В жирах мальков этой группы наблюдается большое количество перекисных соединений, хотя непредельных кислот еще немного (до 2,01 мг/мл).

С дополнительным введением в пищу мальков комбикорма динамика биохимических показателей несколько изменилась в сторону небольшого уменьшения жира (с 3,91 до 3,62%); содержание гликогена немного увеличилось (от 2,3 до 2,45%) наряду со снижением перекисного числа и увеличением количества олеиновой кислоты до примерно той же величины, что у мальков из лотка №7, т.е. контроля.

Таким образом, дополнительное введение в корм мальков калуги наряду с трубочником комбикорма несколько изменило жизненный статус мальков в сторону увеличения основных биохимических показателей: жира, гликогена, непредельных кислот, понижения перекисного числа жиров. Такие изменения в биохимических показателях мальков калуги могут, видимо, свидетельствовать о том, что кормление только трубочником явно недостаточно для растущих мальков калуги.

Биохимический анализ мальков осетра в возрасте 43 дней, выращенных при разной плотности посадки, показал, что уплотнение посадки приводит к изменению биохимического состояния рыб, связанного с увеличением перекисного числа жиров с 1,24 до 1,61 наряду с преобладанием насыщенной пальмитиновой кислоты до 3,01 мг/мл, уменьшением количества гликогена в печени с 4,06 до 2,91%. Значительные отклонения биохимических показателей этой группы молоди осетра могут свидетельствовать о вариациях условий среды обитания мальков, воздействия стрессовых факторов (в данном случае — плотности посадки мальков). Преобладание в жирах мальков осетра при плотности посадки в 5,5 тыс. экз/м² пальмитиновой кислоты (более 3 мг/мл) при одновременно низком содержании олеиновой кислоты (до 1,29 мг/мл) и увеличении перекисного числа до 1,61 ед. может привести в дальнейшем к снижению темпов роста мальков или снижению их жизнестойкости.

Характеристика кормов. На анализ был взят корм для молоди осенней кеты, калуги и осетра — стартовый корм и комбикорм (стартовый корм и различные добавки). Корм был проанализирован только на содержание жира и белка (табл. 3).

Таблица 3
Содержание жира и белка в кормах рыб

Вид корма	Жир, %	Белок, %	Перекисное число
Стартовый корм	8,01	30	Не обнаружено
Комбикорм	8,82	32	То же

По литературным данным, содержание липидов в кормах варьирует у разных видов рыб и составляет до 15–18% в стартовых кормах. Содержание жира в кормах меняется в соответствии с их потребностью.

В теплой воде потребность в жирах у рыб возрастает по сравнению с таковой в холодной воде. С другой стороны, не все липидные соединения значимы для рыб.

З а к л ю ч е н и е. Основные биохимические показатели дикой молоди осенней кеты (содержание золы, сухого вещества, белка, азота, жира, гликогена печени) имеют тенденцию к увеличению до скатывания, а отношение перекисного числа на единицу жира хорошо согласуется с динамикой непредельных кислот. У заводской молоди осенней кеты Тепловского завода отмечено небольшое содержание жира наряду с высоким накоплением перекисных соединений в нем при одновременном уменьшении общего количества белка и гликогена печени по сравнению с таковым у дикой молоди такого же возраста. Молодь

осенней кеты Тепловского рыбопроизводного завода значительно отличается от дикой по составу жира:

общей суммой непредельных жирных кислот (2,26 и 2,84 мг/л соответственно);

значительно меньшим содержанием олеиновой кислоты (1,04 и 1,53 мг/л соответственно);

меньшим содержанием линоленовой кислоты (0,30 против 0,38 мг/л) при практически одинаковом содержании линолевой кислоты (0,92 и 0,93 мг/л соответственно);

меньшим количеством пальмитиновой кислоты (2,26 и 2,52 мг/мл соответственно).

Молодь осенней кеты Биджанского рыбопроизводного завода значительно ближе к дикой молоди как по общему содержанию азота, общего белка, гликогена, жира (2,78 и 2,66 мг/л соответственно), так и отдельных видов высших жирных кислот в нем, а также по общей сумме ненасыщенных жирных кислот (2,57 и 2,84 мг/л) и содержанию пальмитиновой кислоты (2,48 и 2,52 мг/л соответственно). Перекисное число несколько повышено (1,46 против 1,30).

При изучении биохимических характеристик молоди калуги установлено следующее:

кормление мальков смешанным кормом приводит к увеличению количества жира, общего белка и гликогена печени, перекисное число жиров остается практически неизменным;

при кормлении мальков только комбикормом увеличение основных биохимических показателей незначительно за исследуемый период;

кормление мальков только трубочником приводит к уменьшению изученных биохимических показателей, что, вероятно, может влиять на их жизненный тонус.

Увеличение плотности посадки мальков осетра снижает содержание общего белка и увеличивает перекисное число жиров как показатель окислительных процессов в организме.

Содержание жира в стартовом корме обнаружено в количестве 8%, белка — до 30%; в комбикорме — около 9 и 32% соответственно. Перекисное число в кормах не обнаружено.

УДК 639.309:597.111

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОДОВИКОВ КАРПА ПРИ ПСЕВДОМОНОЗЕ

Ю.Л. Волынкин (ООО «Ихтиобиофарм»)

При зимовке рыбопосадочного материала в зимовальных прудах наблюдается заболевание бактериальной природы, которое характеризуется массовым движением и гибелью годовиков карпа и растительноядных рыб. Патогенные псевдомонады присутствуют во внутренних органах, а также заселяют покровы ослабленных болезнью рыб. Внешние признаки болезни выражены слабо, эктопаразиты немногочисленны, внутренние органы без видимых изменений. Своевременные обработки прудов гипохлоритом кальция снимают внешний бактериальный пресс, приводят к прекращению гибели и стабилизации зимовки [Волынкин и др., 1991].

Физиологические изменения проследили у больных годовиков карпа из производственных прудов Губкинского рыбхоза, изученных в декабре 1988 г., январе 1989 г. При этом 5 декабря наблюдали неустойчивое движение рыбы, с 16 декабря — массовое движение, начало гибели, к 21 декабря гибель рыбы приобрела массовый характер. 21, 22 и 23 декабря пруды были обработаны гипохлоритом кальция, 28 декабря наблюдали прекращение отхода, 10 января — прекращение движения, а 25 января — полное выздоровление рыбы (рис. 1).

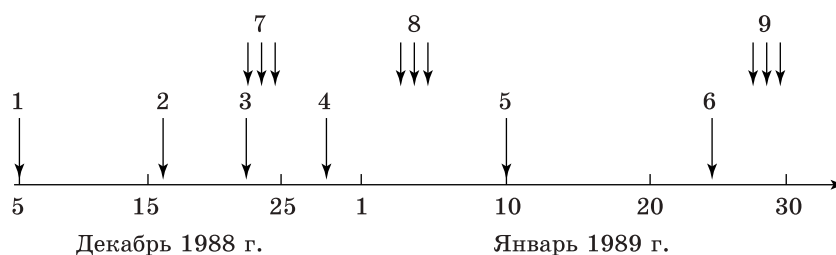


Рис. 1. Динамика заболевания во времени: 1 — неустойчивое движение карпа; 2 — массовое движение, начало гибели; 3 — пик гибели; 4 — прекращение отхода; 5 — прекращение движения; 6 — выздоровление; 7 — даты обработки гипохлоритом кальция в дозе 1 г/м³; 8 — то же, 0,5 г/м³; 9 — то же, 0,3 г/м³

В указанные даты у каждой из рыб в группах, состоящих из 9–13 особей, определяли размер, массу, упитанность по Фультону, проводили ихтиопатологические исследования [Канаев и др., 1968]. Диагноз основного заболевания составили в соответствии с Инструкцией (1984). Для оценки бактериальной обсемененности покровов рыб применяли метод микроскопии окрашенных препаратов соскобов с жабр и слизи рыб [Волынкин и др., 1991]. Морфофизиологические и гематологические анализы проводили по руководству А.А. Яржомбека и соавторов [1981]. Мазки периферической крови окрашивали по методу Романовского [Иванова, 1983]. На мазках выявляли структурные особенности эритроцитарных клеток [Нуссенбаум, 1952]; подсчитывали отношение суммы лей-

коцитов и тромбоцитов к количеству эритроцитов; вычисляли соотношение количеств лейкоцитов и тромбоцитов. При идентификации лейкоцитов и подсчете лейкоцитарной формулы придерживались работы З.М. Калашниковой [1981] и описания клеток крови для молоди карпа [Волынкин, 1989]. Полученные данные сравнивали с нормой — результатами исследования 18 февраля 1988 г. годовиков с Белгородской экспериментальной живорыбно-сбытовой базы, где зимовка протекала без отхода.

Морфофизиологическими исследованиями установлено, что 5 декабря к контрольным прорубям подходили мелкие карпы (размер $6,3 \pm 0,1$ см, масса $7,2 \pm 0,5$ г) со сравнительно высоким $2,73 \pm 0,06$ коэффициентом упитанности (рис. 2). С началом массового движения и гибели рыб 16 декабря из контрольных прорубей извлекали более крупных особей (размер $7,6 \pm 0,4$ см, масса $11,1 \pm 1,8$ г) с достоверно пониженным до $2,43 \pm 0,40$ коэффициентом упитанности. В период пика гибели 22 декабря, когда суточный отход достиг 300 экз. на прорубь, размер не изменился ($7,4 \pm 0,2$ см), масса составила $10,8 \pm 0,8$ г, а коэффициент упитанности снизился до минимальной величины — $2,39 \pm 0,05$. В это время в раздавленной капле слизи с кожи и жабр наблюдали скопления подвижных кокков, их присутствие подтвердилось микроскопией окрашенных препаратов.

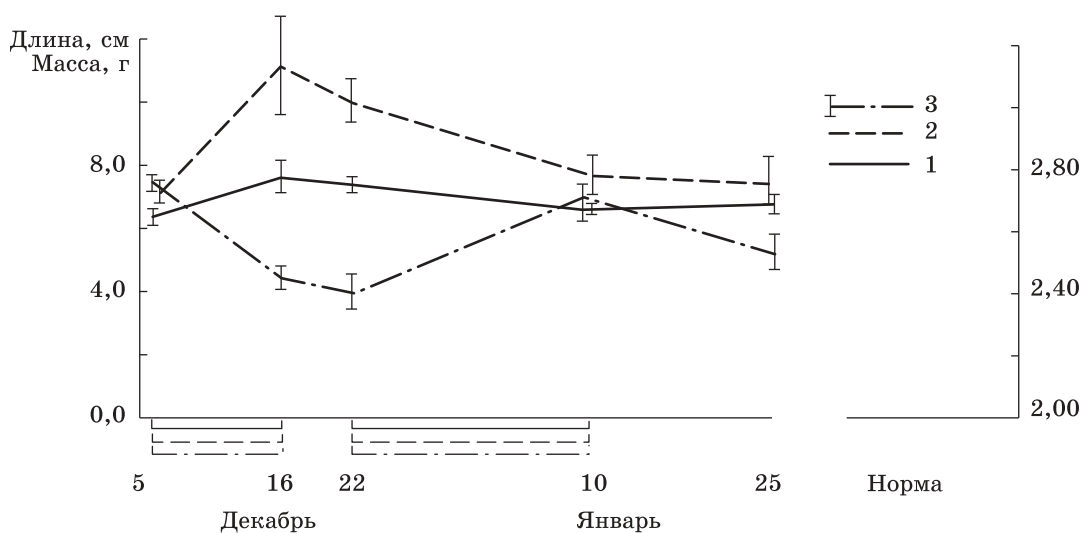


Рис. 2. Изменения морфофизиологических показателей годовиков карпа в период болезни: 1 — размер; 2 — масса; 3 — упитанность по Фультону. Скобки под рисунками обозначают достоверность различий при $P 0,05$

После проведения гипохлоритных обработок 28 декабря, судя по отсутствию свежего отхода, произошло прекращение гибели рыб. 10 января отметили прекращение массового движения рыбы, подвижные кокки в слизи не обнаруживались. Произошло достоверное увеличение упитанности — до $2,60 \pm 0,02$ при размере $6,6 \pm 0,2$ см, массе рыб $7,6 \pm 0,7$ г. Очевидно, истощенные, малоупитанные рыбы погибли. При выздоровлении 25 января в контрольных прорубях находились штучно карпы размером $6,4 \pm 0,3$ см, массой $7,5 \pm 0,8$ г с коэффициентом упитанности $2,52 \pm 0,06$. Впоследствии движение рыбы не возобновлялось. Выход из зимовки составил 54,4% от количества посаженных в пруды рыб.

Патологические изменения морфологии клеток крови представлены в таблице.

Гемолиз эритроцитов в толстой части мазка, свидетельствующий о снижении их резистентности, отмечен у $70 \pm 14\%$ карпов в период массового движения и в $92 \pm 7\%$ случаев в период гибели. С прекращением массового движения 10 января и при выздоровлении рыб эритроциты в толстой части мазка не разрушались.

Особенности морфологии эритроцитов у годовиков из Губкинского рыбхоза, % рыб

Показатели патологии	Массовое движение 16.12.88	Пик гибели 22.12.88	Прекращение гибели 28.12.88	Выздоровление 25.01.89
Гемолиз эритроцитов в толстой части мазка	70±14	92±7*	0	0*
Конденсация хроматина по периферии ядра эритроцитов	70±15	92±8	72±10*	0
Токсикогенная зернистость в цитоплазме эритроцитов	30±14*	0*	9±1	0
Анизоцитоз эритроцитов	40±16*	0*	9±1	28±18
Кокки в периферической крови	0	0*	10±1	43±20
Фагоцитоз кокков лейкоцитами	0	0*	10±1	43±20
Объем проб	10	14	11	10

* Различия достоверны $P < 0,05$.

Нарушение структуры ядер эритроцитов, выражавшееся в расположении хроматиновых нитей по контуру ядра без разрушения его оболочки, наблюдали на 70±14% препаратов, полученных в период массового движения рыб, на 92±8% мазков в период пика их гибели, у 72±10% рыб при прекращении движения. При выздоровлении рыб 25 января на всех изученных препаратах ядра эритроцитов имели нормальную структуру, характерную для здоровых зрелых клеток.

Токсикогенную зернистость в виде темно-фиолетовых включений в цитоплазме эритроцитов наблюдали у 30±14% рыб в период массового движения, у 9±1% рыб при прекращении движения. В период пика гибели и при выздоровлении рыб токсикогенная зернистость не встречена.

Отчетливо выраженный анизоцитоз эритроцитов наблюдали у 40±16% рыб в период массового движения; в период пика гибели эритроциты оказались близки по размерам; с прекращением движения рыб 10 января явление анизоцитоза отметили на 9±1% препаратов, а при выздоровлении — на 28±18% препаратов.

10 и 25 января в плазме крови изученных карпов наблюдали отдельно лежащие темно-фиолетовые кокки на 10±1 и 43±20% препаратов соответственно. Значительное количество кокков в те же дни и в том же количестве присутствовало в цитоплазме большинства нейтрофилов и моноцитов.

В период заболевания рыб 16 и 22 декабря среди нейтрофилов до 50% клеток имели нечетко выраженное, как бы «размытое» ядро. При выздоровлении рыб все нейтрофилы имели структуру ядра, свойственную ядрам здоровых клеток.

Показатели красной крови. Белок плазмы. Концентрация гемоглобина в период массового движения рыб составила 84±2 г/л, достоверно увеличилась до 96±5 г/л в период пика гибели, оставалась повышенной до 10 января — 97±5 г/л и достоверно понизилась при выздоровлении рыб 25 января — 81±5 г/л, оставаясь несколько выше нормы — 75±4 г/л (рис. 3). Показатель гематокрита составил 0,35±0,02 л/л в начале массового движения рыб; увеличился до 0,46±0,03 л/л с прекращением движения и до 0,47±0,03 при их выздоровлении, оставаясь выше нормы — 0,37±0,03 л/л.

Количество незрелых эритроцитов, минимальное в течение болезни, достоверно повысилось при выздоровлении рыб 25 января. Количество разрушенных эритроцитов при заболевании и выздоровлении рыб достоверно не изменилось, но понижено в сравнении с нормой — 3,1±0,5%. Различия между минимальными величинами 1,3±0,4% (16 декабря), 0,7±0,2% (10 января) и нормой достигают статистически значимых величин.

Относительная масса селезенки составила 0,72±0,08% в начале массового движения, достоверно понизилась к 10 января до 0,50±0,03% и возросла до

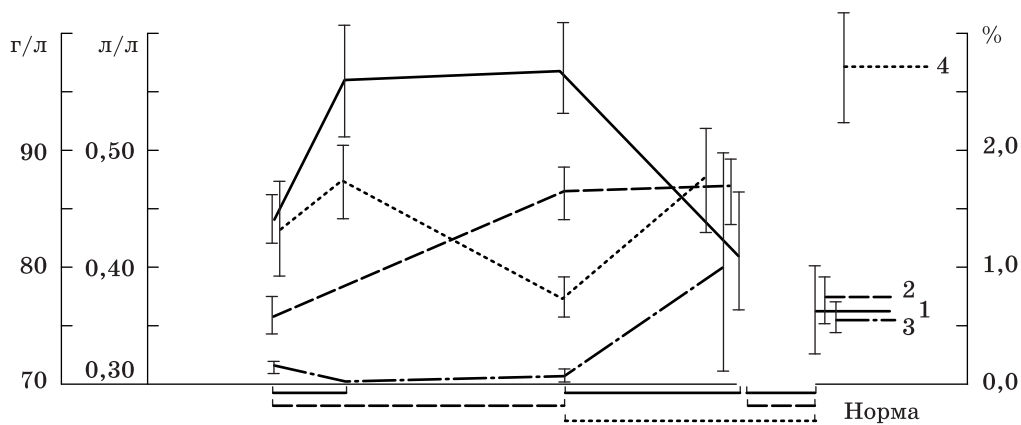


Рис. 3. Динамика показателей красной крови годовиков карпа в период болезни: 1 — гемоглобин; 2 — гематокрит; 3 — незрелые эритроциты; разрушенные эритроциты

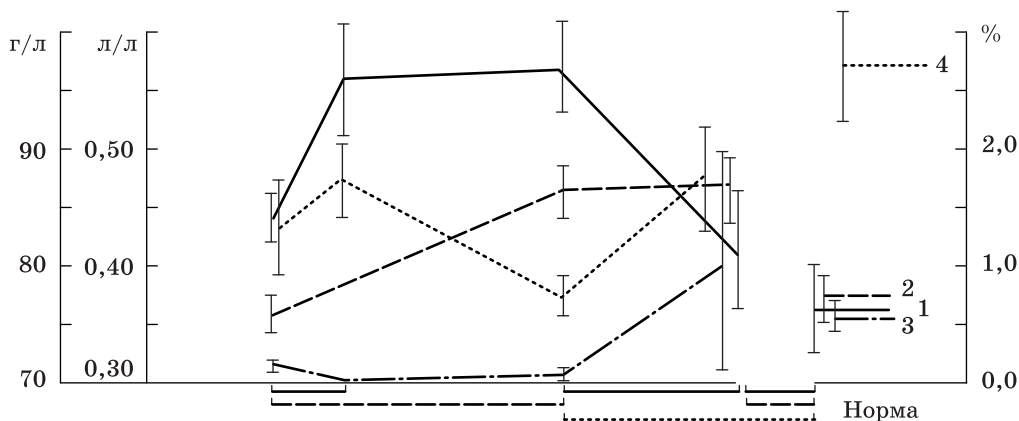


Рис. 4. Динамика индекса селезенки (1), белка плазмы (2), отношения суммы лейкоцитов и тромбоцитов к количеству эритроцитов (3), соотношения лейкоцитов и тромбоцитов (4) годовиков карпа в период болезни

$0,70 \pm 0,06$ при выздоровлении рыб, достигнув нормы $0,74 \pm 0,06\%$ (рис. 4.). Содержание белка в плазме в начале заболевания составляло $29,2 \pm 2,0$ г/л, достоверно понизилось к 10 января до $24,1 \pm 1,4$ г/л и не отличалось от нормы $25,4 \pm 0,8$ г/л. К сожалению, данные по этим двум показателям в период пика гибели рыб отсутствуют.

Показатели белой крови. Отношение суммы лейкоцитов и тромбоцитов к количеству эритроцитов в период массового движения рыб не отличается от контроля ($1,4 \pm 0,1\%$), но достоверно снижается до минимума ($0,8 \pm 0,1\%$) в период пика гибели рыб; при их выздоровлении показатель повышается (до $1,7 \pm 0,3\%$) 10 января и до максимума ($2,4 \pm 0,3\%$) 25 января, достоверно превышая норму. Динамика такого показателя, как соотношение лейкоцитов и тромбоцитов, аналогичная: снижение до минимума ($0,5 \pm 0,1$) в период гибели рыб и достоверное возрастание при выздоровлении ($1,8 \pm 0,5$) с превышением нормы ($0,6 \pm 0,1$). Иными словами, общее количество лейкоцитов снижается до минимума в период гибели рыб и достоверно возрастает при их выздоровлении (см. рис. 4, 3,4).

В лейкоцитарной формуле в период массового движения рыб преобладают лимфоциты — $73,6 \pm 3,2\%$, причем статистически значимо повышена доля больших лимфоцитов — $29,9 \pm 8,0\%$ в сравнении с нормой — $5,7 \pm 1,4\%$ (рис. 5). В период гибели рыб количество лимфоцитов недостоверно уменьшается до $65,1 \pm 4,6\%$ за счет снижения доли больших лимфоцитов до $11,0 \pm 4,6\%$. При вы-

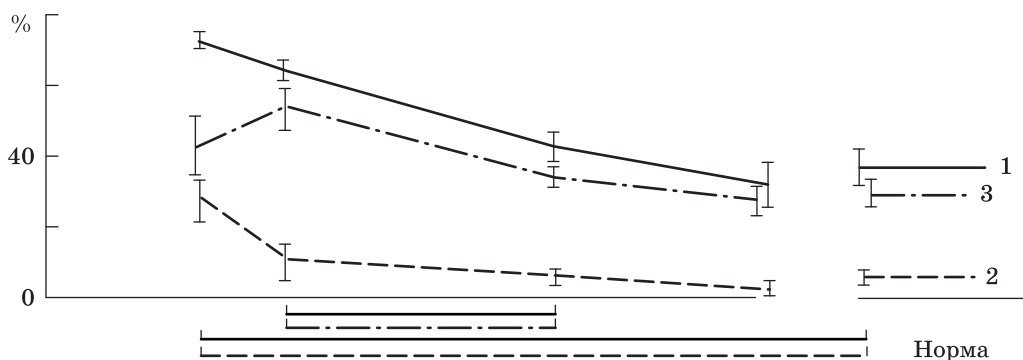


Рис. 5. Динамика лимфоцитов годовиков карпа в период болезни:
1 — сумма лимфоцитов; 2 — большие лимфоциты; 3 — малые лимфоциты

здоровлению происходит достоверное снижение содержания лимфоцитов до нормы — $35,9 \pm 4,4\%$.

Количество нейтрофилов, пониженное в период массового движения рыб до $25,1 \pm 3,1\%$ и пика их гибели до $32,9 \pm 4,2\%$ за счет метамиелоцитов, палочкоядерных и сегментоядерных клеток, достоверно возросло до $48,9 \pm 5,4\%$ после проведения лечебных обработок к моменту прекращения движения (рис. 6). Показатель достиг максимума ($57,4 \pm 4,6\%$) у здоровых рыб, недостоверно превысив норму ($49,3 \pm 4,4\%$). Причем, с 22 декабря по 10 января достоверно увеличилось содержание метамиелоцитов с $2,9 \pm 0,8$ до $20,7 \pm 3,0\%$, а с 10 до 25 января при достаточно высоком уровне метамиелоцитов ($13,3 \pm 2,1\%$) достоверно с $6,1 \pm 1,2$ до $25,0 \pm 6,6\%$ возросла доля палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов, статистически значимо превысив норму ($11,1 \pm 2,1\%$).

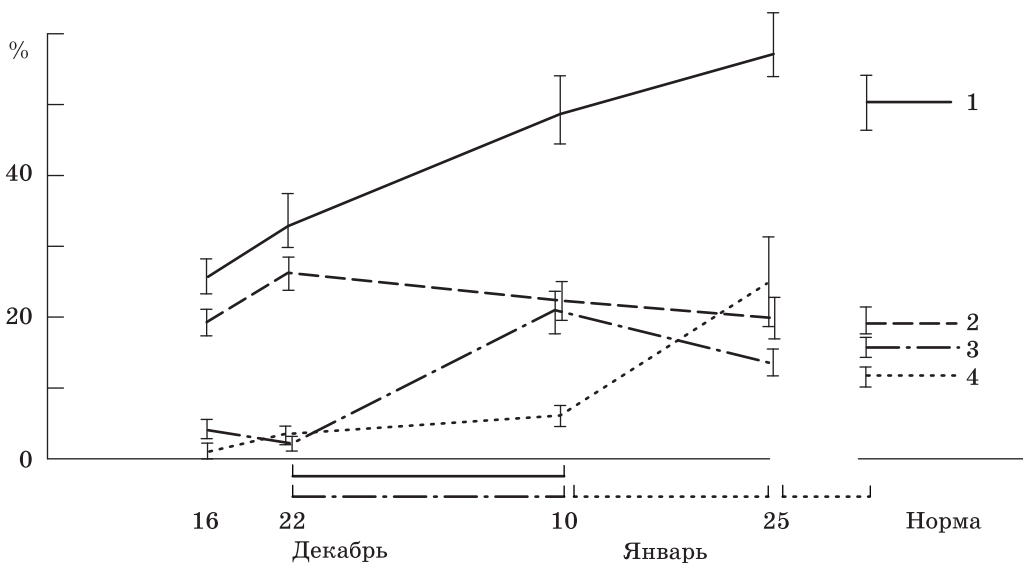


Рис. 6. Динамика нейтрофилов годовиков карпа в период болезни:
1 — сумма нейтрофилов; 2 — миелоциты; 3 — метамиелоциты;
4 — палочкоядерные и сегментоядерные нейтрофилы

Содержание псевдоэозинофилов и моноцитов в период массового движения и пика гибели рыб минимальное, но повышается до нормы при их выздоровлении (рис. 7). Статистически значимое возрастание доли псевдоэозинофилов происходило с 22 декабря по 10 января — с $0,5 \pm 0,3$ до $3,1 \pm 0,8\%$, а моноцитов — с 10 по 25 января с $0,8 \pm 0,5$ до $2,6 \pm 0,7\%$. Изменения содержания псевдобазофилов оказались недостоверными.

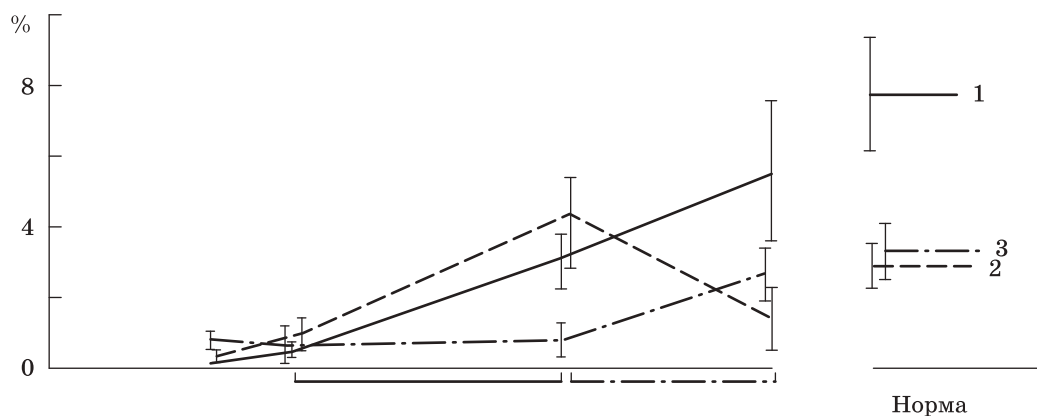


Рис. 7. Динамика псевдоэозинофилов (1), псевдобазофилов (2), моноцитов (3), годовиков карпа в период болезни

Среди тромбоцитов (рис. 8) в период массового движения рыб отмечали достоверно пониженный до $45,7 \pm 4,2$, в сравнении с нормой ($70,3 \pm 4,1$), процент округлых клеток, а также увеличенную до $18,6 \pm 4,4$, против нормы ($1,8 \pm 0,7\%$), долю вытянутых тромбоцитов. При выздоровлении годовиков содержание этих клеточных элементов достоверно меняется: доля округлых тромбоцитов увеличивается до $72,0 \pm 1,5\%$, а вытянутых — снижается до $2,9 \pm 1,4\%$, что соответствует норме.

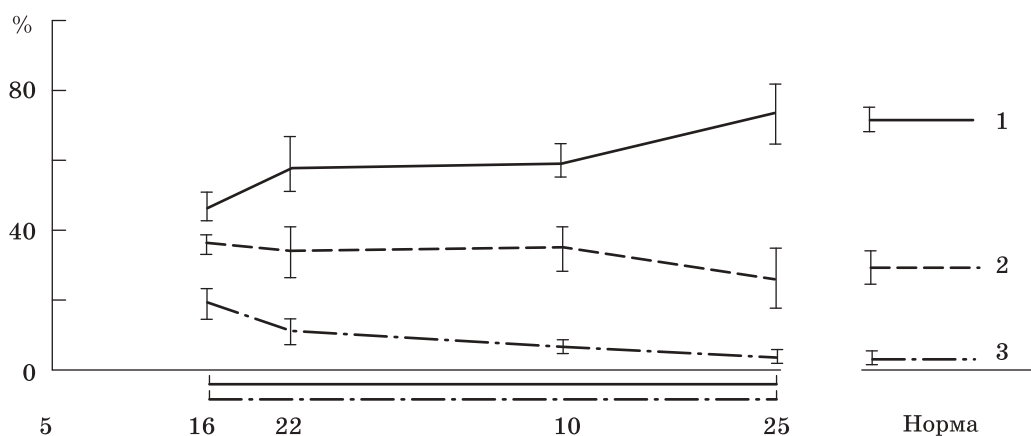


Рис. 8. Изменения формы тромбоцитов годовиков карпа в период болезни:
1 — округлые; 2 — овальные; 3 — вытянутые тромбоциты

Сведения о массовой гибели рыбопосадочного материала в зимовальных прудах в СССР берут начало с 30-х годов XX столетия. Впервые на бактериальную природу заболевания как причину зимней гибели годовиков от истощения указали Н.М. Белковский с соавторами [1983]. Авторам [Белковский, Власов, 1985] удалось прекратить гибель годовиков и добиться нормального течения их зимовки в бассейнах путем внесения в воду бактерицидного препарата — перманганата калия. Некоторые специалисты для борьбы с эктопаразитами рыб в зимовальных комплексах использовали хлорные препараты из расчета 1,0–1,5 мг активного хлора на 1 л воды с экспозицией от 30 до 60 мин [Любимов, 1976; Верховский и др., 1986].

Изучение литературных источников и имеющихся данных привело нас к убеждению, что массовая гибель рыбопосадочного материала в зимовальных прудах была связана с бактериальным поражением рыб. В норме слизь рыб обладает бактерицидной активностью и содержит факторы иммунитета [Лукья-

ненко, Хорошко, 1972; Вихман, 1974, 1975]. Но псевдомонады, присутствующие во внутренних органах годовиков карпа, по-видимому, оказывают отрицательное влияние на иммунные свойства слизи. Слизь становится средой для размножения различных бактерий, которые в процессе развития, очевидно, выделяют экзоферменты и токсические вещества. Ответ организма рыбы на данное неблагоприятное воздействие заключается в усиленном продуцировании слизи и слизиотделении [Wood et al., 1988]. Это подтверждается и нашими наблюдениями: наличием бактерий, в том числе и псевдомонад, в слизи больных рыб; присутствием каплевидных слизистых образований на окончаниях плавников, т.е. механическим удалением слизи; образованием толстой полосы густой слизи вдоль боковой линии в период пика гибели рыб. По-видимому, этот процесс слизиотделения и приводит к усиленному расходованию питательных веществ, патологическому ожирению внутренностей, быстрому падению коэффициента упитанности до критической величины, истощению и гибели рыб.

Одно из морфологических изменений эритроцитов, встреченное нами у больных рыб — просветление ядра с кольцевым расположением хроматина в области ядерной оболочки — не описано известными гематологами [Калашникова, 1981; Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989]. Только в работе Л.Д. Житеневой и соавторов [1989] сообщается, что при токсическом заболевании толстолобика наблюдали конденсацию ядерного хроматина вблизи оболочки без ее растворения, в отличие от более распространенного явления кариорексиса — конденсации хроматина в крупные глыбки с одновременным растворением оболочки ядра. Кольцевое расположение хроматина в отдельных эритроцитах зимующих годовиков карпа встречалось нами довольно часто, но наблюдать массовые количественные изменения данной патологии в развитии заболевания и при выздоровлении рыб нам удалось только однажды — в приведенном примере. Восстановление морфологической структуры эритроцитов, особенно их ядер, при выздоровлении рыб 25 января можно объяснить только новообразованием и полной заменой клеток крови красного ряда за несколько недель. Это можно наблюдать, например, при экспериментальной кровопотере у карпа [Schindler, de Vries, 1986]. Возможность зимнего кроветворения у годовиков карпа рассмотрена в ранней работе [Волынкин, Аминева, 1990].

При благополучной зимовке рыбопосадочного материала наблюдают незначительные изменения концентрации гемоглобина, гематокрита, эритроцитов; постепенное снижение с октября по март количества лейкоцитов за счет лимфоцитов, т.е. увеличение содержания нейтрофилов и других видов гранулоцитов в лейкоцитарной формуле [Стельцова, Богданов, 1958; Иванова, 1973; Ирискина, 1973; Тугарина, Рыжова, 1970]. При заболеваниях и отравлениях карпа часто наблюдают снижение концентрации гемоглобина, количества эритроцитов, гематокрита на фоне повышения содержания незрелых эритроцитов в крови: при язвенной форме краснухи [Иванова, 1970], летнем жаберном некрозе [Леоненко, 1981], бронхиомикозе и острой форме ВПП [Головина, Тромбицкий, 1989].

В нашем примере пик гибели годовиков карпа отличается от начала заболевания и от нормы достоверно повышенной концентрацией гемоглобина, минимальным количеством незрелых и высоким содержанием разрушенных эритроцитов. Повышение концентрации гемоглобина и белка сыворотки при гибели годовиков карпа в марте отмечали З.И. Галкина и соавторы [1971]. При выздоровлении рыб с 10 по 25 января происходит снижение концентрации гемоглобина при высоком значении гематокрита и увеличении содержания незрелых и разрушенных эритроцитов. В этот же период происходит повышение индекса селезенки и белка плазмы.

Со стороны белой крови неблагоприятное воздействие на карпов болезнетворных агентов во многих случаях приводит к увеличению количества лейкоцитов за счет возрастания доли нейтрофилов или других типов гранулоцитов: при бронхиомикозе и острой форме ВПП [Головина, Тромбицкий, 1989], при

летнем жаберном заболевании [Леоненко, 1981], при весенней краснухе [Ковачева, 1989], при ботриоцефалезе [Сыров, 1968] и воспалении плавательного пузыря [Pandey, 1974], при жестком воздействии на рыб анилина [Лизина др., 1979].

Лейкопению у карпов наблюдали при дактилогирозе за счет снижения доли нейтрофилов и лимфоцитов [Golovina, 1986], при бактериальной инфекции карпа *Aeromonas salmonicida* [Evenberg, et al., 1986], а также у молоди лососевых рыб при отравлении сточными водами, передозировке малахитовой зелени и формалина во время обработок, при газопузырьковой болезни, миксобактериозе и хлоромиксозе — во всех случаях лейкопения происходит за счет снижения количества лимфоцитов [Глаголева, 1981].

У годовиков карпа в начальной стадии заболевания — в период массового движения, общее количество лейкоцитов не отличается от нормы, но лейкоцитарная формула существенно изменена: отмечено максимальное содержание лимфоцитов за счет увеличенного содержания больших лимфоцитов на фоне минимального количества нейтрофилов, среди которых понижена доля зрелых — метамиелоцитов, палочкоядерных и сегментоядерных клеток. Количество псевдоэозинофилов, псевдобазофилов и моноцитов также минимальное. Таким образом, в начальный период заболевания можно предполагать некоторое усиление пролиферации лимфоцитарного ростка.

Через 7 дней, в период гибели рыб, количество лейкоцитов снижается до минимума — в лейкоцитарной формуле доля лимфоцитов снижается за счет больших лимфоцитов, а количество нейтрофилов недостоверно увеличивается за счет миелоцитов. Количество псевдоэозинофилов, псевдобазофилов и моноцитов остается минимальным. Иными словами, в период гибели из циркуляции почти исчезают большинство клеточных типов, кроме малых лимфоцитов и нейтрофильных миелоцитов.

После проведения лечебных обработок и прекращения воздействия бактерий на организм рыб изменен состав белой крови. Во-первых, достоверно возрастает общее количество нейтрофилов: сначала, 10 января, — метамиелоцитов; затем, 25 января, — палочкоядерных и сегментоядерных при сохранении высокого уровня миелоцитов и метамиелоцитов. Во-вторых, неуклонно растет до нормы содержание псевдоэозинофилов и моноцитов. Соответственно снижается доля лимфоцитов при сохранении нормального соотношения больших и малых лимфоцитов. Можно предположить, что при выздоровлении происходят усиленная продукция и созревание молодых нейтрофильных гранулоцитов — миелоцитов при сохранении в циркуляции более старших по возрасту клеток. Очевидно, при этом замедляется миграция нейтрофилов в ткани, так как они выполняют функциональную нагрузку — фагоцитоз — в пределах кровяного русла.

Форма тромбоцитов при псевдомонозе претерпевает существенные изменения: в период массового движения рыб достоверно увеличена доля вытянутых клеток и понижено содержание округлых тромбоцитов. Увеличение количества вытянутых тромбоцитов отмечено при весенней острой форме краснухи карпа [Scharerclaus, 1953], а также при миграции путассу, когда рыба сильно истощена [Волинкин, 1984]. При выздоровлении годовиков карпа количество округлых тромбоцитов увеличивается, а доля вытянутых тромбоцитов снижается до нормы.

З а к л ю ч е н и е . При псевдомонозе годовиков карпа, осложненном бактериальным поражением покровов, который характеризуется движением, истощением и гибелью рыб, происходят изменения их физиологического состояния, выражающиеся со стороны крови в нарушении резистентности, а также морфологической структуры эритроцитов и лейкоцитов. При этом концентрация гемоглобина повышена, количество лейкоцитов минимальное за счет снижения доли нейтрофилов, псевдоэозинофилов, моноцитов, а также больших лимфоцитов — в лейкоцитарной формуле преобладают малые лим-

фоциты. Среди тромбоцитов существенно увеличена доля клеток вытянутой формы.

После проведения обработок гипохлоритом кальция, которые подавляют воздействие на организм бактерий, заселяющих слизь, происходит выздоровление рыбы. При этом резистентность и морфологическая структура эритроцитов и лейкоцитов постепенно восстанавливаются; концентрация гемоглобина снижается, увеличивается содержание незрелых и разрушенных эритроцитов при повышенном уровне гематокрита; количество лейкоцитов в периферической крови возрастает за счет нейтрофилов, псевдоэозинофилов и моноцитов; нейтрофилы и моноциты фагоцитируют коккообразных бактерий. Количество вытянутых тромбоцитов снижается до нормы.

Зимовка годовиков карпа — процесс далекий от пассивной спячки. В случае необходимости организм может в короткий срок продуцировать форменные элементы как красного, так и белого ряда при сохранении гомеостаза в пределах физиологической нормы.

ЛИТЕРАТУРА

- Белковский Н.М., Власов И.Ф. 1985. Улучшать условия зимовки // Рыбоводство. №1. С.18–20.
- Белковский Н.М., Власов И.Ф., Грабович М.Ю. 1983. Динамика численности железобактерий на жабрах зимующих сеголетков карпа // Рыбное хозяйство. №8. С.50.
- Верховский А.П., Зимин Н.Л., Грищенко Л.И. 1986. Борьба с эктопаразитами в рыбохозяйственных комплексах // Ветеринария. №6. С.46–49.
- Вихман А.А. 1974. О количественном определении лизоцима в слизи с помощью турбидиметрического метода // Труды ВНИИПРХ. №11. С.306–314.
- Вихман А.А. 1975. Изучение лизоцима наружных покровов рыб // Труды ВНИИПРХ. Вып.12. С.97–104.
- Волынкин Ю.Л. 1984. Показатели белой крови у путассу с различной миграционной активностью // Тезисы докладов XII Межвузовской научно-технической конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов и сотрудников ВУЗов Минрыбхоза СССР. Калининград. С. 27. 1989. Морфология клеток красной и белой крови молоди карпа // 2.celostatni ichthyohematologica conference. Litomyšl, 28–29 listopadu. №4.
- Волынкин Ю.Л., Аминева В.А. 1990. Динамика показателей красной крови годовиков карпа в период зимовки // Вопросы экологии, физиологии рыб, ихтиопатологии. Калининград. С.63–83.
- Волынкин Ю.Л., Ноздрин С.П., Евсюкова Т.Ф., Борисов А.Г., Грохотов С.В., Шимко В.В. 1991. Краснуха в рыбхозах Белгородской области // Рыбное хозяйство. №9. С.41–43.
- Временная инструкция по борьбе с аэромонозом карповых рыб. 1984. ГУВ МСХ СССР от 19 июля 1984 г. 9 с.
- Галкина З.И., Черникова В.В., Шерстнев Т.А. 1971. Физиологическая характеристика зимующего карпа // Материалы XVI конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск. С.278–279.
- Глаголева Т.П. 1981. Инструкция по гематологическому контролю за искусственно выращиваемой молодью лососевых рыб. Рига. 46 с.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. Гематология прудовых рыб. Киев: Штиинца. 1989. 156 с.
- Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А. 1989. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов на Дону: Ростовское книжное издательство. 110 с.
- Иванова З.А. 1973. Показатели крови карпа *Surgunus carpio* L. в онтогенезе и в зависимости от условий выращивания // Вопросы ихтиологии. Т.13. Вып.3 (80). С.405–507.
- Иванова Н.Т. 1983. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 79 с. 1970. Материалы к морфологии крови рыб. Учебное пособие. Ростов на Дону. 136 с.
- Ирискина Т.А. 1973. Физиологические изменения однолетних карпов при зимовке // Прудовое рыбоводство Сибири. Новосибирск. С.183–189.
- Калашникова З.М. 1981. Исследования морфологического состава крови рыб // Исследования размножения и развития рыб. Методическое пособие. М.: Наука. С.110–124.
- Канаев А.И., Лобунцов К.А., Рудиков Н.И. 1968. Проведение ихтиопатологических исследований. Методические указания. М.: Россельхозиздат. Ч.2. 15 с.
- Ковачева Н.П. 1989. Исследование некоторых гематологических показателей карпа в норме и при заболевании геморрагической септициемией (краснухой) // 2.celostatni ichthyohematologica conference. Litomyšl, 28–29 listopadu. №20.

- Леоненко Е.П. 1981. Изменения в картине крови карпа (*Cyprinus carpio* L.), возникающие при поражении жаберного аппарата // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. ?3 32?. С.49–64.
- Лизина И.Н., Вавилова Г.И., Чегова Н.Г. 1979. Экспериментальное изучение влияния анилина и солянокислого анилина на рыб // Современные вопросы экологии, физиологии рыб. М.: Наука. С.92–96.
- Лукьяненко В.И., Хорошко Л.И. 1972. Тканевый лизоцим у различных по организации и экологии групп рыб // Тезисы докладов I Всесоюзного совещания по инфекционным болезням рыб. М. С.84–85.
- Любимов Е. 1976. Борьба с эктопаразитами в зимовальных комплексах // Рыболовство и рыбное хозяйство. №35. С.11.
- Нусенбаум Л.М. 1952. Исследование половых желез и крови семги в связи с особенностями ее размножения. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Утв. в Ленинградском государственном университете 20.12.52. 283 с.
- Стрельцова С.В., Богданов Г.Н. 1958. Изменение дыхания и показателей крови за время зимовки карпов // Труды совещания ихтиологической комиссии АН СССР. Вып.8. С.271–277.
- Сыров В.С. 1968. Изменение морфологического состава крови карпа при заболевании ботриоцефалезом // Рыбное хозяйство. Киев: Урожай. Вып.3. С.144–146.
- Тугарина П.Я., Рыжова Л.Н. 1970. Сезонные изменения крови черного байкальского хариуса (*Thymalus arcticus baicalensis*) // Вопросы ихтиологии. Т.10. Вып.6. С.1079–1090.
- Яржомбек А.А., Шмаков Н.Ф., Лиманский В.В., Бекина Е.Н. 1981. Временные рекомендации по определению физиологического состояния рыб по физиолого-биохимическим данным. М. 53 с.
- Golovina N.A. 1987. Effect of *D. vastator* on differential blood count of carp // 2nd Int. Symp. Ichthyoparasitol.: Actual Probl. Fish Parasitol., Tihany, Sept. 27 – Oct. 3. Abstr., S.I., s.a.22.
- Evenberg D., de Graaff P., Fleuren W., van Muiswinkel W. 1986. B. Blood changes in carp (*Cyprinus carpio*) induced by ulcerative *Aeromonas salmonicida* infections // Vet. Immunol. and Immunopathol. 12. N.1–4. P.321–330.
- Pandey P.K. 1974. Untersuchungen zur hamatologischen Diagnostik der Schwimmblasenentzündung des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.) // Arch. Exp. Veterinarmed. V.28. N.4. P.557–597.
- Schaperclaus W. 1953. Infektionsablauf und naturliche Infectionsabwer bei der ansteckenden Bauchwassersucht des Karpfens // Zeitschrift für Fischerei. Neumann. 1, h.^{3/4} P.287–288.
- Schindler J.F., de Vries U. 1986. Scanning cytophotometry of carp, *Cyprinus carpio* L., erythrocyte populations: the influence of short-term hypoxic environment and the recovery period following severe bleeding // J. Fish Biol. V.28. N.6. P.741–752.
- Wood S.E., Willoughby L.G., Beakes G.W. 1988. Experimental studies on uptake and interaction of spores of the *Saprolegnia diclina* — parasitica complex with external mucus of brown trout (*S. trutta*) // Trans. Brit. Mycol. Soc. V.90. N.1. P.63–73.

УДК 597.442:597-113.4:639.3.043

ВЛИЯНИЕ БАКТЕРИАЛЬНОЙ ОБСЕМЕНЕННОСТИ КОРМОВ НА РОСТ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ МОЛОДИ СТЕРЛЯДИ

*И.В. Бурлаченко, К.Б. Аветисов (ВНИРО)
Л.Н. Юхименко, Л.И. Бычкова (ВНИИПРХ)*

Качество комбикормов является одним из определяющих условий успешного выращивания рыб в аквакультуре, и особенно для заводского воспроизводства. В настоящее время разработаны и широко используются комбикорма, обеспечивающие в соответствующих условиях культивирования не только реализацию потенциала роста рыб, но и получение физиологически полноценных организмов. В то же время, нарушение технологии обработки сырья, изготовления и хранения готовой продукции (в частности, повышенная влажность и высокая температура) приводят к снижению качества кормов до такой степени, что их применение не только отрицательно сказывается на темпе роста, физиологическом состоянии рыб, но и в ряде случаев вызывает их гибель. К факторам, способным ухудшать качество кормов, можно отнести образование в них токсических веществ, представляющих собой продукты перекисного окисления липидов, метаболиты микроорганизмов — микро- и бактериальные токсины. В настоящее время знания о токсических свойствах кормовых продуктов ограничены. Механизм действия многих токсических компонентов неизвестен, и отсутствуют эффективные противоядия [Тутельян, 1985а, б].

Отрицательное влияние на рыб продуктов перекисного окисления липидов, входящих в состав кормов, описано во многих публикациях [Абрамова и др., 1981; Картавцева и др. 1986, 1987 и др.] В работах В. Галаша [1987, 1988] рассмотрено развитие у карпа патологических процессов под действием трихотеценовых микотоксинов.

В то же время одним из путей контаминации кормов чужеродными веществами является бактериальная обсемененность в результате размножения бактерий в благоприятных условиях как с образованием токсинов, так и без них. Действие на комбикорма и рыб высокой бактериальной обсемененности практически не изучено.

Для сельскохозяйственных животных при ветеринарно-санитарном контроле кормов узаконены определения количества бактерий паратифозной группы, энтеропатогенных штаммов кишечной палочки и анаэробов. Однако для рыб, температура тела которых значительно ниже, чем у сельскохозяйственных животных, их опасность не доказана. Допустимые значения общей бактериальной обсемененности рыбных кормов не определены [Марченко, 1987]. Между тем, имеются сведения, что присутствие в комбикормах различных энтеробактерий, стрептококков, псевдомонад может играть определенную роль в возникновении различных заболеваний рыб [Методические указания по диагностике алиментарных токсикозов, 1999]. Причем, метаболические эффекты интоксикации могут появляться задолго до проявления ее общих признаков. Поэтому нами была предпринята попытка определить влияние контаминации стартовых комбикормов наиболее распространенными представителями микрофлоры кормо-

вых компонентов — *Bac. mesentericus* и *Citrobacter* — на рост, состояние внутренних органов и процессы обмена веществ у молоди стерляди — одного из ценных объектов заводского воспроизводства и аквакультуры.

Методика. Объектами исследований служили две группы бактерий, часто встречающихся в комбикормах. Первая — *Bac. mesentericus* (картофельная палочка). Эти бактерии были выбраны как наиболее распространенные в ходе выполненного нами предварительного анализа 14 образцов кормов, применение которых в большинстве случаев сопровождалось заболеваниями рыб и птиц. Во время исследований было обнаружено, что *Bac. mesentericus* обладает сильной ферментативной, в том числе протеолитической активностью, а также является антагонистом по отношению к другим микроорганизмам, что дало основание предположить ее агрессивность и возможное отрицательное действие на качество корма и организм рыб.

Вторая группа бактерий — это род *Citrobacter*, представители которого относятся к кишечной группе и считаются условно патогенными. Бактерии обладают явно выраженными гемолитическими и протеолитическими свойствами, часто встречаются в комбикормах, а также во внутренних органах рыб при различных патологических процессах. В ассоциации с другими бактериями кишечной группы они усиливают патогенные свойства последних и тяжесть заболевания рыб [Жезмер и др., 1991]. Пищевая рыба, пораженная цитробактером, быстро портится и требует значительной термической обработки перед употреблением в пищу, т.к. эти бактерии термостойки и могут вызывать диспептические явления у человека.

Известно, что высокая зараженность корма бактериями может оказывать на организм комплексное воздействие как посредством изменения химического состава и накопления в корме продуктов метаболизма микроорганизмов, так и непосредственным воздействием на рыб бактериальных токсинов. Учитывая сложность определения действия каждой из этих составляющих, в частности выделение и количественное определение бактериальных токсинов, мы изучали влияние только общей микробной обсемененности корма, которую выражали в колониеобразующих единицах на 1 г корма (КОЕ/г).

Для испытаний был взят стартовый комбикорм для осетровых рецепта ОСТ-5, содержащий влаги 8,7%, сырого протеина 55%, жира 11,2% (энергия 3252 ккал/кг), изготовленный на заводе рыбных комбикормов ЗАО Агропромсервис в городе Сергиев-Посад. Первоначальная обсемененность корма составляла 480000 КОЕ/г (в том числе 220000 спорных форм *Bac. mesentericus* и 260000 *Pseudomonas* sp.). Предполагаемую степень заражения испытуемых вариантов кормов выбирали, исходя из данных об уровнях обсемененности кормов, которыми питались заболевшие рыбы, указанных в «Рекомендациях по борьбе с алиментарными болезнями рыб» (1999), а также собственных данных, полученных в ходе предварительного анализа кормов.

Культуры микроорганизмов наращивали на плотных питательных средах (*Bac. mesentericus* на эритрит-агаре, *Citrobacter* — на среде Эндо) в течение 2-х суток в термостате при температуре 25 и 37 °С соответственно. Затем делали смыв культур физиологическим раствором. Концентрацию бактерий определяли по стандарту оптической мутности [Черкес и др., 1987] и проводили соответствующие разбавления. Так как уровень обсемененности исходного корма составлял $0,48 \times 10^6$ КОЕ/г, при экспериментальном заражении первоначально предполагалось увеличить ее значение сначала на порядок, а затем еще дважды — в два раза. Растворы с культурами вносили в порции корма и тщательно перемешивали. Для определения уровня заражения проводили посевы этих кормов на те же питательные среды. Однако фактическая обсемененность кормов в вариантах с *Bac. mesentericus* составила $4,0 \times 10^6$, 6×10^6 , 28×10^6 , а обсемененность цитробактером — $6,6 \times 10^6$, $8,5 \times 10^6$, $13,0 \times 10^6$. Несоответствие планируемого и фактического уровня заражения кормов может быть связано с действием неучтенных нами факторов, в частности, с влиянием присутствовавших в исходном корме спорных форм *Bac. mesentericus* и других микроорганизмов. Для поддержания относительно стабильного уровня заражения кормов по мере их расходования каждые 10 дней проводили обсеменение новых порций кормов.

Так как бактерии могут инициировать или усиливать окисление липидов кормов, а те, в свою очередь, вызывать различные патологические процессы [Шатерников, 1985], в общих липидах кормов были определены значения кислотных чисел. В начале опыта кислотное число липидов контрольного корма составляло 18,5, а в конце — 34,3 мл КОН/г. В зараженных кормах в конце экспериментов оно не превышало 55 мл КОН/г, что лишь незначительно выше допустимых норм [Методические указания по диагностике алиментарных токсикозов, 1999].

Испытания проводили на молоди стерляди *Acipenser ruthenus L.*, полученной из Конаковского тепловодного осетрового хозяйства ВНИИПРХ. Эксперименты проводили в аквариальной ВНИРО в июле – октябре 2000 г.

Молодь начальной массой 7–8 г содержали в проточных аквариумах емкостью 300 л. В каждый аквариум было посажено по 45 акклимированных рыб. Скорость водообмена составляла 0,1 л/мин, концентрация растворенного в воде кислорода — 80–85% насыщения. Температура воды в период кормления колебалась от 23,0 до 25,6 °С, (в среднем 24,8 °С). Предварительный акклимационный период составил 21 день, основной период ростовых экспериментов — 45 сут. Экспериментальное голодание продолжалось 40 сут при температуре от 18,0 до 22,0 °С (в среднем 19,9 °С). Молодь кормили по поедаемости 6–8 раз в светлое время суток. Отход рыб за период акклимации составил 46%.

О биологическом действии кормов на рыб судили по показателям выживаемости, а также абсолютного и среднесуточного приростов. Среднесуточный прирост (скорость роста) рассчитывали по формуле

$$CW = \frac{2 \times (M_1 - M_0)}{(M_1 + M_0) \times t} \times 100\%,$$

где CW — среднесуточный относительный прирост в % от средней массы рыб за период опытов; M_0 , M_1 — масса рыб в начале и конце опытов соответственно, г; t — продолжительность опытов, сут.

Физиологическое состояние рыб определяли по результатам патолого-анатомического анализа внутренних органов, а также по комплексу физиолого-биохимических показателей, характеризующих химический статус и изменения в обмене веществ у рыб.

Состояние внутренних органов — кишечника, печени, желчного пузыря, почек, вступающих в непосредственный контакт с токсическими веществами, а также участвующих в их разложении и выведении, оценивалось на основании визуально выявляемых изменений цвета, размеров и консистенции органов. Кроме того, определяли степень обсемененности этих органов с идентификацией преобладающих микроорганизмов. Для этого проводили прямые посевы фрагментов органов на плотные питательные среды: на эритрит-агар для определения общего микробного числа, среду Эндо для выявления бактерий кишечной группы и среду Сабуро для определения грибов в соответствии со стандартными методами [Мусселиус и др., 1983].

Оценку воздействия кормов на организм рыб проводили согласно методическим рекомендациям М.А. Щербины [1983] на основании учета изменений массы и химического состава тела рыб в начале и конце опытов. Для этого определяли содержание в теле рыб воды, сухого вещества, сырого протеина, общих липидов, зольных элементов. Углеводы определяли по разности, энергию рассчитывали по коэффициентам Рубнера. Для характеристики изменений в обмене веществ использовали показатель «концентрация веществ и энергии в единице прироста», который рассчитывали по формуле

$$K = \frac{M_1 \Pi_1 - M_0 \Pi_0}{M_1 - M_0} \times 10,$$

где K — содержание питательного вещества (мг) или энергии (ккал в 1 г прироста рыб); M_0 и M_1 — начальная и конечная масса рыб соответственно, г;

Π_0 и Π_1 — содержание питательных веществ в теле рыб соответственно в начале и конце экспериментов, %.

Кроме того, на основании данных об изменении массы и химического состава рыб от начала к концу опытов рассчитывали накопление веществ и энергии за период роста по формуле

$$H = \frac{M_1\Pi_1 - M_0\Pi_0}{M_0} \text{ мг (или ккал на 1 г начальной массы).}$$

Этот показатель является интегральным отражением накопления массы и изменений в химическом и энергетическом составе организма рыб за период опыта.

Для оценки последствий возможной интоксикации на организм рыб были проведены специальные опыты по голоданию. Потери веществ и энергии рассчитывали по выше приведенным формулам. За M_0 и Π_0 были приняты значения, полученные в конце ростовых опытов, а за M_1 и Π_1 — значения, полученные после голодания.

Результаты и обсуждение. Схема экспериментов и рыбоводные результаты выращивания молоди стерляди на комбикормах с различной бактериальной обсемененностью приведены в табл. 1.

Таблица 1

Результаты выращивания молоди стерляди на комбикормах, обсемененных различными микроорганизмами (период экспериментов 45 сут)

Показатели	Уровень обсемененности кормов, КОЕ/г						
	0,48 × 10 ⁶ (контроль)	<i>Bac. mesentericus</i>			<i>Citrobacter</i>		
		4,0 × 10 ⁶	6,0 × 10 ⁶	28 × 10 ⁶	6,6 × 10 ⁶	8,5 × 10 ⁶	13,0 × 10 ⁶
Масса рыб							
в начале опыта, г	8,2	8,2	7,0	7,7	6,7	7,2	7,1
в конце опыта, г	25,7	24,7	25,0	26,5	23,5	23,3	22,7
Абсолютный прирост, г	17,5	16,5	18,0	18,9	16,8	16,1	15,6
Среднесуточный прирост, СW%	2,99	2,76	2,97	2,9	2,93	2,78	2,75
Выживаемость, %	100	100	100	100	100	100	100

Как видно из табл. 1, по сравнению с контрольным вариантом, питание молоди стерляди в течение 45 сут комбикормами с различной бактериальной зараженностью не оказало сильно выраженного влияния на ее выживаемость и скорость роста. На фоне 100% -ной выживаемости среднесуточный прирост рыб в разных вариантах был меньше, чем в контроле, на 2–8%, что могло бы свидетельствовать о незначительном отрицательном воздействии или о полном его отсутствии.

Однако патолого-анатомический осмотр рыб, проведенный на разных этапах экспериментов, позволил обнаружить существенные изменения во внутренних органах. Известно, что в норме печень имеет коричневый цвет и плотную консистенцию, желчный пузырь — темно-зеленый; почки должны иметь четкую границу и также, как селезенка, быть темно-вишневыми. Согласно данным табл. 2, во всех экспериментах 50% рыб и более характеризуются той или иной степенью патологических нарушений во внутренних органах. Эти изменения у молоди во всех вариантах, в том числе и в контроле, заключались в изменении цвета печени (от светло-серого до серо-глинистого). По консистенции печень была рыхлой или даже распадалась при прикосновении. Желчный пузырь таких рыб имел светлую окраску, характерную для воспаленного состояния.

После голодания, когда обычно происходит освобождение организма от алиментарных ядов, у рыб всех вариантов (за исключением варианта заражения цитробактером 6,6 × 10⁶) была отмечена некоторая нормализация цвета и консистенции печени, что свидетельствовало о ее частичной регенерации. Бак-

Патолого-анатомическая картина и микробиоценоз внутренних органов мыши стерильно при различных условиях эксперимента

Период опыта, показатели	Печень				Почки				Кишечник		
	Изменения цвета, %	Нарушение структуры, %	Бактериальная обсемененность*		Изменения цвета, %	Нарушение структуры, %	Бактериальная обсемененность		Состояние	Бактериальная обсемененность	
			число колоний	преобладающие виды			число колоний	преобладающие виды		число колоний	преобладающие виды
Начало кормления	50	Нет	Ед.*	Аеромонас	80	Нет	Ед.	Аеромонас			Аеромонас
Окончание кормления	50	100	0	0	100	100	“	Асинетобактер	Норма	Умерен.	Аеромонас, Асинетобактер, Citrobacter
голодания	25	25	0	0	100	30	“	Citrobacter, БГКП	“	“	“
Окончание кормления	50	0	0	0	100	100	“	Моракселла	Отсутствие слизи	Обильн.	Аеромонас, БГКП Staph. epid.
голодания	0	0	Ед.	Аеромонас	100	75	Умерен.	Аеромонас Pseudomonas	Норма	Ед.	Аеромонас
Окончание кормления	50	100	Умерен.	0	100	70	“	“	Отсутствие слизи	Умерен.	Pseudomonas Bac. mesentericus, Staph. epid.
голодания	0	0	Ед.	0	70	70	Ед.	Аеромонас	Норма	“	Аеромонас
Окончание кормления	50	50	“	Аеромонас	100	70	“	“	“	Обильн.	Аеромонас, Pseudomonas, Staph. epid., Bac. mesentericus, плесень
голодания	50	75	“	Аеромонас	100	50	“	Аеромонас	“	Ед.	Аеромонас, БГКП
Окончание кормления	50	50	0	0	100	50	0	0	Воспаление заднего отдела	Умерен.	Pseudomonas, Staph. epid., Bac. mesentericus, плесень
голодания	0	0	Ед.	Аеромонас	100	50	Ед.	Аеромонас	Норма	0	0

* Бактериальная обсемененность: ед. — единичный рост (до 10 колоний); умерен. — умеренный рост (до 300 колоний); обильн. — обильный рост (свыше 300 колоний).

териальная обсемененность печени в контрольном варианте отсутствовала, а в опытных была представлена единичными колониями.

Состояние почек было значительно хуже. Патология была обнаружена у 50–70% рыб. Наиболее часто встречались светлый цвет и обводнение почек, рыхлая или разрушающаяся консистенция. Светлая окраска почек наряду с бледным, розовым цветом селезенки* является признаком анемии. В ряде случаев, напротив, была отмечена кровенаполненность почек, связанная с нарушением целостности стенок кровеносных сосудов. После голодания негативные изменения цвета и консистенции почек несколько уменьшились.

Бактериальная обсемененность почек колебалась от 10 до 300 колоний бактерий pp. *Aeromonas*, *Pseudomonas*, *Moraxella*, *Acinetobacter*, а также бактерий группы кишечной палочки.

Бактерии первых двух родов являются типичными представителями водных микробиоценозов и обычной микрофлоры рыб, хотя некоторые их штаммы могут обладать вирулентностью. В то же время бактерии р. *Moraxella*, *Acinetobacter* являются характерными показателями органического загрязнения водной среды [Бычкова и др., 2000]. Следует подчеркнуть, что *Vac. mesentericus* и *Citrobacter* в посевах печени и почек выявлены не были. Особое внимание было уделено состоянию кишечника рыб, т.к. именно он является местом непосредственного контакта токсических веществ пищи с организмом рыб. После окончания ростовых опытов кишечника рыб из контрольного варианта были в нормальном состоянии. В вариантах, где корма были заражены *Vac. mesentericus*, в кишечниках отмечено отсутствие слизи. Известно, что слизь содержит ферменты кишечного сока и не только участвует в переработке пищевых веществ в зоне пристеночного пищеварения, но и выполняет защитную функцию [Уголев, 1963, 1984; Кузьмина, 1995], поэтому ее отсутствие свидетельствует об ухудшении физиологического состояния рыб и проявлении патологии. В варианте наибольшего заражения корма *Citrobacter* (13×10^6) у подопытных рыб было констатировано воспаление заднего отдела кишечника. После голодания состояние слизистой и заднего отдела кишечника пришло в норму.

Что касается микрофлоры кишечника молодых рыб разных вариантов кормления, то она была представлена преимущественно бактериями pp. *Aeromonas*, *Pseudomonas*, бактериями группы кишечной палочки, р. *Moraxella* и *Acinetobacter*. Кроме того, отмечены *Staphylococcus epidermidis*, единично — *Vac. mesentericus*, а в вариантах с цитробактером — плесень. Таким образом, *Vac. mesentericus* и *Citrobacter* даже при максимальной обсемененности кормов ($28-13 \times 10^6$ КОЕ/г) не оказали существенного влияния на микрофлору кишечника молодых стерляди.

Подводя итог анализу состояния и обсемененности внутренних органов у молодых стерляди, питавшейся комбикормами, зараженными *Vac. mesentericus* и *Citrobacter*, можно говорить, что высокая обсемененность кормов вызвала изменения цвета и нарушение структуры паренхиматозных органов, развитие анемии, изменения в кишечнике (нарушение секреции слизи, воспаление заднего отдела), что свидетельствует о развитии патологических процессов [Журавель и др., 1968]. Причем отрицательное воздействие цитробактера, относящегося к кишечной группе, было выражено наиболее сильно.

Все эти патологии являются признаками различных алиментарных токсикозов, отмеченных у многих видов рыб [Галаш, 1988; Метод. указания по диагностике алиментарных патологий, 1999 и др.]. Подтверждением алиментарной природы изменений во внутренних органах молодых рыб стали регенерация и нормализация их состояния, зарегистрированные по окончании голодания рыб. Кроме того, следует отметить, что, несмотря на наличие патологических изменений во внутренних органах, присутствия в них картофельной палочки и цитробактера не обнаружено. Их количество в кишечнике по сравнению с обсемененностью корма было незначительным. Все это свидетельствует о довольно эффективных защитных механизмах пищеварительного тракта молодых стерляди,

* Розовый цвет селезенки отмечен почти у всех рыб, и поэтому этот показатель не внесен в табл. 2.

препятствующих проникновению в организм чужеродных бактерий, и подтверждает данные В. Кузьминой [1995].

В связи с высокой выживаемостью и отсутствием внешних проявлений патологии у молоди, с одной стороны, и значительными изменениями во внутренних органах — с другой, представлялось целесообразным выяснить, влияет ли обсемененность кормов бактериями на обмен веществ рыб. Изменения химического статуса молоди приведены в табл. 3.

Таблица 3

Химический статус молоди стерляди в различные периоды эксперимента

Показатели, % сырой ткани	До начала кормления	Уровень обсемененности кормов, КОЕ/г						
		0,48 × 10 ⁶ (контроль)	<i>Vac. mesentericus</i>			<i>Citrobacter</i>		
			4,0 × 10 ⁶	6,0 × 10 ⁶	28 × 10 ⁶	6,6 × 10 ⁶	8,5 × 10 ⁶	13,0 × 10 ⁶
<i>После окончания кормления</i>								
Вода	86,5	77,6	78,5	79,4	79,7	80,1	80,0	81,5
Сухое вещество	13,5	22,4	21,5	20,6	20,3	19,9	20,0	18,5
Сырой протеин	9,0	13,0	12,3	11,5	11,4	11,7	11,0	10,8
Общие липиды	1,4	4,6	4,1	3,9	3,6	3,9	3,9	3,0
Углеводы	1,0	1,7	1,2	2,2	2,4	1,5	2,3	1,9
Зольные элементы	2,1	3,1	3,9	3,0	2,9	2,9	2,8	3,0
<i>После окончания голодания</i>								
Вода	—	80,9	82,4	83,5	82,5	84,4	83,5	82,7
Сухое вещество	—	19,1	17,6	16,5	17,5	15,6	16,5	17,3
Сырой протеин	—	11,4	10,6	10,6	10,3	9,7	9,7	10,8
Общие липиды	—	1,9	1,6	1,3	1,3	0,8	0,8	0,8
Углеводы	—	1,7	1,9	1,1	2,5	1,5	2,4	1,8
Зольные элементы	—	4,1	3,5	3,5	3,4	3,6	3,6	3,9

Судя по данным табл. 3, достаточно четко проявилась тенденция снижения содержания сухого вещества за счет падения уровня белка и липидов по мере возрастания обсемененности. Наибольшие изменения отмечены в варианте с максимальной концентрацией в корме цитробактера.

Голодание рыб в течение 40 сут во всех случаях привело к обводнению организма и снижению содержания сухого вещества, протеина, и особенно липидов. В большинстве случаев отмечено повышение уровня зольных элементов. Максимальные сдвиги наблюдались в варианте заражения картофельной палочкой $4,0 \times 10^6$.

Химический статус указывает в основном на соотношение основных групп питательных веществ в организме рыб. В то же время, за период экспериментов масса молоди значительно увеличилась и не была одинаковой у рыб из различных вариантов. Поэтому для получения интегральной характеристики, отражающей количественные изменения в массе тела и химическом составе, были рассчитаны показатели накопления веществ и энергии по отношению к единице (1 г) начальной массы (табл. 4).

У рыб, питавшихся кормами, обсемененными *Vac. mesentericus*, по сравнению с контролем накопление массы шло более интенсивно (за исключением варианта $4,0 \times 10^6$). При этом наблюдалось большее (на 6–21%) накопление воды и несколько меньшее, чем в контроле, накопление сухого вещества, в том числе на 7–12% сырого протеина и на 4–13% липидов. Синтез углеводов, напротив, был активнее, чем в контрольном варианте, с максимумом при наибольшей обсемененности кормов. Накопление энергии в вариантах заражения $4,0 \times 10^6$ и $28,0 \times 10^6$ было наименьшим.

Таким образом, оценивая количественные показатели накопления, можно говорить, что обсеменение кормов картофельной палочкой как бы стимулировало рост молоди стерляди. Однако это было обусловлено обводнением массы рыб и снижением накопления белка, липидов и энергии на фоне увеличения запаса

Таблица 4

Накопление веществ и энергии в организме молоди стерляди при выращивании на комбикормах, обсемененных *Vac. mesentericus* и *Citrobacter*, и их потери при экспериментальном голодании (мг/г первоначальной массы)

Показатели	Уровень обсемененности кормов, КОЕ/г			
	0,48 < 10 ⁶ естественный фон (контроль)	4,0 < 10 ⁶	6,8 < 10 ⁶	28,0 < 10 ⁶
Обсемененность кормов <i>Vac. mesentericus</i>				
<i>Период роста</i>				
Масса	2136	2009	2596	2441
Вода	1571	1500	1993	1883
Сухое вещество	565	509	603	558
Сырой протеин	319	280	319	299
Общие липиды	128	111	124	104
Углеводы	42	46	75	77
Зольные элементы	75	72	85	78
Энергия, ккал/г	3,22	2,84	3,32	3,01
За счет белка, %	57	56	55	57
<i>Период голодания</i>				
Масса	110	127	252	181
Вода	58	66	69	120
Сухое вещество	52	61	83	61
Сырой протеин	31	30	34	30
Общие липиды	29	28	28	26
Углеводы	3	2	17	4
Зольные элементы	10*	1	4	1
Энергия, ккал/г	0,47	0,45	0,53	0,44
За счет белка, %	38	38	36	39
Обсемененность кормов <i>Citrobacter</i>				
<i>Период роста</i>				
Масса	2136	2513	2245	2198
Вода	1571	1952	1734	1743
Сухое вещество	565	562	510	455
Сырой протеин	319	322	268	256
Общие липиды	128	121	114	82
Углеводы	42	39	58	47
Зольные элементы	75	80	70	70
Энергия, ккал/г	3,22	3,15	2,85	2,44
За счет белка, %	57	58	54	60
<i>Период голодания</i>				
Масса	110	165	58	51
Вода	58	96	14	26
Сухое вещество	52	69	45	25
Сырой протеин	31	36	19	7
Общие липиды	29	32	31	23
Углеводы	3	2	0,4*	4
Зольные элементы	10*	2*	5*	9*
Энергия, ккал/г	0,47	0,52	0,40	0,28
За счет белка, %	38	41	28	14

* Приращение веществ

углеводов. При этом интересно отметить, что доля белка в энергетических накоплениях оставалась достаточно стабильной (55–57%).

Расчеты накопления веществ и энергии у рыб, питавшихся комбикормами, зараженными *Citrobacter*, выявили сходную картину (см. табл. 4). По сравнению с контролем на 1 г первоначальной массы накопление массы у молоди шло более активно, но медленнее, чем в вариантах с картофельной палочкой

(3–18%), и в основном за счет воды. В то же время, сухого вещества откладывалось в теле молоди соответственно меньше в основном за счет снижения накоплений сырого протеина (на 16–26%), и особенно липидов (на 5–36%), что обусловило и меньшее накопление энергии.

Сравнение абсолютных значений накопления веществ и энергии у рыб, питавшихся зараженными кормами, показало, что обсеменение корма цитробактером приводит к количественно более значимым сдвигам в обмене веществ.

Для характеристики количественных изменений в обмене веществ в процессах роста был использован предложенный М.А. Щербиной [1983] показатель «концентрация в единице прироста веществ и энергии». Он рассчитывался по формуле, приведенной в методической части, в мг на 1 г прироста молоди. Для большей наглядности и удобства анализа данные по концентрации веществ в приросте приведены в % по отношению к контрольному варианту (рисунок).

Согласно этим результатам, в вариантах обсеменения кормов *Bac. mesentericus* количество сырого протеина в приросте по сравнению с контролем уменьшилось на 7–17%, липидов — на 8–25%, углеводов — возросло на 15–45%. Общая обеспеченность прироста энергией снизилась на 6–17%. Доля энергии белка в общей энергии была близкой — 55–57%. Это свидетельствует о перестройке в обмене веществ по мере возрастания уровня обсемененности кормов. Она выразилась в торможении синтеза белка и липидов, обводнении и снижении энергоемкости прироста, однако при сохранении постоянства энергетической составляющей белка в общей энергии.

В вариантах с кормами, зараженными цитробактером, получены аналогичные, но более выраженные зависимости. При этом угнетение синтеза белка и липидов и гидратация прироста в количественном выражении были большими по сравнению не только с контролем, но и с вариантами с картофельной палочкой. Доля энергии за счет белка в общей энергии была близкой к ее доле в предыдущем варианте, но имела больший разброс (54–60%).

Таким образом, на основании показателя «концентрация веществ и энергии в единице прироста», удалось выявить скрытую интоксикацию, вызываемую обеими группами бактерий, несмотря на отсутствие смертности рыб и внешних признаков токсикоза. Она выразилась в изменении направленности обмена веществ в сторону обводнения организма, последовательном по мере возрастания степени обсемененности кормов торможении синтеза белка, и особенно липидов, причем в большей степени под действием бактерий рода *Citrobacter*.

Объективность этого вывода подтвердили данные, полученные в ходе экспериментального голодания. Несмотря на то, что при голодании организм рыб освобождается от влияния токсинов [Валова, 1999; Методические указания по диагностике алиментарных токсикозов у рыб, 1999], представлялось важным выяснить метаболический эффект последствия бактериальных метаболитов корма на поддерживающий обмен в процессе эндогенного питания.

Для этого кормление рыб было прекращено, и их выдерживали при средней температуре 19,8 °С в течение 40 сут, что по количеству градусо-дней (792) приблизительно соответствовало периоду зимнего голодания в естественных условиях. Изменения массы рыб и выживаемость приведены в табл. 5.

В относительных единицах потери массы рыб за период голодания составили от 5 до 25% (цитробактер — $6,6 \times 10^6$ и картофельная палочка — $6,0 \times 10^6$). Причем у молоди, питавшейся кормами, зараженными картофельной палочкой, они были выше, чем в контроле и в вариантах с цитробактером. Это при том, что рост рыб в вариантах обсеменения *Bac. mesentericus* был более активным. Однако наибольший интерес представляет значительное снижение выживаемости голодавших рыб (от 2 до 50%) в вариантах с зараженными кормами. При этом максимальная смертность (47 и 50%) отмечена при минимальной концентрации бактерий. В контроле гибели рыб не наблюдалось. В настоящее время эти факты не поддаются объяснению.

Изменения массы и выживаемость молоди стерляди, питавшейся зараженными кормами, после голодания в течение 792 градусо-дней

Показатели	Уровень обсемененности кормов, КОЕ/г						
	0,48 × 10 ⁶ (контроль)	<i>Vac. mesentericus</i>			<i>Citrobacter</i>		
		4,0 × 10 ⁶	6,0 × 10 ⁶	28 × 10 ⁶	6,6 × 10 ⁶	8,5 × 10 ⁶	13,0 × 10 ⁶
Масса рыб, г							
до голодания	25,7	24,7	25,0	26,5	23,5	23,3	22,7
после голодания	22,9	21,5	18,7	21,8	19,7	21,9	21,6
Абсолютные потери массы, г	2,8	3,2	6,3	4,7	3,8	1,4	1,1
Выживаемость, %	100	63	90	80	50	98	87

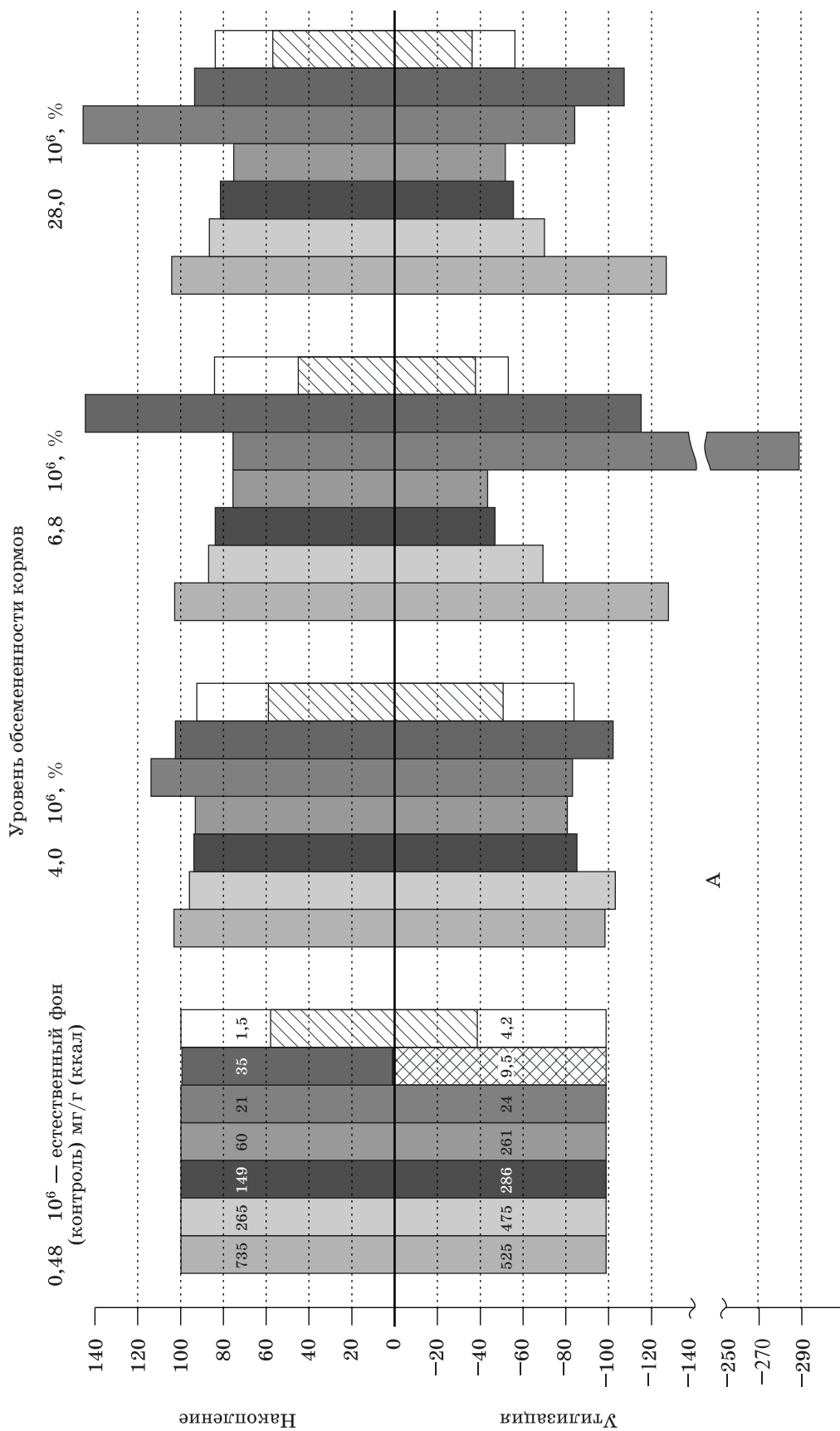
Расчеты утилизации веществ и энергии, а также степени их участия в тра-тах на поддерживающий обмен (по показателям «концентрации») позволили получить достаточно детальную характеристику метаболических процессов у голодающей молоди (см. табл. 4 и рисунок).

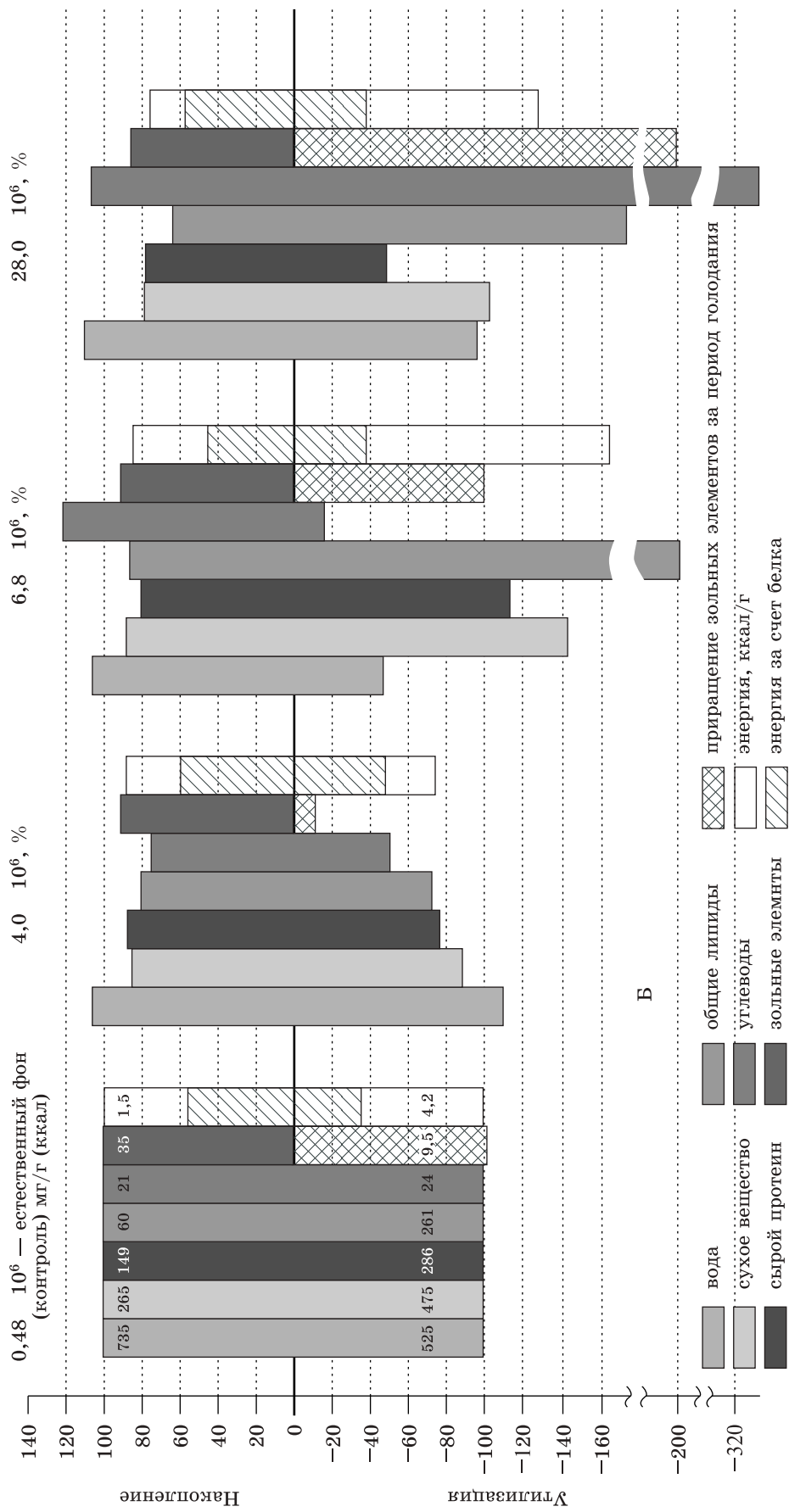
У рыб в контрольном варианте отмечены близкие значения потерь влаги и сухого вещества. В потерях сухого вещества приблизительно равным был расход сырого протеина и липидов. Утилизация углеводов была минимальной, а зольные элементы накапливались. Зарегистрированные при голодании невысокие значения трат углеводов, несмотря на их активное участие в обменных процес-сах, обусловлены их постоянным образованием из белков и липидов посредст-вом глюконеогенеза. Этот естественный процесс свойственен всем голодающим или зимующим животным. Наличие подобного пути снабжения голодаю-щих рыб глюкозой описано М.А. Щербиной и З.А. Мукосеевой [1978] у зимую-щих карпов и нами — у молоди кефалей [Бурлаченко, 1991]. Таким же естест-венным процессом для голодающих рыб является накопление зольных эле-ментов. Это можно объяснить преимущественным расходом на поддержи-вающий обмен органических веществ, в результате чего относительный вес минералов, в частности костной ткани, возрастает [Щербина и др., 1974]. Кро-ме того, они могут поступать в голодающий организм осмотическим путем [Кар-зинкин, 1952].

По сравнению с контрольным вариантом рыбы, получавшие корма, зара-женные *Vac. mesentericus*, потеряли в 1,5–2,0 раза больше массы (6,0×10⁶ и 28,0×10⁶). При этом потери сухого вещества были выше на 17–59%. Абсолют-ные значения утилизации белка, липидов и энергии были незначительно мень-шими или близкими к этим показателям в контрольном варианте. В то же вре-мя обнаружен более интенсивный расход углеводов, особенно в варианте обсе-менения 6,0×10⁶ (в 5,5 раз выше, чем в контроле).

Расчеты концентрации веществ в потерях (см. рисунок) дали основание го-ворить, что в обменных процессах при голодании у рыб, питавшихся кормами, обсемененными картофельной палочкой, менее интенсивно, чем в контроле (на 16–52%), использовались белки и липиды (на 19–58%). Подобное явление мо-жет быть связано с детоксикацией организма рыб в ходе голодания и обуслов-ленным ею иницированием компенсаторных механизмов для сохранения в ор-ганизме пластических веществ, что наблюдается также и у высших позвоноч-ных [Тутельян, 1985а; Шатерников, 1985].

У молоди стерляди, до голодания питавшейся кормами, зараженными *Cit-robacter*, направление утилизации веществ и энергии имело иной характер (см. табл. 4). Если в случае наименьшей обсемененности корма по абсолютным зна-чениям показатели трат веществ и энергии были сходны с таковыми в вариан-тах обсеменения картофельной палочкой, то при заражении 8,5×10⁶ и 13,0 ×10⁶ отмечено значительное (на 20–80%) снижение интенсивности использования веществ и энергии. Учитывая более высокую выживаемость в последних двух случаях и самые меньшие потери массы, можно было бы предположить мень-шее отрицательное воздействие заражения кормов цитробактером. Однако рас-





Концентрация веществ и энергии в единице прироста или потерь массы у молоди стерляди при питании комбикормами, обсемененными *Bac. mesentericus* (А), *Citrobacter* (Б), и экспериментальном голодании (в мг, ккал/г прироста или потерь массы и в % к контролю)

четы концентрации веществ в потерях (см. рисунок, *Б*) показали, что по сравнению с контролем на фоне меньшего расхода влаги у рыб в вариантах заражения $8,5 \times 10^6$ и 13×10^6 белка израсходовано было в два раза больше, а липидов в варианте СЗ — в 3 раза больше.

Столь значительное по сравнению с контрольным вариантом использование в тратах белка и липидов может быть связано с сильной интоксикацией, вызванной высокой степенью обсеменения кормов цитробактером. По мнению В.А. Шатерникова [1985], «заболевания, связанные с нарушениями питания и являющиеся следствием характерных изменений обмена веществ, можно рассматривать как своеобразную адаптацию организма к неблагоприятным условиям существования, так как, вместо остановки процессов обмена веществ, которая бы повлекла за собой смерть, происходит направленное изменение этих процессов, и организм продолжает жить и функционировать в крайне затрудненных и неблагоприятных условиях (в состоянии болезни)». Поскольку цитробактер относится к бактериям кишечной группы и является условно патогенным, можно говорить о более сильном, возможно необратимом, патологическом воздействии на рыб кормов, зараженных этими бактериями. Это согласуется также и с результатами патолого-анатомического анализа, показавшего меньшую степень нормализации состояния внутренних органов рыб после голодания.

В ы в о д ы . Воздействие на молодь стерляди в течение 40 сут продуктов жизнедеятельности *Vac. mesentericus* и *Citrobacter*, обсемененность которыми кормов составляла от 4×10^6 до 28×10^6 и от $6,8 \times 10^6$ до 13×10^6 (соответственно), носит скрытый характер, незначительно замедляя скорость роста и не оказывая влияния на выживаемость.

Наиболее ранними видимыми признаками интоксикации являются изменения в состоянии паренхиматозных органов и кишечника.

Отрицательное влияние зараженности кормов наиболее четко проявляется на метаболическом уровне и, как правило, выражается в гидратации прироста, сопровождающейся по мере возрастания степени контаминации кормов торможением синтеза белка и липидов.

Нарушения биосинтетических процессов у молоди стерляди, вызванные питанием комбикормами, зараженными *Vac. mesentericus* и *Citrobacter*, могут привести к значительному снижению выживаемости рыб (до 30–50%) в период зимовки.

Токсический эффект более выражен при обсеменении кормов бактериями р. *Citrobacter*, относящимися к кишечной группе.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Ж.И., Картавцева Н.Е., Николаева Н.А. 1981. Исследование процессов окисления липидов в искусственных кормах рыб // Сборник научных трудов. Л.: ГОСНИОРХ. Вып.176. С.103–112.

Бурлаченко И.В. 1991. Пищевые потребности молоди кефалей как основа для создания искусственных кормов // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук М.: ВНИРО. 24 с.

Бычкова Л.И., Юхименко Л.Н., Можарова А.И. 2000. Микробиоценоз как индикатор экологического состояния водной среды и рыбы // Тезисы докладов научно-практической конференции. Проблемы охраны здоровья рыб в аквакультуре. М.: ВАСХНИЛ. С.44.

Валова В.Н. 1999. Характеристика физиологического состояния молоди тихоокеанских лососей при выращивании на искусственных кормах // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук М.: ВНИИПРХ. 24 с.

Галаш В.Т. 1988. Токсико-биологическое действие трихотеценовых микотоксинов на карпа и предельно допустимая концентрация Т-2 токсина в карповых комбикормах // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук М.: ВНИИПРХ. 24 с.

Галаш В.Т., Головина Н.А., Соболев В.С. 1987. Реакция организма карпа на присутствие в кормах трихотеценовых микотоксинов // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. М.: ВНИИПРХ. С.120–132.

Жезмер В.Ю., Ляшенко Е.В., Кутинцева Н.В., Галдина Е.А. 1991. Протейная инфекция в установках с оборотным водообеспечением // Рыбное хозяйство. № 11.

Журавель А.А., Кадыков Б.И., Мамин А.И., Косых В.П. 1968. Патологическая физиология сельскохозяйственных животных. М.: Колос. 432 с.

- Карзинкин Г.С.* 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат. 341 с.
- Картавцева Н.Е., Абрамова Ж.И., Тимошина Л.А., Писарева Н.А., Жакевич М.Л.* 1986. Оценка качества липидов кормов для рыб // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Л. Вып.246. С.124–131.
- Картавцева Н.Е., Абрамова Ж.И., Остроумова И.Н., Шабалина А.А.* 1987. Временная инструкция по определению степени окисления липидов в кормах и оценке влияния качества кормов на рыб. Л. 28 с.
- Кузьмина В.В.* Защитная функция пищеварительного тракта рыб // Вопросы ихтиологии. Т.35. №1. С.86–93.
- Марченко А.М.* 1987. Актуальность развития научных исследований о зараженности кормов для рыб микроорганизмами и продуктами их обмена // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. М.: ВНИИПРХ. С.113–120.
- Методические указания по диагностике алиментарных токсикозов у рыб.* 1999. Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. Т.4. №2. М.: АМБ-АГРО. С.141–160.
- Мусселиус В.А., Ванятинский В.Ф., Вихман А.А.* и др. 1983. Лабораторный практикум по болезням рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 296 с.
- Тутельян В.А.* 1985а. Вредные вещества пищевых продуктов и степень их опасности для здоровья человека // Проблемы обеспечения безопасности пищевых продуктов. Продуценты микотоксинов и микотоксикозы. М.: Центр международных проектов ГКНТ. Т.1. С.23–104. 1985б. Микотоксины: Исторические аспекты и современные представления. Там же. С.83–104.
- Уголев А.М.* 1963. О существовании пристеночного (контактного) пищеварения. М.: Л.: АН СССР. 243 с. 1984. Достижения физиологии и проблемы питания. Вестник АН СССР. №6. С.34–45.
- Черкес Ф.К., Богоявленская Л.Б., Бельская Н.А.* 1987. Микробиология. М.: Медицина. 512 с.
- Шатерников В.А.* 1985. Актуальные проблемы науки о питании // Проблемы обеспечения безопасности пищевых продуктов. Продуценты микотоксинов и микотоксикозы. Т.1. М.: Центр международных проектов ГКНТ. С.64–82.
- Щербина М.А.* 1983. Методические указания по физиологической оценке питательности кормов для рыб. М.: ВАСХНИЛ. 83 с.
- Щербина М.А., Баженова К.Я., Маханько В.А.* 1974. Утилизация органических и минеральных веществ у зимующих сеголетков карпа в зависимости от условий их летнего выращивания // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.11. С.56–68.
- Щербина М.А., Мукосеева З.А.* 1978. Глюконеогенез как один из источников энергетического обеспечения карпа в период зимнего голодания // Вопросы ихтиологии. Вып.3. С.557–561.

УДК 597.562:597–153(265.5)

ПИТАНИЕ МИНТАЯ *THERAGRA CHALCOGRAMMA* В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ СЕВЕРНЫХ КУРИЛ В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД

С.Э. Френкель, Е.Н. Кузнецова (ВНИРО)

Минтай *Theragra chalcogramma* является основным объектом российского промысла и занимает выдающееся положение в сообществах рыб дальневосточных морей. Сведения о питании минтая в различных районах его обитания приводятся в ряде публикаций. В основном исследовано питание минтая в Беринговом [Микулич, 1954; Савичева, 1981; Качина, Савичева, 1987; Шунтов и др., 2000; Bailey, Dunn, 1979; Okada, Yamaguchi, 1985; Dwyer et al., 1987] и Охотском [Микулич, 1949; Швецова, 1974а, 1974б; Сафронова, 1981; Горбатенко, Долганова, 1989; Волков, 2000 и др.] морях. Питание минтая в тихоокеанских водах Северных Курил и Юго-Восточной Камчатки исследовано недостаточно. Список организмов, встреченных в желудках минтая в ноябре – декабре 1986 г., и сведения о выедании зоопланктона пелагическими рыбами (преимущественно минтаем), а также о доле нектона в рационе планктофагов приведены в публикациях В.П. Шунтова с соавторами [1988, 1993]; А.Ф. Волковым с соавторами [1990] приведены данные о питании сеголеток.

Цель нашей работы — дополнить сведения о питании минтая в тихоокеанских водах у Северных Курил и Юго-Восточной Камчатки на основе материалов 1996 и 1999 гг.

Материал и методика. Исследовали питание минтая, выловленного донным тралом в ноябре – декабре 1996 и 1999 гг. с тихоокеанской стороны Северных Курил и у Юго-Восточной Камчатки, в районе между 48°57' и 51°30' с.ш., на глубинах 100–390 м. Всего проанализировано 856 желудков. У 721 особи визуально определены наполнение желудков в баллах по 5-балльной шкале и состав пищи. Желудки 135 особей, отловленных в 1999 г., были зафиксированы в 4% -ном растворе формалина и обработаны по общепринятому количественно-весовому методу. При цифровой обработке материала использовали показатель частоты доминирования, выражаемый как отношение числа желудков, в которых преобладал определенный компонент, к общему числу желудков с пищей [Методическое руководство..., 1974]. При расчете степени наполнения желудков в целом по району определяли взвешенный величиной уловов на усилие средний показатель степени наполнения желудков рыб [Скалкин, 1965]. По материалам, обработанным количественно-весовым методом, были рассчитаны общие индексы наполнения желудков, частота встречаемости разных групп пищевых организмов в процентах от числа питавшихся особей и состав пищевого комка в процентах по массе.

Результаты. Краткая характеристика исследованных скоплений. В ноябре – декабре 1996 г. пробы минтая были получены в районе Северных Курил, между 50°07' и 51°08' с.ш., на глубинах от 150 до 280 м. В этом районе ловился преимущественно крупный минтай (табл. 1). Средний улов на 1 ч траления составил 2,1 т.

В ноябре – декабре 1999 г. пробы получены в районе Северных Курил, между 48°57' с.ш. и 49°55' с.ш., на глубинах 100–390 м и в районе Юго-Восточной Камчатки, между 50°51' и 51°29' с.ш., на глубинах 235–285 м. В первом районе ло-

вился минтай длиной от 21 до 66 см (средняя 46,3 см), во втором — от 17 до 75 см (средняя 32,2 см). Средний улов на 1 ч траления в районе Северных Курил составил 1,9 т, у Юго-Восточной Камчатки — 1,2 т.

Гонады минтая в исследуемый период находились на II–IV стадиях зрелости.

Питание минтая в 1996 г. Основной пищей особей минтая всех размерных групп в ноябре – декабре 1996 г. были эвфаузииды (рис. 1). Примерно у 10% особей в качестве основной пищи обнаружена рыба. У мелкого минтая (19–40 см) заметную роль в питании играли гаммариды. Преобладание эвфаузиид в питании минтая разных размерных групп, по-видимому, связано, с одной стороны, с их доступностью для рыб в исследованном районе, с другой — с тем, что они, по имеющимся сведениям [Долганова, 1987; Волков, 1997], являются предпочитаемыми кормовыми объектами минтая. Степень наполнения желудков небольшая, причем, она увеличивалась по мере возрастания размеров рыб (рис. 2) и в среднем составила 1,5 балла, у 18% рыб желудки были пустыми (см. табл. 1).

Таблица 1
Размерно-массовая характеристика исследованных рыб и степень наполнения их желудков

Показатели	1996 г.	1999 г.
Длина, см	$\frac{19-80}{52,3}$	$\frac{17-75}{41,7}$
Масса, г	$\frac{65-3500}{1235}$	< 35–5550*
Средний балл наполнения желудков	1,5	1,0
Число рыб с пустыми желудками, %	18,4	31,7
Число особей, экз.	365	491

* Средняя масса не определена, т.к. часть наиболее мелких особей не была взвешена.

Примечание. Под чертой приведены средняя длина и масса.

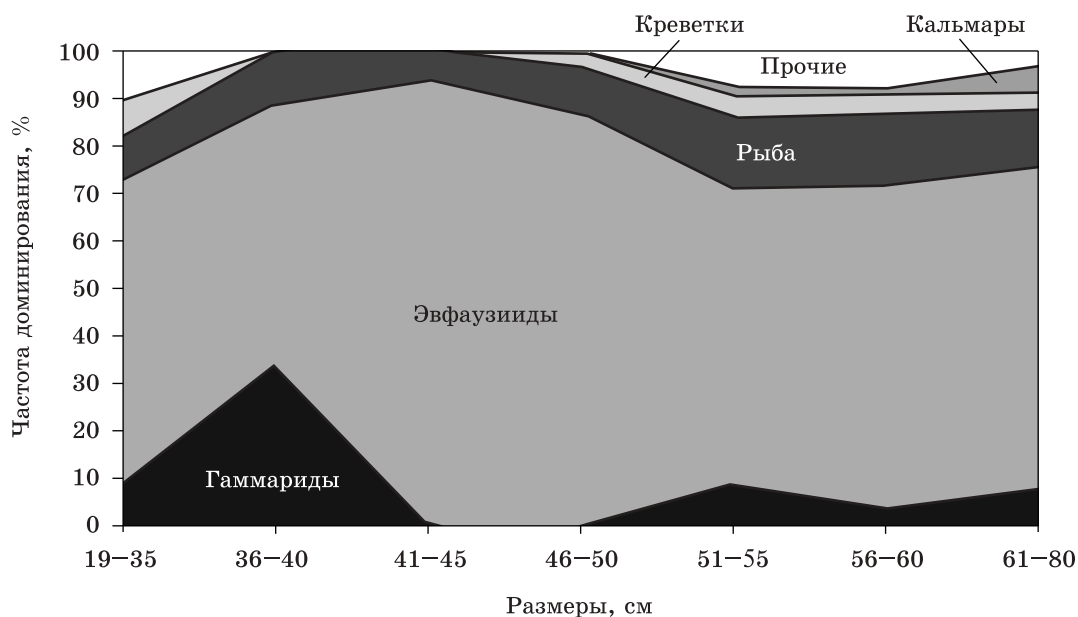


Рис. 1. Основные объекты питания (по доминированию, %) минтая разных размерных групп в 1996 г.

Питание минтая в 1999 г. Пищевой спектр исследованных рыб в ноябре – декабре 1999 г. представлен в табл. 2. У Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил минтай питался по-разному, в первом районе в желудках доминировали организмы бентоса и нектобентоса, во втором — планктона и нектона.

У Юго-Восточной Камчатки по частоте встречаемости (97%) и по массе (70%) в желудках доминировали донные гаммариды, представленные рядом видов (см. табл. 2), с преобладанием *Ampelisca eoa*. Кроме них, заметную роль в питании минтая играли эвфаузииды, мизиды, изоподы подотряда Asellota, креветки, полихеты, встречавшиеся у 18–31% рыб, составляя от 2 до 7% массы пищи (табл. 3).

Таблица 2

**Встречаемость пищевых объектов минтая у Юго-Восточной Камчатки
и Северных Курил (ноябрь – декабрь 1999 г.), %**

Пищевые объекты	Камчатский район	Курильский район
Polychaeta , в том числе:	17,6	6,6
<i>Anaitides</i> sp.	–	1,6
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	1,4	–
<i>Nephtys</i> sp.	1,4	–
Polychaeta Sedentaria	1,4	1,6
Polychaeta неопределенные	14,9	3,3
Ostracoda	2,7	–
Calanoida , в том числе:	12,2	42,6
<i>Pareuchaeta japonica</i>	2,7	19,7
<i>Calanus cristatus</i>	–	3,3
<i>C. plumchrus</i>	–	3,3
<i>C. pacificus</i>	1,4	–
<i>Calanus</i> sp.	5,4	9,8
<i>Eucalanus bungii</i>	–	6,6
<i>Metridia</i> sp.	–	4,9
<i>Aetideopsis rostrata</i>	–	8,2
<i>Candacia columbiae</i>	1,4	3,3
Calanoida неопределенные	–	13,1
Leptostraca	1,4	–
<i>Nebalia bipes</i>	1,4	–
Mysidacea	25,7	73,8
Cumacea , в том числе:	2,7	1,6
<i>Hemilamprops uniplicata</i>	–	1,6
<i>Diastylis glabra</i>	2,7	–
Isopoda (Asellota)	21,6	1,6
Gammaridea , в том числе:	97,4	18,0
<i>Ampelisca eoa</i>	59,5	–
<i>Protomedeia grandimana</i>	5,4	–
<i>P. popovi</i> (?)	2,7	–
<i>Paroedicerus lynceus</i>	2,7	–
<i>Monoculodes crassirostris</i>	6,8	1,6
<i>Anonyx nugax</i>	2,7	–
<i>Byblis gaimardi</i>	1,4	–
Photidae	8,1	–
Oedicerotidae	5,4	–
Lysianassidae	2,7	3,3
Gammaridea неопределенные	63,5	13,1
Hyperiidea , в том числе:	23,0	52,5
<i>Parathemisto japonica</i>	23,0	44,3
<i>Primno macropa</i>	–	21,3
Euphausiacea , в том числе:	31,1	70,5
<i>Tessarabrachion oculatus</i>	2,7	29,5
<i>Thysanoessa longipes</i>	–	8,2
<i>T. raschii</i>	–	4,9
<i>Thysanoessa</i> sp.	–	4,9
<i>Euphausia pacifica</i>	2,7	1,6
Euphausiacea неопределенные	25,7	34,4
Decapoda , в том числе:	21,6	8,2
<i>Pandalus goniurus</i>	2,7	–
<i>P. borealis</i>	1,4	–
<i>P. tridens</i>	–	3,3
<i>Pandalus</i> sp.	5,4	1,6
<i>Sclerocrangon intermedia</i>	1,4	–
<i>S. communis</i>	1,4	–
Macrura Natantia неопределенные	23,0	1,6
Majidae	5,4	1,6
<i>Pagurus pubescens</i>	1,4	–
Gastropoda	–	1,6
Cephalopoda	–	18,0
Chaetognatha	9,5	27,9
Appendicularia	2,7	1,6
Pisces , в том числе:	8,1	59,0
<i>Leuroglossus shmidti</i>	–	16,4
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	–	1,6
<i>S. nannochir</i>	–	1,6
<i>Lampanyctus regalis</i>	–	1,6
<i>Bathylagus ochotensis</i>	–	1,6
Pisces неопределенные	8,1	39,3

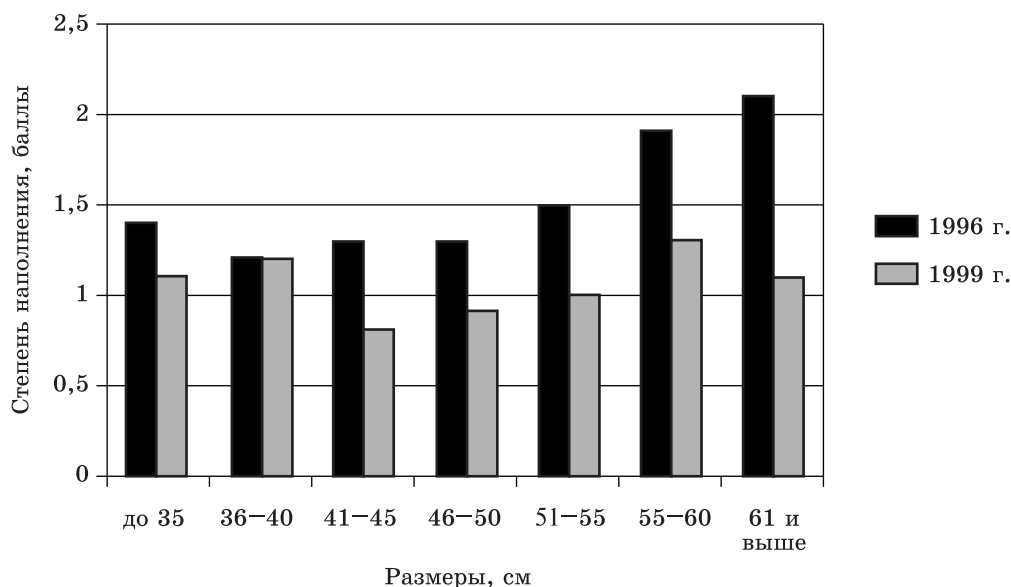


Рис. 2. Степень наполнения желудков минтая разных размерных групп в 1996 и 1999 гг.

В питании минтая у Северных Курил наиболее часто встречались мизиды (74%), эвфаузииды (71%), рыба (59%), гиперииды (53%). В этом районе в желудках рыб отмечено большое видовое разнообразие копепод (8 видов), из которых чаще всего встречалась *Pareuchaeta japonica*, однако, как и другие виды каляноид, единичными экземплярами. Довольно часто в питании минтая присутствовали кальмары, не отмеченные в желудках рыб у Юго-Восточной Камчатки. Примерно треть питавшихся рыб в северокурильском районе потребляла сагитт. Полихеты, изоподы, креветки и крабы встречались в желудках минтая единично. Основу питания минтая по массе составляли рыбы, эвфаузииды и мизиды.

В среднем накормленность минтая в обоих районах была невысокой (см. табл. 3, рис. 3). Она варьировала в зависимости от размеров рыб и была наибольшей у сравнительно крупноразмерных особей.

У Юго-Восточной Камчатки максимальный индивидуальный общий индекс наполнения желудков составил 424 ‰ (за счет потребления рыбы). Индивидуальные индексы свыше 100 ‰ отмечены у 8% рыб; эти особи питались гаммаридами, полихетами, крабами и креветками. Пустые желудки встречены у 15% рыб.

Таблица 3
Состав пищи минтая у Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил (ноябрь – декабрь 1999 г.), % по массе

Компоненты	Район	
	Камчатский	Курильский
Планктон		
Эвфаузииды	6,3	29,4
Мизиды	1,8	16,5
Гиперииды	1,4	3,0
Копеподы	0,5	0,3
Бентос		
Гаммариды	69,8	0,1
Полихеты	7,2	0,7
Изоподы	3,7	+*
Крабы	1,9	0,6
Нектобентос		
Креветки	5,6	2,6
Нектон		
Рыба	1,8	44,9
Прочие	+	1,9
Средний балл наполнения	1,5	1,0
Средний индекс наполнения, ‰	41,5	47,8
Число пустых желудков, %	15,0	42,2
Длина рыб, см	19-42	25-64
Средняя длина, см	27,6	48,1
Число экз.	74	61

* Менее 0,1%.

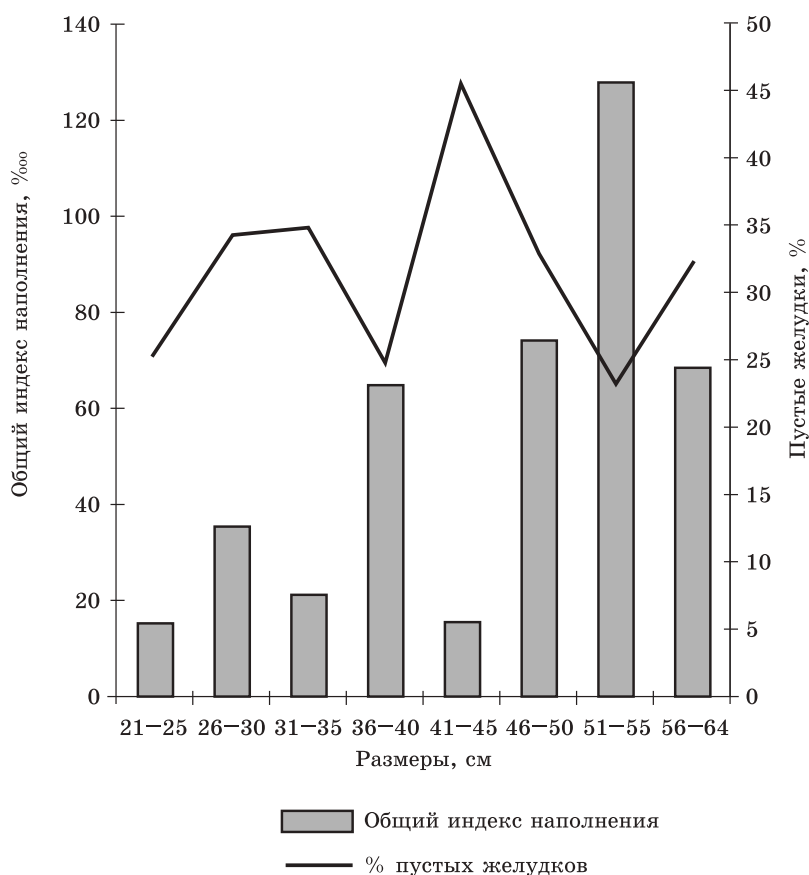


Рис. 3. Накормленность мнтая разных размерных групп в 1999 г.

В районе Северных Курил максимальный индивидуальный общий индекс наполнения составил 537 ‰. В пищевом комке преобладала рыба (серебрянка *Leuroglossus shmidti*). Индексы наполнения более 100 ‰ имели 16% рыб, причем в большинстве случаев пищей мнтяю служили рыбы (в основном, серебрянка). Пустые желудки отмечены у 42% особей.

Состав пищи мнтая меняется по мере его роста. Основной пищей неполовозрелого мнтая (до 35 см) были гаммариды, в заметных количествах потреблялись эвфаузииды (рис. 4). Небольшое значение имели полихеты, изоподы и рыба;

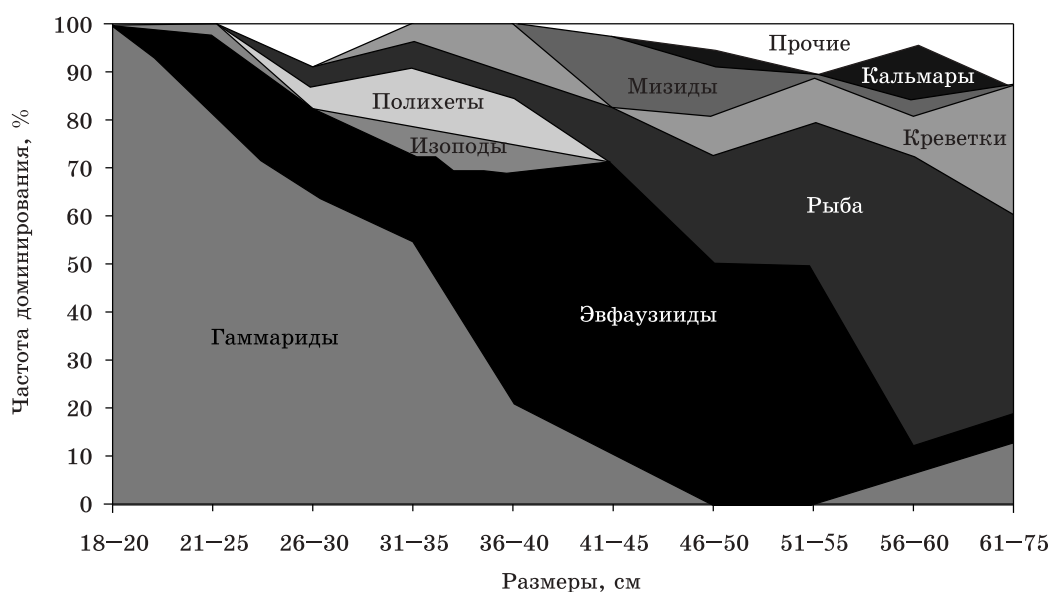


Рис. 4. Основные объекты питания (по доминированию, %) мнтая разных размерных групп в 1999 г.

последняя изредка встречалась в желудках минтая длиной 26–30 см. С увеличением длины минтая роль гаммарид уменьшалась, а эвфаузиид — увеличивалась. У минтая длиной свыше 50 см уменьшилась роль эвфаузиид и возросла роль рыбной пищи, а при длине свыше 55 см рыба была ведущим компонентом питания. Помимо того, крупный минтай потреблял кальмаров и креветок, т.е. преимущественно питался объектами нектона и крупными организмами нектобентоса.

Обсуждение. В ноябре – декабре 1996 г. в тихоокеанских водах Восточной Камчатки и Северных Курил встречался в основном крупный минтай, что было связано с дефицитом пополнения [Кузнецова, 2000]. Основу его питания составляли эвфаузииды.

В ноябре – декабре 1999 г. основными объектами питания минтая у Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил были гаммариды (*Ampelisca eoa* и др.), эвфаузииды (*Tessarabrachion oculatus*, *Thysanoessa longipes*) и рыба.

У Юго-Восточной Камчатки в основном встречался мелкий минтай, который питался преимущественно бентосом (в основном гаммаридами). В этом районе на изобатах 50–200 м располагаются поля повышенной биомассы кормового бентоса (200 г/м² и более) [Кузнецов, 1957]. К кормовому бентосу указанный автор относит полихет, двустворчатых моллюсков, ракообразных (главным образом бокоплавов), офиур. В районе Курило-Камчатского желоба на глубинах 100–1500 м биомасса гаммарид определена в 4 г/м², что на порядок выше, чем в среднем по Тихому океану [Каменская, 1978, 1997].

У берегов Северных Курил встречался относительно крупный минтай. Рыбы длиной до 55 см в основном потребляли эвфаузиид, более крупные особи — нектон. Судя по высокому проценту пустых желудков и невысокому наполнению желудков питавшихся особей, обеспеченность пищей в этом районе была слабой. Возможно, это связано с сильными течениями и топографическими вихрями [Дарницкий, Булатов, 1997]. На траверзе Четвертого Курильского пролива на изобатах 100–190 м минтай в основном питался эвфаузидами (90% особей); число пустых желудков составило 52%, а степень наполнения в среднем колебалась от 0,5 до 0,8 балла. Мористее, на изобатах 280–390 м, минтай наряду с эвфаузидами (41%) потреблял рыбу (34%). При этом степень наполнения желудков была несколько выше (1,1 балла), а доля пустых желудков составила 31%.

Таким образом, в 1999 г. у Юго-Восточной Камчатки в основном встречался мелкий минтай, питающийся бентосом, у Северных Курил — преимущественно крупный минтай, потреблявший в основном планктон и нектон. Разница в спектрах питания минтая, обитавшего у Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил, обусловлена как особенностями распределения кормовой базы, так и различиями размерно-возрастного состава рыб, обитавших в этих районах. Основной район нереста восточнокамчатского минтая — прибрежные воды Юго-Восточной Камчатки [Антонов, Золотов, 1987]. Очевидно, вылупившийся из икринок минтай в массе растет и нагуливается в этом районе, а по мере роста распределяется более широко.

Доля нектона в питании минтая в ноябре-декабре 1999 г. составила по массе 45%. В декабре 1991 г. в восточнокамчатских водах его доля колебалась от 36 до 98% [Шунтов и др., 1993].

В о д ы . В ноябре – декабре 1996 г. в районе Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил основной пищей минтая были эвфаузииды, в 1999 г. — гаммариды (преимущественно *Ampelisca eoa*), эвфаузииды (*Tessarabrachion oculatus*, *Thysanoessa longipes*) и рыба (*Leuroglossus shmidti*).

В 1996 г. минтай, по-видимому, питался более результативно, чем в 1999 г., о чем свидетельствует меньшее количество пустых желудков и более высокая степень их наполнения в 1996 г. Возможно, это связано с межгодовыми различиями в кормовой базе.

В составе пищи рыб, обитавших у Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил, наблюдались некоторые различия, обусловленные, по-видимому, как особенностями кормовой базы, так и различиями размерно-возрастного состава рыб. У Юго-Восточной Камчатки в основном встречался мелкий минтай, питав-

шийся бентосом и нектобентосом, у Северных Курил — крупный, потреблявший преимущественно планктон и нектон.

*
* *
*

Авторы приносят благодарность Р.М. Сабирову за сбор первичных данных на судне «Тора-Мару-58» в 1996 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонов Н.П., Золотов О.Г. 1987. Особенности размножения восточнокамчатского минтая // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С.123–132.
- Волков А.Ф. 1997. Особенности питания половозрелого охотоморского минтая в зимний период // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. С.228–231. 2000. Питание минтая в эпипелагиали Охотского моря и состояние его кормовой базы в зимне-весенний период 1998 г. // Океанология. Т.40. №5. С.742–755.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я. 1990. Стратегии питания минтая // Известия ТИНРО. Т.111. С.123–132.
- Горбатенко К.М., Долганова Н.Т. 1989. Питание половозрелого минтая *Theragra chalcogramma* и использование им кормовой базы в Охотском море осенью // Вопросы ихтиологии. Т.29. Вып.2. С.249–256.
- Дарницкий В.Б., Булатов Н.В. 1997. Охотоморские вихри Прикурильского района // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. С.36–39.
- Долганова Н.Т. 1987. Питание минтая в осенний период // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С.166–173.
- Каменская О.Е. 1978. Количественное распределение глубоководных амфипод (Amphipoda, Crustacea) в Тихом океане // Труды института океанологии АН СССР. Т.113. С.22–27. 1997. Особенности вертикального распределения амфипод в районе Курило-Камчатского желоба // Состав и распределение донных беспозвоночных в морях России и прилегающих акваториях. М.: Изд-во института океанологии. С.141–160.
- Качина Т.Ф., Савичева Э.А. 1987. Динамика питания минтая в западной части Берингова моря // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С.174–188.
- Кузнецов А.П. 1957. Поля питания донных промысловых рыб и камчатского краба в районе Северных Курильских островов // Рыбное хозяйство. №10. С.44–46.
- Кузнецова Е.Н. 2000. Возрастной состав и темп роста минтая *Theragra chalcogramma* восточнокамчатской популяции // Вопросы ихтиологии. Т.40. №5. С.640–647.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Микулич Л.В. 1949. Некоторые данные по питанию минтая // Известия ТИНРО. Т.29. С.51–66.
- Микулич Л.В. 1954. О питании минтая в северной части Берингова моря // Известия ТИНРО. Т.42. С.177–189.
- Савичева Э.А. 1981. Суточный ритм питания минтая западной части Берингова моря в летний период // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО. С.86–88.
- Сафронова Р.К. 1981. Вертикальное распределение макропланктона и его роль в питании и поведении нагульного минтая в шельфовой зоне восточного Сахалина // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО. С.79–85.
- Скалкин В.А. 1965. К методике обработки материалов по питанию рыб // Вопросы ихтиологии. Т.5. Вып.4 (37). С.735–737.
- Швецова Г.М. 1974а. Питание минтая у юго-западного побережья Сахалина // Известия ТИНРО. Т.93. С.67–72. 1974б. Питание минтая у юго-западного побережья Камчатки // Известия ТИНРО. Т.93. С.102–107.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. 1988. Состав и современное состояние сообществ рыб пелагиали тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов // Биология моря. №4. С.54–62.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 426 с.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М., Слабинский А.М., Ефимкин А.Я. 2000. Питание минтая *Theragra chalcogramma* в Анадырско-Наваринском районе Берингова моря // Вопросы ихтиологии. Т.40. №3. С.362–369.
- Bailey K., Dunn J. 1979. Spring and summer foods of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the Eastern Bering Sea // Fishery Bulletin. V.77. N.1. P.304–308.
- Dwyer D.A., Bailey K.M., Livingston P.A. 1987. Feeding habits and daily ration of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the Eastern Bering Sea, with special reference to cannibalism // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.44. P.1972–1984.
- Okada K.L., Yamaguchi H. 1985. Feeding habits // In: Results of cooperative US — Japan groundfish investigations in the Bering Sea during May — August 1979. R.G. Bakkala and K. Wakabayashi (Editors). INPFC. Bull. V.44. P.204–205.

УДК 639.371.1:639.3.03:639.3.041.2(571.66)

ВОЗМОЖНОСТИ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСКУССТВЕННОГО РАЗВЕДЕНИЯ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM) И ЭКОЛОГИЯ ЗАВОДСКОЙ МОЛОДИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

В.Н. Леман, В.В. Чебанова (ВНИРО)

Кета реки Большая с 60-х годов находится в депрессивном состоянии. Ее средние уловы в 70-х, 80-х и 90-х годах составляли 95,7; 152,1 и 148,5 т соответственно, что на порядок ниже уловов конца 40-х — начала 50-х годов, достигавших 3700 т, из которых 2300 т брали 9-ю речными закидными и 1400 т — 16-ю морскими ставными неводами [Семко, 1948]. Такие уловы при площади нерестилиц кеты в бассейне реки Большая 256–287 га могут обеспечиваться, по расчетам КамчатНИРО, нерестом около 570 тыс. производителей, фактическое же заполнение с начала 60-х годов не превышает 83–100 тыс. экз.

С 1993 г. в бассейне реки Большая действует лососевый рыболовный завод «Озерки», способный выпускать 16 млн. экз. молоди кеты средней массой 0,6–0,8 г. При таком масштабе разведения, ожидаемом возврате 0,5% и современном уровне естественного воспроизводства уловы рыбы заводского происхождения могут составить до 60% вылова большеперецкого стада кеты [Леман, 2000]. Выход завода на проектную мощность в настоящее время ограничивается недостатком производителей кеты на нерестилищах. В этих условиях увеличить вклад заводского воспроизводства в промысел можно только за счет выпуска более крупной и жизнестойкой молоди. Цель данной статьи обобщить опыт ЛРЗ «Озерки» по разведению кеты и показать возможности оптимизации процессов инкубации, подращивания и выпуска, обеспечивающего быструю адаптацию молоди к естественным условиям.

Авторы выражают глубокую признательность за помощь при выполнении работы А.В. Нагорнову и Л.А. Нагорновой (Усть-Большереецкая рыбинспекция), В.Е. Крану и Н.С. Кран (Камчатрыбвод), С.И. Сахаровскому и А.П. Горбань (ЛРЗ «Озерки»), А.Л. Королеву (ВНИРО).

Материал и методика. Рыболовный завод «Озерки» расположен на реке Плотникова (бассейн реки Большая) в 120 км от охотоморского побережья. Материалом послужили сборы, выполненные в период нагула и ската заводской молоди (май – август) в реках Плотникова, Ключевка, Быстрая, Шикова и эстуарии реки Большая в 1989–1990 и 1995–1996 гг. Динамику миграции заводской кеты из наружных бассейнов в реку учитывали в протоке конической ловушкой днем каждые 3 ч с экспозицией 30 с, ночью — каждый час с экспозицией 5 с. Заводскую молодь, нагуливавшуюся на контрольных участках реки Плотникова (у завода, а также в 2 и 6 км от него) и в эстуарии, регулярно облавливали каждые 10–15 дней мальковым неводом 15×2 м (ячей в крыльях 6 мм, в кутке 3 мм). Весь улов просчитывали, определяли видовой состав, отбирали по 30–100 экз. молоди кеты и фиксировали 4% -ным раствором формалина. Массовые промеры и биоанализ выполняли по стандартным методикам [Правдин, 1966], питание изучали в соответствии с Руководством ... [1986]. Пищевые орга-

низмы определяли по возможности до вида. Средний индекс наполнения жемчужков рассчитывали без учета пустых. Обработано 4000 экз. кеты, из них на питание изучено 900 экз. кеты, а также 150 экз. чавычи. Для характеристики естественной кормовой базы рек выполнено 30 суточных серий обловов дрефты донных беспозвоночных по стандартной методике [Чебанова, 1984]. В работе также использована рыбоводная документация ЛРЗ «Озерки» по температурному режиму инкубации икры и подращивания молоди, выживаемости эмбрионов и личинок, срокам закладки и продолжительности развития икры, росту и срокам выпуска молоди кеты за период с 1992 по 1999 г. Скорость развития рассчитывали по формуле $d = A e^{kt}$, где d — длительность этапа развития икры; t — температура в период развития; A и k — параметры уравнения; скорость роста молоди — по формуле $C_W = \frac{\ln W_t - \ln W_0}{t - t_0} \times 100\%$, где t_0 и t — возраст молоди в

начале и конце периода роста соответственно; W_0 и W_t — начальная и конечная масса молоди соответственно.

Результаты и обсуждение. Инкубация. Икра кеты на ЛРЗ «Озерки» развивается в условиях медленного понижения температуры с 5,9–4,7 до 4,6–3,8 °С, при этом массовое вылупление происходит на 110–125-е сутки (табл. 1). По литературным данным, икра кеты при 4,0–4,8 °С развивается от 114 до 118 сут. [Graybill et al., 1979; Wangaard, Burger, 1983], при 3,5–5,3 °С — от 94 до 125 сут. [Хованская, 1994].

Таблица 1

Характеристика инкубации икры кеты на ЛРЗ «Озерки»

Год	Всего икры, тыс. шт.	Дата закладки икры по партиям		Массовое вылупление личинок			Отход за инкубацию, %
				Т °С	сутки	градусо-дни	
1992–1993	268,0	Первая	21.VIII	4,6	117	540	7,2
		Последняя	07.IX	4,4	120	536	3,5
1993–1994	994,8	Первая	18.VIII	4,5	117	533	5,9
		Последняя	16.IX	4,2	118	511	5,1
1994–1995	1482,6	Первая	13.VIII	4,6	119	551	4,3
		Последняя	10.IX	4,3	125	546	8,4
1995–1996	1805,1	Первая	13.VIII	5,0	113	566	5,2
		Последняя	12.IX	4,8	114	549	8,8
1996–1997	4786,3	Первая	10.VIII	5,0	116	586	10,7
		Последняя	10.X	4,6	124	575	21,5
1997–1998	2656,0	Первая	12.VIII	5,0	115	584	1,6
		Последняя	18.IX	4,6	120	561	1,4
1998–1999	1562,8	Первая	8.VIII	5,2	111	577	6,5
		Последняя	11.IX	4,9	110	551	4,5

Для оптимизации процессов разведения и выработки конкретных рекомендаций по управлению температурным режимом в период раннего онтогенеза необходимо количественное описание зависимости скорости развития икры от температуры. Исходным материалом послужили литературные данные по продолжительности развития икры кеты [Дислер, 1954; Beacham, Murray, 1985a,б; Murray, Beacham, 1986; Хованская, 1994; Physiological ..., 1995], а также архивы ЛРЗ «Озерки» за 1992–1998 гг. В результате проведенного анализа установлено, что с повышением температуры воды от 1 до 15 °С продолжительность инкубации уменьшается, а количество градусо-дней (сумма среднесуточных температур), необходимая для развития икры, снижается от 550 до 350 градусо-дней, т.е. «сумма тепла» для одной и той же стадии развития икры при разных температурах заметно различается. Нелинейный вид зависимости между продолжительностью развития икры, суммой градусо-дней и температурой не позволяет точно рассчитывать сроки вылупления личинок, используя только сумму градусо-дней без учета средней температуры инкубации, что указывает на ограниченность применения такого показателя, как градусо-дни, для определения возраста эмбрионов на рыбоводных заводах [Медников, 1977; Городилов, 1986].

График зависимости продолжительности развития икры от суммы градусо-дней и температуры (рис. 1) и рассчитанное уравнение продолжительности инкубации кеты до стадии массового вылупления в зависимости от температуры ($d = 231,3 e^{-0,147 t}$, коэффициент корреляции 0,96) показывают, что по средней температуре можно почти безошибочно определить длительность инкубации. Среднее расхождение эмпирических и расчетных данных составляет 1,6%. Максимальное (4,5%) отклонение фактических данных от расчетных было отмечено для эмбрионов кеты из последней партии 1996 г., когда массовое вылупление личинок наступило на 5–6 сут позднее, а отход за период инкубации составил 21,5 %, что в 2–15 раз больше, чем в других партиях.

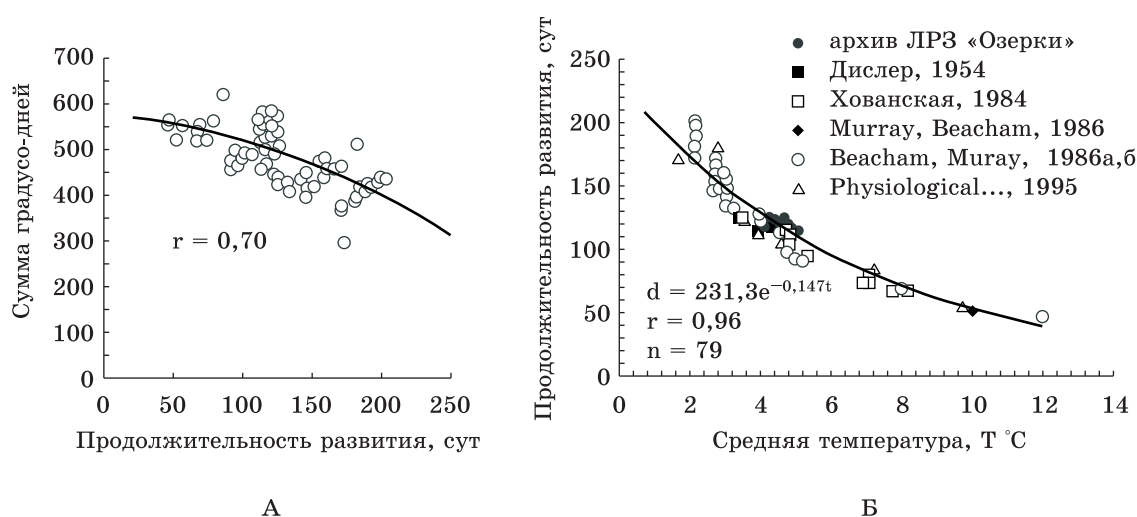


Рис. 1. Зависимость продолжительности развития икры кеты до даты массового вылупления от суммы градусо-дней (А) и средней температуры (Б) за период инкубации (рассчитано по материалам архива ЛРЗ «Озерки» и литературным данным)

Скорость роста. Главным фактором, влияющим на скорость роста молоди, является температура, поэтому логично ожидать, что при прочих равных условиях скорость ее роста будет зависеть только от средней температуры за период выращивания. Тем не менее, на ЛРЗ «Озерки» скорость роста молоди кеты с 1994 по 1998 г. уменьшалась с 1,34 до 0,81 % в сутки независимо от значений температуры воды в эти годы (табл. 2). В 1997 г. при максимальной средней температуре 4,57 °С кета росла на 15–20 % медленнее, чем в три предыдущих, более холодных, года, а в 1995 и 1998 гг. при одинаковых температурах (3,93–3,94 °С) скорость роста различалась в 1,5 раза — 1,25 и 0,81 %/сут соответственно.

Сравнение потенциальных способностей роста молоди кеты с фактическими данными, полученными на рыбоводных заводах, приведено на рис. 2. Потен-

Таблица 2
Показатели выпуска и рост массы тела молоди кеты на ЛРЗ «Озерки»

Показатели	1992–93	1993–94	1994–95	1995–96	1996–97	1997–98	1998–99
Начальная масса W_0 , г	0,369	0,335	0,333	0,379	0,340	0,371	0,397
Дата взвешивания T_0	20.III	30.III	30.III	15.III	20.III	20.III	20.III
Конечная масса W_t , г	0,623	0,620	0,591	0,782	0,619	0,607	0,712
Дата взвешивания T_t	15.V	15.V	15.V	15.V	20.V	20.V	10.V
Скорость роста, %/сут	0,94	1,33	1,25	1,19	0,98	0,81	1,12
Средняя температура, °С	3,78	4,05	3,93	4,07	4,57	3,94	3,98
Выпуск, тыс. экз.	248,3	933,0	1367,3	1663,5	3654,1	2501,5	1440,9
Масса при выпуске, г	0,63	0,73	0,70	1,03	0,58	0,79	0,87
Дата выпуска	18.V	3.VI	19.V	30.V	22.V	25.V	20.V

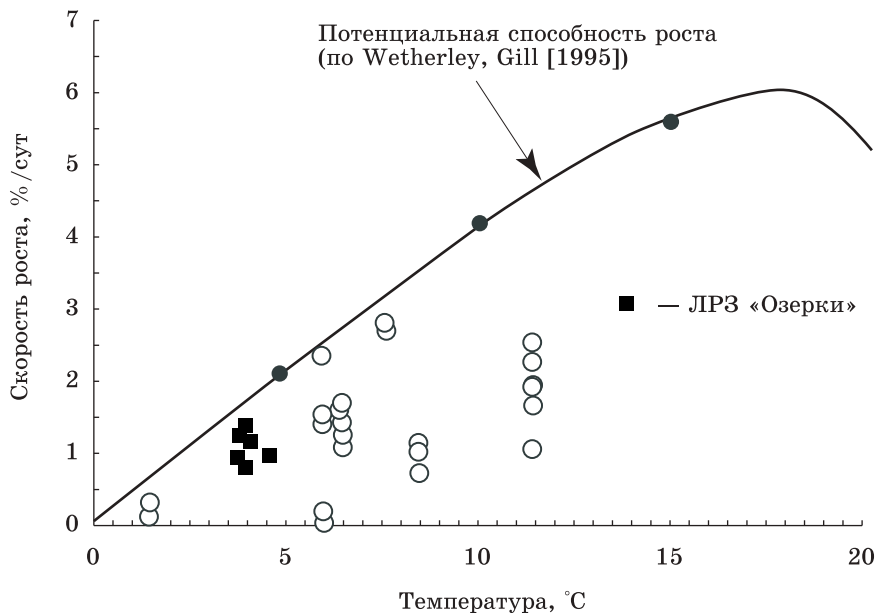


Рис. 2. Зависимость скорости роста заводской молоди кеты массой 0,35–3,05 г от температуры при подращивании ее в пресной воде (цит. по работе Справочные ... [2000] с использованием данных Фомина [1994]; Валового [1999]; Vams [1983] и ЛРЗ «Озерки»)

циальная скорость роста кеты определена для мальков массой 0,44–3,00 г, выращенных в пресной воде при разных температурах, максимальном рационе и нормальной плотности посадки [Wetherley, Gill, 1995 цит. по Справочные ..., 2000]. Исходя из этих данных, на ЛРЗ «Озерки» при 3–4 °C среднесуточный рост молоди кеты составил 0,81–1,33%, что в 1,5–2,0 раза меньше потенциально возможного (1,5–1,7%) при этой температуре. Медленный темп роста кеты (1,11–1,72 %/сут. при 6,5 °C) отмечен также на экспериментальной Ольской базе Магаданской области [Фомина, 1994]. Близким к потенциально возможному уровню был рост кеты на Рязановском ЛРЗ, составивший при 6 °C 1,57–2,36 %/сут. [Валова, 1999]. Судя по данным Паратунской базы КоТИНРО [Точилин, 1981], скорость роста кеты может быть еще выше — от 3,26 до 4,33%/сут (при 3–6 °C, начальной массе 580 мг и выращивании в течение 30 дней), но эти результаты получены не в производственных, а в экспериментальных условиях, которые не всегда можно повторить на заводах.

Таким образом, за счет оптимизации условий подращивания молоди кеты на ЛРЗ «Озерки» (плотность посадки, режим кормления и рацион) можно повысить темп ее роста и стабильно удерживать его при существующем температурном режиме на уровне 1,5–1,7 %/сут.

Покатная миграция и расселение в реке. Готовность к скату заводской молоди кеты оценивали по суточной динамике ее миграции из наружных бассейнов через выпускной канал (длиной 100 м, шириной 3,5 м и глубиной 0,3–0,5 м) в реке Плотникова. В 1996 г. первую неделю после выпуска в наружные бассейны молодь, несмотря на высокую плотность, достигавшую сотни экземпляров на 1 м², покидала завод постепенно, примерно по 100 тыс. экз/сут, что составляет около 7% от объема выпуска. При этом миграция имела четко выраженный суточный ритм, близкий к естественному, с максимумом около полуночи (рис. 3). Днем молодь оставалась в бассейнах и канале, образуя плотные стайки у берега и сопротивляясь течению (0,2–0,5 м/с). Такой тип суточной активности заводской кеты указывает на сформировавшееся миграционное поведение, характерное для диких покатников, и это означает, что в реке она будет в темное время суток дружно откочевывать вниз по течению, а в светлое — нагуливаться в удобных местообитаниях, обеспечивающих защиту от хищников и быстрого течения.

В 1996 г. в реке Плотникова выше завода в конце мая – июле в уловах (31 невождение, выборка 759 экз.) встречалась только молодь кижуча (9,0–59,8%), чавычи (16,3–75,3%), гольца (5,4–31,5%) и симы (0–6,5%), что указывает на отсутствие в этом районе естественного воспроизводства кеты и позволяет всю молодь кеты на 10-километровом участке ниже по течению от завода считать заводской. Первая молодь кеты от естественного нереста заводских производителей появилась в этом районе лишь в 1997 г.

Несмотря на различия размеров заводской кеты при выпуске в 1995 и 1996 гг. (см. табл. 2), миграционное поведение ее в реке было сходным — она медленно смещалась вниз по течению: через две недели после выпуска численность ее у завода снизилась до 30–40%, через месяц — до 1–2% от общего улова; в 2 км от завода она встречалась до конца июня, в 6 км — единично до середины июля. Таким образом, часть молоди нагуливалась у завода почти месяц, что характерно для заводской кеты [Канидьеv, 1967; Vams, 1970; Kaeriyama, 1997]. Длительность задержки в реке зависит от обилия пищевых ресурсов и мест обитания.

Линейный рост и рост массы тела заводской молоди в реке. В разные годы с ЛРЗ «Озерки» молодь кеты выпускали в период с 18 мая по 3 июня, средняя масса ее при этом колебалась от 0,58 до 1,03 г (см. табл. 2). В 1996 г., отличавшемся аномально теплой весной, завод выпустил более крупную кету — массой $1,07 \pm 0,02$ г (пределы 0,59–1,65 г) и длиной $4,77 \pm 0,03$ см (4,0–5,4 см), чем в предыдущем — $0,74 \pm 0,02$ г (0,28–1,08 г) и $4,15 \pm 0,04$ см (3,4–4,7 см). Оба года заводские рыбы при выпуске были крупнее дикой молоди из эстуария реки Большая, размеры которой в конце мая составляли в 1995 г. $0,49 \pm 0,02$ г (0,30–0,94 г) и $3,80 \pm 0,02$ см (3,4–4,3 см) и в 1996 г. — $0,64 \pm 0,02$ г (0,22–2,32 г) и $4,16 \pm 0,02$ см (3,4–6,0 см).

Во время нагула в реке Плотникова в условиях медленного подъема температуры от 4,5 до 10 °С кета за 35 сут выросла в среднем до 1,35 г в 1995 г. и 1,76 г в 1996 г., т.е. среднесуточная скорость роста составляла 1,1 и 1,8% соответственно. При этом, несмотря на более крупные размеры, молодь в 1996 г. была менее упитана, чем в предыдущем (табл. 3). К концу июня доля рыб массой более 2,0 г в 1995 г. достигла 17%, в 1996 г. — 53%. В этот же период 1996 г. дикая молодь кеты в реке Шикова (приток реки Плотникова) отличалась крупными размерами (1,25–2,42 г и 4,9–6,2 см при коэффициенте упитанности 0,92), а в

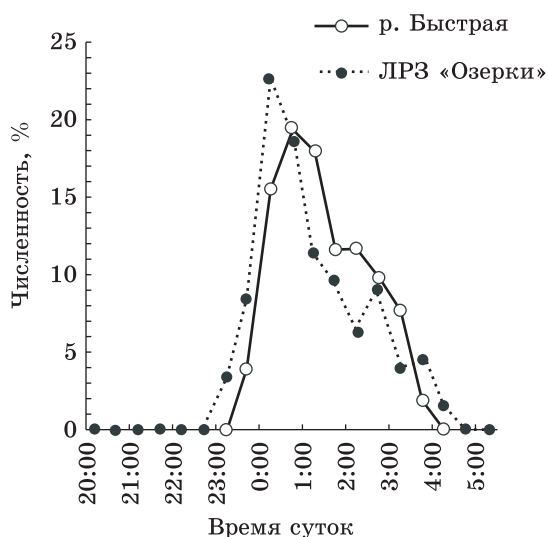


Рис. 3. Суточный ритм покатной миграции заводской и дикой молоди кеты в реке Быстрая и при выпуске с ЛРЗ «Озерки»

Таблица 3
Рост заводской молоди кеты в реке Плотникова

Год	Станция	Дата	Длина, см		Масса, г		Коэффициент упитанности по Кларку
			средняя	пределы	средняя	пределы	
1995	у ЛРЗ	27.05	4,2	3,5–4,7	0,73	0,4–0,9	0,85
		6.06	4,6	3,9–5,1	1,02	0,6–1,4	0,86
	2 км от ЛРЗ	27.05	4,2	3,6–4,5	0,72	0,3–1,0	0,82
		6.06	4,5	3,8–5,1	0,96	0,6–1,5	0,90
		22.06	5,1	4,3–5,9	1,35	0,8–2,0	0,90
1996	2 км от ЛРЗ	15.06	4,9	3,9–5,8	1,19	0,5–1,9	0,75
		28.06	5,6	5,1–6,1	1,76	1,3–2,2	0,81
	6 км от ЛРЗ	6.07	6,0	4,9–6,8	2,13	1,1–3,1	0,93
		17.07	6,1	5,4–6,8	2,24	1,4–3,2	0,90

реке Быстрая была в среднем мелче, хотя ее индивидуальные размеры варьировали в более широких пределах (0,39–2,14 г и 3,5–6,0 см при коэффициенте упитанности 0,86). При этом доля рыб массой более 2,0 г у дикой кеты была значительно меньше, чем у заводской—13 % (река Шикова) и 8 % (река Быстрая).

Первый склерит у кеты закладывается при минимальной длине тела 3,8–4,0 см. Перед выпуском с завода у молоди длиной от 4,1 до 5,7 см имеется от 0 до 6 склеритов (в среднем 4,5). Во время нагула в реке средний прирост тела, соответствующий приросту одного склерита, составляет 0,5 см (рис. 4).

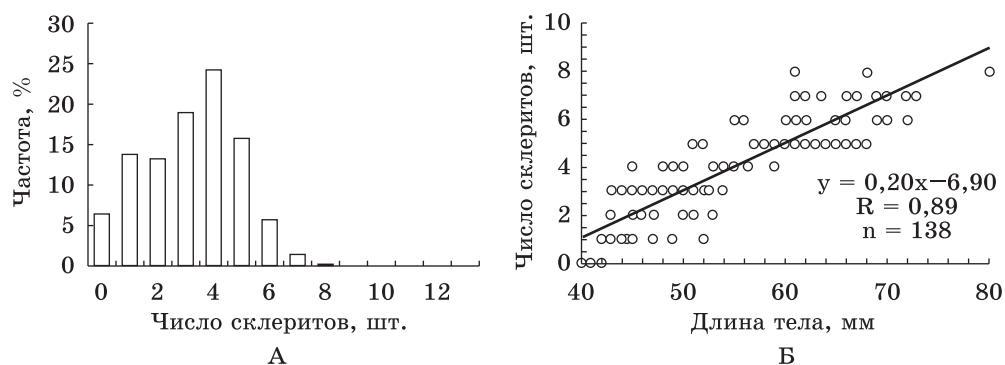


Рис. 4. Число склеритов (А) и зависимость между числом склеритов и длиной тела (Б) молоди кеты в эстуарии реки Большая (июнь – июль 1996 г.)

Адаптация заводской молоди к питанию в реке. Так как дикой кеты в районе завода не было, заводских рыб сравнивали с одноразмерными сеголетками чавычи, державшимися с ними в одних стайках. С первых дней нагула в реке практически вся кета питалась (голодающие рыбы встречались единично только у завода), но накормленность ее была невелика — средний и максимальный индивидуальный индексы наполнения желудков у рыб, оставшихся у завода, составили 76 и 179 ‰, на контрольном участке в 2 км от завода — 97 и 189 ‰ соответственно (табл. 4). При этом соответствующие показатели у чавычи достигали 256 и 357 ‰, что можно считать косвенным доказательством хороших кормовых условий в реке. Более низкая, чем у чавычи, накормленность заводской кеты свидетельствует о ее недостаточном в первые дни нагула навыке питания в естественных условиях. Уже через 10 дней после выпуска разница в накормленности кеты и чавычи в реке сократилась — средние показатели соответственно составляли 241 и 322 ‰, максимальные — 421 и 452 ‰, а через месяц различия между ними полностью сгладились. Заметное снижение накормленности кеты (средний индекс 139 ‰, максимальный 329 ‰) и чавычи (138 и 323 ‰) в конце июня связано с ухудшением условий нагула в реке (пик паводка и увеличение доли мелких личинок новых генераций в бентосе и дрефте).

Таблица 4

Характеристика питания заводской молоди кеты в реке Плотникова

Показатели	1995 г.					1996 г.			
	у ЛРЗ		2 км от ЛРЗ			2 км от ЛРЗ		6 км от ЛРЗ	
	27.V	6.VI	27.V	6.VI	22.VI	15.VI	28.VI	6.VII	17.VII
Коэффициент упитанности по Кларк	0,85	0,86	0,82	0,90	0,90	0,75	0,81	0,93	0,90
Индекс наполнения желудков, ‰									
средний	76	194	97	241	139	61	100	81	56
максимальный	179	361	189	421	329	148	233	200	159
Среднее количество жертв в 1 желудке, экз.	8,6	21,0	13,8	19,1	19,5	13,1	11,0	13,2	21,8
Средняя масса жертв в 1 желудке, мг	0,57	0,94	0,57	1,17	0,9	0,60	1,59	1,61	0,66
Количество пустых желудков, %	12	—	—	—	—	—	—	—	—

Заводская кета в реке питалась разнообразно, в ее желудках обнаружено 47 видов амфибиотических насекомых, водяные клещи, нематоды и олигохеты, не определенные до вида, а также планктобентос (гарпактициды, остракоды, хидориды), воздушные и наземные насекомые (табл. 5). Основным кормом заводских рыб в реке Плотникова служили личинки и куколки хирономид, составлявшие 80–90% от общего количества жертв, доля крупных поденок и веснянок не превышала 5–8%. Даже в реке Ключевка, отличающейся обилием поденок, их доля в питании заводских рыб не превышала 13%. У дикой кеты, напротив, крупные активно плавающие поденки играют значительную роль в питании [Леванидов, 1964; Николаева, 1968; Костарев, 1970 и др.]: в реке Быстрая они составляли 10–50%, в реке Шикова — 56% съеденных жертв. Предпочтение заводской молодью менее подвижных жертв является еще одним доказательством неразвитого навыка охоты в естественной среде. При этом заводская кета, как и дикая, хорошо идентифицирует неприщевые объекты: растительные частицы, экзувии насекомых, песчинки и детрит встречаются в желудках не более 10–15% рыб.

Таблица 5

Доля отдельных кормовых объектов в питании заводской молоди кеты в реке Плотникова в 1995–1996 гг., % от общего числа жертв

Компоненты	1995 г.					1996 г.			
	у ЛРЗ		2 км от ЛРЗ			2 км от ЛРЗ		6 км от ЛРЗ	
	27.V	6.VI	27.V	6.VI	22.VI	15.VI	28.VI	6.VII	17.VII
Хирономиды									
личинки	66,9	51,4	89,1	64,4	49,5	69,3	46,4	19,4	53,7
куколки	15,3	39,0	5,8	25,5	43,5	1,5	15,5	6,1	18,8
Мошки	0,5	0,5	0,4	–	0,3	0,4	0,9	–	2,8
Прочие двукрылые	–	0,5	–	0,6	0,3	0,4	1,8	0,8	–
Поденки	1,6	1,0	2,2	0,6	0,9	1,5	6,4	1,1	2,8
Веснянки	1,0	1,4	1,4	2,5	–	1,9	1,8	–	4,1
Ручейники	–	1,0	–	0,7	–	–	–	–	–
Водяные клещи	7,4	2,7	–	0,8	–	–	–	–	–
Нематоды	1,0	0,5	–	–	1,2	0,4	–	3,4	7,3
Олигохеты	–	0,5	–	0,2	–	0,8	–	–	–
Бокоплав	–	–	–	0,6	–	–	–	–	–
Гарпактициды	1,0	–	–	–	–	0,4	0,9	3,8	1,8
Остракоды	–	–	–	0,2	0,3	–	0,9	–	–
Хидориды	–	–	–	–	–	–	–	45,6	–
Насекомые									
наземные	0,5	0,5	0,4	0,4	0,3	1,1	0,9	0,4	0,9
воздушные	4,7	1,0	0,4	2,9	3,6	22,2	24,5	19,4	7,8

Влияние сроков выпуска на нагул. Условия нагула заводской молоди в реке, в частности обеспеченность пищей, динамичны и зависят от особенностей гидрологического режима отдельных лет. В 1996 г. крупная кета, вышедшая с завода 1–5 июня, питалась в реке хуже молоди, выпущенной в 1995 г. 19–26 мая. Хотя в 1996 г. рыбы с пустыми желудками в реке не встречались, показатели их накормленности на протяжении нагула были невелики — средние индексы 56–100 ‰, максимальные 148–233 ‰, т.е. в 2 раза ниже, чем в 1995 г. Слабая накормленность крупной здоровой заводской молоди объяснялась неблагоприятными условиями, сложившимися в реке к моменту ее выпуска, а именно — начавшимся паводком и низкой обеспеченностью пищей. Так как в реках кета обычно питается дрейфом, т.е. мигрирующими в толще воды донными беспозвоночными [Фроленко, 1970; Канидьева, Жуйкова, 1971; Николаева, 1988 и др.], обеспеченность пищей определяется его обилием. В июне – июле 1996 г. плотность и биомасса дрейфа в реке Плотникова в среднем были почти в 2 раза ниже (18,8 экз/м³ и 6,5 мг/м³), чем в 1995 г. (28,7 экз/м³ и 11,9 мг/м³). Такая существенная разница была связана с тем, что 1996 г. отличался ано-

мально теплой весной — температура воды $> 4^{\circ}\text{C}$ установилась на 3–4 недели раньше среднемноголетнего срока, что закономерно ускорило вылет амфибиотических насекомых, составляющих основу кормовой базы реки. Соответственно, в 1995 г. выпуск кеты прошел перед их массовым вылетом, когда обеспеченность пищей, т.е. плотность и размерно-возрастной состав дрифта, были оптимальны, а в 1996 г. — после него, при меньшей плотности мигрантов, представленных в основном молодью новых генераций. Кроме того, в 1995 г. заводская молодь оказалась в реке за три недели до паводка, а в 1996 г. — в его разгар, когда площадь удобных для нагула биотопов в реке сократилась.

Таким образом, планируя выпуск заводской молодежи в сроки, оптимальные с точки зрения условий нагула в реке, следует учитывать сезонную динамику дрифта донных беспозвоночных, весенние температуры и водность года. Подтверждением целесообразности такого подхода могут служить результаты выпуска Малкинским ЛРЗ 46,5 тыс. экз. молодежи кеты (массой 3,2 г) и 68 тыс. экз. чавычи (3,5 г) 19 апреля 1990 г. По нашим данным, заводская молодь оказалась в реке Ключевка за три недели до весеннего увеличения численности и биомассы кормового дрифта. Из-за плохой обеспеченности кормом в первые дни после выпуска вся кета была с пустыми желудками, через 10 дней — 55% рыб еще голодали, а накормленность остальных была крайне низкой — в среднем 14 ‰. Рыбы с пустыми желудками исчезли только через три недели, что совпало с увеличением обилия дрифта в реке, однако средний показатель накормленности заводской кеты составлял всего 48 ‰ и только у последних особей, отловленных в конце мая, достиг 110 ‰. Таким образом, низкая обеспеченность кормом препятствует быстрой адаптации заводской кеты к питанию в естественной среде, а длительное голодание, как известно [Смирнов и др., 1993; Le Brasseur, 1969; Bilton, Robins, 1973], негативно сказывается на росте и выживаемости молодежи лососей.

В 1996 г. при недостаточной обеспеченности обычным кормом, а именно, — мигрирующими в толще воды личинками амфибиотических насекомых, кета увеличила потребление их имаго (в основном поденок и ручейников) до 20–25% от общего количества жертв, хотя питание у поверхности воды для нее не характерно [Леванидов, Леванидова, 1957; Николаева, 1972; Жуйкова, 1975]. Кроме того, крупная молодь, задержавшаяся в реке до начала июля, в биотопах, где происходило массовое развитие придонного планктона, питалась хидоридами. Причем, у рыб массой до 2 г доля этих мелких организмов достигала 66%, а у более крупных — 17% съеденных жертв.

Миграция и рост заводской кеты в эстуарии. Эстуарий является продолжением русла реки Большая, отделенного от моря узкой косой, с множеством сильно заиленных, частично обсыхающих в отлив участков. Его длина около 20 км, основное русло шириной 200–300 м с преобладающими глубинами 2–4 м (до 8 м), с сильными приливно-отливными течениями. Весеннее прогревание в эстуарии начинается в апреле, после распаления льда температура подымается до $1,5^{\circ}\text{C}$, в мае — до $4,6$ – $5,9^{\circ}\text{C}$, в июне — до $9,0$ – $12,5^{\circ}\text{C}$, в июле – августе отмечен максимум, $16,5^{\circ}\text{C}$. В сентябре – октябре температура снижается до 5 – 7°C .

Выпуск крупной молодежи 1996 г., заметно отличавшейся от более мелких диких покатников (рис. 5), предоставил уникальную возможность проследить волну численности заводской молодежи в реке и оценить время ее появления и продолжительность нагула в эстуарии. Дикие покатники кеты, мигрировавшие через эстуарий в начале июня 1996 г., были по средней массе тела (0,64 г) на ~70% меньше заводских (табл. 6). Из них 45% имели массу 0,5–0,6 г, особи массой менее 0,5 г составляли 11% общей численности. В это же время у заводской кеты при выпуске 38% особей имели массу 1,2–1,3 г, а мелкие мальки массой менее 0,5 г отсутствовали. Таким образом, дикая кета в среднем мельче заводской, однако в речном бассейне были обнаружены «теплые» притоки с высокой долей грунтового питания (например, река Шикова), продуцирующие крупную молодь, достигающую к концу июня средней массы 1,4 г.

О миграции заводской кеты в эстуарии реки Большая судили, рассматривая смешанную группировку крупных диких и заводских рыб в целом (рис. 6), поскольку различить их по внешнему виду и характеру питания (пищевое сход-

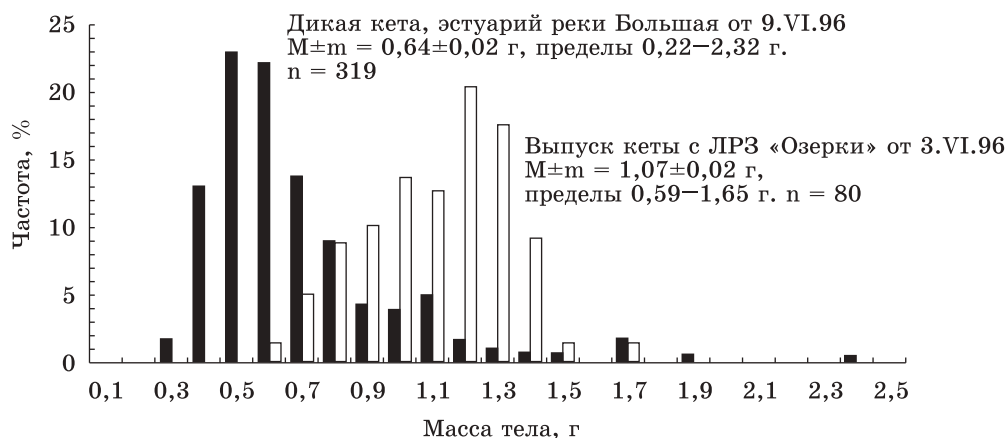


Рис. 5. Распределение (в %) массы тела молоди заводской кеты в период выпуска с ЛРЗ «Озерки» и дикой молоди кеты в эстуарии (3–9 июня 1996 г.)

Таблица 6

Сравнительная размерно-массовая характеристика заводской и дикой молоди кеты в период выпуска и нагула (май – июнь 1995–1996 гг., бассейн реки Большая)

Место вылова	Дата	№, экз.	Длина, см		Масса, г	
			$M \pm m$	Lim	$M \pm m$	Lim
Заводская молодь кеты						
ЛРЗ «Озерки»	17–24.V.95	60	$4,15 \pm 0,04$	3,1–4,7	$0,74 \pm 0,02$	0,28–1,08
	(выпуск) 3.VI.96	80	$4,77 \pm 0,03$	4,0–5,4	$1,07 \pm 0,02$	0,59–1,65
р. Плотникова	15.VI.96	58	$5,03 \pm 0,05$	3,9–5,8	$1,21 \pm 0,04$	0,48–1,90
	28.VI.96	22	$5,55 \pm 0,07$	4,6–6,1	$1,69 \pm 0,07$	1,27–2,19
	6.VII.96	89	$5,98 \pm 0,05$	4,9–7,0	$2,12 \pm 0,05$	1,13–3,33
	17.VII.96	9	$6,11 \pm 0,17$	5,4–6,8	$2,24 \pm 0,21$	1,41–3,17
Дикая молодь кеты						
Эстуарий р. Большая	9.VI.96	319	$4,16 \pm 0,02$	3,4–6,0	$0,64 \pm 0,02$	0,22–2,32
р. Шикова	27.VI.96	38	$5,13 \pm 0,08$	3,7–6,2	$1,40 \pm 0,07$	0,35–2,42

ство в группе >70%) невозможно. В мае — начале июня всю кету в эстуарии считали дикой, учитывая среднюю скорость ската молоди и удаленность ЛРЗ «Озерки» от моря. В этот период мальки массой 0,4–0,7 г составляли 70% уловов, а крупная молодь массой более 1,1 г — всего 2,8%. К середине июня, т.е. через 10–15 дней после выпуска, масса тела у половины заводской молоди, задержавшейся в реке Плотникова у завода, превысила 1,2 г, и в это же время в эстуарии за счет ската заводских рыб доля кеты с такой массой увеличилась до 10–15%. К концу июня — началу июля заводская кета в реке Плотникова подросла в среднем до 1,7 г, а основная ее масса уже скатилась в эстуарий, что привело к резкому увеличению (до 45%) доли крупной кеты (>1,7 г) в уловах. Затем доля крупной кеты в эстуарии стала постепенно снижаться, в середине июля эти рыбы составили 12,1%, а в конце — полностью исчезли. Таким образом, по изменению в уловах доли крупных покатников, равных по размерам заводским рыбам, четко прослеживается волна миграции заводской молоди, которая начинается в середине июня, достигает максимума к началу июля и заканчивается к его середине.

Питание заводской молоди в эстуарии. Во время краткого пребывания в эстуарии вся крупная дикая и заводская кета питалась, однако наполнение желудков (в среднем 39–61 ‰) было примерно в 3 раза ниже, чем в реках Плотникова, Быстрая и Шикова в этот же период (табл. 7). Низкая накормленность крупной кеты в эстуарии, очевидно, объясняется недостатком пищи, так как она мигрирует в пик массового ската молоди лососей. У единичных крупных рыб, встречавшихся в эстуарии после массового ската (16 августа 1996 г.), ин-

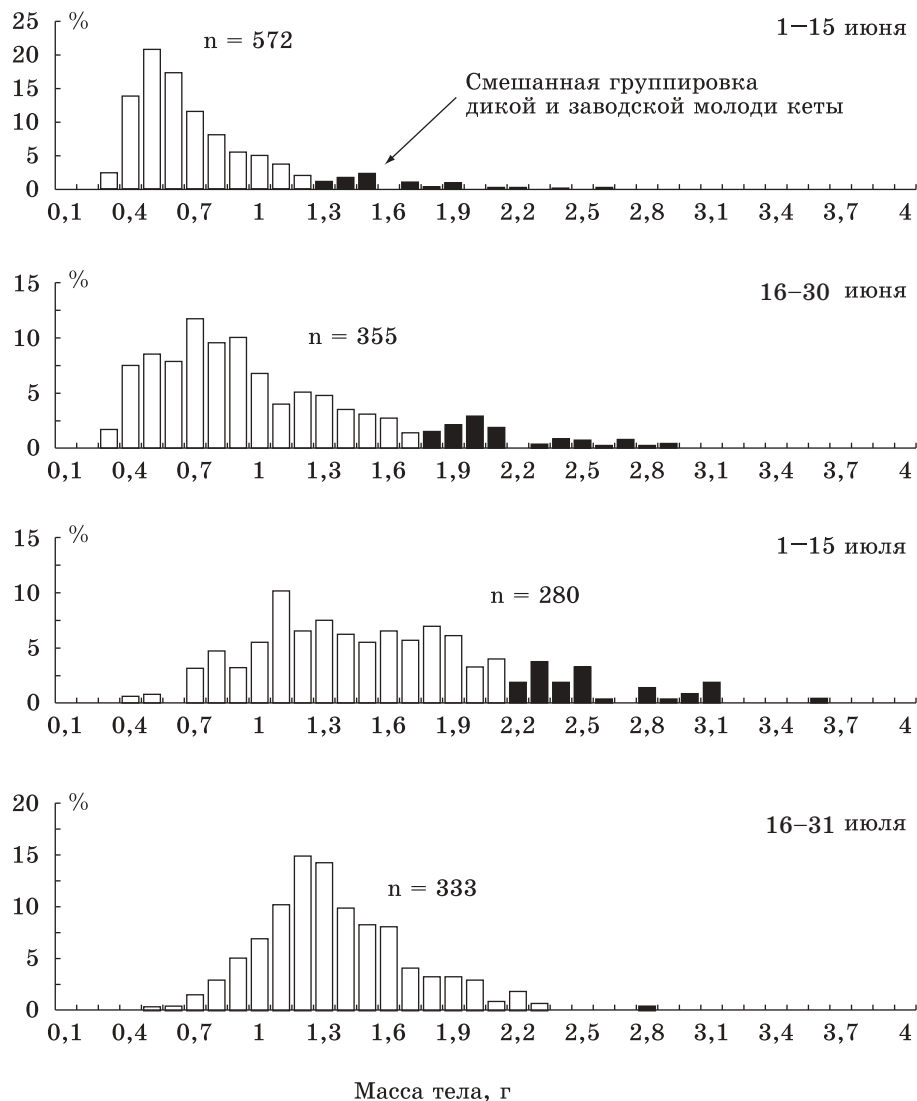


Рис. 6. Распределение массы тела диких и заводских поклатников кеты в эстуарии реки Большая в июне – июле 1996 г. (закрашено черным — смешанная группа поклатников кеты, состоящая из заводских и диких рыб)

Таблица 7

Размерно-массовые показатели и основные характеристики питания смешанной выборки заводской и дикой молоди кеты массой более 2,0 г в период ската в эстуарии реки Большая

Показатели	1995			1996	
	21–31.VI	1–10.VII	11–20.VII	21–31.VI	1–10.VII
Средняя длина, см	6,0	6,5	6,0	6,2	6,5
Пределы длины, см	5,7–6,5	6,1–7,0	5,9–6,0	5,8–6,7	6,1–7,0
Средняя масса, г	2,20	2,74	2,21	2,37	2,52
Пределы массы, г	2,00–2,86	2,14–3,23	2,00–2,41	1,97–2,83	2,01–3,07
Коэффициент упитанности по Кларк	0,88	0,85	0,84	0,84	0,81
Индекс наполнения желудков, ‰					
средний	39	41	46	61	53
максимальный	94	52	60	132	192
Среднее количество жертв в 1-м желудке, экз.	4	22	21	17	24
Средняя масса жертв в 1-ом желудке, мг	0,9	0,5	0,5	0,8	0,5
Количество пустых желудков, %	12	–	–	–	–

дексы наполнения желудков достигали уже 190 ‰. Наиболее наглядно низкая обеспеченность пищей молоди в эстуарии проявилась в конце июня 1995 г. в пик ската урожайных поколений горбуши, кеты и сеголеток нерки. Особенно страдали при этом самые многочисленные мелкие (менее 4,5 см) особи этих трех видов, являющиеся пищевыми конкурентами. Хотя крупная кета заметно отличалась по составу пищи от мелких особей даже своего вида (степень сходства 40–60%), общий дефицит корма отразился и на ней — у 12% рыб массой > 2,0 г, пойманных 23.06.95, желудки были пустыми, у остальных небольшое количество сильно переваренной пищи (средний индекс 39 ‰) находилось в задней трети желудка, т.е. учитывая скорость переваривания при 7–8 °С, все они голодали примерно сутки.

Особенности кормовой базы эстуария в конце июня — начале июля, а именно низкая численность и биомасса дрефта (2,48–5,29 экз/м³ и 0,57–1,44 мг/м³), количественное преобладание в толще воды мелких кормовых объектов — гарпактицид, молоди хирономид и кумовых (средней массой 0,23–0,26 мг), отражались не только на накормленности, но и на составе пищи крупной кеты. В ее желудках обнаружено всего 32 вида амфибиотических насекомых, ручейники, водяные клещи и олигохеты отсутствовали, ракообразные, кроме солонатоводного *Lamprops korosiensis*, встречались единично. Дикие и заводские рыбы массой более 2,0 г, предпочитавшие в реках мигрирующий в толще воды макрозообентос, особенно крупных хирономид и поденок, в эстуарии переходили на питание воздушными насекомыми и кумовыми рачками, а также личинками и куколками мелких псаммо- и пелореофильных видов хирономид (табл. 8), соответственно средняя масса их жертв снизилась в 3 раза. При этом крупная кета по возможности избирала более крупные кормовые объекты: доля личинок хирономид длиной 7–9 мм, зрелых кумовых, имаго поденок и ручейников в желудках составляла 20–47, 70–95 и 40–60% соответственно, тогда как у рыб массой < 2,0 г — не превышала 14, 30 и 33% соответственно.

Явное несоответствие кормовой базы эстуария пищевым потребностям крупной дикой и заводской кеты может быть одной из причин, стимулирующих быстрый скат этих рыб в море.

Выход заводской молоди кеты в море. При планировании сроков выпуска заводской молоди необходимо учитывать экологическую ситуацию в реке у завода, а также в эстуарии и море к моменту попадания туда молоди. В связи с

Таблица 8

Доля отдельных кормовых объектов в питании крупной (> 2,0 г) кеты в эстуарии реки Большая, % от общего числа жертв

Компоненты	1995 г.			1996 г.	
	21–30.VI	1–10.VII	11–20.VII	21–30.VI	1–10.VII
Хирономиды					
личинки	10,5	38,8	23,8	26,1	30,3
куколки	43,1	35,8	28,6	15,0	16,1
Прочие двукрылые	2,6	–	–	0,6	1,6
Поденки	7,9	2,3	–	3,5	5,0
Веснянки	2,6	–	–	0,6	0,4
Жуки (личинки)	–	–	–	0,6	–
Нематоды	0,6	–	–	0,9	0,8
Вилохвостки	–	–	–	0,6	–
Остракоды	–	–	–	–	0,4
Бокоплавы	–	5,3	–	0,6	0,8
Кумовые	2,6	14,0	14,3	29,3	37,0
Гарпактициды	–	–	–	0,6	0,8
Мизиды	2,6	–	–	–	–
Насекомые					
воздушные	27,3	3,7	28,6	21,8	6,7
наземные	–	–	4,7	–	–

удаленностью ЛРЗ «Озерки» от моря получение информации о состоянии среды в эстуарии затруднено. При этом гибель молоди, попавшей в неблагоприятные условия эстуария и побережья, может оказаться достаточно высокой, чтобы снизить эффективность работы завода в данном году.

Специальная съемка в морском побережье в районе устья реки Большая не проводилась, однако, по данным невождений в эстуарии, можно заключить, что основная часть заводской молоди выходит в море в середине июля. 20% ее имеет длину 5,5–5,7 см и 4–6 склеритов на чешуе. Единично (2–3%) встречаются особи с 7–8 склеритами. Ранний выход в море отдельных заводских рыб может начинаться уже через неделю после выпуска.

Благоприятные условия для выхода покатников в море в эстуарии реки Большая складываются с конца мая. После вскрытия реки во второй половине апреля температура воды в устье в отлив равна 1,5 °С, в прилив — 3,5 °С, выравнивание ее в реке и побережье (4 °С) наблюдается обычно в конце мая, и смена солености в прилив и отлив при этом происходит без перепадов температуры. Дата наступления этой изотермии важна, так как более ранний выпуск заводской молоди лососей в бассейне реки Большая может вызвать ее повышенную гибель в эстуарии и ближнем побережье из-за резкой смены солености на фоне низких температур 2–3 °С. По наблюдениям 1982 г., температура воды в узкой прибойно-литоральной зоне Охотского моря, в районе устья реки Большая в конце мая была равна 3–4 °С, в июне на фоне речного паводка эта зона прогрелась до 8–9 °С, в конце июля — до 13–15 °С, в сентябре в связи с осенним похолоданием температура в побережье была ниже 9 °С [Егорова, 1992].

Откочевка скатившейся дикой молоди кеты из побережья начинается довольно рано, и уже в августе она встречается на расстоянии нескольких десятков миль от берега [Бирман, 1985]. В районе реки Большая этому способствует высокая прибойность в литоральной зоне, связанная с прямолинейным и открытым характером береговой линии в сочетании с постоянными ветрами. Несомненно, у дикой молоди массовый выход в море совпадает с периодом оптимальных температур и обеспеченности пищей в побережье, поэтому выпуск заводской молоди, приуроченный к этому времени, может обеспечить наиболее высокий коэффициент возврата. Удлинение времени подращивания с целью выпуска более крупного смолта нецелесообразно, так как заводская молодежь при позднем выпуске может не успеть включиться в миграционный цикл в море вместе с основной частью молоди естественных популяций.

З а к л ю ч е н и е . Зависимость выживаемости кеты от размеров покатников общеизвестна [Леванидов, 1964а; Parker, 1962; Ricker, 1966], она лежит в основе самой идеи подращивания заводской молоди. Расчет, выполненный по литературным данным [Linley, 1994], показал, что увеличение средней навески на каждые 0,1 г в пределах от 0,5 до 1,5 г при условии выпуска молоди в оптимальные сроки повышает коэффициент возврата примерно на 0,2%, т.е. обеспечивает получение дополнительных 1,5–2,0 тыс. производителей кеты с каждого миллиона выпущенной молоди [Леман, 2000]. Внедрение такого подхода к оценке эффективности рыбоводных заводов позволит перевести их в экономическую зависимость от величины промыслового возврата, сместив акцент на дополнительное подращивание молоди до максимально возможного размера.

Анализ рыбоводной документации ЛРЗ «Озерки» и опыт его работы в 1994–1995 гг. показали, что внутренние резервы по увеличению скорости роста кеты до 1,5–1,7 %/сут. и, соответственно, ее средней навески при выпуске заключаются главным образом в оптимизации условий содержания — плотности посадки, режима кормления, рациона и т.д. При этом подращивание до максимально высокой навески не должно сопровождаться передерживанием молоди кеты на заводе, так как исследования ее экологии в бассейне реки Большая показали, что выпуск целесообразно проводить в сроки, оптимальные по кормовым и температурным условиям в реке и эстуарии, которые обычно наблюдаются во второй половине мая — первой декаде июня.

Проведенные исследования намечают пути увеличения коэффициента возврата на ЛРЗ «Озерки» и других заводах, сходных с ним по рыбоводно-производственным показателям [температура в период инкубации и подращивания

3,8–5,0 °С, сроки выпуска 20 мая – 5 июня и средняя масса молоди 0,6–1,0 г). Таковыми на Дальнем Востоке являются только три завода — Паратунский и Кеткино на Камчатке и Охотский на Сахалине. На кетовых заводах, отличающихся от ЛРЗ «Озерки» по одному — двум из перечисленных показателей, для выяснения возможностей увеличения эффективности их работы требуются дополнительные исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирман И.В. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 207 с.
- Валова В.Н. 1999. Характеристика физиологического состояния молоди тихоокеанских лососей при выращивании на искусственных кормах // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток. 170 с.
- Городилов Ю.Н. 1986. Методические материалы по определению возраста и стадий развития зародышей атлантического лосося. Мурманск. 71 с.
- Дислер Н.Н. 1954. Развитие осенней кеты р. Амура // Труды совещания по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. М: АН СССР. Вып.4. С.129–144.
- Егорова Т.В. 1992. Зависимость нерестового хода тихоокеанских лососей от смены приливо-отливных циклов и других гидрометеорологических факторов // Океанологические основы биологической продуктивности северо-западной части Тихого океана / Сборник научных трудов. Владивосток: ТИНРО. С.29–40.
- Жуйкова Л.И. 1975. Питание и рост молоди осенней кеты в р. Малый Такой // Известия ТИНРО. Т.95. С.36–46.
- Жульков А.И. 1984. Продолжительность инкубации икры кижуча в зависимости от температуры воды // Рыбное хозяйство. №10. С.21–22.
- Канидьев А.Н. 1967. Факторы, определяющие величину смертности и возможность повышения жизнестойкости заводской молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в пресноводный период жизни // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток. С.22. 1984. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 216 с.
- Канидьев А.Н., Жуйкова Л.И. 1971. Обеспеченность пищей как показатель допустимой концентрации молоди осенней кеты в реке // Известия ТИНРО. Т.76. С.97–110.
- Костарев В.Л. 1970. Количественный учет покатной молоди охотской кеты // Известия ТИНРО. Т.71. С.145–158.
- Леванидов В.Я. 1964а. Питание молоди осенней кеты во время миграции по Амуру // Известия ТИНРО. Т.55. С.55–64. 1964б. О зависимости между размерами мальков амурской осенней кеты (*Oncorhynchus keta* infraspec. autumnalis Berg) и ее выживаемостью // Вопросы ихтиологии. Т.4. Вып.4. С.658–663.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М. 1957. Питание покатной молоди летней кеты и горбуши в притоках Амура // Известия ТИНРО. Т.45. С.3–16.
- Леман В.Н. 2000. Экологические ограничения и перспективы пастбищного лососеводства (бассейн р. Большая, Западная Камчатка) // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки / Тезисы докладов 2-й областной научно-практической конференции, 3–6 октября 2000 г., Петропавловск-Камчатский. Петропавловск-Камчатский. С.144–146.
- Медников Б.М. 1977. Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. М. С.7–52.
- Николаева Е.Т. 1968. Некоторые данные о росте и питании мальков камчатской кеты в нерестово-выростных водоемах // Известия ТИНРО. Т.64. С.91–100. 1972. Размерно-весовая характеристика и питание молоди кеты в устьях камчатских рек // Известия ТИНРО. Т.82. С.153–164.
- Николаева Е.А. 1988. К вопросу о кормовой базе молоди кеты в р. Рязановка (Южное Приморье). Владивосток: ТИНРО. 30 с. (Деп. в ВНИЭРХ 29.07.88. №958 рх88).
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность. 375 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР. 262 с.
- Семко Р.С. 1948. Биология размножения, колебания численности лососей р. Большой и методика прогнозов нерестового хода. Отчет о НИР за 1947 г. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. 112 с.
- Смирнов Б.П., Чебанова В.В., Введенская Т.В. 1993. Адаптация заводской молоди кеты *Oncorhynchus keta* и чавычи *O. tshawytscha* к питанию в естественной среде и влияние голодания на физиологическое состояние молоди // Вопросы ихтиологии. Т.33. №5. С.637–643.
- Точилин В.А. 1981. Оптимальные температуры при развитии и подращивании кеты. Принципиальная схема и основные нормативы ее разведения на геотермальных водах. Отчет о НИР. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. 31 с.
- Фомин А.В. 1994. Влияние пастообразных и гранулированных кормов на рост, ультраструктуру желудочно-кишечного тракта, физиологические показатели молоди кеты при разных температурах воды // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском районе / Сборник научных трудов ГосНИОРХ и МоТИНРО. Вып.308. С.129–170.

- Хованская Л.Л. 1994. Инкубация икры лососевых рыб в условиях рыбоводных заводов северо-востока России // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе / Сборник научных трудов ГосНИОРХ и МоТИПРО. Вып.308. С.101–119.
- Чебанова В.В. 1984. Особенности активного дрефта хирономид // Гидробиологический журнал. Т.20. Вып.6. С.14–20. 1992. Динамика дрефта беспозвоночных в лососевых реках разного типа (юго-восток Камчатки) // Гидробиологический журнал. Т.28. №4. С.31–39.
- Vams R.A. 1970. Evaluation of a revised hatchery method tested on pink and chum salmon fry // J. Fish. Res. Bd. Can. V.27. P.1429–1452; 1983. Early growth and quality of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) produced in deep channels and gravel incubators // Can. J. Fish. Aquat. Sc. V.40. P.499–505.
- Beacham T.D., Murray C.B. 1985a. Effect of female size, egg size, and water temperature on chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Nitinat River, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.42. P.1755–1765; 1985b. Comparative developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Fraser River, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.43. P.252–262.
- Bilton H.T., Robins G.L. 1973. The effects of starvation and subsequent feeding on survival and growth of Fulton channel sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Bd. Can. V.30. N.1. P.1–5.
- Graybill J.P. et al. 1979. Assessment of the reservoir-related effects of the Skagit project on downstream fishery resources of the Skagit River, Washington // Final report for City of Seattle, Department of Lighting, Univ. Wash. Fish. Res. Inst. 602 p.
- Kaeriyama M. 1997. Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye and chum salmon // Mem. Fac. Fish. / Hokkaido Univ. V.44. N.1. P.25–30
- Le Brasseur. 1969. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different feeding regimes // J. Fish. Res. Bd. Can. V.26. N.6. P.1631–1645.
- Linley T. 1994. Forecasting adult returns of hatchery reared chum salmon // Proceedings of the 16th Northeast Pacific Pink and Chum Salmon Workshop (Alaska, February 24–26, 1993). P.123–130.
- Murray C.B., Beacham T.D. 1986. Effect of incubation density and substrate on the development of chum salmon eggs and alevins // Progr. Fish. Cult. V.48. N.4. P.242–249.
- Parker R.R. 1962. Estimations of ocean mortality rates for Pacific salmon (*Oncorhynchus*) // J. Fish. Res. Board Can. V.19. N.4. P.561–589.
- Physiological ecology of Pacific salmon (Ed. C. Groot, L. Margolis, W.C. Clarke). 1995. Vancouver, BC. 510 p.
- Ricker W.E. 1966. Sockeye salmon in British Columbia // Bull. Internat. N. Pacif. Fish. Comm. N.18. P.59–70.
- Wangaard D.B., Burger C.B. 1983. Effects of various water temperature regimes on the egg and alevin incubation of Susitna River chum and sockeye salmon // U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska. 43 p.
- Wetherley A., Gill H. 1995. Growth // Pacific Salmon Life History. (ed. Groot C. & Margolis L.). Vancouver: UBC Press. P.103–158.

УДК 597.553.2:597-153

КОРМОВАЯ БАЗА МОЛОДИ ЛОСОСЕЙ В БАССЕЙНАХ РЕК БОЛЬШАЯ И ПАРАТУНКА (КАМЧАТКА)

В.В. Чебанова (ВНИРО)

В связи с возросшим в последнее время интересом к искусственному воспроизводству лососей, в целом, и совершенствованию биотехники выпуска, в частности, возникла необходимость охарактеризовать кормовую базу камчатских рек разного типа, ее динамику и обосновать оптимальные сроки выпуска заводской молоди. В 60–70-х годах на Камчатке работали известные на Дальнем Востоке гидробиологи — И.М. Леванидова, изучавшая систематику и распространение поденок, веснянок и ручейников [1970, 1982], и И.И. Куренков, составивший первый список видов камчатского макрозообентоса [1964]. Однако к началу работы рыболовных заводов кормовая база молоди лососей в реках Камчатки была изучена недостаточно, существовало лишь несколько публикаций с отрывочными сведениями о количественных характеристиках речного бентоса [Леванидова, Кохменко, 1970; Чебанова, Николаева, 1981], продукции массовых видов [Чебанова, 1979, 1981, 1982] и дрефте донных беспозвоночных [Леванидова, Николаева, 1968; Чебанова, 1984].

В настоящей работе обобщены результаты многолетних исследований обеспеченности молоди лососей пищей в бассейнах рек Большая и Паратунка, проводившихся в 80–90-х годах в связи с вводом в строй рыболовных заводов «Малкинский», «Озерки» и «Паратунский».

М а т е р и а л и м е т о д и к а . В период с 1983 по 1999 г. обследованы двенадцать рек различного типа: Паратунка с притоками, реками Карымшина, Микижа и Хайковая на юго-востоке Камчатки и водотоки бассейна реки Большая на юго-западе Камчатки — река Быстрая с протокой Старичковская и притоками, рекой Ключевка и ключом Карымайский, река Плотникова с притоком, рекой Толмачева, река Первая Красная (приток реки Гольцовка) и эстуарий реки Большая (табл. 1).

Обеспеченность молоди лососей пищей оценивали по обилию дрефта. Дриффт, или перенос течением донных беспозвоночных, совершающих активные миграции или попавших в толщу воды случайно, является общей особенностью текущих вод. Этим термином обозначают как процесс переноса, так и совокупность участвующих в нем организмов [Kubisek, 1978]. В лососевых реках, отличающихся быстрым течением и преобладанием плотных гравийно-галечных грунтов, организмы макрозообентоса, находящиеся в толще гравия и на нижней поверхности камней, мало доступны для молоди лососей, поэтому важнейшим, а во время миграций к морю, вероятно, единственным источником ее питания является дрефт [Леванидов, Леванидова, 1962; Фроленко, 1970; Чебанова, 1983а; Николаева, 1988; Allan, 1981; Sagar, Glova, 1987; Yanai et al., 1996 и др.].

Материал в обследованных реках собирали в зависимости от поставленных задач круглогодично или в период нагула и ската молоди лососей на постоянных разрезах. Круглогодичные наблюдения (раз в месяц) были проведены на реке Паратунка и ее притоках — Микиже и Хайковой, а также в Старичковской протоке реки Быстрая и впадающем в нее ключе Карымайский в 1983–1984 гг.

Характеристика исследованных рек

Тип реки	Река	Район	Длина, км	Ширина, м	Глубина, м	Расход, м ³ /с*	Скорость течения, м/с*
Малые горные	Толмачева	39 км от устья	56	40	0,5–2	8	0,5
	Ключевка	1 км от устья	25	10	0,4–0,6	5	0,5
	Микижа	300 м от устья	10	7	<0,5	2	0,6
	Карымшина	Протока у моста		6	0,3–0,8		0,5
Крупные горные	Быстрая	У села Малки	217	80	1,5–4	24	0,8
	Плотникова	У ЛРЗ «Озерки»	134	50	0,6–2	11	1,0
Равнинные участки	Паратунка	У села Николаевка	81	40	1–3	21	0,3
	Протока Старичковская (р.Быстрая)	16 км от устья	20	20	0,3–0,5	3	0,3
	Ключ Карымайский	200 м от устья	4,5	15	0,2–0,4	1	0,2
	Эстуарий реки Большая	У поселка Октябрьский	20	200	2–8	–	0,4
Тундровые	Первая Красная	15 км от устья	38	10	0,2–0,8	2	0,2
	Хайковая	У ст.КотИНРО	5	15	0,4–0,6	1	0,2

* Расход и скорость течения в зимнюю межень.

Сбор материала в весенне-летний период (раз в две недели) проводили в 1985, 1986 и 1990 гг. в реке Паратунка, в 1988 и 1990 гг. — в реке Ключевка, в 1989–1990 гг. — в реке Быстрая и эстуарии реки Большая, в 1993 г. — в реке Первая Красная, в 1995–1996 гг. — в реке Плотникова, в 1998–1999 гг. — в реке Толмачева. Всего за время работ выполнено 140 суточных серий обловов дрефта с отбором проб каждые 3 ч. Орудие лова — сачок (газ №38) с входным отверстием 0,1×0,2 м и длиной мешка 1,5 м. Сачок устанавливали последовательно на 3-х станциях по поперечному профилю реки — у берегов и в центре, на 2-х горизонтах — у поверхности и у дна. В зависимости от скорости течения время экспозиции на каждой станции составляло 30–60 с. Одновременно измеряли скорость течения и температуру воды. Полученные количественные данные усредняли, пересчитывали на единицу объема (1 м³) с учетом коэффициента фильтрации сачка.

Выражаю глубокую благодарность сотруднику ВНИРО канд. биол. наук В.Н. Леману за помощь в сборе материала.

Результаты. Основу дрефта камчатских лососевых рек составляют амфибиотические насекомые, совершающие активные миграции с выраженной суточной и сезонной периодичностью. Летом в толще воды появляются также пассивные мигранты — это ранняя, не успевшая осесть на дно, молодь амфибиотических насекомых, упавшие в воду воздушные и наземные насекомые, а также олигохеты, водяные клещи и прочие беспозвоночные, случайно смытые с грунта потоком.

Качественная структура дрефта. В толще воды рек, особенно в весенне-летний период, встречаются практически все представители макрозообентоса, причем активно мигрирующие хирономиды, мошки, поденки и веснянки в той же пропорции, что и на дне [Чебанова, 1983б; Fleituch, 1985; Koetsier et al., 1996 и др.]. В дрефте 4-х исследованных рек бассейна Паратунки обнаружено 124, в 8-ми реках бассейна Большой — 135 видов амфибиотических насекомых, из них общих для обоих бассейнов — 85 видов. Кроме амфибиотических насекомых, в дрефте исследованных рек встречались 2 вида планарий, 1 вид бокоплавов и 4 вида моллюсков. Систематическую принадлежность единичных в дрефт-

те олигохет, свободноживущих нематод, водяных клещей и пиявок, случайно смытых с грунта, не уточняли. В толще воды эстуария реки Большая, кроме организмов речного макрозообентоса, постоянно встречается крупный солоноватоводный кумовый рачок *Lamprops korroensis*, который летом, в периоды размножения, по численности уступает только хирономидам.

Наибольшее количество таксонов донных беспозвоночных встречается в дрифте крупных водотоков, что связано со значительным разнообразием русловых биотопов. Так, в реках Паратунка, Быстрая и эстуарии реки Большая за период исследований обнаружено 94, 80 и 86 таксонов, из них амфибиотических насекомых — 86, 74 и 80 видов соответственно (табл. 2). По сравнению с этими водотоками особенно беден качественный состав дрифта в лососевых ключах и тундровых реках, являющихся по сути однородными биотопами. В ключе Карымайский, реках Первая Красная и Хайковая обнаружено всего 53, 60 и 54 таксона, из них амфибиотических насекомых — 44, 54 и 44 вида соответственно.

Таблица 2

Количество видов донных беспозвоночных в дрифте исследованных рек (+ — видовую принадлежность не уточняли)

Компоненты	р. Плогникова	р. Толмачева	р. Быстрая	р. Ключевка	протока Старичковская (р. Быстрая)	ключ Карымайский	р. Первая Красная	Эстуарий реки Большая	р. Паратунка	р. Микижа	р. Хайковая	р. Карымпина
Хирономиды	40	42	46	40	39	27	38	54	55	40	38	41
Подсем. Tanypodinae	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1
Подсем. Diamesinae	6	8	8	8	7	8	7	7	9	9	7	8
Подсем. Orthocladiinae	27	27	28	25	23	14	22	31	32	26	16	25
Подсем. Chironominae	6	6	9	6	8	4	8	15	18	5	13	7
Прочие двукрылые	5	5	7	7	5	6	4	8	6	7	4	5
Поденки	10	9	9	10	8	6	7	7	8	10	—	9
Веснянки	5	6	6	5	6	3	3	8	12	6	1	7
Ручейники	6	6	6	6	6	2	2	3	5	6	1	6
Планарии	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	2
Моллюски	—	—	1	1	1	2	1	2	1	1	3	—
Водяные клещи	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Олигохеты	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Нематоды	+	—	—	+	+	+	+	—	+	+	—	—
Пиявки	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	+	—
Жуки	+	—	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+
Стрекозы	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—
Бокоплавы	+	—	+	—	—	—	+	+	+	—	+	—
Амфибиот. насекомые	<u>66</u>	<u>68</u>	<u>74</u>	<u>68</u>	<u>64</u>	<u>44</u>	<u>54</u>	<u>80</u>	<u>86</u>	<u>70</u>	<u>44</u>	<u>68</u>
Всего	<u>72</u>	<u>71</u>	<u>80</u>	<u>76</u>	<u>71</u>	<u>53</u>	<u>60</u>	<u>86</u>	<u>94</u>	<u>76</u>	<u>54</u>	<u>72</u>

В крупных и малых горных реках разнообразнее фауна поденок (12 видов) и ручейников (9 видов), на равнинных участках крупных рек с умеренной скоростью течения — веснянок (13 видов) и пелореофильных хирономид подсем. Chironominae (23 вида). Такое распределение закономерно, поскольку связано с пищевой специализацией [Леванидов, 1981]. Камчатские реофильные поденки, большинство ручейников, личинки хирономид подсем. Orthocladiinae и Diamesinae, являющиеся подбирающими или фильтрующими коллекторами и частично соскребателями, населяют главным образом каменисто-галечные грунты, покрытые пленкой перифитона. Личинки веснянок — преимущественно микроизмельчители, поэтому предпочитают скопления листового опада и грубого детрита на участках умеренного течения, а большинство хирономид подсем Chironominae — детритофаги [Панкратова, 1977] и населяют заиленные биотопы.

На примере бассейна реки Большая установлено, что из 135 таксонов донных беспозвоночных, обнаруженных в дрефте, лишь треть встречается повсеместно, из них массовыми являются всего 13 видов хирономид (*Diamesa tsutsui*, *Pagastia orientalis*, *Sympotthastia fulva*, *Cricotopus* (C.) gr. *bicinctus*, *Tvetenia* gr. *calvescens*, *Eukiefferiella* gr. *gracei*, *Orthocladiinae* g?l. *trideutifer*, *Orthocladius* (E.) *olivaceus*, *Thienemanniella* gr. *clavicornis*, *Cricotopus* (I.) *silvestris*, *Corynoneura arctica*, *Micropsectra* gr. *junci*, *Polypedilum convictum*, 4 вида поденок (*Baetis vernus*, *Cinygmula putoranica*, *Ephemerella aurivillii*, *Drunella triacanta*), 3 вида веснянок (*Taenionema japonicum*, *Alloperla* sp., *Arcynopteryx* sp.) и 2 вида ручейников (*Onocosmoecus unicolor*, *Brachycentrus* (O.) *americanus*). Закономерные в ходе жизненных циклов изменения численности и размерно-веса состава популяций именно этих 22 массовых видов и определяют сезонную динамику плотности и биомассы дрефта в целом. Однако в некоторых водотоках, кроме перечисленных, массовыми могут быть и другие виды амфибиотических насекомых. Так, в толще воды рек Паратунка, Микижи и ключа Карымайский во 2-й половине апреля и в последних числах августа — начале сентября зафиксированы кратковременные (1–2 недели), но мощные всплески численности (до 40 экз/м³) личинок IV возраста и предкуколок хирономиды *Diplocladius cultriger*, совершающих активные миграции перед вылетом осенней и весенней генераций. В реках Ключевка, Быстрая и протоке Старичковская количество мигрирующих мошек *Schönhaueria* sp. возрастало в начале мая до 10–18, в конце июня — до 20–30 экз/м³, причем весной мигрировали преимущественно зрелые личинки и куколки, летом — ранняя молодь.

Количественная структура дрефта. Несмотря на почти полное отсутствие на Камчатке строгих стенобионтов, типично горных видов, относительно слабую типологическую приуроченность большинства амфибиотических насекомых [Леванидова, 1981] и, соответственно, значительное фаунистическое сходство донного населения исследованных водотоков, количественная структура макрозообентоса и дрефта в них имеет свои особенности. Выявленные различия объясняются тем, что предпочтение хирономидами, поденками и веснянками того или иного из трех основных типов камчатских водотоков все же прослеживается, хотя выражается оно лишь количественно (табл. 3 и 4).

Малые горные реки (Толмачева, Ключевка, Микижа, Карымшина) с быстрым течением и чистым каменисто-галечным дном отличаются от прочих относительно низкой численностью хирономид и обилием поденок, доля хирономид в дрефте составляет всего 60–70%, поденок — 15–25%. Веснянки на дне и в толще воды единичны — не более 2% от общего количества мигрантов. Несмотря на значительную разницу в численности, доля поденок и веснянок в формировании общей биомассы дрефта и доля относительно мелких личинок хирономид, как правило, одинаковы — примерно по 30%.

Крупные горные реки (Плотникова, Быстрая), отличающиеся значительным биотопическим разнообразием и умеренным, по крайней мере у берегов, течением, более благоприятны для хирономид и веснянок, последние здесь не уступают по обилию поденкам. Доля хирономид в дрефте крупных горных рек возрастает до 70–80%, доля веснянок и поденок одинакова — по 5–10% от общего числа мигрантов. При этом в крупных горных реках именно поденки и веснянки на 40–50% обеспечивают высокую общую биомассу дрефта, роль хирономид в ее формировании незначительна (15–25%).

В реках равнин и низменностей, независимо от их величины, основу дрефта составляют хирономиды — от 80 до 90% общего количества мигрантов, доля поденок и веснянок в крупных водотоках примерно по 5%, в мелких — 1–2%. Несмотря на обилие хирономид, их роль в формировании общей биомассы дрефта незначительна — около 30–40%, так как в основном это мелкие псаммо- и пелоцефильные виды подсем. *Orthocladiinae* и *Chironominae*. Даже при небольшой численности поденки и веснянки в крупных водотоках обеспечивают 25–35% общей биомассы мигрантов, в малых водотоках их доля зависит от структуры дрефта в каждом конкретном случае.

Кроме личинок хирономид, поденок и веснянок, являющихся основным кормом молодежи лососей, в дрефте отдельных рек бывают обильны и некоторые

Структура дрефта в горных реках бассейнов рек Большая и Паратунка

Компоненты	Малые реки				Крупные реки	
	Толмачева	Ключевка	Микижа	Карымшина	Быстрая	Плотникова
	% от общей численности дрефта					
Хирономиды	64,5	57,7	72,1	70,5	73,1	81,3
Прочие двукрылые	1,0	7,9	3,7	2,3	2,4	4,3
Поденки	26,2	15,1	18,2	20,4	6,3	5,5
Веснянки	0,7	2,0	0,8	2,1	12,4	4,6
Ручейники	5,1	10,0	2,0	4,0	2,2	1,6
Жуки	–	–	0,3	0,1	–	–
Водяные клещи	0,9	5,9	0,8	0,1	1,1	1,9
Планарии	0,2	0,4	–	–	–	–
Пиявки	–	0,1	–	–	–	–
Олигохеты	0,2	0,1	0,7	0,2	0,2	0,3
Моллюски	–	0,1	0,1	–	0,1	–
Бокоплавцы	–	–	–	–	0,1	–
Аллохтонные организмы*	1,2	0,6	1,3	0,3	2,1	0,5
	% от общей биомассы дрефта					
Хирономиды	31,6	2,6	23,2	24,7	12,9	21,0
Прочие двукрылые	3,5	5,5	5,6	6,0	2,5	4,5
Поденки	20,7	12,8	33,3	36,7	17,0	12,1
Веснянки	14,1	2,1	0,7	8,8	34,1	24,1
Ручейники	21,1	75,6	32,3	18,7	26,7	34,8
Жуки	–	–	0,3	1,8	–	–
Водяные клещи	0,7	0,1	0,2	0,2	0,2	0,4
Планарии	0,5	0,2	–	–	–	–
Пиявки	–	0,2	–	–	–	–
Олигохеты	1,0	0,1	2,9	1,1	0,3	0,4
Моллюски	–	0,3	0,3	–	0,3	–
Бокоплавцы	–	–	–	–	0,1	–
Аллохтонные организмы	6,8	0,6	1,2	2,0	5,9	2,6

* Аллохтонные организмы — имаго амфибиотических насекомых, воздушные и наземные насекомые, попавшие в воду с суши или из воздуха.

другие гидробионты. Например, 3 вида очень крупных ручейников — *O. unicolor*, *B. americanus* и *Brachycentrus subnubilus* с легкими домиками из растительных частиц в небольшом количестве встречаются практически повсеместно, но в горной реке Ключевка и тундровой реке Первая Красная составляют 10% от общего числа мигрантов и на 75–89% определяют чрезвычайно высокую общую биомассу дрефта. Крупные моллюски родов *Radix* и *Gyraulus*, обильные в реке Хайковая, протекающей по заболоченной пойме реки Паратунка, составляют 17% численности и 92% общей биомассы дрефта. В реке Ключевка и протоке Старичковская относительно обильны мошки (8–10% мигрантов), в эстуарии — кумовые (15%), в отличие от крупных ручейников и моллюсков, этими гидробионтами охотно питается молодь лососей.

Дрифт как кормовая база. Рассматривая дрефт как кормовую базу следует учитывать, что не все мигрирующие в толще воды гидробионты доступны для молоди лососей. Как показал обширный материал по питанию, моллюски с диаметром раковины более 3–4 мм, зрелые личинки ручейников *O. unicolor*, *B. americanus*, *B. subnubilus*, веснянок родов *Arcynopteryx*, *Skwala*, *Diura* и долгоножки *Arctotipula* sp. длиной более 15–17 мм не встречаются в желудках молоди лососей, даже у 2-годовиков кижуча и чавычи. Следует заметить, что перечисленные виды амфибиотических насекомых имеют 2-годовые жизненные циклы и в течение года в толще воды одновременно присутствуют их разновозрастные личинки, однако зрелые особи длиной 15–22 мм появляются только в конце апреля и мигрируют до завершения вылета в начале июля. Даже в этот период в большинстве рек они встречаются в дрефте единично, но в отдельных водотоках

Таблица 4

Структура дрефта водотоков равнин и тундр в бассейнах рек Большая и Паратунка

Компоненты	Равнинные участки рек				Тундровые реки	
	Паратунка	прогока Стариковская (р. Быстра)	ключ Карымайский	Эстуарий реки Большая	Первая Красная	Хайковая
	% от общей численности дрефта					
Хирономиды	79,3	77,5	90,1	73,8	78,3	61,5
Прочие двукрылые	2,8	10,0	2,2	0,8	3,5	4,7
Поденки	4,7	5,4	0,9	5,2	1,9	–
Веснянки	3,4	4,9	0,4	0,2	0,6	–
Ручейники	2,4	0,3	0,1	0,1	11,3	0,2
Жуки	0,1	–	0,1	–	–	0,1
Водяные клещи	1,3	1,0	2,7	0,6	1,0	8,0
Планарии	–	–	0,8	–	–	–
Пиявки	–	–	–	–	–	0,2
Олигохеты	3,3	0,3	1,1	1,1	–	7,3
Моллюски	0,1	–	0,1	–	–	16,9
Бокоплавцы	0,2	–	–	0,4	–	–
Кумовые	–	–	–	15,5	–	–
Мизиды	–	–	–	0,1	–	–
Аллохтонные организмы	2,4	0,6	1,5	2,2	3,4	1,1
	% от общей биомассы дрефта					
Хирономиды	34,6	28,4	63,5	40,0	4,6	1,0
Прочие двукрылые	8,6	13,2	1,3	1,4	0,2	0,1
Поденки	11,8	17,9	9,3	22,1	5,7	–
Веснянки	14,5	18,9	6,7	3,5	0,1	–
Ручейники	17,3	20,0	8,8	2,1	88,9	2,3
Жуки	0,1	–	0,1	–	–	0,1
Водяные клещи	1,1	0,3	2,2	0,2	0,2	0,8
Планарии	–	–	1,4	–	–	–
Пиявки	–	–	–	–	–	0,3
Олигохеты	3,9	0,5	3,4	1,5	–	0,2
Моллюски	3,8	–	0,1	–	–	92,5
Бокоплавцы	0,1	–	–	2,6	–	–
Кумовые	–	–	–	24,1	–	–
Мизиды	–	–	–	0,7	–	–
Аллохтонные организмы	4,2	0,8	3,2	1,8	0,3	2,7

при относительно небольшой численности формируют значительную часть высокой общей биомассы мигрантов. Благодаря миграциям крупных некормовых беспозвоночных доступная молоди лососей биомасса дрефта оказывается существенно ниже общей, например, в реке Ключевка в четыре раза, в реках Первая Красная и Хайковая — в семь — восемь раз. Таким образом, при количественной оценке кормовой базы молоди лососей в реках целесообразно приводить численность и биомассу не только общего, но и отдельно «кормового» дрефта, поскольку в большинстве случаев эти показатели существенно различаются и только «кормовой» дрефт дает представление об истинной обеспеченности молоди пищей (табл. 5).

Численность и, особенно биомасса, дрефта обусловлены его структурой и, следовательно, зависят от типа реки. Это естественно, так как литореофильная фауна горных рек богаче крупными видами, чем псаммо- и пелореофильная фауна низовьев. Сравнительная характеристика численности и биомассы общего и кормового дрефта в реках разного типа, проведенная по материалам июньских проб, отражающих состояние кормовой базы рек перед массовым вылетом ам-

Таблица 5

Количественные характеристики дрефта в водотоках различного типа по материалам июньских проб: 1 — плотность, экз/м³; 2 — биомасса, мг/м³; 3 — средняя масса кормовых объектов, мг

Типы рек	Водотоки	Общий дрефт		Кормовой дрефт		
		1	2	1	2	3
Крупные горные	р. Плотникова (у ЛРЗ «Озерки»)	35,89	36,34	35,77	21,97	0,61
	р. Быстрая (у села Малки)	25,54	37,03	22,67	26,53	1,17
Малые горные	р. Толмачева	18,69	17,76	18,69	17,76	0,95
	р. Ключевка	19,80	81,20	17,63	18,80	1,07
	р. Микижа	32,56	33,54	30,07	20,45	0,68
	р. Карымшина	24,17	22,80	23,83	19,57	0,82
Равнинные участки рек	р. Паратунка	13,88	16,66	13,78	9,51	0,69
	протока Старичковская (р. Быстрая)	12,92	6,84	12,60	4,16	0,53
	ключ Карымайский	10,05	4,88	10,00	4,00	0,40
	эстуарий р. Большая	5,95	1,55	5,68	1,55	0,27
Тундровые	р. Первая Красная	16,85	80,25	12,83	10,91	0,85
	р. Хайковая	11,92	60,21	9,91	3,68	0,25

фибиотических насекомых, показала, что благодаря обилию крупных поденок, веснянок и хирономид подсем. Diamesinae максимальные значения биомассы кормового дрефта, 22–27 мг/м³, наблюдались в крупных горных реках Плотникова и Быстрая (см. табл. 5). Немного ниже — от 18 до 20 мг/м³, была доступная биомасса и в малых горных реках Ключевке, Толмачева, Микиже и Карымшина. В водотоках равнин и низменностей кормовой дрефт беден количественно и отличается низкой биомассой, поскольку в нем доминируют личинки мелких хирономид. В более крупных равнинных реках биомасса составляет около 10 мг/м³, в мелких — 3–4 мг/м³. В эстуарии крайняя бедность июньского дрефта — 1,5 мг/м³, в значительной мере объяснялась его выеданием во время массового ската молоди лососей. До его начала, т.е. еще во второй половине мая, плотность и биомасса дрефта здесь были в 3–4 раза выше.

Сезонная динамика дрефта. Обеспеченность молоди лососей легкодоступным кормом в период нагула и пократной миграции в реках непостоянна, поскольку дрефт донных беспозвоночных имеет четко выраженную сезонную периодичность, обусловленную закономерным изменением температуры воды, фотопериода и миграционной активности донных беспозвоночных в ходе их жизненных циклов. В осенне-зимний период дрефт незначителен, т.к. низкая температура воды, небольшая плотность популяций на дне и наличие достаточного количества укрытий подавляют миграционную активность гидробионтов. Весной при неизменном расходе воды интенсивность миграций возрастает в связи с усиленным ростом личинок амфибиотических насекомых, увеличением их пищевой активности и сменой местообитаний, предшествующей массовому вылету [Corcum, 1978; Walton, 1980]. Летом плотность и биомасса дрефта варьируют в зависимости от видового состава макрозообентоса и мощности паводков в каждом отдельном водотоке. Эта общая тенденция прослеживалась во всех исследованных водотоках, кроме реки Хайковая, в которой выраженная сезонная динамика дрефта в 90-х годах отсутствовала из-за регулярных сбросов термальных вод, нарушавших естественный температурный режим.

С октября по март плотность и биомасса дрефта в исследованных реках составляют в среднем всего 3–8 экз/м³ и 2–4 мг/м³ соответственно (табл. 6). Весной интенсивность дрефта увеличивается благодаря росту миграционной активности амфибиотических насекомых, готовящихся к вылету перезимовавших генераций. В реках с мощными популяциями *D. cultriger*, *T. japonicum* или *V. verpus* резкое увеличение интенсивности дрефта происходит уже в апреле. Так, в реках Паратунка, Ключевка и Быстрая в период исследований плотность дрефта в этом месяце достигала в среднем 33, 24 и 30 экз/м³, биомасса — 16, 14 и 29 мг/м³ соответственно. В мае миграционная активность возрастает у всех амфибиотических насекомых, высокая плотность их в толще речных потоков (в среднем от

Сезонная динамика дрефта в бассейнах рек Быстрая и Паратунка
(I — первая половина месяца; II — вторая половина месяца)

Месяц		р. Паратунка	р. Микижа	р. Хайковская	протока Старичковская	к-льч Карымайский	р. Ключевка	р. Быстрая	р. Плогникова	Эстуарий реки Большая	Плотность, экз/м ³										
Апрель	I	–	–	7,29	–	–	–	41,52	–	–											
	II	32,81	20,12	–	9,88	11,51	24,25	17,62	–	–											
Май	I	19,91	–	6,99	–	–	56,39	22,53	–	6,57											
	II	27,55	14,65	16,58	29,21	23,33	42,45	23,31	42,16	39,51											
Июнь	I	14,85	22,18	13,64	17,05	11,23	22,76	13,78	51,82	9,41											
	II	12,91	42,94	10,20	8,79	8,87	16,84	37,31	19,60	2,48											
Июль	I	12,42	–	4,33	15,56	10,20	13,95	22,05	22,66	5,29											
	II	26,06	38,68	–	19,11	–	16,8	–	14,98	–											
Август	I	7,67	46,73	34,56	16,83	12,16	20,92	–	17,48	–											
	II	30,61	32,03	5,69	9,02	35,42	24,65	–	27,01	–											
Сентябрь	–	16,96	10,46	3,88	2,36	19,85	32,91	–	–	–											
Октябрь	–	2,67	6,04	10,98	–	3,12	–	–	–	–											
Ноябрь	–	1,61	9,25	4,91	–	5,96	–	–	–	–											
Декабрь	–	3,67	–	5,30	8,81	2,11	–	–	–	–											
Январь	–	2,64	9,12	1,55	–	3,26	–	–	–	–											
Февраль	–	–	–	3,49	3,44	3,17	–	–	–	–											
Март	–	3,23	13,32	4,07	6,45	2,61	–	–	–	–											
												Биомасса, мг/м ³									
Апрель	I	–	–	7,08	–	–	–	28,26	–	–											
	II	16,21	12,79	–	3,85	5,53	14,22	30,79	–	–											
Май	I	11,48	–	136,7	–	–	62,73	29,67	–	2,31											
	II	14,92	10,82	30,67	13,19	12,41	93,00	43,78	35,02	6,68											
Июнь	I	18,76	37,01	49,21	8,28	6,34	110,7	50,83	35,28	2,47											
	II	14,56	30,06	71,20	5,41	3,42	51,71	23,26	37,40	0,57											
Июль	I	3,75	–	52,22	10,35	7,00	14,96	29,73	22,66	1,44											
	II	6,96	11,92	–	5,42	–	7,92	–	3,33	–											
Август	I	8,58	20,01	131,7	4,21	11,32	19,53	–	7,67	–											
	II	4,90	16,55	36,70	6,32	19,78	13,90	–	12,25	–											
Сентябрь	–	9,01	4,61	44,15	4,05	5,64	17,04	–	–	–											
Октябрь	–	4,30	4,04	56,44	–	1,45	–	–	–	–											
Ноябрь	–	0,88	2,32	1,67	–	2,67	–	–	–	–											
Декабрь	–	1,91	–	74,47	7,86	1,85	–	–	–	–											
Январь	–	1,69	2,59	1,05	–	2,43	–	–	–	–											
Февраль	–	–	–	16,40	1,55	2,21	–	–	–	–											
Март	–	2,75	6,94	23,68	2,81	1,89	–	–	–	–											

20 до 40 экз/м³) сохраняется до разгара паводка в первой половине июня. Биомасса весеннего дрефта в равнинных реках составляет от 10 до 15 мг/м³, в горных — от 20 до 40 мг/м³, а в реках Ключевка, Первая Красная и Хайковская благодаря массовым миграциям очень крупных ручейников и моллюсков достигает 60–70 мг/м³. Хотя летом (вторая половина июня — начало сентября) количество участвующих в дрефте донных беспозвоночных даже в одном водотоке широко варьирует под влиянием множества взаимодействующих факторов, в среднем летний дрефт беднее весеннего — его плотность в отдельных водотоках колеблется от 12 до 30 экз/м³, биомасса в равнинных реках составляет 6–10 мг/м³, в горных — 14–20 мг/м³. Существенное снижение биомассы дрефта в летние месяцы объясняется завершением массового вылета амфибиотических насекомых и преобладанием в толще воды молодежи новых генераций. Краткие вспыш-

ки численности хирономид рода *Cricotopus* и *D. cultriger*, мигрирующих в конце августа — начале сентября перед вылетом весенних генераций, из-за мелких размеров зрелых личинок и предкуколок влияют на общую биомассу дрефта незначительно. Поскольку сезонная динамика дрефта обусловлена закономерными биологическими процессами в популяциях массовых видов донных беспозвоночных, общая тенденция ее сохраняется из года в год [Чебанова, 1992].

При оценке состояния кормовой базы рек особенно важна динамика кормового дрефта в весенне-летний период, т.е. во время активного нагула и ската дикой и выпуска заводской молоди лососей. Многолетние наблюдения показали, что во всех реках, независимо от их типа, численность и биомасса кормового дрефта возрастают с началом массовых активных миграций зрелых поденок, веснянок и хирономид — основных кормовых объектов бентосоядной молоди лососей. Кроме них, в некоторых водотоках заметную роль в дрефте и питании рыб играют также мошки. Пик миграционной активности этих донных беспозвоночных наблюдается перед массовым вылетом перезимовавших генераций, поэтому в годы с нормальным температурным режимом, т.е. близким к средне-многолетнему, биомасса кормового дрефта достигает максимума в большинстве случаев во второй половине мая — первой декаде июня (рисунок). Этот относительно краткий период максимальной обеспеченности легкодоступным полноценным кормом является оптимальным для выпуска заводской молоди лососей, поскольку в реках создаются условия, благоприятные для быстрой адаптации ее к условиям питания в естественной среде. Межгодовая изменчивость сроков вылета, а следовательно, и предшествующих ему массовых миграций амфибиотических насекомых, незначительна — в пределах 7–10 дней. За 16 лет наблюдений существенное отклонение наблюдалось лишь однажды — в 1996 г., отличавшемся аномально теплой весной. В этом году среднесуточные значения температуры воды достигли 4 °С на месяц раньше среднемноголетней даты, что закономерно ускорило (почти на 3 недели) массовые миграции и вылет амфибиотических насекомых.

З а к л ю ч е н и е . Рассматривая дрефт как кормовую базу молоди лососей в реках и эстуарии, следует учитывать, что биомасса собственно кормового дрефта в весенне-летний период (особенно в мае — июне) заметно ниже общей биомассы мигрирующих в толще воды донных беспозвоночных.

Количественные характеристики дрефта обусловлены структурой макрозообентоса, и следовательно, — типом рек. В целом кормовая база молоди лососей в горных реках обильнее, чем в водотоках равнин и низменностей, поскольку населяющая их литореофильная бентофауна богаче крупными видами. Благодаря биотопическому разнообразию и, соответственно, обилию поденок, веснянок и хирономид, максимальные значения биомассы кормового дрефта 22–25 мг/м³ наблюдаются в крупных горных реках. Немного ниже — от 18 до 20 мг/м³, доступная биомасса в малых горных реках, отличающихся однородностью среды. В водотоках равнин и низменностей в кормовом дрефте доминируют личинки мелких псаммо- и пелореофильных хирономид, поэтому биомасса его невелика — в крупных реках около 10 мг/м³, в мелких — 3–4 мг/м³, в эстуарии реки Большая во время массового ската молоди лососей снижается до 1,5 мг/м³.

Сезонная динамика дрефта носит закономерный характер, так как обусловлена биологическими процессами в популяциях массовых видов донных беспозвоночных. Во всех реках независимо от их типа численность и биомасса кормового дрефта возрастают с началом активных миграций зрелых личинок амфибиотических насекомых и достигают максимума во 2-й половине мая — начале июня, т.е. перед массовым вылетом перезимовавших генераций. Этот, относительно краткий, период максимальной обеспеченности легкодоступным полноценным кормом является оптимальным для выпуска заводской молоди лососей в реки. Сроки массового вылета и предшествующих ему миграций из года в год меняются незначительно — в пределах 7–10 дней, существенные отклонения возможны только в случае аномальных весенних температур.

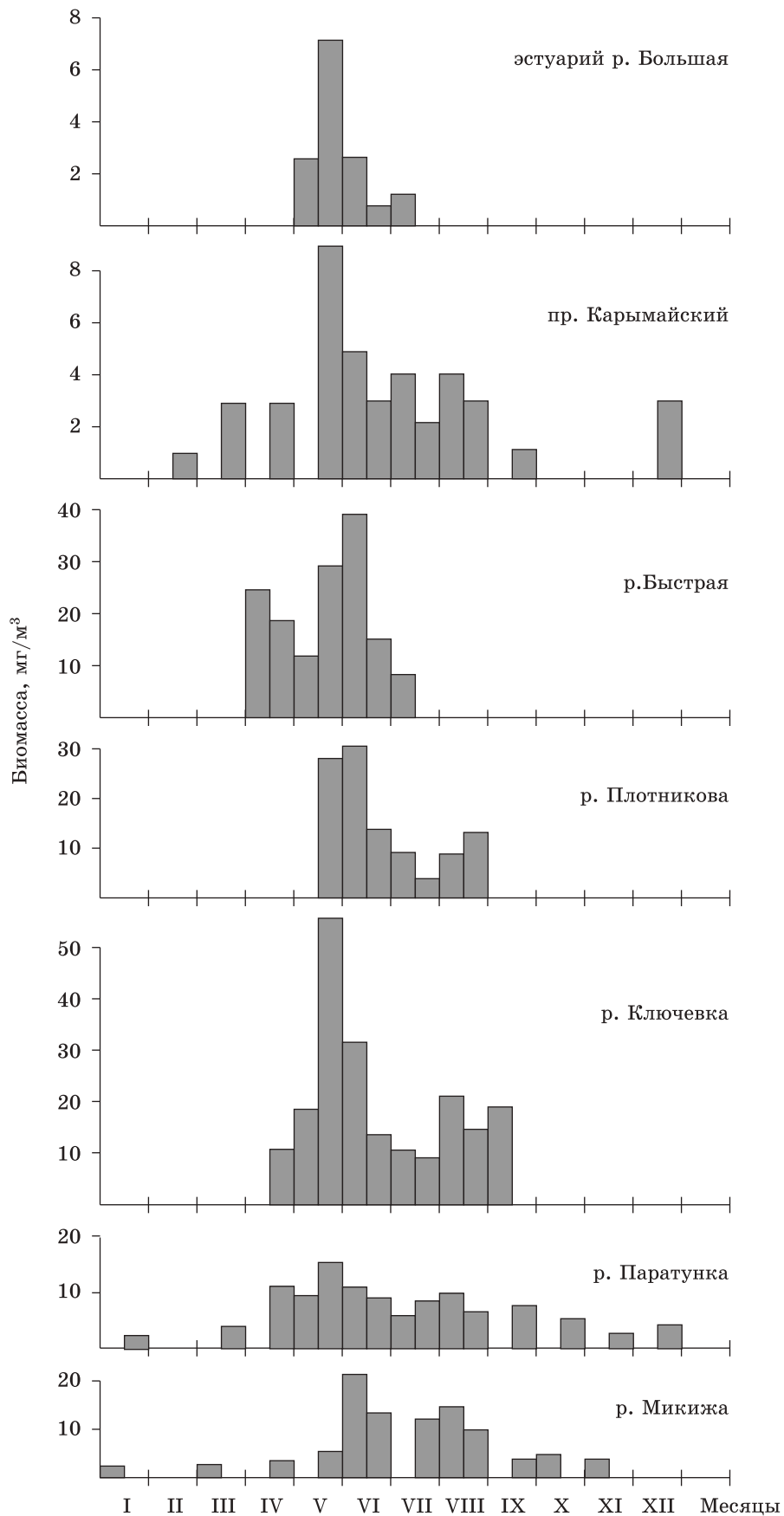


Рис. Сезонная динамика биомассы кормового дрефта в бассейнах рек Большая и Паратунка

ЛИТЕРАТУРА

- Куренков И.И. 1964. Кормовая база молоди лососей во внутренних водоемах Камчатки // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М. С.106–112.
- Леванидов В.Я. 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. С.3–21.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М. 1962. К вопросу о миграциях донных беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек // Известия ТИНРО. Т.48. С.178–189.
- Леванидова И.М. 1970. Экология и зоогеография веснянок, поденок и ручейников рек Камчатки // Известия ТИНРО. Т.73. С.100–114. 1982. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука. 214 с.
- Леванидова И.М., Кохменко Л.В. 1970. Количественная характеристика бентоса текучих водоемов Камчатки // Известия ТИНРО. Т.73. С.88–99.
- Леванидова И.М., Николаева Е.Т. 1968. Бентосток в реках Камчатки // Известия ТИНРО. Т.64. С.291–299.
- Николаева Е.А. 1988. К вопросу о кормовой базе молоди кеты в реке Рязановка (Южное Приморье). Владивосток: ТИНРО. 30 с. (Деп. в ВНИЭРХ 29.07.88. №958-рх88).
- Панкратова В.Я. 1977. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР. Л.: Наука. 152 с.
- Фроленко Л.А. 1970. Питание поклатной молоди кеты и горбуши в основных нерестовых реках северного побережья Охотского моря // Известия ТИНРО. Т.71. С.179–189.
- Чебанова В.В. 1979. Продукция массовых видов зообентоса в ключе Карымайском (Камчатка) и степень ее использования молодью лососей // Тезисы докладов XIV Тихоокеанского научного конгресса. Хабаровск, август 1979. М. С25–27. 1981. Продукция ручейника *Apatania zonella* Zett. (Trichoptera) в ключе Карымайский на западном побережье Камчатки // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. С.67–72. 1982. Продукция двух массовых видов хирономид *Pseudodiamesa nivosa* Goetgh. и *Diamesa zernyi* Edw. (Diptera, Chironomidae) в ключе Карымайский (Западная Камчатка) // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток. С.108–114. 1983а. Роль мигрирующих беспозвоночных в питании молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) в ключе Карымайский (бассейн реки Большая, Западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т.23. Вып.6. С.961–968. 1983б. Динамика биомассы и продукции бентоса и дрейфт донных беспозвоночных в некоторых речных системах Камчатки // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток. С.21. 1984. Особенности активного дрейфта хирономид // Гидробиологический журнал. Т.20. Вып.6. С.14–20. 1992. Динамика дрейфта беспозвоночных в лососевых реках разного типа (юго-восток Камчатки) // Гидробиологический журнал. Т.28. №4. С.31–39.
- Чебанова В.В., Николаева Е.Т. 1981. Бентос ключа Карымайского (Юго-Западная Камчатка) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. С.38–43.
- Allan J.D. 1981. Determinants of diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in a Mountain Stream // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.38. N.2. P.184–192.
- Fleituch T. 1985. Macroinvertebrate drift in the middle course of the River Dunajec (Southern Poland) // Acta Hydrobiol. V.27. N.1. P. 49–61.
- Koetsier P., Minshall G.W., Robinson Ch.T. 1996. Benthos and macroinvertebrate drift in six streams differing in alkalinity // Hydrobiologia. N.1. P.41–49.
- Kubicek F. 1978. Mechanisms of permanent biological activity of running waters // Folia Prirodoved. Fac. UJEP Brne. V.19. N.2. P.33–44.
- Cork um L.D. 1978. Is benthic activity of stream invertebrates related to behavioural drift? // Can. J. Zool. V.56. N.11. P.2457–2459.
- Sagar P.M., Glova G.J. 1987. Prey preferences of a riverine population of juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // J. Fish. Biol. V.31. P.661–673
- Walton C.E. 1980. Active entry of stream benthic macroinvertebrates into the water column // Hydrobiologia. V.74. N.2. P.129–139.
- Yanai Seiji, Terazawa Kazuhiko, Nagata Mituhiro. 1996. Поведение дрейфующих по течению беспозвоночных и питание ювенильных *Oncorhynchus masou* в горном потоке южного Хоккайдо, Северная Япония // Hokkaido ringyo shikenjo kenkyu hokoku = Bull. Hokkaido Forest. Res. Inst. N.33. P.44–59

УДК 639.372.3 (268.45)

ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ ТРЕСКИ В МОРСКИХ САДКАХ БАРЕНЦЕВОМОРСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ

В.С. Анохина (ПИНРО)

Различные аспекты биологии атлантической трески, включая треску Баренцева моря, изучены достаточно подробно в связи с оценкой запасов этого вида и промыслом, однако отечественные исследования в области разведения баренцево-морской трески довольно немногочисленны и долгое время осуществлялись в рамках лабораторного эксперимента [Жуфтина, Новиков, 1986; Журавлева, Петров, 1991; Анохина, Карлсен, 1994; Карамушко, 1996; Шпарковский, Чинарина, 1996]. Весьма обнадеживающие результаты ряда фундаментальных разработок привели к активизации прикладных исследований по промышленному освоению нового объекта культивирования. Так, с 1995 по 1997 г. в рамках совместного российско-норвежского проекта осуществлялись работы по выращиванию в садках дикой молоди трески до товарной массы 3–5 кг [Сорокин и др., 1996]. Научно-производственной базой для работ на Баренцевом море уже более 20 лет является норвежского производства морская лососевая ферма, расположенная за Полярным кругом (69°22'88" с.ш. и 33°04'62" в.д.) и защищенная от динамичного воздействия северо-западных ветров островом Могильный. Изготовлена она из легких металлических конструкций, на которых закреплены обычные сетные садки, штормоустойчива и очень удобна в обслуживании. Как показала практика, конструкция фермы столь универсальна, что позволяет использовать ее для культивирования не только лососевых, но и донных рыб, таких как баренцево-морская треска. В течение нескольких лет, с 1997 по 2000 г., на этой экспериментальной базе мы проводили исследования, направленные на разработку биотехнологии и нормативов выращивания производителей трески для пастбищной марикультуры.

Базовой составляющей успешного культивирования рыб является их экологическая устойчивость [Карпевич, 1983], в связи с чем чрезвычайно важно было определить способность дикой трески из разных мест обитания к акклимации на конкретном рыбоводном хозяйстве. Молодь и взрослых рыб отлавливали в Баренцевом море и длительный период содержали в сетных садках. Изучали предрасположенность трески к domestикации, особенности поведенческих реакций, пластического и генеративного обмена, выживаемость и питание в морских садках рыбоводного хозяйства. Настоящее исследование посвящено некоторым частным аспектам адаптации трески Баренцева моря на морской ферме в условиях лимитированных факторов среды и ограниченного жизненного пространства.

М а т е р и а л и м е т о д и к а. Исследовали разновозрастную баренцево-морскую треску двух экспериментальных групп: группы А и группы Р.

Дикую треску группы А отлавливали тралом с мая по июль на глубинах от 60 до 250 м в известных промысловых районах на Рыбачьей и Кильдинской банках южной части Баренцева моря, молодь трески группы Р — с июня по сентябрь ручными орудиями лова (спиннингами) в расположении морской рыбоводной фермы на акватории губы Ура Мотовского залива. Треска двух групп

различалась не только по способу и месту вылова, но и по размерно-возрастному составу. Так, группу А составляли достигшие зрелости особи в возрасте от 4 до 8 лет массой 800 г и более, тогда как группа Р включала мелкую треску массой до 400 г в возрасте от 1 до 3 лет [Анохина, Лепесевич, 2000].

Рыб каждой группы тщательно сортировали по размеру, размерные группы содержали отдельно. Объем и размер садков подбирали в зависимости от сезона года и условий проведения опытов. Как правило, для молоди трески массой до 500 г использовали садки размером 2×3×3 м, тогда как более крупных рыб содержали в садках 5×5×5 м.

На этапе приучения трески к рыбоводному хозяйству ее кормили по схеме: 3 раза в светлое время суток мороженой непищевой рыбой с добавлением лососевых гранул. В дальнейшем переходили к одноразовому кормлению до насыщения некондиционной рыбой без добавления гранул. В качестве корма использовали мороженую сайку, мойву или атлантическую сельдь, которую предварительно размельчали.

Всего в разные годы было заготовлено около 5 тыс. экз. трески. Из этого количества для проведения экспериментов использовали 1200 рыб группы А и 500 рыб группы Р. Из них подвергнуто биологическому анализу со вскрытием 360 особей.

В рыбоводных работах по доставке, кормлению и сортировке трески принимали участие сотрудники ПИНРО Твердохлебов Е.В. и Колечкин Ю.В.

Результаты и обсуждение. Выбор акваполигона. Функционирование морских ферм по культивированию трески обеспечивается последовательной системой мероприятий с максимальным использованием эколого-физиологических возможностей объекта выращивания в нестабильных условиях среды. Вначале осуществляется выбор участка для размещения рыбоводной фермы. Теоретической базой для правильного выбора акваполигона являются работы А.Ф. Карпевич, раскрывающие закономерности накопления биологической потенции у гидробионтов и ее реализации в зависимости от условий обитания [Карпевич, 1998].

В поиске акватории для размещения морского хозяйства необходимо ориентироваться на пределы изменчивости жизненно важных для объекта разведения факторов биотической и абиотической среды на локальном участке, учитывая, что приемная емкость зоны функционирования хозяйства определяется временными и пространственными характеристиками основных факторов [Карпевич, 1998]. К сожалению, в природе вероятность их оптимального сочетания на ограниченном участке ареала слишком мала. Вместе с тем эффективное ведение хозяйства требует условий, при которых основные параметры среды не выходят за пределы популяционной изменчивости вида и лишь в исключительных случаях могут приближаться к пограничным значениям зоны индивидуальной толерантности особей.

В связи с этим огромное значение в приполярных областях северных регионов России имеет гидрометеорологическое обеспечение деятельности морских хозяйств, позволяющее своевременно оценить состояние экосистем прибрежных зон и охарактеризовать их с позиции естественной изменчивости показателей среды. Учитывая данное обстоятельство, ПИНРО и Российским государственным гидрометеорологическим университетом на акватории губ Ура и Кислая Мотовского залива Баренцева моря были проведены работы по сбору, обработке и анализу комплексной гидрометеорологической информации. Исследования показали, что в вертикальной термохалинной структуре, которая в прибрежных водах приливных морей формируется в результате совокупного действия потока солнечной радиации, материкового стока, адвекции тепла приливных течений, ветро-волнового перемешивания и турбулентной диффузии, четко выделяются четыре структурных участка [Провоторов, Кириллов, 1999]. В частности, за верхним распресненным слоем толщиной около 2 м располагаются промежуточный квазиоднородный слой, затем подстилающий его нерезкий термохалоклин и далее — сравнительно однородный по значениям температуры и солености придонный слой, обремененный своей квазиоднородностью приливному перемешиванию. Исследованиями выявлена чрезвычайная изменчивость

гидрологических условий в баренцевоморских губах. Показано, что в отдельные годы они характеризуются как аномальные, так как еще в середине июля наблюдается примерно метровый приповерхностный слой практически пресной воды в результате продолжающегося таяния снега на близлежащих сопках [Отчет ..., 1997]. Показатели солености поверхностного слоя воды составляли при этом от 0,5 до 8, тогда как ниже галоклина соленость воды была более 30. Установлена значительная разность температуры на поверхности и в глубинных слоях, достигающая 7,5 °С. На глубине от 5 до 15 м (вдали от устьев ручьев) выявлен сезонный термоклин толщиной не более 3 м. В годы с аномально высокой устойчивостью приповерхностного слоя он может располагаться примерно на 5 м выше, чем обычно [Отчет ..., 1997; 1998]. Было обнаружено характерное для прибрежных баренцевоморских вод явление «стекания» пресных и теплых поверхностных вод по прибрежным склонам на глубину [Отчет ..., 1997; Ключиков, Лукьянов, 1999]. По многолетним данным ПИНРО, аналогичный процесс прослеживается и на прибрежных станциях разреза «Кольский меридиан» [Бойцов, Несветова, 1994]. Гидрологические наблюдения выявили наличие мощного пикноклина в центральных частях акватории губы Ура, препятствующего вертикальному турбулентному обмену теплом, солью, биогенными элементами и растворенными газами. Акцентируя внимание на перечисленных обстоятельствах, без сомнения, важных для прогнозирования гидрологической ситуации, следует отметить, что несмотря на особенности структуры и динамики водных масс баренцевоморского побережья, здесь выявлены обширные участки акватории, весьма благоприятные для размещения морских рыбоводных ферм [Зубченко и др., 1988]. В пределах локального участка исследователи рекомендуют устанавливать садки в местах с умеренным перемешиванием водных масс, достаточной освещенностью и оптимальной продуктивностью планктонного сообщества [Провоторов, Кириллов, 1999]. С позиций устойчивого и длительного функционирования рыбоводного хозяйства немаловажное значение имеют степень защищенности надводной конструкции от преобладающих ветров и глубина непосредственно под садками.

Сроки зарыбления морских садков баренцевоморской треской. Согласно теории экологического периодического закона важнейшие биологические характеристики индивидуумов, в том числе рыб, находятся в периодической зависимости от значений факторов внешней среды [Степаненко, 1997]. Анализируя результаты исследований статического и астатического оптимума параметров среды в жизни рыб, можно сделать вывод, что наилучшего адаптивного эффекта следует ожидать при условии самопроизвольного перемещения рыб в градиентном поле [Константинов, 1997]. Однако на рыбоводных хозяйствах особи имеют чрезвычайно ограниченные возможности избирать подходящую среду обитания. С этих позиций становится понятным, почему значительная сезонная и межгодовая изменчивость абиотических условий и экологической ситуации в прибрежье Баренцева моря предопределяет повышенный уровень требований к размещению рыбоводных хозяйств и существенно влияет на сроки зарыбления морской фермы дикой рыбой.

Из множества абиотических и биотических факторов, влияющих на последовательную цепь взаимосвязанных непрерывных физиологических функций в организме рыб, единственным, контролирующим эти процессы, является температура [Хоар и др., 1998]. Как известно, треска обладает высокой чувствительностью по отношению к температуре и в природе предпочитает водные слои с ее определенными значениями в пределах своего толерантного диапазона [Герасимов, Цееб, 1967; Константинов, 1961; Чинарина, Трошичева, 1982]. Наши исследования показали, что в районах Западного Мурмана наиболее адекватные термические условия для заготовки трески старших возрастов (опытная группа А) создаются в первой половине мая при повышении температуры воды до 3–4 °С. Однако этот период может задерживаться до июня, так как в отдельные годы гидрологическая весна в северных широтах сильно смещается в сторону летних месяцев.

Важным абиотическим фактором, существенно влияющим на сроки зарыбления фермы, является соленость. Перед посадкой трески в морские садки не-

обходимо тщательно отслеживать изменение во времени вертикальной устойчивости солености прибрежных вод. По нашим данным, снижение солености в верхних горизонтах до 25 ‰ и менее значительно усиливает стресс трески и затрудняет процесс ее адаптации во всех возрастных группах. С учетом данного обстоятельства рекомендуется весной зарыблять морскую ферму не ранее, чем за 5–10 дней, до максимально возможного уровня распреснения, а по возможности — после стабилизации солености.

На практике время начала работ определяют не только по благоприятному сочетанию абиотических факторов, но и по физиологическому состоянию трески на период вылова. Например, стадия зрелости, упитанность, обеспеченность пищей, глубина, на которой находятся промысловые скопления, и другие биоэкологические характеристики чрезвычайно важны и должны учитываться при планировании заготовки взрослых рыб опытной группы А, совершающих протяженные миграции на обширной акватории северных морей. При этом сезоны нагула и нереста в их миграционном цикле резко разграничены, что вообще характерно для рыб высоких широт [Кушинг, 1979].

Вместе с тем исследования показали, что зарыбление садков мелкой треской опытной группы Р, которая ловится на относительно небольших глубинах в расположении морской фермы, можно осуществлять без потерь практически в любое время года. Молодь трески не испытывает в садках чрезмерного давления среды, так как губы и заливы прибрежных районов моря являются основным местом обитания неполовозрелых рыб младших возрастов (опытная группа Р). Явное различие исходных биоэкологических характеристик трески двух опытных групп предопределяет их раздельную заготовку. Так, мелких рыб в возрасте от 1 до 3 лет желательно ловить в летние месяцы вблизи берегов на мелководье, где они нагуливаются в период наибольшей интенсивности продукционных процессов. Треску старших возрастов (опытная группа А) предпочтительнее заготавливать поздней весной, когда отнерестившиеся особи сильно истощены. Кроме того, поздней весной в когорте минимальна доля зрелых и не отнерестившихся рыб. Сезон и сроки заготовки варьируют по годам.

Способы отлова и доставки рыб к месту выращивания. Вылов трески старших возрастных групп (группа А) для рыбоводных целей осуществляется методом траления на больших глубинах. Траловый лов трески хорошо освоен промысловиками, однако процесс заготовки и доставки рыб на морскую ферму требует определенной технической подготовки и квалифицированного контроля. Как правило, после подъема трала на борт рыболовного судна специалисты отбирают треску поштучно, при этом выбраковывается до 70% явно нежизнеспособных рыб. В основном это особи с полной или частичной потерей зрения из-за повреждения глаз, а также с сильными потертостями и рваными ранами разной степени выраженности. Пригодных для дальнейшего содержания рыб транспортируют с места промысла в специальных контейнерах с проточной морской водой. Потери трески за время транспортировки достигают 15%. Увеличение интенсивности отбора на борту судна и сокращение времени доставки до 8 ч и менее позволяет сократить смертность трески на этом этапе до 5%. Таким образом, в адаптационные морские садки высаживается менее 30% от количества поднятых на борт судна рыб. Мелкая треска опытной группы Р хорошо вылавливается удочкой на относительно небольшой (до 10–15 м) глубине вблизи берегов и у морской фермы. В процессе заготовки рыба практически не травмируется, поэтому ее смертность минимальна.

Результаты биологического анализа трески группы А показали, что в общей когорте выловленных рыб доля особей с индивидуальной массой менее 1,5 кг достигала 76%, рыб массой менее 1 кг было до 25%. Примерно такое же количество рыб (около 24%) имели среднюю массу от 1,5 до 2,5 кг, тогда как предельные значения признака составляли 0,45 и 3,5 кг при вариабельности до 55%. У молоди трески группы Р размах колебаний по массе рыб еще более значителен. Самые мелкие из высаженных на выращивание особей этой группы имели массу около 70 г, самые крупные — 590 г. Высокие показатели вариабельности провоцируют каннибализм — явление широко распространенное у трески на протяжении всего ее жизненного цикла и крайне нежелательное в

рыбоводстве. Чтобы предотвратить проявление каннибализма, рыб в кратчайшие сроки тщательно сортируют по размеру и только затем размещают на адаптацию.

Акклимация баренцевоморской трески в морских садках. В серии лабораторных экспериментов было показано, что баренцевоморская треска быстро и сравнительно легко адаптируется в аквариальной [Шпарковский, Чинарина, 1996; Журавлева, 1998]. Существует также ряд зарубежных работ, позволяющих с уверенностью утверждать, что в производственном цикле выращивания у трески проявляется высокий уровень мобилизации адаптивных возможностей [Сэтэрсдал, Лоенг, 1984; Jobling, 1994]. Результаты наших исследований не противоречат литературным данным, тем не менее, в масштабах, близких к промышленным, привыкание трески к рыбоводному хозяйству происходит несколько иначе, чем в лабораторных условиях, и имеет ряд существенных особенностей. Рассмотрим некоторые из них, принимая во внимание тот факт, что контроль адаптации трески двух экспериментальных групп осуществляли по показателям выживаемости, количеству суток от высадки в морские садки до первой реакции на корм и процентному соотношению питающихся особей.

Наиболее низкие показатели выживаемости установлены нами у трески опытной группы А в первые дни и недели акклимации к рыбоводному хозяйству. Результаты обследования рыб, погибших в период ранней акклимации, показали, что основной причиной смертности являлись множественные внутренние травмы. Хорошо известно, что резкий перепад давления в процессе траления даже при относительно медленном подъеме трала на борт судна вызывает у трески множественные внутренние кровоизлияния, разрыв стенок плавательного пузыря, нарушение функции зрения. Скрытый травматизм в разной степени проявления мы отмечаем практически у всех особей, выловленных на больших глубинах, однако только от 20 до 25% высаженных на выращивание рыб группы А с хорошим экстерьером имели несовместимые с жизнью повреждения внутренних органов и тканей и, как правило, погибали в первый месяц после размещения на ферме. Наименее травмированные особи этой группы при наличии благоприятных условий за относительно короткий срок восстанавливали физиологическую активность и в числе первых начинали проявлять реакцию на корм.

Принимая во внимание, что мелкая треска опытной группы Р в процессе заготовки практически не травмируется и не испытывает в морских садках значительного угнетения из-за перемены напряжения абиотических факторов, так как рыбоводная ферма находится в зоне естественного обитания неполовозрелой молодежи, было логичным предположить, что стабилизация физиологических процессов у рыб этой группы наступит значительно быстрее, чем в группе А. Однако на практике продолжительность акклимации трески двух опытных групп оказалась сопоставимой и составляла от 3 до 4 недель. Усиление давления среды приводило к увеличению восстановительного периода до 5–6 недель, однако в особых случаях восстановление основных жизненных функций у трески группы А наблюдали через 7 и даже 8 недель после пересадки рыб в морские садки. Особи трески, не начавшие питаться через указанный срок, постепенно истощают свои энергетические резервы и, как правило, впоследствии погибают.

Исследования показали, что быстрее переходят на питание в морских садках те особи, у которых энергетические резервы находятся на предельно низком уровне, так как реализация стратегии выживания заставляет треску использовать все возможные пищевые ресурсы для увеличения энергетического запаса. С повышением упитанности рыб период физиологического ответа на изменение состояния среды удлиняется. Есть основание предполагать, что разнонаправленность защитной реакции рыб с неодинаковым физиологическим статусом на идентичное стрессовое воздействие является функциональным ответом на действие разных механизмов адаптивного реагирования.

За период акклимации и перехода на активное питание смертность мелкой трески опытной группы Р обычно составляет около 2%, но при несвоевременной сортировке вероятные потери от каннибализма могут увеличивать отход до 30% и более. За тот же период смертность в когорте рассортированных и не проявляющих признаков каннибализма рыб опытной группы А также может достигать

30% в основном по причине скрытого травматизма. Активно питающиеся в садках рыбы в дальнейшем показывают стабильно высокую выживаемость (до 98%) и гибнут только по случайным причинам.

Существенное значение для успешной адаптации трески группы А имеет, как отмечалось, гидрологическая ситуация в районе морской фермы. Так, во всех случаях, когда критический для баренцевоморской трески уровень распределения прибрежных вод (менее 25%) совпадал с поздними стадиями акклиматизации, регистрировалось сильное угнетение двигательной и пищевой активности рыб, т.е. реализовывались быстрые этологические формы реагирования [Хлебович, 1981]. По наблюдениям, угнетение основных функций было более глубоким, чем в первые дни пребывания в морских садках, когда у трески отмечали четко выраженное пассивное избегание пресса экстремальных условий. Исследования показали, что период акклиматизации, который в норме не превышает 3–4 недель, может в годы с обильным паводком длиться до восстановления типичных верхних значений солености баренцевоморских вод, 34–35 ‰.

Следует отметить, что треска двух опытных групп крайне отрицательно реагировала на ограничение жизненного пространства. В стесненных условиях рыбы снижали свою функциональную активность, постепенно истощались и погибали. В эксперименте мы наблюдали за поведением и питанием особей в разных по объему садках в течение нескольких месяцев. Хорошую реакцию трески на корм и высокие показатели прироста отмечали в тех садках, которые обеспечивали минимально необходимый объем окружающего пространства (V_{\min}) на 1 кг биомассы рыб, независимо от плотности посадки. Например, минимальные территориальные потребности одной особи массой 2 кг были сопоставимы с минимально необходимым пространством для нормальной жизнедеятельности двух рыб массой 1 кг. Для мелкой трески массой до 1,5 кг показатель V_{\min} составлял примерно 18 м^3 на 1 кг биомассы, у рыб массой более 1,5 кг требования к минимальному объему возрастают до 40 м^3 на 1 кг массы. Интересно отметить, что треска всех возрастных групп предпочитала находиться и была активнее в широких, хотя и недостаточно глубоких садках, чем в глубоких, но слишком узких. В объемных садках глубиной 5–6 м треска держится в толще воды и «ходит по кругу», показывая явно стайное поведение.

Таким образом, материалы исследований подтвердили высокую толерантность трески к значительным колебаниям показателей среды, ее выносливость в экстремальных условиях содержания и хорошую способность адаптироваться к рыбоводному хозяйству.

З а к л ю ч е н и е . Разработка путей управления процессами жизнедеятельности организма в отечественной аквакультуре является чрезвычайно актуальной проблемой. Существенная роль при этом уделяется изучению адаптивности рыб в измененных условиях среды, так как характер проявления адаптаций высвечивает и позволяет оценить многие потенциальные свойства организма. Работы ПИНРО по культивированию дикой трески подтвердили ее позитивные способности быстро акклимироваться и приобретать в искусственных условиях «культурные» навыки. Исследованиями установлено, что баренцевоморская треска устойчива к лову и транспортировке, способна без больших потерь переносить продолжительное содержание в морских садках. Молодь трески, выловленная в прибрежье, и зрелые особи из удаленных от берега глубоководных районов моря имеют сходный характер адаптации к рыбоводному хозяйству. Адаптивная реакция трески на стрессовое воздействие природных факторов среды зависит от степени этого воздействия и определяется ее физиологическим состоянием.

ЛИТЕРАТУРА

Анохина В.С., Карлсен О. 1994. Морфология выклева и раннего развития у трески (*Gadus morhua* L.) при искусственной инкубации икры от двух пар производителей // Сборник научных трудов ПИНРО. Мурманск. С.147–169.

Анохина В.С., Лепесевич. 2000. Размерно-возрастной состав и структура отолитов культивируемой трески Баренцева моря // Сборник научных трудов. Марикультура в прибрежной зоне северных морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С.3–13

Бойцов В.Д., Несветова Г.И. 1994. Особенности гидрологических условий в прибрежной зоне Мурмана // Сборник научных трудов. Заполярная мариккультура. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С.3–12.

Герасимов В.В., Цеев Р.Я. 1967. О воздействии низких температур на треску Баренцева моря // Экология рыб Баренцева моря. Л. С.59–71.

Журавлева Н.Г. 1998. Эколого-морфологические основы разведения и акклиматизации морских рыб // Эколого-морфологические основы мариккультуры рыб в Заполярье. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С.5–203.

Журавлева Н.Г., Петров И.И. 1991. Разведение трески (Методические рекомендации и справочные материалы). Мурманск. 45 с.

Зубченко А.В., Сорокин А.Л., Уланенков В.С., Курникова Т.А., Мокряк А.В., Ванюхин Б.И., Пестриков В.В., Карпук В.Н., Крыжановская А.А. 1988. Практическое руководство по размещению лососевых товарных хозяйств в прибрежных районах Западного Мурмана // Мурманск: ПИНРО. 88 с.

Карамушко Л.И. 1996. Биоэнергетические аспекты питания и роста трески Баренцева моря // Атлантическая треска: биология, экология, промысел. Спб.: Наука. С.74–80.

Карневич А.Ф. 1983. Био-экологические потенциальные свойства гидробионтов в природе и аквакультуре // Сборник тезисов Всесоюзного симпозиума «Теоретические основы аквакультуры». М.: МОИП. С.31–33. 1998. Потенциальные свойства гидробионтов и их реализация в аквакультуре // Биологические основы мариккультуры / Под ред. Л.А. Душкиной. М.: Изд-во ВНИРО. С.78–99.

Константинов К.Г. 1961. О зависимости между температурой воды и распределением донных рыб // Сборник научных трудов ПИНРО. Вып.4 (18). С.25–28. 1997. Статический и астатический оптимум абиотических факторов в жизни рыб // Первый конгресс ихтиологов России. Тезисы докладов. М.: Изд-во ВНИРО.

Клюйков Е.Ю., Лукьянов С.В. 1999. Конвенция на прибрежных склонах в губе Кислая Мотовского залива // III Международный семинар «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей». Кандалакша, 17 июля 1998 г. Тезисы докладов. Спб.: Изд. РГГМУ. С.128–136.

Куфтина Н.Д., Новиков Г.Г. 1986. Особенности роста зародышей и закономерности утилизации запасного белка желтка в раннем онтогенезе трески *Gadus morhua* L. при разных температурах развития // Вопросы ихтиологии. Т.26. Вып.4. С.646–657.

Кушинг Д.Х. 1979. Морская экология и рыболовство / Пер. с англ. М.: Пищевая промышленность. С.5–288.

Отчет о работах РГГМИ в г. Палкина и Кандалакшском заливе Белого моря, губе Кислая и Ура-губе Баренцева моря. Руководитель Клюйков Е.Ю. 1997; 1998. Рукопись кафедры океанологии РГГМИ. Спб. 125 с.

Провоторов П.П., Кириллов С.А. 1999. Некоторые особенности вертикальной термохалинной структуры вод в окрестности Кислогубской ПЭС // III Международный семинар «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей». Кандалакша, 17 июля 1998 г. Тезисы докладов. Спб.: Изд. РГГМУ. С.128–136.

Сорокин А.Л., Анохина В.С., Исаев Н.А. 1996. Морская аквакультура в Северной Европе: опыт Норвегии — в Россию / Рыбное хозяйство. №2. С.41–43.

Степаненко А.А. 1997. Действие на рыб химических факторов внешней среды в свете теории экологического периодического закона // Первый конгресс ихтиологов России. Тезисы докладов. М.: Изд-во ВНИРО.

Сэтэрдал Г., Лоенг Х. 1984. Экологическая адаптация при воспроизводстве трески // Воспроизводство и пополнение трески. М. С.13–35.

Хоар У., Рендолл Д., Бретт Д.Ж. 1983. Биоэнергетика и рост рыб / Пер. с англ. М.: Легкая и пищевая промышленность. 408 с.

Хлебович В.В. 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 136 с.

Чинарина А.Д., Трошичева Н.В. 1982. Пищевые адаптации баренцевоморских рыб при изменении температуры воды // Адаптация организмов к природным условиям. Тезисы докладов VI Всесоюзной конференции по экологической физиологии. Т.3. Сыктывкар. С.64.

Шпарковский И.А., Чинарина А.Д. 1996. Биоэнергетические аспекты питания и роста трески Баренцева моря / Атлантическая треска: биология, экология, промысел. Спб.: Наука. С.50–65.

Jobling M. 1994. A review of the physiological and nutritional energetics of cod with particular reference to growth under formed conditions // Aquaculture.V.70. N.1–2.

УДК 597.562:597-116:597-18

**ИЗУЧЕНИЕ МЕХАНИЗМОВ РЕЗОРБЦИИ РАЗВИВАЮЩИХСЯ
ООЦИТОВ У МИНТАЯ *THERAGRA CHALCOGRAMMA* (PALLAS)***А.М. Привалихин, О.Г. Полуэктова (ВНИРО)*

Резорбция половых клеток у рыб известна достаточно давно. Это явление связывали с влиянием на нерестовую часть популяций антропогенных воздействий, таких как зарегулирование стоков рек гидросооружениями [Фалеева, 1965, 1967 и др.; Чепурнова, 1975], изменение уровня воды и гидротермического режима вновь создаваемых водохранилищ [Володин, 1980], загрязнение нерестилищ [Овен, 1991; Guraya, 1994].

В последние десятилетия массовые атретические явления при формировании плодовитости отмечены для многих популяций морских и океанических рыб, находящихся в условиях естественного воспроизводства и подвергающихся сильному воздействию промысла [Федоров, 1971; Алексеев, Алексеева, 1981; Воронина, 1983; Оганесян, 1993; Foucher, Beamish, 1980; Kjesbu, Holm, 1994 и др.]. Большинство авторов сходятся во мнении, что атрезия развивающихся ооцитов является регуляторным механизмом формирования плодовитости (как индивидуальной, так и популяционной), связанным с изменчивостью воздействия факторов внешней среды [Персов, 1963, 1972; Моисеева, Кухарев, 1992]. Широкая распространенность резорбции ооцитов у рыб приводит некоторых авторов к выводу, что эти процессы при развитии яичников у половозрелых самок — явление обычное и, возможно, даже обязательное для формирования оптимальной конечной плодовитости [Иванков, 1985; Сакун, Свирский, 1992]. В большей степени они характерны для популяций рыб, интенсивно облавливаемых в период воспроизводства. Поэтому их необходимо учитывать при определении воспроизводительной способности видов, расчетах нерестового запаса, пополнения и прогнозах динамики численности промысловых видов рыб, так как они служат своеобразными биоиндикаторами состояния популяций и условий их обитания [Чмилевский, 1991].

Целью настоящей работы было выяснение механизмов и форм резорбции ооцитов периодов трофоплазматического роста и созревания у минтая на макро- и микроскопическом уровне, а также классификация различных проявлений атретических явлений при формировании плодовитости этого вида.

Материал и методика. Материалы для работы были собраны в 1987–2000 гг. в Беринговом, Охотском морях и у побережья Восточной Камчатки в разные периоды годового цикла. Прижизненную оценку стадий зрелости и анализ состояния размерно-морфологических групп ооцитов проводили в полевых условиях под бинокулярным микроскопом МВС-9 с увеличением 8×2. Использовали макроскопическую фотосъемку яйценосных пластинок гонад разной стадии зрелости, одновременно фиксируя пробы для последующей гистологической обработки. Под бинокуляром исследовано 2135 яичников минтая, сфотографировано 280 проб. Необходимость просмотра нефиксированных проб яичников обусловлена изменениями, происходящими при их фиксации: обесцвечиванием кровеносных сосудов и сгустков крови, мацерацией тканей, в отдельных случаях — разрывами фолликулярных оболочек гидратированных ооцитов, что

приводит к значительным искажениям в общей картине состояния гонад. Кроме того, при фиксации разрушаются красный и желтый пигменты, изменяются размеры гранул и структура желтка, происходят уменьшение размеров и деформация («усадка») ооцитов, особенно при гидратации в период созревания [Горбунова, 1952; Привалихин, 1998а]. При макроскопическом исследовании (с увеличением обзора) появляется возможность быстро и довольно точно оценить состояние развивающихся ооцитов у минтая, более четко идентифицировать функционально нормальные и патологически развивающиеся яичники, охватить исследованиями большой объем материала. В качестве основных критериев для оценки состояния гонад в работе были использованы общая морфологическая картина яйценосных пластинок, а также размер и состояние ооцитов, лидирующих в развитии. Все размеры ооцитов приведены для нефиксированных клеток, размеры клеточных ультраструктур определены по гистологическим препаратам.

Для микроскопических исследований яичники минтая помещали целиком в 4%-ный раствор формальдегида. Кусочки яичников, вырезанные из центральной части железы, фиксировали в растворах Серра, Карнуа, смеси Буэна или в 4%-ном формалине. Гистологическую обработку собранных проб осуществляли по стандартным методикам — проводили через спирты возрастающей концентрации, пропитывали в смеси целлоидина с касторовым маслом, затем заливали в парафин [Ромейс, 1953]. Срезы толщиной 6–8 мкм окрашивали гематоксилином по Эрлиху с докраской эозином и азаном по Гейденгайну [Роскин, 1951]. Полученные препараты исследовали под микроскопом «LABOVAL-4» с увеличением $10\times 3,2$, 10×10 , 10×100 с применением иммерсии. Микрофотографии с гистологических препаратов выполняли на микроскопе с автоматической фотонасадкой «OLYMPUS CH» при увеличении 7×4 , 7×10 , 7×40 и 7×100 с использованием цветной фотопленки «FUJICOLOR SUPERIA-200». Всего было обработано 95 гистологических проб яичников, изготовлен 101 препарат, сделано 210 микрофотографий. Фотографии ультраструктуры нормальных и патологически развивающихся ооцитов методом сканирующей электронной микроскопии были выполнены в лаборатории электронной микроскопии МГУ.

Периодизация оогенеза приведена по Б.Н. Казанскому [1949].

Результаты и обсуждение. Процесс нормального развития ооцитов у минтая описан многими авторами [Горбунова, 1954; Зверькова, 1977; Yoon, 1981; Yoshida, Yoon, 1981; Иванков, 1987; Hinckley, 1987; Sakurai, 1989, 1993; Привалихин, 1998б; Лисовенко, 2000]. Все исследователи сходятся во мнении, что ежегодное отделение группы развивающихся ооцитов от резервного фонда — ооцитов протоплазматического роста (ППР) — происходит практически одновременно, что свидетельствует о синхронном характере вителлогенеза по классификации Б.Н. Казанского [1949].

С началом периода трофоплазматического роста (ТПР) ооциты еще были прозрачными, но приобретали уже желтоватый или оранжевый оттенок и были диффузно распределены в яйценосных пластинках. Под оболочкой ооцитов началась вакуолизация цитоплазмы, при этом они переходили в фазу D_1 (рис. 1,а). Размер ооцитов, по нашим данным, составлял при этом 150–300 мкм. Постепенно вакуолизация охватывала всю цитоплазму в направлении от периферии к центру, одновременно с этим под оболочкой развивающегося ооцита началось отложение гранул желтка — фаза E_1 (см. рис. 1,б). В процессе интенсивного накопления желтка, начиная с размера около 400 мкм, формирующиеся гранулы заполняли всю цитоплазму, оттесняя ее вакуолированную часть к центру (см. рис. 1,б), вплоть до наступления фазы E_3 — заполненного желтком ооцита. Ооциты становились темными, непрозрачными, с оранжевым оттенком (рис. 1,в). Вокруг ооцита наблюдалась развитая сеть кровеносных сосудов, благодаря чему вся яйценосная пластина приобретала розовато-оранжевый оттенок. Одновременно происходило формирование оболочек. Снаружи ооцит был покрыт тонким слоем соединительной ткани. В норме у превителлогенных ооцитов фолликулярная оболочка состояла из одного ряда вытянутых, ромбовидной формы, клеток толщиной 1,5–2,0 мкм. Под ней располагалась однослойная желточная оболочка, радиальная исчерченность еще не была выражена. В фазе D_1 в ооците обычно появляется внутренний (реснитчатый) слой, который, трансформируясь,

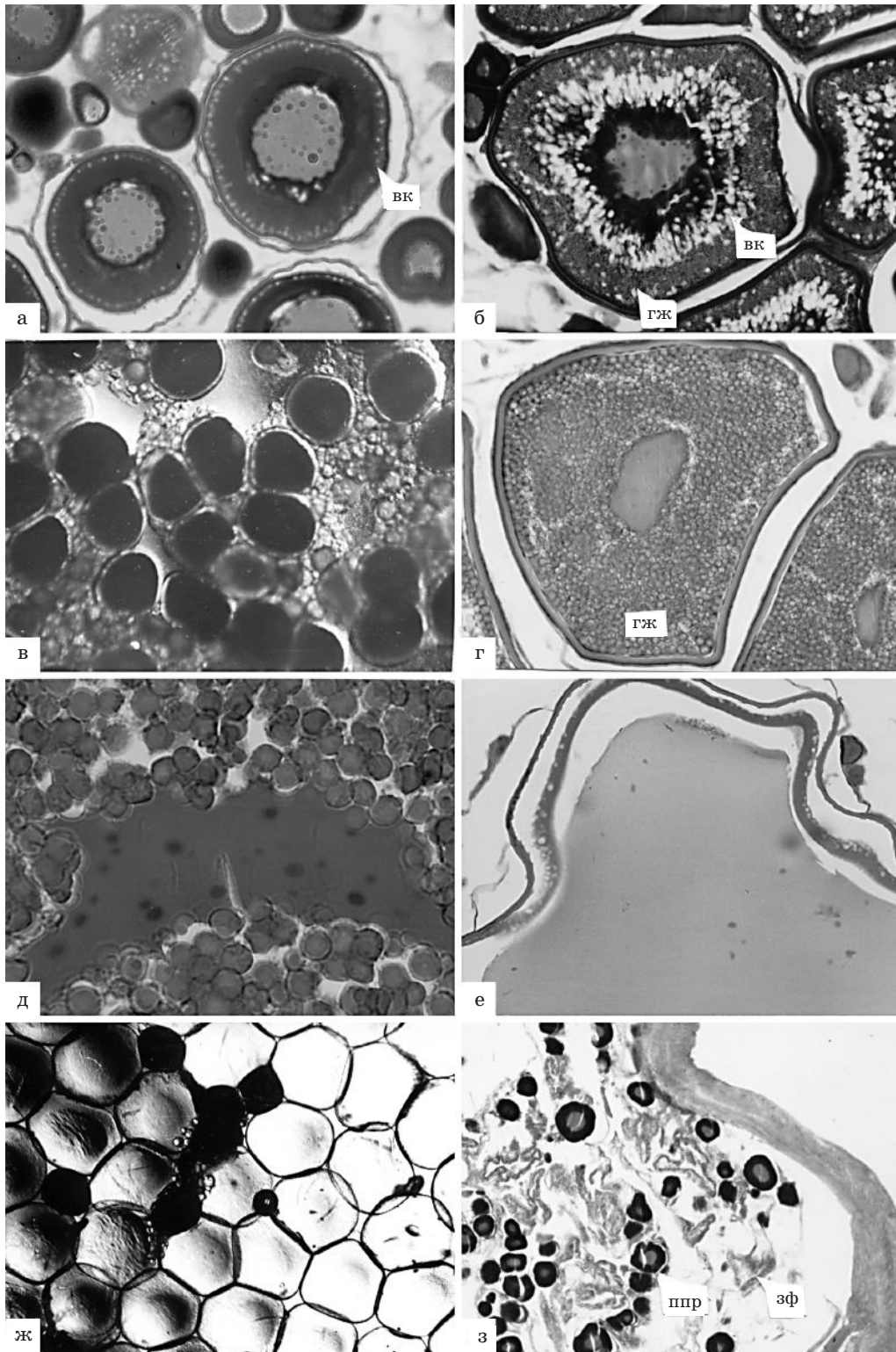


Рис. 1. Нормально развивающиеся ооциты минтая разных стадий зрелости: *а* — ооциты в фазе вакуолизации (фаза D1), увеличение 7×10; *б* — ооциты в фазе интенсивного отложения желтка (фаза E1), увеличение 7×10; *в* — ооциты definitive размеров в яйценосной пластине самки IV стадии зрелости, МБС-9, увеличение 8×2; *г* — заполненный желтком ооцит, увеличение 7×10; *д* — ядро серповидной формы в ооците периода созревания, увеличение 7×40; гидратированный ооцит, увеличение 7×10; *ж* — овулировавшие ооциты в яичнике самки IV–V стадии зрелости, видны единичные желтковые ооциты, еще не перешедшие к созреванию, МБС-9, увеличение 8×2; *з* — состояние яичника минтая после нереста, увеличение 7×4. Гистологические препараты окрашены гематоксилином по Эрлиху с докраской эозином. Условные обозначения на рис. 1–4: *Я* — ядро; *ЦП* — цитоплазма; *ЖО* — желточная оболочка; *ФО* — фолликулярная оболочка; *СТ* — соединительнотканная оболочка; *ЗФ* — запустевшие фолликулы; *ППР* — ооциты протоплазматического роста; *ТПР* — ооциты трофоплазматического роста; *ГЦ* — гистиоциты

превращается во внутренний слой желточной оболочки (*zona radiata interna*), затем утолщается, приобретает исчерченность и становится основным [Иванков, 1987].

Нефиксированные ооциты дефинитивного размера — от 800 до 1150 мкм в диаметре — были телесного или светло-желтого цвета, оптически плотной консистенции, под оболочкой наблюдалось четко выраженное светлое пространство — слой пристенной цитоплазмы, свободный от глыбок желтка (см. рис. 1, *б*). Такие ооциты дефинитивного размера еще не перешли к созреванию. Об этом свидетельствовало центрально расположенное ядро, которое становилось видимым при просветлении ооцитов жидкостью Серра. Ядро у наиболее крупных достигало в диаметре 400 мкм. Толщина желточной оболочки составляла около 15 мкм. Цитоплазма ооцита была полностью заполнена гранулами желтка, на срезе в ядре отчетливо видно от 20 до 36 ядрышек разного размера, расположенных в толще кариоплазмы (см. рис. 1, *з*). По нашим данным, у ооцитов ППР количество ядрышек составляло от 17 до 45 (в среднем 32–35), в фазе вакуолизации — от 15 до 38 (в среднем 30–32), в фазе накопления желтка и у заполненного желтком ооцита — от 9 до 35 (в среднем 28–30). Период ТПР длится у минтая 6–9 мес., варьируя в зависимости от количества нерестовых циклов в жизни особи, ее физиологического состояния, гидрологических условий года, особенностей нагула и масштаба атретических явлений в предыдущий нерестовый период.

Таким образом, в норме для минтая характерны низкая вариабельность размеров ооцитов текущего года размножения и синхронное прохождение вителлогенеза.

В дальнейшем ооциты переходили к следующему этапу оогенеза — периоду созревания. Согласно современным представлениям [Айзенштадт, 1984], на этом последнем этапе развития овариальных фолликулов ооциты в гонадах рыб продолжают накопление питательных веществ, пока не достигают способности к становлению «зрелого яйца» [Детлаф, 1977]. После завершения роста ооцита поступление вителлогенина в него прекращается, и в развитии фолликула наступает так называемая терминальная фаза. Ооцит достигает 2/3 своего окончательного объема, его дальнейшее увеличение происходит за счет поступления воды. Переход ооцитов к периоду созревания у рыб требует определенных температурных условий, обеспечивающих этот процесс. При этом происходит подключение в гонадотропную функцию стероидных гормонов, которые индуцируют созревание ооцитов, подавляя поступление в него вителлогенина [Детлаф, 1977; Shuetz, 1974; Cambell et al., 1976; Colombo, Colombo, 1977; Stacey et al., 1979]. Известно, что при становлении зрелого яйца происходят два относительно независимых процесса: ядерно-цитоплазматическое созревание и овуляция зрелого яйца. Согласованность этих процессов легко нарушается при неблагоприятных температурных условиях [Детлаф, 1970; Reynhout et al., 1975].

Так как дефинитивные размеры зрелых ооцитов у минтая сильно различаются, наиболее четким критерием готовности яйцеклеток к созреванию является смещение ядра к анимальному полюсу. На гистологических срезах ядро приобретало серповидную форму (см. рис. 1, *д*). В ходе созревания гранулы желтка постепенно сливались в единую гомогенную массу, начиналась гидратация, диаметр ооцита увеличивался в 1,5–2,0 раза, достигая 1500–1950 мкм. Два слоя желточной оболочки сливались, она утрачивала радиальную исчерченность, сильно растягивалась и утоньшалась (см. рис. 1, *е*). В фазе F происходил разрыв фолликулярной оболочки. Под воздействием мышечных сокращений стенок яичника зрелое яйцо выдавливалось в овариальную полость, хорошо выраженную даже у впервые созревающих рыб и заполненную к началу овуляции овариальной жидкостью. Яичники минтая, содержащие до 10% овулировавших икринок, внешне выглядели как гонады IV стадии зрелости, определить начало овуляции было возможно только после вскрытия самой гонады. По мере прохождения процесса овуляции периферийный слой желтковых ооцитов становился все тоньше, сквозь него были видны отдельные гидратированные ооциты. Внешне гонады уже выглядели как IV–V стадии зрелости. Количество овулировавших икринок составляло 50% и более от числа ооцитов текущего года размножения. На завершающем этапе созревания желтковые ооциты в краниаль-

ной части гонады практически отсутствовали. Яичники были заполнены овулировавшими икринками, доля которых составляла не менее 90% (см. рис. 1,ж). При вскрытии гонады икринки свободно вытекали. Овулировавшие яйца были прозрачными, размером от 1,139 до 1,750 мм у впервые созревающих самок (длиной 30 см) и 1,625–2,000 мм — у более старших рыб. Максимальный средний диаметр зрелого ооцита — 1,870 мм — был отмечен у рыб длиной 58 см, т.е. средних размеров. У более крупных особей этот показатель несколько снижался — до 1,810 мм. Вариабельность размера овулировавшего яйца была наименьшей у самок старшего возраста, а наибольшей — у особей средних размерных групп.

По мнению большинства авторов, икрометание осуществляется 4–9-ю порциями в течение нескольких недель [Балыкин, 1988; Лисовенко, 2000; Sakurai, 1993]. Однако значительное количество резорбирующейся остаточной икры в яичниках после нереста (до 50% от индивидуальной абсолютной плодовитости), уход самок из мест нереста сразу после вымета, быстрый прогрев вод на нерестилищах вызывают сомнения в реальности вымета всех порций. При исследовании лишь гистологических препаратов наличие запустевших фолликулов не всегда может быть доказательством прошедшего вымета. Овулировавшая икра, которая иногда еще находится в гонаде, не всегда попадает в пробу и не фиксируется на гистологических препаратах, не говоря уже о потерях икры самками при поимке в трале. Это может привести к неточностям в оценке количества выметанных порций икры. У полностью отнерестившихся особей яичник содержал только ооциты превителлогенного роста и множественные опустевшие фолликулы (см. рис. 1,з). Некоторые авторы отмечали в таких гонадах отдельные невыметанные ооциты, подвергающиеся резорбции [Yoon, 1981; Yoshida, Yoon, 1981].

Таким образом, при нормальном созревании яичников для минтая характерны синхронное прохождение вителлогенеза и асинхронный, постепенный переход ооцитов дефинитивного размера в период созревания с последующим накоплением в овариальной полости зрелых, подготовленных к вымету яиц.

Ранее была определена высокая степень атрезии при созревании ооцитов в яичниках минтая Берингова моря [Воронина, Привалихин, 1988; Voronina et al., 1990]. Количественные оценки этих процессов у минтая различных популяций подробно рассматриваются в статье А.М. Привалихина в настоящем сборнике. При детальном изучении этого явления гистологическими методами удалось выяснить, что резорбция ооцитов у минтая может происходить на разных этапах оогенеза:

в период малого (протоплазматического) роста — у превителлогенных ооцитов;

в период трофоплазматического роста — в фазе вакуолизации, фазе накопления желтка и у зрелых, заполненных желтком ооцитов;

в период созревания — при слиянии желтка и гидратации.

Наиболее характерные признаки и стадии процесса резорбции ооцитов у рыб изложены в работах Т.И. Фалеевой [1965, 1967, 1975]. У минтая в разные периоды развития яйцеклеток прохождение атретических процессов имело свои особенности.

У превителлогенных ооцитов с началом резорбции сильно развивались окружающие кровеносные сосуды, фолликулярная оболочка разрасталась, иногда образуя вокруг ооцита многослойную капсулу, часто наблюдалось расслоение оболочек. Ооциты превителлогенеза часто были вовлечены в масштабные процессы резорбции в посленерестовый период, когда в гонадах отнерестившихся самок в больших количествах встречались остаточные атретические ооциты на разных этапах оогенеза.

Атрезия ооцитов фазы вакуолизации, начала отложения и накопления желтка на начальных стадиях проявлялась в виде сильного развития кровеносных сосудов вокруг фолликула — гиперемии, придающей яичникам выраженный красноватый оттенок. Дальнейшие процессы резорбции ооцитов ТПР проходили двумя возможными путями. Резорбирующиеся ооциты более ранних фаз — вакуолизации, начала и интенсивного отложения желтка, в нефиксиро-

ванном виде отличались от нормальных по цвету, были слабо заполнены желтком, часто имели неправильную форму, либо были прозрачными, оводенными, т.е. наблюдалась гидратация желтка без увеличения размеров ооцитов. Под оболочкой дегенерирующих ооцитов были заметны светлые зоны, придающие клеткам «пятнистость» и связанные с частичным разрушением оболочки и оводнением желтка (рис. 2,а). Размеры таких клеток варьировали в зависимости от стадии зрелости яичников в пределах от 350 до 900 мкм, что соответствовало диаметрам нормальных вителлогенных ооцитов. На гистологических препаратах клетки, образующие фолликулярную оболочку, утолщались, от 4,4 до 6,0 мкм, в среднем до 5 мкм, что было связано с их возросшей функциональной активностью. Фолликулярные клетки располагались в один слой. Между фолликулярной и желточной оболочками образовывался прозрачный слой, окрашивающийся эозином. Такое же расслоение оболочек отмечено при дегенерации ооцитов дефинитивного размера у ерша [Фалеева, 1975]. В ооцитах минтая в первую очередь начинала разрушаться желточная оболочка, в ней исчезала исчерченность, появлялись просветы (см. рис. 2,б). Постепенно желточная оболочка распадалась на отдельные фрагменты длиной 40–170 мкм, которые погружались вглубь цитоплазмы (см. рис. 2,в, г). На этом этапе фолликулярные клетки приобретали цилиндрическую форму, достигая высоты 5,6–8,0 мкм, в среднем 6,7 мкм. Они были сильно вакуолизированы, в цитоплазме наблюдались многочисленные включения, у клеток появлялись отростки, проникающие в цитоплазму ооцита (см. рис. 2,в, г). Ядро и гранулы желтка резорбировались позже, когда остатки желточной оболочки уже погружались внутрь цитоплазмы (см. рис. 2,г). Атрезия желтка протекала в направлении от периферии к центру. На завершающих стадиях резорбции на месте таких клеток сохранялись атретические тельца неправильной формы, состоящие из соединительнотканной оболочки со слабоструктурированным содержимым внутри (см. рис. 2,д). По-видимому, дегенеративные процессы в незрелых ооцитах, проходящие с участием лишь клеток фолликулярного эпителия, протекают достаточно быстро и существенно не влияют на формирование новой генерации ооцитов.

Таким образом, первый тип атрезии у минтая был характерен для ооцитов раннего вителлогенеза. В процессах резорбции участвовали лишь клетки фолликулярного эпителия. По своему характеру его можно условно назвать фолликулярным. Такой тип резорбции для разных видов подробно описан в работах Т.И. Фалеевой [1965, 1967], В.М. Володина с соавторами [1974], В.А. Беляева и других [2001]. В первую очередь проходила резорбция желточной оболочки ооцита, позже — ядра, в последнюю очередь — желтка. Такой же тип резорбции характерен и для превителлогенных ооцитов [Сакун, Свирский, 1992].

Другой тип развития атретических процессов был характерен для более зрелых вителлогенных ооцитов, заполненных желтком, с уже полностью сформированной плотной оболочкой, а также ооцитов периода созревания. При микроскопическом анализе яйценосных пластин в таких яичниках также отмечалась сильная сосудистая гиперемия, ооциты деформировались, оболочка становилась как бы «изъеденной». На гистологических препаратах клетки фолликулярной оболочки увеличивались в размерах, но в меньшей степени, чем при резорбции первого типа. Их толщина на стадии разрушения ядра колебалась в пределах от 4,8 до 6,4 мкм (в среднем 5,2 мкм). В отдельных случаях, при массовой атрезии группы желтковых ооцитов, помимо утолщения фолликулов, происходили спонтанное развитие стромы яйценосных пластин и образование капсул, в которых были заключены несколько расположенных рядом ооцитов (рис. 3,а — г). Желточная оболочка сильно утолщалась, становилась рыхлой. Она приобретала извилистые очертания, сквозь нее внутрь цитоплазмы проникали многочисленные клетки-макрофаги (см. рис. 3,д). Последние, скорее всего, являются гистиоцитами соединительнотканного либо гематогенного происхождения, осуществляющими фагоцитарные функции [Заварзин, 1939; Сакун, 1959]. Разрушение ими желточных гранул проходило в направлении от периферии к центру, но неравномерно в разных частях цитоплазмы. На начальных стадиях резорбции ядра количество ядрышек уменьшалось до 1-го — 5-ти, в кариоплазме отмечались многочисленные мелкие включения, благодаря чему она

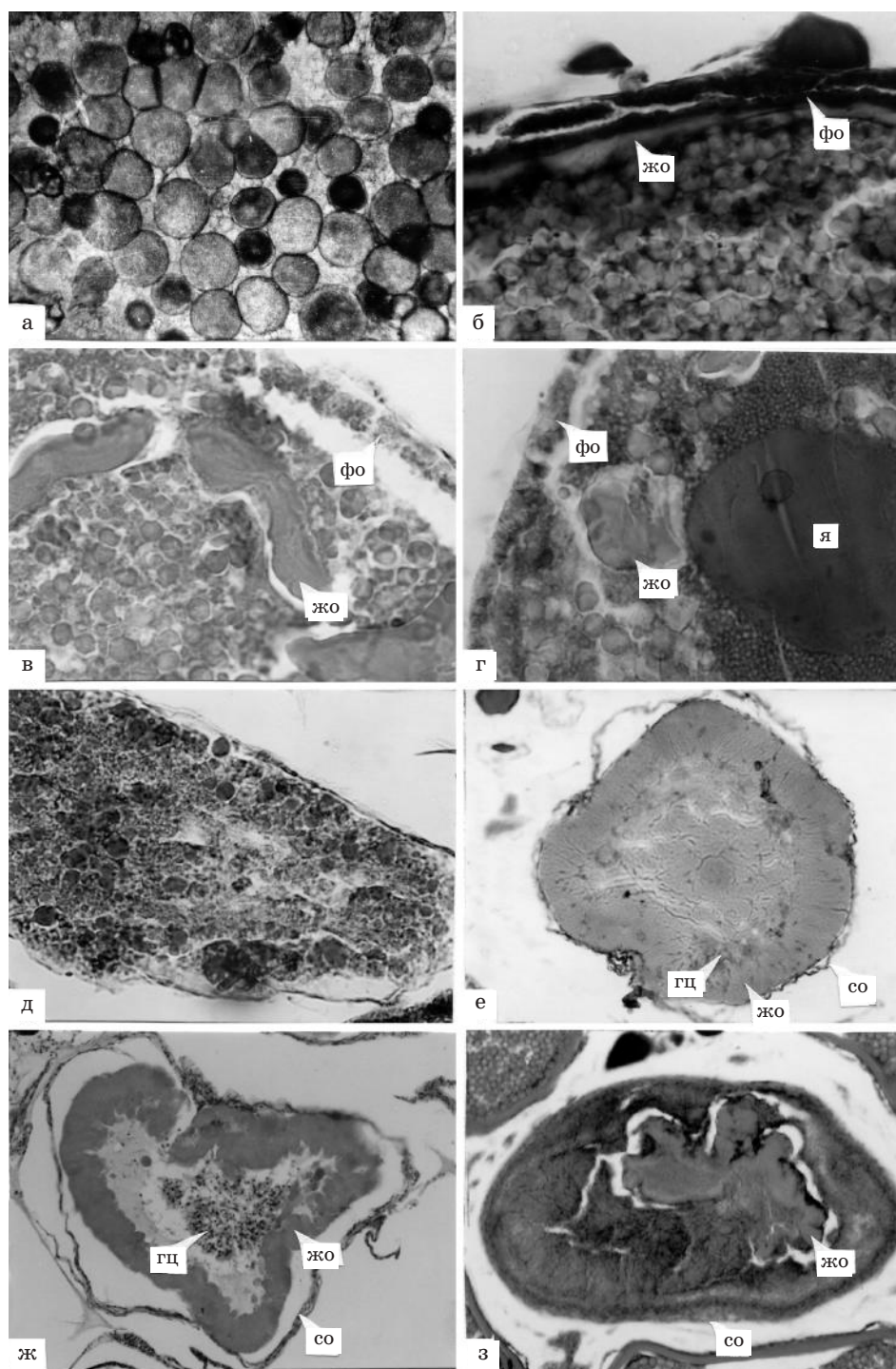


Рис. 2. Резорбция желтковых и definitiveных ооцитов в яичнике минтая:

a — дегенерирующие ооциты в фазе интенсивного отложения желтка, с «пятнистой», разрушающейся оболочкой, МБС-9, увеличение 8×2; *б* — разрушение желточной оболочки ооцита, находящегося в фазе интенсивного отложения желтка, увеличение 7×40; *в* — погружение в цитоплазму фрагментов желточной оболочки резорбирующегося ооцита в фазе интенсивного отложения желтка, увеличение 7×40; *г* — разрушение ядра в резорбирующемся ооците в фазе интенсивного отложения желтка, видны фрагменты желточной оболочки, фолликулярные клетки цилиндрической формы заполнены поглощенными из ооцита включениями, увеличение 7×40; *д* — атретическое тельце, образовавшееся в результате резорбции ооцита в фазе интенсивного отложения желтка, увеличение 7×40; *е* — гомогенизация цитоплазмы на последних этапах резорбции definitiveного ооцита, увеличение 7×10; *ж* — завершение резорбции definitiveного ооцита, содержимое ооцита интенсивно поглощается гистиоцитами, разбухшая, деформированная желточная оболочка заключена в слоистую соединительнотканую капсулу, увеличение 7×10; *з* — соединительнотканая капсула с остатками желточной оболочки в яичнике IV стадии зрелости, увеличение 7×10. Гистологические препараты окрашены гематоксилином по Эрлиху с докраской эозином

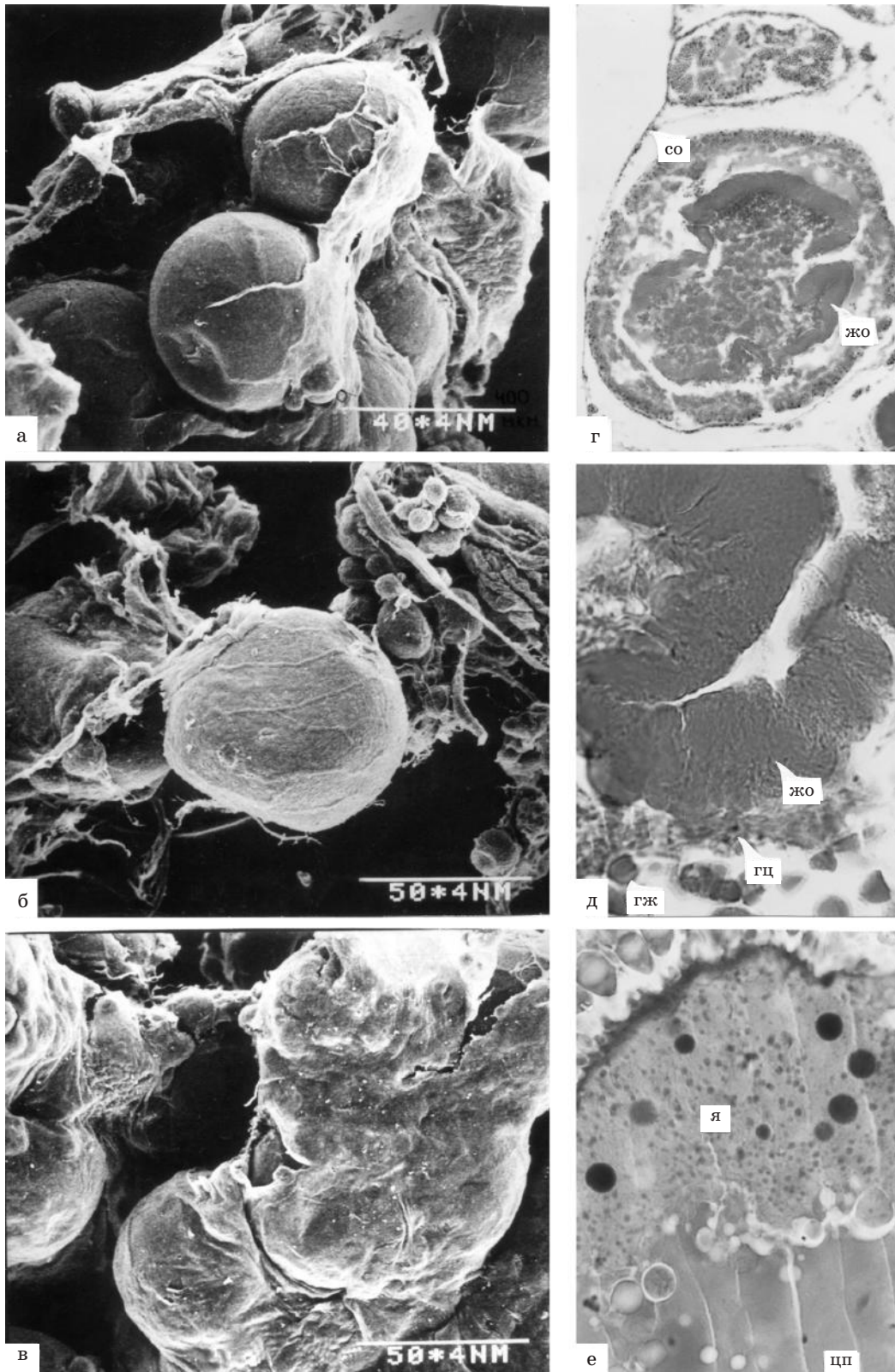


Рис. 3. Резорбция заполненных желтком ооцитов: *а* — нормально развивающийся ооцит definitivaльного состояния, в 1 см — 165 мкм; *б* — резорбирующийся definitivaльный ооцит, виден сильно утолщенный фолликулярный эпителий, в 3 см — 500 мкм; *в* — ненормальное развитие яйценосной пластины; группа дегенерирующих ооцитов заключена в капсулу, состоящую из разросшейся стромы яйценосной пластины, в 3 см — 500 мкм; *г* — резорбирующиеся definitivaльные ооциты заключены в соединительнотканую капсулу; увеличение 7×10; *д* — дегенерация желточной оболочки definitivaльного ооцита, видны проникшие под оболочку гистиоциты и разрушающиеся гранулы желтка; увеличение 7×40; *е* — разрушение ядра в процессе резорбции definitivaльного ооцита, излияние содержимого ядра в цитоплазму; увеличение 7×40. Гистологические препараты окрашены гематоксилином по Эрлиху с докраской эозином

становилась гранулированной (см. рис. 3,е). Сходные изменения при резорбции ядра ооцитов чехони были отмечены Т.И. Фалеевой [1965]. В дальнейшем ядрышки исчезали, ядро становилось бесформенным, видимо, происходили разрушение кариолеммы и излияние содержимого в цитоплазму (см. рис. 3,е). Иногда вокруг ядра наблюдали слияние желточных гранул, окружающая ядро цитоплазма приобретала лучистую форму. Постепенно цитоплазма становилась гомогенной (см. рис. 2,е), причем иногда неравномерно в разных участках, ооцит уменьшался в объеме. На завершающих этапах атрезии оставалась плотная многослойная соединительнотканая капсула с сильно смятой желточной оболочкой внутри (см. рис. 2,ж, з). Самки с такими образованиями в яичниках встречались в уловах и в нерестовый и в нагульный (спустя 4–5 мес после нереста) периоды.

При проведении массовых промеров наряду с самками с нормально развивающимися яичниками IV–V стадии зрелости часто отмечали особей с желтовато-серыми или темно-красными гонадами, с частично гидратированной икрой, с многочисленными беловатыми ооцитами. Содержимое таких яичников имело вид стеклянистой массы, ооциты были плотно сцеплены друг с другом (рис. 4,а). По размеру и массе такие яичники сопоставимы с нормально развитыми гонадами IV, IV–V стадий зрелости, однако при макроскопическом исследовании *in vitro* отмечались характерная «пятнистость» и деформация вителлогенных ооцитов, сильная гиперемия, коагуляция содержимого гидратированных ооцитов (см. рис. 4,а). С развитием дегенеративных процессов происходила их концентрация в отдельных участках яйценосных пластин (см. рис. 4,в, д). На поздних этапах тотальной резорбции атретические фолликулы концентрировались между яйценосными пластинами и в овариальной полости, образуя древовидные структуры, состоящие из сморщенных, спрессованных в комки оболочек и остатков соединительной ткани (см. рис. 4,б, в, д). Такие образования, условно названные нами «веточками резорбции», достигали у крупных самок размера 6–11 см (см. рис. 4,з), располагаясь в полости гонады по всей ее длине. Веточки резорбции встречались в яичниках самок наряду с ооцитами генерации текущего года как в нерестовый, так и в нагульный период, являясь в первом случае, вероятно, остаточными явлениями тотальной резорбции ооцитов предшествующего года размножения. Дегенерация оболочек зрелых ооцитов у минтая происходит достаточно медленно, и они могут сохраняться до следующего сезона размножения [Воронина, Привалихин, 1988].

Резорбция ооцитов периода созревания (поздней фазы гидратации) у минтая проходила по второму описанному типу, но при этом были отмечены некоторые специфические особенности. При слиянии желтковых гранул и начале гидратации, помимо развития кровеносных сосудов, между фолликулярным эпителием и оболочкой скапливалась сильно вакуолизованная жидкость. Затем деформировалась и набухла оболочка. Сквозь нее проникали гистиоциты, участвующие в переваривании гомогенизирующегося желтка. Такие клетки были хорошо различимы у всех резорбирующихся зрелых ооцитов, сохраняясь еще некоторое время после полного рассасывания цитоплазмы. Вероятно, именно клетки-макрофаги играют главную роль в резорбции ооцитов периода созревания, в то время как фагоцитирующие функции фолликулярного эпителия выражены очень слабо [Федоров, 1971]. По мере прохождения атретических процессов объем цитоплазмы уменьшался, оболочка деформировалась и спрессовывалась, в центральной части оставалось лишь скопление клеток-гистиоцитов. На поздних стадиях атретический ооцит представлял собой капсулу из многослойной соединительнотканой теки, с компактно свернутой резорбирующейся оболочкой внутри (см. рис. 4,е). Толщина этой оболочка сильно различалась даже у соседних клеток в зависимости от первоначального состояния дегенерирующего ооцита. Резорбирующиеся оболочки желтковых ооцитов были толще — от 33 до 92 мкм (в среднем 58 мкм), тогда как у нормальных ооцитов дефинитивного размера она составляла 17–20 мкм. Оболочки ооцитов на стадии гидратации были значительно тоньше и извилистее — 9–17 мкм (в среднем 12 мкм), при норме около 5 мкм. Массовые скопления таких атретических клеток на поздних этапах созревания постепенно образовывали характерные веточки резорбции разного размера (см. рис. 4,ж).

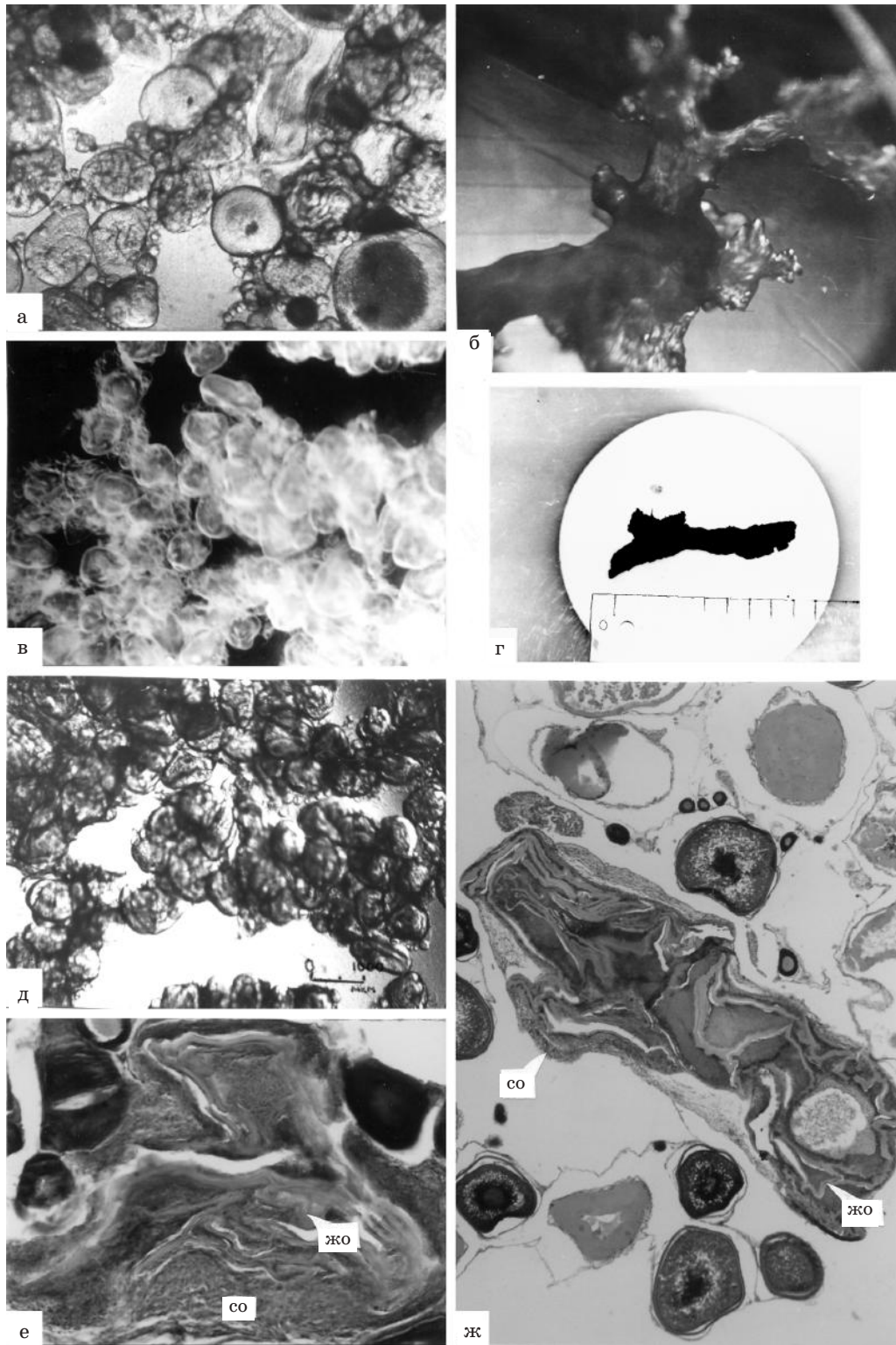


Рис. 4. Образование «веточек резорбции» в результате массовой дегенерации гидратированных ооцитов: *а* — массовая дегенерация созревающих ооцитов в яичнике самки IV–V стадии зрелости, наблюдается коагуляция цитоплазмы овулировавших икринок, МБС-9, увеличение 8×2; *б* — сформированная «веточка резорбции», МБС-9, увеличение 8×1; *в* — массовая дегенерация ооцитов в яичнике самки IV–V стадии зрелости, МБС-9, увеличение 8×2; фото в отраженном свете; *г* — «веточка резорбции» 8 см длиной; *д* — массовая дегенерация ооцитов в яичнике самки IV–V стадии зрелости, МБС-9, увеличение 8×2; фото в проходящем свете; *е* — многослойная соединительнотканная капсула с остатками желточной оболочки, образованная в результате резорбции гидратированного ооцита, увеличение 7×10; *ж* — «веточка резорбции», образованная резорбирующимися желточными оболочками, заключенными в общую соединительнотканную капсулу, увеличение 7×4. Гистологические препараты окрашены гематоксилином по Эрлиху с докраской эозином

Резорбция овулировавшей икры встречалась как у преднерестовых самок (IV–V стадии зрелости), так и в яичниках после вымета икры (VI, VI–II стадий). В первом случае, как и при нормальном созревании, икринки концентрировались в центре гонады, в овариальной полости, однако при ее вскрытии зрелая икра не вытекала свободно, а отделялась комками, в виде студенистой массы. У таких икринок отмечалась коагуляция цитоплазмы, оболочка была дряблой, тургор нарушен. Их количество варьировало от 15 до 50% от средней индивидуальной плодовитости особей того же размера и возраста.

Таким образом, второй тип резорбции отмечен у более зрелых ооцитов — дефинитивного размера и периода созревания. Более плотная, окончательно сформированная оболочка защищает выметанную икринку от внешних механических воздействий. Такая структура оболочки и определяет иной характер атретического процесса. В этом случае резорбция осуществлялась с помощью фолликулярных клеток и клеток-гистиоцитов, видимо, происходящих из соединительной ткани или лейкоцитарных элементов крови. Такой тип можно определить как комбинированный, фолликулярно-гистиоцитный. Аналогичные клетки-макрофаги отмечены при резорбции ооцитов сырты [Саун, 1959], черного палтуса [Федоров, 1971], кеты [Микодина и др., 2001]. При массовом характере дегенеративных процессов в яичниках соединительнотканые капсулы с остатками резорбирующихся ооцитов образовывали древовидные структуры — веточки резорбции, состоящие из плотно спрессованных желточных оболочек и остатков соединительной ткани. В этом случае самка, скорее всего, пропускает нерест. В случае вымета хотя бы одной порции икры возможно, что формирование таких структур в овариальной полости начинается вокруг лопнувших или дегенерирующих оболочек невыметанных овулировавших икринок. Такие последствия тотальной резорбции могут сохраняться в полости яичника до следующего нерестового периода.

З а к л ю ч е н и е . Характер резорбции яйцеклеток у рыб, как и тип оогенеза, является видоспецифичным [Фалеева, 1979]. Анализ форм и проявлений резорбции ооцитов у минтая на макро- и микроскопическом уровнях позволил выявить специфические особенности этого процесса, не описанные ранее в литературе для других видов рыб.

При просмотре нефиксированных яичников под бинокляром выделены следующие признаки атрезии: сильно развитые кровеносные сосуды (гиперемия), характерная «пятнистость» оболочки, мраморная окраска, деформация и гидратация недоросших вителлогенных ооцитов. Дегенерирующие ооциты периода созревания были дряблыми (нарушался тургор), либо деформированными, неправильной формы, с аномальным утолщением оболочек, в них наблюдалась коагуляция цитоплазмы. На поздних этапах резорбции ооциты представляли собой бесформенные комки ярко-оранжевого или коричневого цвета, заметно отличающиеся от нормально развивающихся клеток. Тотальная резорбция ооцитов определялась визуально по внешнему виду и окраске яичников, гиперемии, повышенной адгезивности ооцитов в яйценосных пластинах, на завершающих этапах — по наличию «веточек резорбции». Все перечисленные признаки возможно выявлять и фиксировать в полевых условиях, что позволяет количественно оценить масштабы атретических явлений в разных популяциях минтая.

Гистологическими методами у минтая выделено два основных типа прохождения процессов резорбции ооцитов в зависимости от стадии их развития.

Первый тип атрезии является «щадящим», он чаще встречается у высокоплодовитых особей и лишь корректирует потенциальную плодовитость, не затрагивая в значительной степени общие метаболические процессы в организме. Это подтверждается достаточно быстрым прохождением резорбции, не влияющей на формирование плодовитости следующего года. В таких яичниках при микроскопическом исследовании фиксировали лишь атретические тельца в виде многочисленных мелких включений ярко-оранжевого или коричневатого оттенка.

Второй тип атрезии в силу своей явной энергетической неэкономичности, видимо, связан с нарушениями нормальных условий нереста (гидрологическим режимом на нерестилищах, ледовой обстановкой, меандрированием течений),

ухудшением условий нагула самок, влиянием антропогенных факторов. В этом случае регуляция происходит уже на уровне популяционной плодовитости, снижающейся за счет пропускающих нерест самок.

Таким образом, явления атрезии в яичниках минтая характерны для всех периодов оогенеза, оказывая влияние на плодовитость и, возможно, на порционность вымета. Дегенерация части или всех ооцитов текущего года размножения является адаптивной функцией регуляции плодовитости как на физиологическом, так и на популяционном уровне и должна рассматриваться скорее как необходимая норма, чем нарушение процессов оогенеза. Наличие массовых атретических явлений при созревании самок может служить своеобразным биоиндикатором состояния популяций, находящихся не только под влиянием факторов внешней среды, но и под сильным воздействием промысла.

ЛИТЕРАТУРА

- Айзенштадт Т.Б.* 1984. Цитология оогенеза. М.: Наука. 247 с.
- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И.* 1981. Некоторые аспекты репродуктивной биологии океанических и неритических тунцов (Scombridae) тропической Атлантики // Вопросы ихтиологии. Т.21. Вып.5. С.853–866.
- Балыкин П.А.* 1988. О количестве порций икры, выметываемых минтаем *Theragra chalcogramma* // Вопросы ихтиологии. Т.28. Вып.2. С.331–332.
- Беляев В.А., Федоров К.Е., Сакун О.Ф.* 2001. Особенности функции половых желез японского анчоуса *Engraulis japonicus* (Engraulidae) и дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* (Clupeidae) в связи с проблемой флуктуации их численности // Вопросы ихтиологии. Т.41. № 1. С.47–55.
- Володин В.М.* 1980. Влияние температуры на процессы резорбции близкой к зрелости икры и развитие очередной генерации ооцитов у синца — *Abramis ballerus* L. Рыбинского водохранилища // Вопросы ихтиологии. Т.20. Вып.1 (120). С.73–78.
- Володин В.М., Межнин Ф.И., Кузьмина В.В.* 1974. Экспериментальное изучение резорбции икры леща *Abramis brama* (L.) // Вопросы ихтиологии. Т.14. Вып.2 (85). С.249–263.
- Воронина Э.А.* 1983. Форма проявления тотальной резорбции ооцитов у преднерестового лобана *Mugil cephalus* L. // Физиологические основы воспроизводства морских и проходных рыб. Сборник научных трудов ВНИРО. М. С.7–13.
- Воронина Э.А., Привалихин А.М.* 1988. Особенности созревания и формирования плодовитости минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) Берингова моря // IV Всесоюзная конференция по раннему онтогенезу рыб. Тезисы докладов. М. ВНИРО. Ч.1. С.45–47.
- Горбунова Н.Н.* 1952. Влияние фиксации на величину икринок минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Доклады АН СССР. Т.82. №1. С.163–164. 1954. Размножение и развитие минтая // Труды Института океанологии АН СССР. Т.11. С.132–195.
- Детлаф Т.А.* 1970. Влияние температуры среды в период созревания ооцитов и овуляции на рыболовное качество икры осетровых рыб (к вопросу о температурном выдерживании производителей в период получения икры) // Труды ЦНИОРХ. Т.2. С.112–126. 1977. Становление организации зрелого яйца у амфибий и рыб на заключительных стадиях оогенеза в период созревания // Современные проблемы оогенеза. М.: Наука. С.99–144.
- Заварзин А.А.* 1939. Курс гистологии и микроскопической анатомии. Учебник для медвузов. Наркомздрав СССР. Гос. изд-во медицинской литературы. Ленинградское отделение. Л. 528 с.
- Зверькова Л.М.* 1977. Созревание, плодовитость и районы размножения минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) северо-восточной части Японского моря // Вопросы ихтиологии. Т.17. Вып.3 (104). С.462–468.
- Иванков В.Н.* 1985. Плодовитость рыб. Методы определения, изменчивость, закономерности формирования. (Учебное пособие). Владивосток. Изд-во ДВГУ. 87 с.
- Иванков В.Н.* 1987. Строение яйцеклеток и систематика рыб. Владивосток. Изд-во ДВГУ. 159 с.
- Казанский Б.Н.* 1949. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием // Труды лаборатории основ рыбоводства. Т.2. С.64–120.
- Лисовенко Л.А.* 2000. Размножение рыб с прерывистым оогенезом и порционным нерестом на примере минтая Западной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО. 111 с.
- Микодина Е.В., Пукова Н.В., Кловач Н.В.* 2001. Некоторые особенности оогенеза кеты *Oncorhynchus keta* в период морского нагула в норме и у рыб с дегенерацией мышц // Сборник научных трудов ВНИРО. Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилегающих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С.231–241.
- Мошесова Е.Б., Кухарев Н.Н.* 1992. Адаптивное значение резорбции женских половых клеток у индийского псенопса *Psenopsis cyanea* (Alcock.) // Тезисы докладов 8-й научной конференции по экологии, физиологии и биохимии рыб. 30 сентября – 3 октября 1992 г. Карельский научный центр РАН, Институт биологии. Петрозаводск. С.13–14.
- Оганесян С.А.* 1993. О периодичности размножения баренцево-морской трески. Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО 1992 г. Мурманск: ПИНРО. С.76–89.

- Овен Л.С. 1991. Нарушения оогенеза у некоторых черноморских рыб, размножающихся в бухтах // Тезисы докладов V Всесоюзной конференции по раннему онтогенезу рыб. Астрахань, 1–3 октября. 1991 г. М.: ВНИРО. С.153–154.
- Персов Г.М. 1963. «Потенциальная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum), акклиматизированной в бассейнах Белого и Баренцева морей // Вопросы ихтиологии. Т.3. Вып.3 (28). С. 490–496. 1972. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб. Вопросы ихтиологии. Т.12. Вып.2 (73). С.258–272.
- Привалихин А.М. 1998а. Некоторые методические подходы к определению индивидуальной плодовитости минтая *Theragra chalcogramma* // Вопросы ихтиологии. Т.38. Вып.3. С.347–352.
- Привалихин А.М. 1998б. Воспроизводительная способность минтая. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд.биол.наук. М.: ВНИРО. 25 с.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.: Иностранная литература. 718 с.
- Роскин Г.И. 1951. Микроскопическая техника. М.: Советская наука. 447 с.
- Сакун О.Ф. 1959. Половые клетки и функция половых желез у сырты (*Vimba vimba* L.) в норме и при нарушении условий размножения. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд.биол. наук. Л.: ЛГУ. 20 с.
- Сакун О.Ф., Свирский В.Г. 1992. Дегенерация ооцитов периода превителлогенеза и вителлогенеза в половом цикле дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* // Вопросы ихтиологии. Т.32. №3. С.52–58.
- Фалеева Т.И. 1965. Анализ атрезии ооцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления // Вопросы ихтиологии. Т.5. Вып.3 (36). С.455–470. 1967. Биологическое значение и функциональный механизм атрезии овариальных фолликулов у рыб // Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука. С.59–65. 1975. Особенности процесса атрезии овариального фолликула у ерша *Acerina cernua* (L.) при разных температурах // Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. С.123–139.
- Федоров К.Е. 1971. Состояние половых желез черного палтуса *Reinhardtius hipoglossoides* (Walbaum) Баренцева моря в связи с пропуском нерестового сезона // Вопросы ихтиологии. Т.11. Вып.5 (70). С.785–793.
- Чепурнова Л.В. 1975. Размножение днестровских рыб (осетровых, сельдевых, окуневых). Кишиневский ГУ им. Ленина. Кишинев: Штиинца. 52 с.
- Чмилевский Д.А. 1991. Оогенез рыб как чувствительная тест-система при воздействии факторов различной природы // V Всесоюзная конференция по раннему онтогенезу рыб. Астрахань, 1–3 октября 1991 г. Тезисы докладов. С.218–219.
- Campbell C.M., Walsh J.M., Idler D.R. 1976. Steroids in the plasma of the winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus* Walbaum). A seasonal study and investigation of steroid involvement in oocyte maturation // Gen. and Comp. Endocrinol. V.29. N.1. P.14–20.
- Colombo Lorenzo, Colombo Belvedere Paola. 1977. Gonadal steroidogenesis in teleost fishes // Invest.Pesq. V.41. N.1. P.147–164.
- Foucher R.P., Beamish R.J. 1980. Production of nonviable oocytes by Pacific hake (*Merluccius productus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.37. P.41–48.
- Guraya Sardul S. 1994. Gonadal development and production of gametes in fish // Proc. Indian Nat. Sci. Acad. B. 60. N.1. P.15–32.
- Hinckley S. 1987. The reproductive biology of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the Bering Sea with reference to spawning stock structure // Fish. Bull. V.85. N.3. P.481–498.
- Kjesbu O.S., Holm J.C. 1994. Oocyte recruitment in first-time spawning Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to feeding regime // Can. J. Fish. And Aquat. Sci. V.51. N.8. P.1893–1898.
- Reynhout J.K., Smith L.D., Taddri C., La-Marca M. 1975. Response of large oocytes on *Xenopus laevis* to progesterone *in vitro* in ovulation // Develop. Biol. V.44. P.375–379.
- Sakurai Y. 1989. Reproductive characteristics of walleye pollock with special reference to ovarian development, fecundity and spawning behavior // Proc. Int. Symp. Biol. Mgnt. Walleye Pollock. Alaska Sea Grant Rep. V.89. P.97–115.
- Sakurai Y. 1993. Reproductive characteristics and spawning strategies of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* // Sci. Rep. of Hokk. Fish. Exp. Stat. N.42. P.51–68.
- Schuetz A.W. 1974. Role of hormones in oocyte maturation // Biol. Reprod. 10. P.150–178.
- Stacey N.E., Cook A.F. and Peter R.E. 1979. Spontaneous and gonadotropin-induced ovulation in the goldfish, *Carassius auratus* L.: Effects of external factors // J.Fish. Biol. V.15, 3. P.349–361.
- Voronina E.A., Privalikhin A.M., Suchkova M.G. 1990. Fecundity of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), from the Bering Sea // Proc. Intern. Sci. Symp. on Bering Sea Fish. April 2–5, 1990. Khabarovsk, USSR. P.61.
- Yoon T.H. 1981. Reproductive cycle of female walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), in the adjacent waters of Funka, Hokkaido // Bull. Fac. Fish. Hok. Univ. V.32. N.1. P.22–38.
- Yoshida H., and T.H. Yoon. 1981. Maturity and identification of the post-spawner of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), in the surface layer of the central Bering Sea in summer // Bull. Fac. Fish. Hok. Univ. V.32 (4). P. 329–337.

УДК 597.5.591.5.6

СОСТОЯНИЕ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РЫБ ИЗ ОЗЕР КОЖАНОВСКОЕ (РОССИЯ) И СВЯТОЕ (БЕЛОРУССИЯ), ЗАГРЯЗНЕННЫХ РАДИОНУКЛИДАМИ В РЕЗУЛЬТАТЕ АВАРИИ НА ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС

Н.В. Белова, Н.Г. Емельянова, А.П. Макеева (МГУ), И.Н. Рябов (ИПЭЭ РАН)

Начатые по инициативе Г.С. Карзинкина исследования в области радиоэкологии рыб были связаны с решением ряда проблем их физиологии. Впоследствии они были продолжены и расширены его учениками. Определенное внимание проблемам влияния радиоактивного загрязнения водоемов на репродуктивную и другие системы органов рыб уделяла И.А. Шеханова.

В связи с аварией на Чернобыльской АЭС (ЧАЭС) аналогичные работы стали проводиться и сотрудниками кафедры ихтиологии МГУ. Выброс радиоактивного материала в результате этой аварии привел к загрязнению многих водных экосистем, в частности, на территориях России и Белоруссии. Исследованию состояния репродуктивной системы рыб, населяющих два сильно загрязненных радионуклидами озера — Кожановское (Россия) и Святое (Белоруссия), оценке влияния высоких концентраций радиоцезия в их теле на воспроизводительную систему и посвящена настоящая статья.

Материал и методика. Оз. Кожановское (Брянская область, площадь 6 км², 210 км от ЧАЭС, загрязнение окружающей территории радионуклидами составило 20–39 Ки/км²) и оз. Святое (Могилевская обл., площадь 0,25 км², 225 км от ЧАЭС, зона отселения, загрязнение более 40 Ки/км²) — небольшие бессточные водоемы, расположенные в болотистой местности. Содержание в воде ионов калия, биологическим аналогом которого является цезий, низкое — 2,6 мг/л и 1,0 мг/л соответственно. Исследования, начатые на озерах Кожановское в 1992 г., Святое в 1997 г., выявили очень высокое содержание ¹³⁷Cs в мышцах рыб, превосходящее в несколько раз таковое у рыб из водоема-охладителя ЧАЭС в соответствующие периоды [Кудельский и др., 1998; Ryabov et al., 1996, 1998].

Сбор материала для гистологического анализа гонад рыб из озера Кожановское проводили в апреле, июле 1993 г.; в октябре 1997 г.; в мае, сентябре 1998 г.; в мае 1999 г. Весной 1998 г. паводковые и дождевые воды разрушили дамбу между озером Кожановское и соседним водоемом, где содержание радионуклидов в воде, донных отложениях и гидробионтах было существенно ниже. Это привело к некоторому снижению их концентрации и в воде озера, и в обитающих в нем гидробионтах (табл. 1).

Сбор материала из озера Святое проведен осенью 1997 г.; в мае, сентябре 1998 г.; в мае 1999 г. На этом озере в 1998 г. был осуществлен эксперимент по выяснению влияния увеличения содержания ионов калия в воде на концентрацию радиоцезия в теле рыб, для этого зимой в водоем внесли калийные соли из расчета повышения концентрации K⁺ до 5 мг/л [Смит и др., 2000]. В результате опыта содержание ¹³⁷Cs в теле рыб этого водоема осенью 1998, весной 1999 гг. снизилось в 1,5–2,0 раза (табл. 2).

Общие биологические показатели рыб из озера Кожановское

Дата	Длина, мм		Масса, г			Пол (число рыб)	Возраст, лет	Концентрация ¹³⁷ Cs, Бк/кг сырой массы
	L	l	общая	без внутренностей	гонад			
<i>Серебряный карась</i>								
10.04.93	<u>174,5</u> 174-175	<u>139,5</u> 138-141	<u>90,0</u> 88-92	<u>75,5</u> 73-78	—	Самки (6)	4.-5.	12100
1.07.93	<u>310,2</u> 180-387	<u>252,1</u> 147-317	<u>622,8</u> 94-1080	<u>534,1</u> 78-925	—	— (16)	4.-9.	<u>10760</u> 6500-15600
3.10.97	<u>307,3</u> 293-319	<u>255,0</u> 243-263	<u>667,5</u> 517-822	<u>539,8</u> 429-648	<u>38,6</u> 26-57	— (4*)	5+-6+	<u>7735</u> 6850-9760
17.05.98	<u>305,3</u> 257-348	<u>252,3</u> 208-288	<u>571,0</u> 307-820	<u>478,7</u> 242-682	<u>50,3</u> 28-78	— (3)	5.-7.	<u>15148</u> 15165-15130
17.09.98	<u>314,0</u> 290-360	<u>263,2</u> 243-302	<u>730,8</u> 564-1945	<u>590,0</u> 457-826	<u>39,6</u> 25-75	— (5)	4+-7+	<u>6530</u> 5640-7380
13.05.99	<u>283,3</u> 239-333	<u>232,3</u> 195-267	<u>413,5</u> 275-686	<u>348,8</u> 215-561	<u>56,7</u> 36-84	— (12)	4.-8.	<u>1635</u> 610-8900
<i>Золотой карась</i>								
3.10.97	208	173	230	199	5	Самка (1)	3+	10110
17.05.98	197	163	182	160	8	Самец (1)	4.	11370
<i>Плотва</i>								
10.04.93	252	205	197	148	35	Самка (1)	4.	11150
<i>Лещ</i>								
3.10.97	416	335	796	734	14	Самец (1)	6+	4785
13.05.99	440	360	1010	918	6	— (1)	8.	5765
<i>Щука</i>								
1.07.93	535	475	1250	1133	—	Самка (1)	4+	32910
	600	530	1425	1327	—	Самец (1)	4+	44390
3.10.97	<u>444,5</u> 359-530	<u>389,5</u> 315-464	<u>601,5</u> 290-913	<u>539,5</u> 253-826	<u>17,0</u> 8-26	Самка (2)	2+-3+	<u>160120</u> 15019-17230
17.09.98	<u>631,7</u> 535-775	<u>562,7</u> 473-694	<u>1915,3</u> 981-3631	<u>1699,0</u> 899-3154	<u>50,0</u> 16-111	— (3)	3+, 6+	<u>20840</u> 19200-21920
	617	538	1452	1309	56	Самец III-IV(1)	4+	35370

* В табл. 1 и 2 — особи с асимметричными гонадами.

Примечание. В табл. 1 и 2 над чертой приведены средние значения показателей, под чертой — их колебания.

Объектами исследования служили: серебряный *Carassius auratus gibelio* и золотой *C. carassius* караси, лещ *Abramis brama*, плотва *Rutilus rutilus*, линь *Tinca tinca*, щука *Esox lucius*, окунь *Perca fluviatilis*. Были определены биологические показатели рыб, исследованы гистологически гонады, а также установлена концентрация ¹³⁷Cs в их теле (см. табл. 1 и 2).

Для световой микроскопии фрагменты гонад фиксировали в жидкости Буэна. Приготовленные гистологические препараты осуществляли общепринятыми методами, срезы окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну и по Маллори [Роскин, Левинсон, 1957]. Фотографирование препаратов проводили на микроскопе KARL ZEISS с фотонасадкой. Для электронной микроскопии фрагменты гонад фиксировали в 2,5%-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере при pH 7,3 с постфиксацией в 1%-ном растворе четырехоксида осмия. Дальнейшую обработку осуществляли общепринятыми методами [Уикли, 1975]. Просмотр и фотографирование препаратов проводили на электронном микроскопе Jem-100 В фирмы «Jeol». Содержание ¹³⁷Cs в пробах рыб определено Л.А. Пельгуновой (ИПЭЭ РАН) по γ -излучению на сцинтилляционном счетчике RFT 20026, работающем в режиме анализатора. Концентрация этого радионуклида рассчитана на 1 кг сырой массы (с.м.) пробы. Определение возраста рыб по чешуе проведено сотрудником этого же института Н.И. Поляковой.

Общие биологические показатели рыб из оз. Святое

Дата	Длина, мм		Масса, г			Пол (число рыб)	Возраст, лет	Концентрация ¹³⁷ Cs, Бк/кг сы- рой массы
	L	l	общая	без внутренностей	гонад			
<i>Серебряный карась</i>								
1.10.97	<u>270,5</u> 213–328	<u>223,0</u> 173–273	<u>484,5</u> 186–783	<u>393,0</u> 159–627	<u>27,5</u> 2–53	Самки (2)	3+, 5+	<u>18740</u> 18080–19400
19.05.98	<u>251,0</u> 220–282	<u>207,0</u> 181–233	<u>331,5</u> 211–452	<u>265,5</u> 169–362	<u>37,0</u> 19–55	–”– (2)	4., 6.	<u>24535</u> 20360–28705
15.09.98	<u>207,0</u> 193–223	<u>170,7</u> 159–178	<u>198,3</u> 170–225	<u>164,5</u> 138–188	<u>4,5</u> 3–6	–”– (6)	2+–3+	<u>10750</u> 9920–11980
12.05.99	<u>199,6</u> 159–233	<u>165,6</u> 133–197	<u>175,2</u> 83–262	<u>143,6</u> 71–218	<u>16,7</u> 3–22	–”– (5)	3.–5.	<u>8735</u> 8345–9120
<i>Плотва</i>								
30.09.97	<u>146,0</u> 142–149	<u>115,0</u> 112–118	<u>25,5</u> 22–29	<u>23,0</u> 20–26	–	Самцы (2)	3+, 3+	16280
	<u>148,7</u> 139–160	<u>118,0</u> 111–126	<u>26,0</u> 23–30	<u>23,0</u> 20–27	<u>1,0</u> 1–1	Самки (3)	3+	<u>16460</u> 16280–16640
14.05.98	252	203	169	150	–	Самка (1)	7.	17199
15.09.98	<u>166,5</u> 161–172	<u>132,5</u> 128–137	<u>39,5</u> 35–44	<u>34,53</u> 0–39	<u>2,0</u> 2–2	Самки (2)	3+–4+, 4+	11350
	164	134	35	32	–	Самец (1)	4+	11350
11.05.99	<u>199,6</u> 167–270	<u>159,7</u> 133–220	<u>72,7</u> 37–157	<u>64,1</u> 33–140	<u>3,4</u> <1–8	Самки (7*)	4.–7.	<u>6650</u> 4190–8075
<i>Линь</i>								
16.05.98	<u>226,5</u> 222–231	<u>189,5</u> 187–192	<u>156,5</u> 144–169	<u>142,0</u> 131–153	–	Самцы (2)	–	<u>11175</u> 8715–13630
15.09.98	<u>265,5</u> 242–289	<u>223,5</u> 204–243	<u>260,0</u> 184–336	<u>240,0</u> 170–310	<u>0,5</u> <1–1	Самцы (2)	–	<u>5460</u> 4320–6600
11.05.99	<u>290,8</u> 214–348	<u>247,3</u> 178–297	<u>407,5</u> 122–664	<u>346,0</u> 108–561	<u>18,3</u> 1–38	Самки (4)	7.–8.	<u>5550</u> 4795–6030
	<u>302,0</u> 288–318	<u>255,3</u> 243–269	<u>394,7</u> 307–498	<u>356,0</u> 274–449	<u>0,5</u> <1–1	Самцы (3)	7.	<u>4955</u> 4190–4690
<i>Щука</i>								
30.09.97	850	755	3995	3602	91	Самка (1*)	7+	48730
10.05.99	553	491	1053	972	5	Самка (1)	6.	24075
<i>Окунь</i>								
1.10.97	174 90	148 76	55 7	50 6	– 1	Самка (1) Самец (1)	– –	27720 27720
19.05.98	<u>341,0</u> 334–348	<u>298,5</u> 290–307	<u>556,0</u> 498–614	<u>484,0</u> 428–540	<u>5,0</u> 5–5	Самки (2)	7., 10.	90375 74250–106500
15.09.98	<u>271,5</u> 251–292	<u>240,0</u> 218–252	<u>247,0</u> 191–303	<u>210,0</u> 165–255	<u>14,0</u> 10–18	Самки (2)	–	<u>58040</u> 51650–64470
	<u>143,0</u> 133–153	<u>124,0</u> 116–132	<u>34,5</u> 27–42	<u>28,5</u> 22–35	<u>4,5</u> 4–5	Самцы (2)	3+	7560
11.05.99	<u>308,9</u> 243–358	<u>269,3</u> 213–310	<u>395,1</u> 168–681	<u>348,3</u> 158–598	<u>3,4</u> 1–6	Самки (8)	–	<u>52475</u> 37860–71380
	210	<u>193,5</u> 180–207	<u>128,5</u> 97–160	<u>111,5</u> 90–133	<u>0,8</u> <1–1	Самцы (2)	–	<u>32560</u> 30930–34190

Результаты гистологического анализа гонад рыб приведены по срокам сбора материала в сопоставлении с содержанием в мышцах ¹³⁷Cs.

Состояние гонад рыб озера Кожановское. Серебряный карась. В озере Кожановское серебряный карась исходно представлен однополой популяцией — самками. Все исследованные особи были половозрелыми, в возрасте 4–9 лет, преобладали 5–7-летние рыбы. Карась принадлежит к порционнерестящимся рыбам, обычно у него формируется 2–3 генерации половых клеток. Нерест происходит в мае – июле. В 1993 г. в мышцах серебряного карася отмечено очень высокое содержание радиоцезия (см. табл. 1). Гонады всех 6-ти самок в

конце апреля находились на III стадии зрелости. Четких нарушений морфологии ооцитов не обнаружено только у одной самки, у остальных 5-ти они наблюдались у небольшого числа клеток. Нарушения выражались в образовании довольно больших полостей в толще цитоплазмы, обычно около ядра; появлении в цитоплазме мелких округлых структур (телец), окрашенных немного темнее цитоплазмы. Встречались также единичные ооциты с вакуолями, заполненными плотным содержимым и расположенными по всей толще цитоплазмы.

В июле 1993 г., судя по состоянию половых желез при визуальном их осмотре у 16-ти самок, 6 особей принимали участие в нересте. Гонады их находились на VI–III стадии зрелости, но на гистологических срезах остатков пустых фолликулов не обнаружено вследствие их быстрой резорбции летом. У этих особей отмечены аномалии морфологии небольшого числа ооцитов разных фаз вакуолизации: разрушение части вакуолей, потеря ими округлой формы или их слияние, наличие мелких округлых телец. Аномальные превителлогенные ооциты единичны.

Остальные самки имели гонады IV стадии зрелости. В ооцитах старшей генерации отмечены изменения, характерные для перезревающих невыметанных клеток — перемещение кортикальных альвеол в толщу цитоплазмы и размещение их между гранулами желтка, слияние последних, утолщение и изменение структуры лучистой оболочки, у части ооцитов происходило разрушение ядра, увеличения размеров фолликулярных клеток не отмечено. У 4-х особей доля таких ооцитов достигала 90%.

Весной (в мае 1998–1999 гг., n=15) у большинства самок гонады находились на IV стадии зрелости. Две особи, судя по наличию в гонадах пустых фолликулов, выметали первую порцию икры. Осенью (1997–1998 гг.) гонады рыб были на III (n=2) и III–IV (n=7) стадиях зрелости.

Все исследованные самки серебряного карася, несмотря на радиационно неблагоприятные условия обитания, сохранили способность к воспроизводству. Аномалий тела и внутренних органов у них не отмечено, лишь у 1-й особи обнаружены асимметричные яичники III–IV стадии зрелости (1997 г.), масса которых составила 41 и 0,5 г.

За все годы исследований нарушения морфологии половых клеток отмечены у большинства самок. У 11-ти особей, имевших гонады IV стадии зрелости, наблюдали нарушения морфологии заполненных желтком ооцитов. Аномалии значительного числа превителлогенных ооцитов, выражавшиеся в деструктивных изменениях цитоплазмы и появлении в ядрах крупных (гигантских) ядрышек обнаружены у 1-й особи. Почти у всех самок в цитоплазме единичных (1993 г.) или большинства (1997–1999 гг.) ооцитов фаз вакуолизации отмечены мелкие округлые темноокрашенные тельца, происхождение которых осталось неясным (рис.1,А). В целом, число аномальных клеток у самок невелико, за исключением 13-ти особей, у которых деструкционными процессами затронуто значительное число ооцитов.

Таким образом, из 46-ти исследованных самок почти у всех обнаружены те или иные изменения в состоянии ооцитов. Отметим, что существенные аномалии большого числа половых клеток в выборке рыб 1993 г. практически отсутствовали, в последующие годы число особей с заметной долей поврежденных ооцитов возросло, особенно в 1999 г., хотя содержание радиоцезия в теле рыб вследствие временного очищения водоема было существенно ниже, чем в предыдущие годы.

Золотой карась. Самка золотого карася (осенью 1997 г.) имела гонады на III–IV стадии зрелости. Нарушения морфологии отмечены почти во всех половых клетках разных фаз развития. В ооцитах начала вакуолизации обнаружены, как и в ооцитах серебряного карася, темноокрашенные округлые тельца. Самые крупные желтковые ооциты подвергались деструкции, нормального процесса их резорбции не наблюдалось вследствие дисфункции фолликулярных клеток, которая была подтверждена изучением их ультраструктуры. В цитоплазме этих клеток обнаружены аномалии — вакуолеподобные структуры (см. рис. 1,Б). Образование их, по-видимому, связано с разрушением митохондрий. Во многих превителлогенных ооцитах наблюдались деструктивные изменения цитоплазмы. В фолликулярных клетках этих ооцитов также отмечены на-

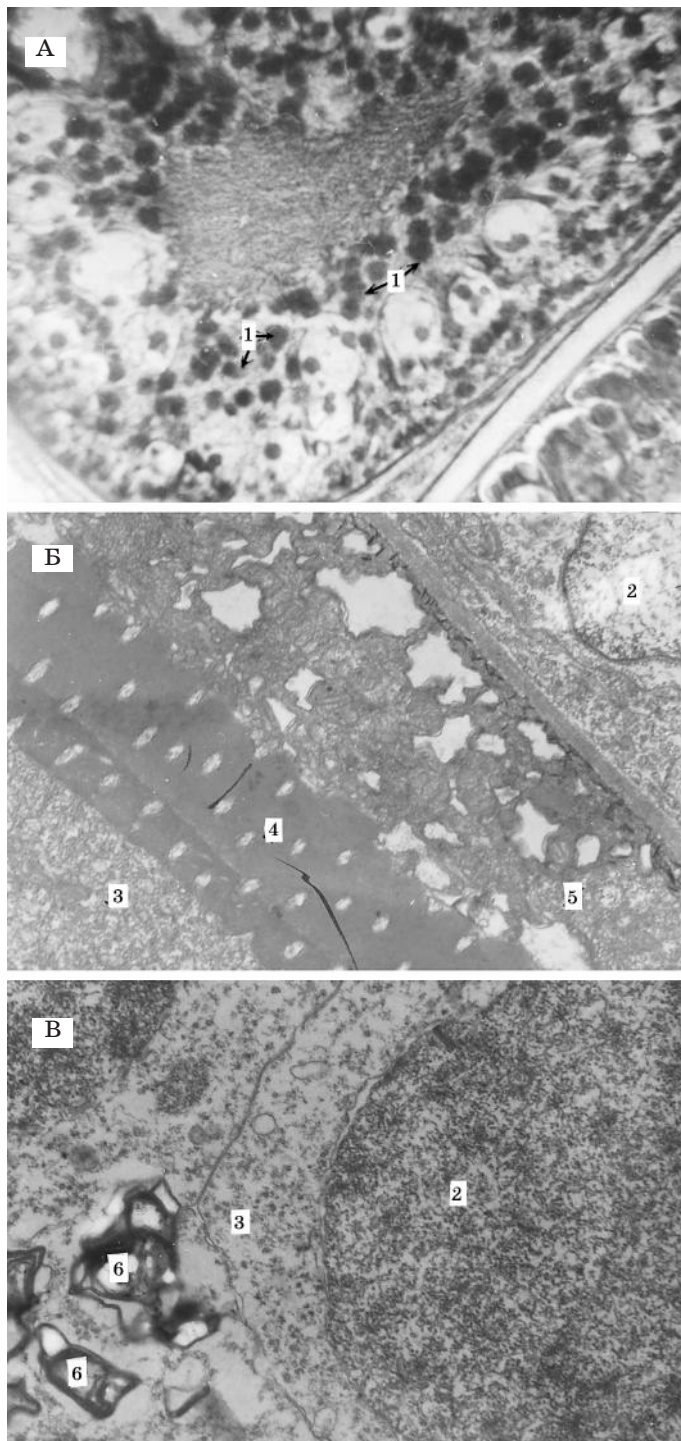


Рис. 1. Половые клетки с нарушениями морфологии у серебряного (А) и золотого (Б, В) карасей озера Кожановское: 1 — темноокрашенные округлые тельца; 2 — ядро; 3 — цитоплазма; 4 — лучистая оболочка; 5 — фолликулярные клетки, в которых видны вакуолеподобные структуры; 6 — миелиновое тельце. А — ув. об.40х, ок.7. Б, В — ув.10000

ток у этого самца можно характеризовать как глубоко аномальное. Содержание радиоцезия в его мышцах составляло около 6 кБк/кг с.м., до очищения озера оно было, вероятно, выше.

Плотва. Исследованы гонады IV стадии зрелости одной самки плотвы (апрель 1993 г.). Нарушения морфологии отмечены лишь в единичных желтковых ооцитах.

рушения — осветление цитоплазматического матрикса, появление крупных вакуолей и миелиновых телец. Наличие большого числа нарушений ооцитов у этой самки связано со значительным радиационным воздействием — содержание в мышцах радиоцезия составляло 10 кБк/кг с.м.

У самца (в мае 1998 г.) заметных нарушений половых клеток в гонадах IV стадии зрелости на уровне светового микроскопа не обнаружено. В ультраструктуре же некоторых сперматоцитов отмечен ряд аномалий: бреши в ядерных мембранах и плазмалемме, появление в цитоплазме миелиновых телец — продуктов деструкции клеточных органелл (см. рис. 1,В). В морфологии спермиев нарушений не отмечено. Концентрация радиоцезия в теле этой особи была высокой (11,4 кБк/кг с.м.).

Лещ. Исследованы 2 самца (в октябре 1997 г., мае 1999 г.). Первый имел возраст 6+, гонады на II стадии зрелости, аномалий половых клеток на уровне светового микроскопа не обнаружено.

Второй самец 8-годовалого возраста был того же поколения, что и первый. Один из участков его семенника представлен лишь спавшимися канальцами, в которых отсутствовали половые клетки (частичная стерильность) (рис. 2). В другой части гонады сохранились цисты с половыми клетками, но все они находились в состоянии деструкции. Исследованный на электронном микроскопе участок семенника содержал клетки стромы, многочисленные коллагеновые волокна и разрушающиеся сперматогонии. Состояние гонад и половых кле-

Щука. Исследованная в июле 1993 г. самка принимала участие в нересте. Аномалий ооцитов цитоплазматического роста не отмечено.

Отловленные осенью 1997–1998 гг. самки (5 экз.) имели гонады III и III–IV стадий зрелости. У всех особей выявлены различные аномалии в строении клеток. У 2-х самок основная масса половых клеток развивалась нормально. Концентрация ^{137}Cs в мышцах этих рыб была минимальной среди изученных щук (в среднем 16,1 кБк/кг с.м.). У остальных особей нарушения морфологии наблюдались в большинстве ооцитов периодов пре- и вителлогенеза. В вителлогенных ооцитах это обусловлено или началом резорбции, в связи с чем произошло увеличение фолликулярных клеток большинства ооцитов, или с деструктивными изменениями. В результате последних на срезах гонад встречались клеточный детрит с остатками яйцевых оболочек, желтка и полости, возникшие, вероятно, после гибели ооцитов.

Нарушения превителлогенных ооцитов выражались в появлении укрупненных ядрышек, фрагментации и отмишивании цитоплазмы, в далеко зашедших случаях наблюдалось полное слияние содержимого клеток.

Гонады одного самца (июль 1993 г.) находились на II, другого (сентябрь 1998 г.) на III–IV стадии зрелости. У 2-го самца имелись отдельные цисты, в которых клетки подвергались деструкции, и полости между половыми клетками и цистами, образовавшиеся на месте гибели части этих клеток. Эта особь имела высокую — 35,4 кБк/кг с.м.-концентрацию радиоцезия в мышцах.

Таким образом, в 1993 г. у 2-х особей щуки существенных нарушений морфологии половых клеток и желез не отмечено (табл. 3), а из 6-ти рыб в 1997–1998 гг. аномалии значительного числа половых клеток наблюдались у 4–3-х самок и 1-го самца.

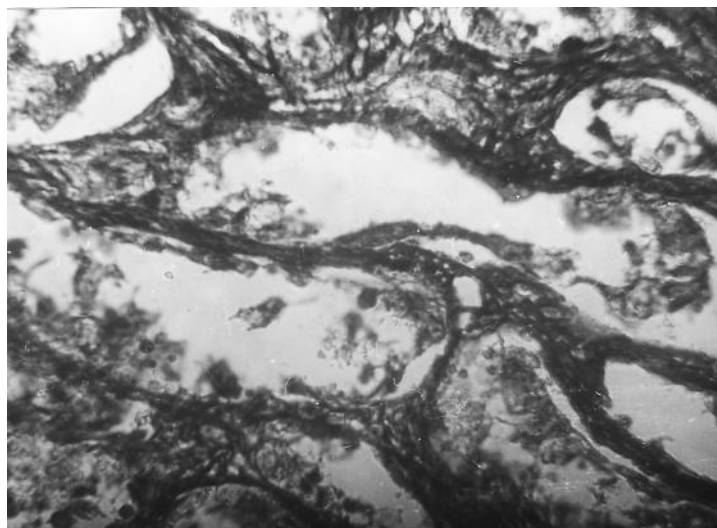


Рис. 2. Микроструктура семенника леща из озера Кожановское. Видны каналцы без половых клеток или с поврежденными клетками. Ув. об.40х, ок.7х

Таблица 3

Число (%) нарушений морфологии половых клеток и желез у рыб озера Кожановское и Святое в разные годы исследований

Рыбы	Состояние гонад			n
	норма	частичные аномалии	глубокие аномалии	
<i>1993 г. озеро Кожановское</i>				
Щука	2 (100)	0 (0)	0 (0)	2
Серебряный карась	20 (90,9)	2 (9,1)	0 (0)	22
<i>Суммарно 1997–1999 гг. озеро Кожановское</i>				
Щука	2 (33,3)	2 (33,3)	2 (33,3)	6
Серебряный и Золотой караси, лещ	15 (53,6)	12 (42,8)	1 (3,6)	28
<i>Суммарно 1997–1999 гг. озеро Святое</i>				
Щука	0 (0)	0 (0)	2 (100)	2
Серебряный карась, плотва, линь	20 (47,6)	10 (23,8)	12 (28,6)	42
Окунь	15 (83,3)	1 (5,6)	2 (11,1)	18

Примечание. Авторы отдают отчет в том, что в ряде случаев, когда число рыб мало, определение процента особей с нормальным или аномальным состоянием гонад не совсем корректно, но мы сочли необходимым это сделать для сравнительного анализа данных.

Состояние гонад рыб озера Святое. Серебряный карась. В озере Святое этот вид также представлен только самками, в гонадах которых формируется 2–3 генерации ооцитов. Осенью (1997–1998 гг.) исследовано 8 особей, гонады 6-ти рыб находились на III стадии зрелости. В большинстве ооцитов разных фаз вакуолизации наблюдались многочисленные темноокрашенные тельца; между ооцитами находился клеточный детрит, а иногда и сжатые яйцевые оболочки. В ультраструктуре некоторых ооцитов обнаружены нарушения: в ядрах отмечены ламеллярные тельца (рис. 3,А), как правило, редко встречающиеся в них; часть митохондрий преобразовалась в вакуолеподобные структуры. Нарушения обнаружены и в фолликулярных клетках: митохондрии с разрушающимися кристами, многочисленные полости и вакуолеподобные структуры, возникшие, вероятно, в результате разбухания и деструкции митохондрий и каких-то других мембранных органелл. У всех самок имелись anomalies морфологии небольшого числа превителлогенных ооцитов.

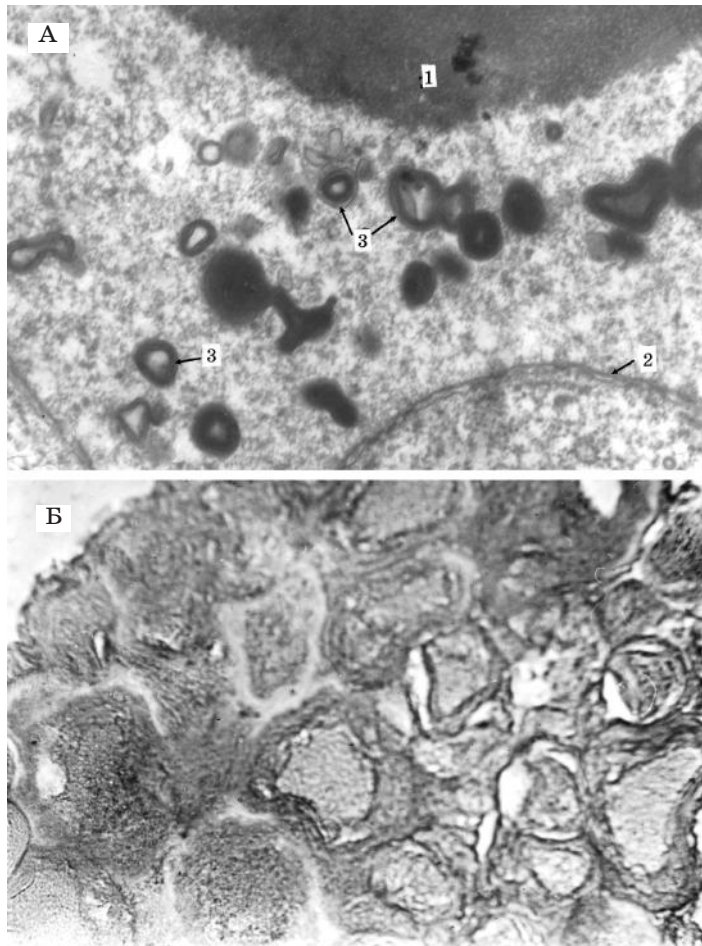


Рис. 3. Микроструктура поврежденных половых клеток у серебряного карася озера Святое: А — ультраструктура фрагмента ядра ооцита с миелиновыми тельцами (ув.20000); Б — тотальная деструкция превителлогенных ооцитов (ув.об.40х, ок.7х): 1 — ядрышко; 2 — ядерная мембрана; 3 — ламеллярные тельца

У 2-х других самок гонады находились на II и III–IV стадиях зрелости. У первой особи почти все превителлогенные ооциты имели нарушения (см. рис. 3,Б), выразившиеся в деструкции ядра и цитоплазмы, а в некоторых участках гонад появились даже полости от исчезнувших ооцитов. У 2-й самки anomalies отмечены лишь в единичных клетках.

В мае (1998–1999 гг.) исследовали гонады 6-ти самок (III и III–IV стадии зрелости). У всех особей отмечено незначительное число ооцитов разных фаз развития, подвергшихся резорбции и содержащих темноокрашенные тельца. Содержание ^{137}Cs в мышцах рыб было высоким (см. табл. 2).

В заключение отметим, что из 15-ти самок серебряного карася озера Святое глубокие anomalies гонад отмечены лишь у 1-й особи (II стадия зрелости) и у 6-ти — anomalies значительного числа половых клеток.

Плотва. Осенью (1997–1998 гг.) изучены 5 самок, имевших гонады разных стадий зрелости: III–IV (n=3), VI–II (n=1) и IV (n=1). У трех особей (2 экз. III–IV и VI–II стадиях зрелости) отмечено значительное число аномальных превителлогенных ооцитов. В яичниках отнерестившейся самки обнаружены также участки с большим количеством соединительнотканых волокон и клеточным детритом. Нарушения морфологии ооцитов периода вителлогенеза (около 1/3 клеток) отмечены у 2-х рыб с гонадами на III–IV стадии зрелости, а у не нерестившейся особи (IV стадии зрелости) в процессе деструкции находились все желтковые ооциты.

В мае (1998–1999 гг.) проанализировано 8 самок, 4 из них уже принимали участие в нересте. Отмечены нарушения морфологии значительного числа ооцитов цитоплазматического роста у 1-й из отнерестившихся особей (она имела также асимметричные гонады). Аномалии в ультраструктуре таких клеток выражались в расширении периооцитного пространства и наличии в нем миелолиновых телец. В небольшом числе поврежденных превителлогенных ооцитов одной из самок, имевшей гонады IV стадии зрелости ($n = 3$), отмечено появление укрупненных ядрышек, округлых полостей в цитоплазме, создающих впечатляющие пены, и плотных округлых телец (как в ооцитах карасей).

Одна из наиболее крупных рыб (возраст около 10 лет) характеризовалась полной деструкцией всех половых клеток (рис. 4). Вокруг ооцитов в несколько слоев расположены соединительнотканые волокна — происходило замещение половых клеток соединительной тканью. Учитывая, что единичные ооциты цитоплазматического роста также аномальны, можно полагать, что это приведет к стерильности гонад. Несмотря на то, что у этой самки отмечены наиболее глубокие нарушения морфологии гонад, концентрация ^{137}Cs у нее почти в 2 раза ниже, чем у других особей в этой выборке (в среднем 7,3 кБк/кг с.м.). Возможно, она была сильно облучена в раннем возрасте, в результате чего произошли глубокие нарушения в состоянии гонад.

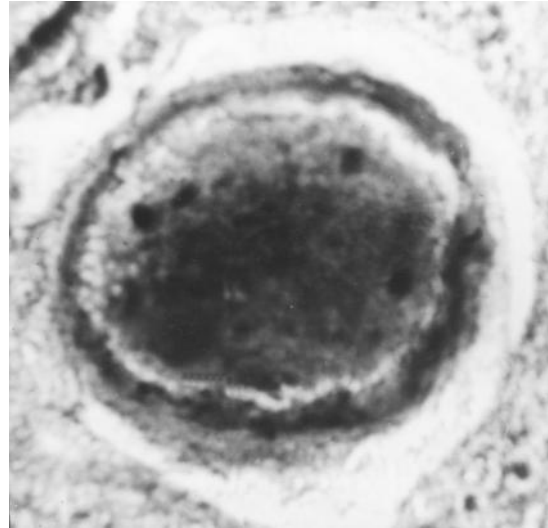


Рис. 4. Деструктивные изменения ооцита плотвы из озера Святое (ув. об.40х. ок.7х)

Осенью (1997–1998 гг.) изучены гонады 3-х самцов, находившиеся на II–III и II стадиях зрелости. Все самцы половозрелые, так как хорошо выражены просветы канальцев, а у одного в них отмечены и единичные спермии. У 2-х самцов по периферии или в центре семенника обнаружены цисты с разрушающимися половыми клетками, ядра которых четко не видны.

Таким образом, из 16-ти особей плотвы озера Святое у 7-ми отмечены весьма значительные нарушения морфологии половых клеток и желез.

Линь. В мае 1999 г. исследовали гонады 4-х самок линя (III и III–IV стадий зрелости). У одной из них почти все ооциты были повреждены: они имели извилистые контуры и деструктивные изменения цитоплазмы. Электронномикроскопические исследования показали, что в периферической цитоплазме ооцитов фазы вакуолизации присутствовали электропрозрачные вакуолеподобные структуры неправильной формы, по-видимому, образовавшиеся в результате деструкции митохондрий (рис. 5,А). Подобные структуры находились и в фолликулярных клетках. Эта особь испытала значительное радиационное воздействие, концентрация ^{137}Cs у нее была наибольшей среди самок (6,0 кБк/кг с.м.).

У самцов линя весной (1998–1999 гг.) гонады находились на III ($n = 4$) и II ($n = 1$) стадиях зрелости. У первых 4-х особей в ампулах семенника обнаружены единичные ооциты периода цитоплазматического роста (см. рис. 5,Б), у последней — часть гонады оказалась почти стерильной. Она представлена разросшимися соединительноткаными стенками канальцев, в которых изредка встречались сперматогонии. В прилегающих к стерильной части гонады цистах отмечены деструкция сперматогониев, а также участок, содержащий аномальные ооциты цитоплазматического роста. Электронномикроскопически исследован фрагмент семенника III стадии зрелости. Почти все половые клетки находились в состоянии деструкции, выражавшейся в разрывах мембран ядра и плазмалеммы, наличии ламеллярных телец. Многочисленные скопления этих телец образуются на месте разрушившихся половых клеток. Лишь крупные первичные гонии не имели четко выраженных нарушений. Концентрация ^{137}Cs в мышцах этих самцов колебалась от 4,8 до 11,2 кБк/кг с.м.

Осенью 1998 г. гонады 2-х самцов находились на II стадии зрелости и имели значительные нарушения — среди сперматогониев также обнаружены единичные превителлогенные ооциты и происходила деструкция значительного числа мужских половых клеток.

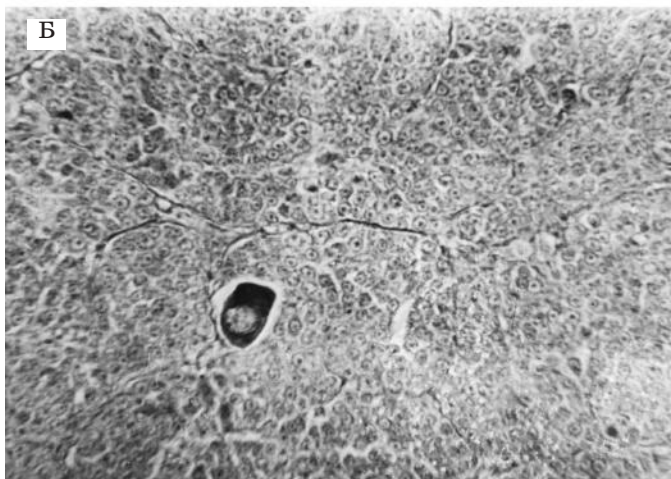
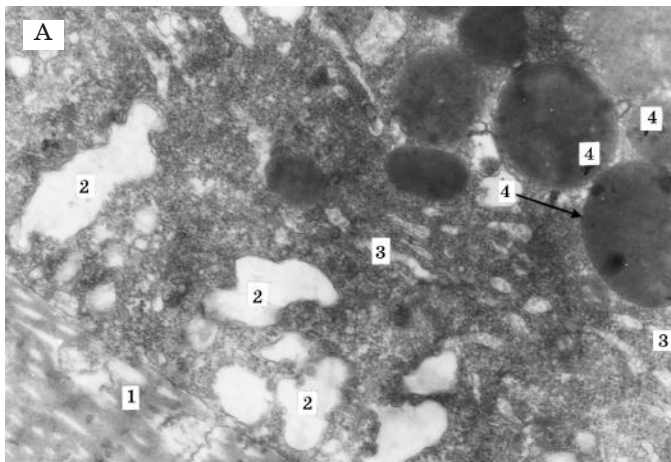


Рис. 5. Аномальные половые клетки линя из озера Святое: А — ультраструктура фрагмента вителлогенного ооцита (ув. 15000); Б — ооцит в сперматогенной ткани (ув. ок. 40х, об. 7х): 1 — оболочка ооцита; 2 — вакуолеподобная структура в цитоплазме; 3 — эндоплазматическая сеть; 4 — гранулы желтка

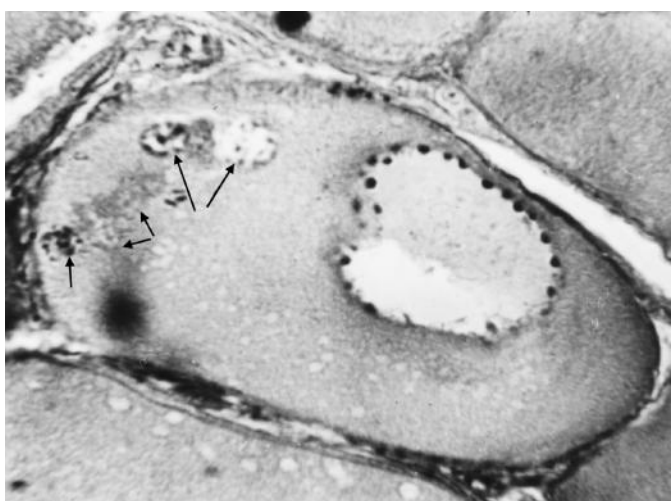


Рис. 6. Микроспоридии (отмечены стрелками) в превителлогенном ооците щуки из озера Святое (ув. об. 40х, ок. 7х)

Таким образом, у всех самцов линя (7 экз.) отмечены глубокие аномалии в состоянии гонад — появление среди сперматогенной ткани половых клеток другого пола, частичная стерильность и деструкция значительного числа половых клеток.

Щука. Исследовано 2 самки щуки. У одной (сентябрь 1997 г.) гонады асимметричны и имели сильно выраженные сужения — «перехваты». Эта особь принимала участие в нересте, но в гонадах ее сохранилось много желтковых ооцитов, которые имели нарушения морфологии. Фолликулярные клетки несколько увеличены, но резорбция с их участием не происходила. Содержимое некоторых желтковых ооцитов излилось в полость железы, а среди клеточного детрита располагались сильно утолщенные лучистые оболочки, они же обнаружены в местах сужений гонад. Основную часть половых клеток в этих участках составляли превителлогенные ооциты, многие из них были аномальны — имели грубозернистую цитоплазму, разрушенные ядерные мембраны, гигантские ядрышки. Содержание ^{137}Cs в мышцах щуки было очень высоким — 48,7 кБк/кг с.м.

У 2-й самки (май 1999 г.) все желтковые ооциты находились в глубокой деструкции, Большинство превителлогенных ооцитов также подверглось разрушениям. В цитоплазме некоторых клеток обнаружены одноклеточные паразиты — микроспоридии (рис. 6). Особенность гонад этой особи состояла в обилии кровеносных сосудов.

Таким образом, половые железы обеих самок щуки имели глубокие аномалии

как внешней морфологии, так и строения половых клеток всех периодов развития.

Окунь. Из 3-х самок (осень 1997–1998 гг.) одна не принимала участия в нересте текущего года. В вителлогенных ооцитах произошло слияние желтка в единую массу, кортикальные альвеолы неравномерно располагались в цитоплазме, имелись и другие нарушения. Многие превителлогенные ооциты также имели деструктивные изменения, вследствие чего часть клеток погибла, и на их месте образовались полости. У остальных самок (III–IV стадия зрелости гонад) четко выраженных аномалий половых клеток не отмечено.

В мае (1998–1999 гг.) проанализировано 10 самок, 9 из них имели гонады на VI–II и VI–III стадиях зрелости, т.е. принимали участие в нересте. Аномалий ооцитов фазы начала вакуолизации не обнаружено. Небольшая часть превителлогенных клеток имела признаки деструкции — плотные зернистые скопления в цитоплазме. На ультратонком уровне в цитоплазме этих ооцитов отмечены миелиновые тельца. Последние были обнаружены и в фолликулярных клетках.

Одна же особь из 10-ти оказалась практически стерильной (содержание ^{137}Cs 106,6 кБк/кг с.м. — самое высокое среди всех изученных рыб). Основная часть гонад представлена соединительной тканью, и лишь в передней части одной из них сохранились две небольшие яйценосные пластинки с превителлогенными ооцитами. Некоторые из них аномальны — имели «пенистую» цитоплазму.

Осенью (1997–1998 гг.) гонады 3-х самцов находились на IV стадии зрелости, в отдельных цистах отмечена деструкция половых клеток. У проанализированных весной 1999 г. 2-х самцов, принимавших участие в нересте, в семенных канальцах сохранилось небольшое число спермиев. На уровне светового микроскопа нарушений морфологии половых клеток не отмечено.

Таким образом, среди 18-ти исследованных особей окуня лишь у двух обнаружены глубокие нарушения гонад, хотя содержание ^{137}Cs в теле у рыб этого вида самое высокое.

Обсуждение. Анализ литературы по воздействию ионизирующей радиации на рыб показывает, что влияние этого фактора весьма разнообразно. Оно может привести к летальному исходу для особей, нарушениям их внешнего строения и морфологии внутренних органов, строения и функций воспроизводительной и эндокринной систем. Известны случаи развития у рыб асимметричных гонад, имеющих иногда неправильную или даже необычную форму, появления стерильных и гермафродитных особей, снижения плодовитости, нарушения морфологии половых клеток [Головинская, Ромашов, 1958; Черфас, 1962; Шеханова, 1983; Чмилевский, Мельникова, 1988; Белова и др., 1993, 1998а, 1998б; Макеева и др., 1994, 1996; Веригин и др., 1996; Петриков и др., 1997; Рябов, 1997, 1998; Петухов, Кохненко, 1998]. Такое многообразие влияния радиационного фактора на воспроизводительную систему обусловлено различиями в ее морфофункциональном состоянии в момент воздействия. Известно, что наиболее чувствительны к действию экстремальных факторов половые клетки в состоянии повышенной физиологической активности, а именно — размножающиеся и вступающие в профазу мейоза гонии и ооциты раннего превителлогенеза [Чмилевский, 2000].

Проводя в течение ряда лет исследования воспроизводительной системы дальневосточных акклиматизантов — белого и пестрого толстолобиков — в садковом хозяйстве на водоеме-охладителе ЧАЭС в послеаварийный период, мы отмечали у этих видов все указанные выше нарушения воспроизводительной системы вплоть до появления стерильных и гермафродитных особей. Облученные рыбы с сохранившимися неповрежденными половыми клетками вследствие высокой репаративной способности гонад достигли половой зрелости и после гормональных воздействий продуцировали половые продукты [Веригин и др., 1996]. Высокая радиорезистентность отмечена также у серебряного карася из водоема в зоне ЧАЭС [Городилов и др., 1990].

Озера Кожановское и Святое подверглись сильному радиационному воздействию в год аварии и первый период после нее, но его уровень и степень летальности среди гидробионтов остались неизвестными. Наши исследования были начаты в озере Кожановское через 7 и в озере Святое через 11 лет после аварии.

В связи с этим в нашем распоряжении в основном были потомки облученных в 1986 г. рыб. Исключение составляли 7–9-летние особи серебряного карася в 1993 г. из первого озера. Среди исследованных рыб отсутствовали особи с аномалиями тела и плавников, не исключено, что вследствие их гибели. Нарушения внешней морфологии гонад у рыб этих озер встречаются редко. Глубоких аномалий гонад, приведших к появлению полностью стерильных особей, пока не обнаружено. Частичная же стерильность половых желез встречается довольно часто, особенно у рыб из озера Святое. Сопоставление количества аномалий половых клеток у хищника-щуки и мирных рыб выявило некоторую тенденцию к увеличению их числа у первой, что, очевидно, связано с более высокой дозой их внутреннего облучения (высокая концентрация ^{137}Cs в мышцах) за счет питания рыбой (см. табл. 3). Обращает на себя внимание тот факт, что у окуня, крупные особи которого являются хищниками, а содержание радиоцезия в их теле наибольшее, число аномалий половых желез невелико по сравнению с их числом у хищника щуки. Вероятно, это объясняется высокой радиорезистентностью этого вида. Среди мирных рыб максимальное число нарушений гонад отмечено у линя, по-видимому, в результате большего внешнего облучения рыб от радионуклидов донных отложений, вблизи которых этот вид проводит значительную часть жизни.

При сравнении этого же показателя у рыб разных озер прослеживается положительная зависимость частоты аномалий гонад от степени загрязнения водоема радионуклидами: выше загрязнение — больше нарушений морфологии половых клеток и желез (см. табл. 3).

В о д ы . Подводя итоги исследованиям репродуктивной системы рыб, обитавших в загрязненных радионуклидами озерах, отметим следующие характерные нарушения.

1. Значительная асимметрия и неправильная форма гонад, что было обнаружено у 3-х рыб — серебряного карася озера Кожановское, щуки и плотвы озера Святое.

2. Стерилизация гонад вследствие деструкции и элиминации половых клеток при разрастании и замещении их соединительноткаными элементами как у самок, так и у самцов: лец озера Кожановское, плотва, линь, окунь озера Святое.

3. Появление в семенниках ооцитов, отмеченное у всех исследованных самцов линей озера Святое.

4. Тотальная или частичная деструкция ооцитов периода вителлогенеза. Нарушения морфологии желтковых ооцитов могут быть вызваны разными причинами. Одной из них является тотальная резорбция невыметанных ооцитов, являющаяся нормальным адаптивным процессом при отсутствии условий для нереста. У серебряного карася, в частности, это может происходить из-за сокращения числа самцов других карповых рыб (возможно, вследствие радиационного фактора), необходимых для гиногенетического размножения самок этого вида. Другой причиной деструкции вителлогенных ооцитов является нарушение функции фолликулярных клеток под воздействием облучения. Это подтверждено электронномикроскопическими исследованиями этих клеток, выявившими существенные изменения их ультраструктуры. Вместо атретических тел, образующихся в результате нормальной резорбции вителлогенных ооцитов, при деструкции клеток с хорошо сформированными яйцевыми оболочками на гистологических срезах гонад обнаруживается клеточный детрит с остатками этих оболочек.

Вероятно, с облучением рыб связано появление мелких темноокрашенных телец в цитоплазме ооцитов периода вителлогенеза у самок карасей и плотвы. В публикациях по оогенезу этих видов рыб в условиях нормального радиационного фона аналогичные образования не отмечены [Статова, 1965, 1968, 1970, 1975; Кошелев, 1984].

5. Деструкция значительного числа превителлогенных ооцитов. Это выразилось в отмишивании цитоплазмы, появлении в ней грубозернистых, хаотично расположенных участков, иногда полостей, исчезновении оболочки ядра, слиянии и укрупнении ядрышек. На ультратонком уровне наблюдались дезин-

теграция мембран различных органелл, митохондриальных крист, образование миелолиновых телец в периооцитном пространстве, а также цитоплазме половых и фолликулярных клеток, появление в них вакуолеподобных структур.

Нарушения морфологии половых клеток у самцов на уровне светового микроскопа также наблюдались, однако при этом обнаруживались лишь глубоко зашедшие изменения, тогда как их начальные фазы выявлялись только с помощью электронномикроскопических исследований. Этим объясняется тот факт, что нарушения гонад у самок разных видов рыб в связи с большими размерами их половых клеток заметнее, чем у самцов, хотя радиопоражаемость семенников обычно больше, чем яичников [Шеханова, 1983; Белова и др., 1993, 1998а; Макеева и др., 1994; Веригин и др., 1996; Solberg, 1938].

Обобщая результаты гистологических исследований гонад рыб, отметим, что доля нарушений половых клеток и желез в течение периода исследований с 1993 по 1999 г. в озере Кожановское возрастала. В 1993 г. значительных нарушений половых желез и клеток у рыб практически не отмечено, хотя содержание радионуклидов в их теле было весьма высоким, особенно у щуки и карасей старших возрастов. Увеличение числа нарушений морфологии гонад и половых клеток произошло у потомства (вероятно 2-го и 3-го поколений) от производителей, облученных в первый период после радиационной аварии. В озере Святое разнообразие и число аномалий гонад и половых клеток у всех видов рыб было существенно выше, чем в озере Кожановское, вероятно, не только вследствие большего содержания радионуклидов в рыбах (даже в 1997 г.), но и оттого, что в этом водоеме проанализированы особи 2-го, 3-го или даже 4-го поколений интенсивно облученных производителей.

ЛИТЕРАТУРА

Белова Н.В., Веригин Б.В., Емельянова Н.Г. и др. 1993. Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период. 1. Состояние воспроизводительной системы рыб, перенесших аварию // Вопросы ихтиологии. Т.33. Вып.6. С.814–828.

Белова Н.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П. и др. 1998а. Состояние воспроизводительной системы самцов белого (*Hypophthalmichthys molitrix*) и пестрого (*Aristichthys nobilis*) толстолобиков в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И. Кулаева и его последователей. М.: МГУ. С.298–304. 1998б. Уникальный случай появления карликовых особей белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Вопросы ихтиологии. Т.38. №6. С.839–843.

Веригин Б.В., Белова Н.В., Емельянова Н.Г. и др. 1996. Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период. 3. Результаты искусственного воспроизводства облученных рыб // Вопросы ихтиологии. Т.36. №2. С.248–259.

Головинская К.А., Ромашов Д.Д. 1958. Действие ионизирующей радиации на развитие и размножение рыб // Вопросы ихтиологии. Вып.11. С.16–38.

Городилов Ю.Н., Лукина Н.А., Чмилевский Д.А. и др. 1990. Гистолого-эмбриологические наблюдения популяции серебряного карася в пруду в Янове (зона Чернобыльской АЭС) // Биологические и радиоэкологические аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. М.: АН СССР. С.113.

Кошелев Б.В. 1984. Экология размножения рыб. М.: Наука. 309 с.

Кудельский А.В., Смит Дж.Т., Хаддеринг Р.Х., Рябов И.Н., Белова Н.В. и др., 1998. Последствия чернобыльской катастрофы: накопление ^{137}Cs рыбами, населяющими озера, расположенные на загрязненных территориях Беларуси // Фундаментальные и прикладные аспекты радиобиологии: биологические эффекты малых доз и радиоактивное загрязнение среды. Минск. С.138.

Макеева А.П., Белова Н.В., Емельянова Н.Г. и др. 1996. Материалы по состоянию воспроизводительной системы пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период // Вопросы ихтиологии. Т.36. Вып.2. С.239–247.

Макеева А.П., Емельянова Н.Г., Белова Н.В., Рябов И.Н. 1994. Радиобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период. 2. Развитие воспроизводительной системы у потомства первого поколения // Вопросы ихтиологии. Т.34. №5. С.681–696.

Петриков А.М., Петухов В.Б., Кохненко О.С., Воронович А.И. 1997. Дегенеративные изменения в опитах окуня при хроническом воздействии ионизирующей радиации // Весці АН Беларусі. Сер. біял. н. №2. С.111–115.

Петухов В.Б., Кохненко О.С. 1998. Гаметогенез леща и плотвы при радиоактивном загрязнении водоемов Беларуси // Весці АН Беларусі. Сер. біял. н. №3. С.115–120.

- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б.* 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. Наука. 478 с.
- Рябов И.Н.* 1997. Радиоэкологические аспекты аварии на Чернобыльской АЭС для рыб // Радиобиология и радиоэкология. Т.37. Вып.4. С.657–663. 1998. Особенности экологии рыб в водоемах, загрязненных радионуклидами в результате аварии на ЧАЭС. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 50 с.
- Смит Дж.Т., Кудельский А.В., Рябов И.Н., Хаддеринг Р.Х., Овсянникова С.В., Белова Н.В., Петрович А.А.* 2000. Опыт искусственного воздействия на непроточный водоем внесения калия в качестве контрмеры накопления ^{137}Cs в рыбе (исследование и моделирование) // Радиоактивность при ядерных взрывах и авариях. М. С.216.
- Статова М.П.* 1965. Созревание самок серебряного карася в прудах Молдавии // Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Вып. III. Кишинев: Картя Молдовеняскэ. С.78–88. 1968. Биология серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) водоемов Молдавии // Автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Кишинев: АН Молд.ССР, 23 с. 1970. Анализ годичного цикла личников серебряного карася // Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Картя Молдовеняскэ. Вып.5. С.106–120. 1975. Некоторые особенности овогенеза серебряного карася в Кучурганском лимане-охладителе Молдавской ГРЭС // Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца. С.104–117.
- Уикли Б.* 1975. Электронная микроскопия для начинающих / пер. с англ. М.: Мир. 324 с.
- Черфас Н.Б.* 1962. Радиационное поражение гонад карпа // Вопросы ихтиологии. Т.2. Вып.1. С.104–115.
- Чмилевский Д.А.* 2000. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук. С-Пб.: С-Пб. ГУ. 32 с.
- Чмилевский Д.А., Мельникова Н.В.* 1988. Влияние рентгеновских лучей на оогенез тилипии (*Oreochromis mossambicus* Peters). IV. Облучение рыб в возрасте 30 и 60 сут // Онтогенез. №2. С.156–164.
- Шеханова И.А.* 1983. Радиоэкология рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 208 с.
- Ryabov I., Belova N., Pelgunova L. et al.* 1996. Radioecological phenomena of the Kojanovskoe Lake // The radioecological consequences of the Chernobyl accident. Belarus. Minsk. EUR16544EN. P.213–216.
- Ryabov I., Belova N., Polyakova N.* 1998. Evolution of radiocaesium contamination in fishes after the Chernobyl accident // Ital. J. Zool. V.65. Suppl. 455–460.
- Solberg A.N.* 1938. The susceptibility of *Fundulus heteroclitus* embryos to x-radiation // J. Exp. Zool. V.78. N.4. P.417–440.

Труды ВНИРО. Том 141
Экологическая физиология и биохимия рыб
в аспекте продуктивности водоемов

Заведующая редакцией *Г.П. Короткова*
Художественный редактор *Е.Э. Дятлова*
Редактор *Е.П. Яковлева*
Компьютерная верстка *Л.И. Филатовой*

Подписано в печать 17.12.2002 г. Формат 60 × 84¹/₈.
Печ. л. 34,0. Тираж 300 экз. Заказ №

Издательство ВНИРО
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

Тел.: (095) 264–65–33
Факс: (095) 264–91–87