

Санкт-Петербургский Государственный университет
Биологический факультет
Кафедра Ихтиологии и Гидробиологии

Рошка Наталья Юрьевна

**Сравнительный морфо-физиологический анализ заводской и
дикой молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha***

(магистерская диссертация)

Работа выполнена на кафедре
ихтиологии и гидробиологии
(зав. кафедрой – д.б.н. Н.В. Максимович)

Научный руководитель:
доцент, к.б.н. О.В. Зеленников

Санкт-Петербург

2018 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	5
2.1. Тихоокеанский лосось горбуша. Распространение, особенности биологии и хозяйственное значение	5
2.2. Развитие молоди тихоокеанских лососей	10
2.3. Особенности искусственного воспроизводства лососевых рыб на Сахалине	12
3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	15
4. РЕЗУЛЬТАТЫ	22
4.1. Морфо-метрическая характеристика молоди горбуши	22
4.2. Оценка способности молоди к переходу в морскую воду по ее поведению	28
4.3. Сравнительная характеристика форменных элементов крови у молоди горбуши после помещения в морскую воду	30
4.4. Морфофизиологический анализ состояния комплекса внутренних органов у молоди горбуши перед ее выпуском с рыбоводных заводов и в ходе естественного ската	35
5. ОБСУЖДЕНИЕ	50
ВЫВОДЫ	56
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	57

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время доля выращенной рыбы существенно возросла. В России сочетание естественного и искусственного воспроизведения наиболее ярко представлено на Дальнем Востоке. Основным регионом заводского воспроизводства тихоокеанских лососей является Сахалинская область. С лососевых рыбободных заводов, расположенных на островах Сахалин и Итуруп, выпускают около 80% от общего количества выпускаемой молоди на Дальнем Востоке России. Особое положение Сахалинской области в рыбободном плане можно объяснить историческими причинами. До 1945 года южная часть острова Сахалин, а также Курильские острова были частью территории Японии, где так же осуществляется разведение рыб в промышленных масштабах. Третий регион мира, где осуществляется промышленное разведение молоди тихоокеанских лососей, это Аляска (США) (Леман и др., 2015). После окончания войны все заводы продолжили свою работу уже в нашей стране. В итоге в Сахалинской области выращивают лососевых рыб в 7-8 раз больше, чем во всех остальных регионах России вместе взятых (Запорожец, Запорожец, 2011). Главные объекты воспроизводства – это тихоокеанские лососи горбуша и кета, и в значительно меньших масштабах – сима и кижуч (Зеленников и др., 2002).

Уже в первые годы работы завода рыбободы оценивают его вклад в промысел. Для этого создают систему массового мечения молоди, анализируют уловы рыбободывающего предприятия, общие подходы лососей, их промысловое изъятие и изъятие в целях искусственного воспроизводства, а также долю заводских рыб в пробах из уловов, в связи с чем серьезно обострился вопрос о жизнеспособности заводской молоди. Здесь следует отметить, что эти два вида – горбуша и кета, весьма различаются по своей биологии. Если кета характеризуется выраженным хомингом, возвращаясь именно в ту реку, откуда когда-то вышла в море, то горбуша – совсем другое дело. Хорошо известно, что производители горбуши могут очень значительно отклоняться от «родной» реки и даже совершать глобальные межрегиональные миграции (Гриценко, 1990). Именно поэтому оценить выживаемость заводской молоди, а в конечном итоге и эффективность работы рыбободных заводов по численности производителей, вернувшихся на нерест в родную реку, затруднительно и чревато большой ошибкой.

Мы применили в своей работе другой принцип анализа – комплексный морфофизиологический сравнительный анализ заводской и дикой молоди. В качестве рабочей гипотезы мы полагаем, что у рыб, имеющих сходные параметры, может быть при прочих равных условиях и сходная выживаемость в прибрежье.

В связи с этим ЦЕЛЬ нашей работы: Сравнить дикую и заводскую молодь горбуши по морфо-метрическим, поведенческим и физиологическим параметрам и оценить относительную готовность заводской молоди к переходу в морскую воду.

В соответствии с заявленной целью нами были поставлены следующие ЗАДАЧИ:

1. Проанализировать размерно-массовые показатели рыб.
2. Оценить способность молоди к переходу в морскую воду по ее поведению.
3. Исследовать состояние форменных элементов крови после перемещения рыб в морскую воду.
4. Сравнить состояние различных органов пищеварительной системы у диких рыб в ходе ската и заводской молоди перед выпуском с рыбоводных заводов.

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1. Тихоокеанский лосось горбуша. Распространение, особенности биологии и хозяйственное значение

Горбуша *Oncorhynchus gorbusha* – вид рыб, семейства Лососевых (Salmonidae), рода Тихоокеанских лососей. Анадромный. Наименьший по размерам и наиболее распространенный представитель данного рода. Имеет более однородный возрастной состав по сравнению с другими видами рода (Мягков, 1994).

Горбуша, имеющая среди всех тихоокеанских лососей наиболее широкий ареал, встречается в водах Тихого и Северного Ледовитого океанов. По американскому побережью наибольшей плотности достигает на участке от южного побережья полуострова Сьюард до штата Вашингтон (Heard, 1991); по азиатскому побережью распространена от дельты Лены на восток по арктическому побережью и в бассейнах всех трех дальневосточных морей (Берингова, Охотского и Японского), включая северную Корею и Хоккайдо (Кудерский, 2015). На материковом побережье Охотского моря горбуша распространена повсеместно – от Пенженской губы до рек Сахалинского залива, обитает в водоемах разной величины – от ручьев до озер и крупных рек и является самым многочисленным видом в регионе.

Горбушу Сахалина делят на два крупных стада–япономорское и тихоокеанское, места нагула которых приурочены соответственно к Японскому морю и Тихому океану. Как япономорская, так и тихоокеанская горбуша заходит в залив Анива и к юго-восточному Сахалину, последняя практически во все водоемы за исключением рек с сильно минерализованной водой (Рухлов, 1982).

В своё время горбуша была случайно заселена в Великие озёра и успешно там прижилась. Сейчас наиболее часто она встречается в озере Верхнем, значительно реже в озере Мичиган. Также неплохо прижилась на Кольском полуострове и республике Карелия (Дягилев, Маркевич, 1979; Персов и др., 1983).

Горбуша водится в холодных водах, предпочитает температуру от 5,6 до 14,6°С при оптимальной температуре в 10,1°С. При температуре в 25,8°С эта рыба погибает (Темных, 2004, Вонаг, 1989).

Максимальная длина половозрелых особей, по данным многих авторов, обычно не превышает 68 см, а масса – 3,0 кг, однако известны случаи, когда горбуша достигала в длину 76 см при массе 7 кг (Антонов, 2007; Леман, 2008; Линберг, Легоза, 1965; Новиков, 2002). Размеры рыб в разных географических областях могут различаться, так на подходах к

берегам Приморья размеры колеблются в широких пределах—от 30 до 66 см, но преобладают рыбы длиной 42-59 см и массой 1,2-2,3 кг. Самцы, как правило, крупнее самок. Тело у производителей стройное, покрытое мелкой чешуей. Как и все лососёвые, горбуша имеет жировой плавник, находящийся между спинным и хвостовым плавниками, V-образный хвостовой плавник и анальный плавник, состоящий из 13-17 мягких лучей (Берг, 1948).

Как и все тихоокеанские лососи, горбуша морфологически различается при жизни в море и заходе в реки. Так в первом случае бока и брюшко серебристого цвета, спина темная. Хорошо различима боковая линия. На хвостовом плавнике крупные и мелкие пятна, на спине — мелкие. Ни один исследователь описывал брачный наряд горбуши, который она приобретает пробыв некоторое время в реке (Вилер, 1982; Дорофеева, 2003; Новиков и др., 2002 и др.). Авторы отмечают, что тело при формировании «брачного наряда» становится уплощенным и приобретает коричневую окраску. Голова и плавники—становятся черными, челюсти искривляются, на них вырастают большие зубы. На спине у самцов образуется горб, в результате чего вид и получил свое название, чешуя погружается в кожу и срастается с ней (Рис. 1). Форма тела становится уродливой и непохожей на ту, что была в море. Еще до этого (Берг, 1948) писал, что после возвращения на нерестилища, цвет рыбы снова меняется: сзади она становится бледно-серой, брюшко приобретает желтовато-белый оттенок (хотя у некоторых особей оттенок зелёного цвета).

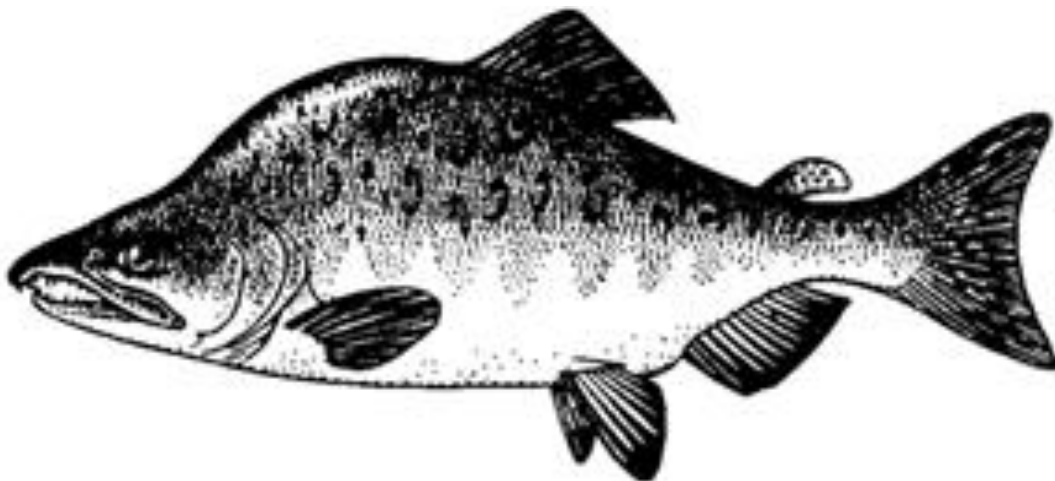


Рис. 1. Внешний вид самца горбуши с преднерестовыми изменениями (под ред. Расса, 1971).

Как известно, горбуша питается только во время морской стадии жизни, во время нереста поддерживает жизнь за счет накопившихся запасов. Пища молоди горбуши (длина 57-96 мм) включает преимущественно 9-12 видов (Рис. 2). Основную массу занимают копеподы *Calanus plumchrus* (56,5% массы пищи), *Pseudocalanus elongatus* (25,8%) и моллюск *Limacina helicina* (6,6%) (Карпенко и др., 2006; Schoner,1971). Помимо беспозвоночных молодь горбуши «питается нектоном (личинки и мальки минтая, мойвы, камбал...» (Волков и др., 2007; с.1). Мелкие сеголетки горбуши (32-55 мм), выловленные в прибрежной зоне Карагинского залива в июле 1975 г., питались *P. elongatus* (53,6% массы пищи) и мизидами (32,5%); в их пище встречались также взрослые насекомые и *L. korroensis*. В желудках более крупной молоди горбуши длиной 138-145 мм были найдены личинки крабов (60% массы пищи), молодь песчанки, насекомые и мелкие копеподы (*Centropages temurrichi* и *Labidocera japonica*) (Карпенко и др., 2013). Наиболее массовыми видами, составляющими основу пищи горбуши являются бореальные интерзональные виды ракообразных *Thysanoessa longipes*, *Neocalanus cristatus*, молодь кальмаров и мезопелагических рыб семейства *Mystophidae* (Коваль, Морозова, 2008; Ueno,1969).

Высокая численность и плотность популяций (что как ранее упоминалось, есть характерное свойство вида) ярко проявляется в размножении. Этому способствует то, что горбуша занимает наиболее обширные нерестовые площади, на которых близко друг к другу располагаются нерестовые бугры. У каждой самки держится много самцов, в течение сезона сменяется несколько групп производителей (Westley,2013). Спермы самцы производят меньше, чем другие виды, за исключением нерки. Многочисленное пополнение происходит за счет размножения большого количества особей при низкой абсолютной плодовитости. Большие площади расчищаются фронтально, приобретая высокую проницаемость, что обеспечивает хорошую вентиляцию гнезд. При этом питание многочисленного потомства затрудняется, поскольку расчистка такого количества площадей ведет к обеднению фауны нерестилищ (Рухлов, 1982)

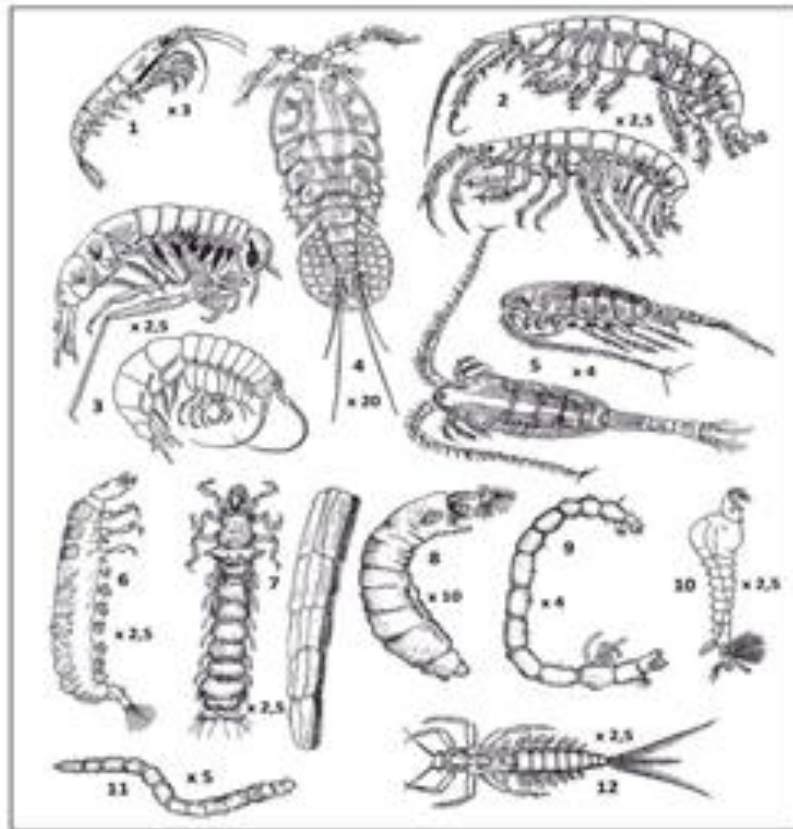


Рис. 2. Рацион горбуши (Рухлов, 1982). Морские: 1 – эвфаузиды; 2 – гаммариды; 3 – гипериды; 4 – харпактициды; 5 – каляниды (копеподы). Пресноводные: 6, 7 – ручейники; 8 – личинки мошки настоящей; 9 – личинки комара звонца (хируномиды); 10 – личинки комара обыкновенного; 11 – личинки мокреца; 12 – личинки поденки.

Нерестится горбуша в период с июля по начало октября, для чего в июне – августе заходит в реки (Иванков, 1967). О.Ф. Гриценко (1981) выделял три основных времени хода горбуши в реки. Вначале заходит япономорская горбуша (нагуливается в Японском море), затем «ранняя охотоморская», и в конце «поздняя охотоморская». Хоминг у горбуши – возврат в ту реку, где родились, выражен значительно менее, чем у других видов лососей. Проводились эксперименты с мечеными лососями, которые показали, что рыбы находят свой приток по специфическому запаху донных осадков (McGregor, 1998; Bett, 2016). Несмотря на то, что хоминг интересует исследователей из разных стран, то, как лососи находят свою реку перемещаясь по морским просторам, – пока доподлинно неизвестно (Никольский, 1963). Вероятно, они используют какие-то особенности водоемов, например,

течения, рельеф дна. Возможно, в море они ориентируются при помощи солнечного и звездного «компаса». Есть предположения, что специальные чувствительные обонятельные или навигационные органы играют роль в данном явлении (Яржомбек, 2016; Kenedy, 2005; Ueda, 2011; Bett 2016;).

К снижению эффективности нереста и резкому падению численности, сохраняющемуся в определенной линии поколений, могут привести колебания уровня рек, паводки во время размножения, заиливание нерестилищ, их промерзание в суровые малоснежные зимы (Канзепарова, 2015; Kline, 2008).

Перед тем, как отложить икру, самка, сопровождаемая одним или несколькими самцами, строит гнездо, выкапывая хвостовым плавником в грунте несколько углублений, держа при этом голову против течения. Самка ложится в эту яму и выметывает крупную (около 6 мм в диаметре) и в большом количестве, около 1,5 тыс. бледно-желтую икру, которую самец обильно поливает молоками (Васильева, 1999, Вонаг, 1989). Икринки относительно крупные, способны выдерживать большое давление за счет толстых яйцевых оболочек. Цвет икринок светло-оранжевый, так как они содержат меньше астаксантина (каротиноида, придающего мясу «благородный оттенок»), чем икра родственных видов (Рухлов, 1982). В это время между самцами происходят постоянные стычки. Необходимо отложить достаточно икры, так как не все икринки будут оплодотворены, многие унесет течение или съедят другие рыбы. Выметав всю икру, самка забрасывает яму галькой. Образуется нерестовый бугор, под которым икринки развиваются в течение 110-130 дней (Волкова, 1990; Держинский, 2013).

Причиной гибели горбуши во время нереста может стать «тепловой удар». Если вода достаточно прогрелась, это приведет к снижению концентрации кислорода и ускорит у горбуши обмен веществ, что потребует дополнительных энергетических затрат. Происходит ускоренное созревание половых продуктов, а, следовательно, и смещение места нереста, которое менее благоприятно по сравнению с тем, что известно особям. Основной причиной гибели является истощение организма и неспособность противостоять течению и другим условиям.

Ловят горбушу в нерестовых реках и при подходе к ним, используя закидные и ставные невода. В основном употребляется в соленом и свежемороженом виде, используется для изготовления высококачественных натуральных консервов и получения икры (Рухлов, 1982).

2.2. Развитие молоди тихоокеанских лососей

Выделяют 13 этапов эмбрионального развития молоди горбуши (Никольский, Соин, 1954). Начинается все процессом обводнения, в результате которого оболочка икринок становится прочной. Авторы отмечают, что оболочка икринок горбуши прочнее, чем у других видов рыб. Начало второго этапа зависит от температуры воды и представляет собой дробление зародышевого диска, постепенно увеличивающего свои размеры. Увеличивается чувствительность к механическим воздействиям. Бластодиск активно делится, разрастаясь в диаметре. На следующих этапах начинают формироваться внутренние органы, сперва зачатки головы с глазами и слуховыми капсулами, хвостовая почка, задний отдел кишки, анус, появляются зачатки жаберных крышек.

Так как один этап нашей работы посвящен сравнению форменных элементов крови, отметим, что появление тока крови отмечалось в конце 19-х – середине 20-х сут. развития. К этому времени значительно увеличился объем головного мозга, наметалась ротовая воронка. Начали формироваться обонятельные ямки. У основания первых трех миотомов, немного в стороне от туловища, появились зачатки грудных плавничков, первые клубочки пронефроса. Кровь на этой стадии имела светлую окраску.

К исходу 22-х и в начале 23-х суток длина эмбриона достигла 6,4-6,6 мм (Персов, 1975). Количество эритроцитов увеличилось, и кровь приобрела яркую красную окраску. Активно формируется система кровообращения. Глаза приобретают черную окраску, формируются все плавники, жабры, отделы пищеварительной системы (Романчук, 2000).

Этап смешанного питания. Имея еще большой запас желтка, личинки могут заглатывать и переваривать пищу, если находятся в благоприятных для питания условиях (температура, достаточное освещение, подходящий корм).

Как только мальки проявляют готовность к активному питанию, на челюстях появляются зубы, развивается хватательная функция рта. Миотомы к этому моменту сильно разрастаются и закрывают большую часть желточного мешка. Последний приобретает обтекаемую форму. Из-за того, что он становится более вязким, жировые капли в нем не могут перемещаться, как прежде. Петля кишечника и желудок погружаются в остаток желтка. В полости тела накапливается жировая ткань. Верх головы и спина личинок приобретают темную окраску. Меланофоры распространяются ниже средней линии тела, но не достигают нижних концов миотомов и не имеют пятен, что является важной

отличительной чертой вида. В покровах тела появляются отложения гуанина. Жаберные крышки и бока тела становятся серебристыми (Волобуев, Марченко, 2011).

Вышедшие из икринок личинки находятся здесь же пока не перейдут на внешнее питание. Отметим, что у горбуши есть уникальная для всех лососевых рыб биологическая особенность. У всех особей формируются яичники, т.е. все они становятся самками. И только потом на этапе личиночного развития примерно у половины рыб яичники передифференцируются в семенники (Персов, 1960; 1965). В нерестовом бугре они питаются за счет запасов желточного мешка. При температуре выше 3-4 градусов горбуша ведет себя активно. Часто молодь поднимается к поверхности воды и все более продолжительное время удерживается в ее толще (Васильева, 1999; Держинский, 2013)

Если температура воды низкая, горбуша может задерживаться в гнездах до момента почти полной резорбции желтка, где она переживает неблагоприятное для активного питания время. Как только температура воды становится оптимальной, личинки покидают гнезда, образуя стайки, размер которых постепенно увеличивается. В большинстве случаев почти сразу покидают места нерестилищ (Наумов, Карташов, 1979; Канзепарова, 2015). Так же личинки задерживаются в гнездах, чтобы избежать пресса хищников, механических повреждений и перемещения по проточной воде (William, 1964). В случае опасности стайки распадаются, и личинки прячутся среди камней или растительности. Скот проходит в темное время суток в нижних участках рек при высокой мутности воды (Наумов, Карташов, 1979; Канзепарова, 2015; Godin, 1980). Средний вес покатной молоди горбуши – 230-250 мг., длина тела 30-35 мм (Рухлов, 1982).

Молодь горбуши играет важную роль в экосистемах. Экологи считают лососевых рыб одним из ключевых видов сообщества. Ими питаются наземные и морские звери и птицы, часть лососевой икры выносит течением из нерестовых ям, и ею подкармливаются пресноводные рыбы (Wilson, Halupka, 1995, Willette, 2001). Проходные лососевые, заходящие в реки и погибающие после нереста, тем самым возвращают биогенные элементы в обедненные пресноводные экосистемы (Кучерявый и др., 2010)

Молодь лососей (в основном трёх видов – горбуши, кеты и нерки) выедает от 0,23 до 46,2% общего запаса планктонных животных, составляя конкуренцию другим промысловым рыбам. С другой стороны, они используются в качестве корма хищными рыбами, которые способны уничтожить более 70% генерации горбуши и значительную часть других лососей. Наиболее ярко это проявляется в эстуариях, являясь лимитирующим фактором. В море такие

факторы – это обеспеченность молоди пищей и, естественно, соответствующие для развития морских ракообразных гидрологические условия (Чуриков, 1975).

2.3. Особенности искусственного воспроизводства лососевых рыб на Сахалине

Интенсивное хозяйственное освоение южного Сахалина началось в 1905 году. В это время развивались многие отрасли промышленности, в том числе и вылов тихоокеанских лососей. Уже в начале 20-х годов вылов стал снижаться из-за сплава леса и отходов бумажных фабрик, которые опустошали реки. В связи с этой проблемой японские рыбопромышленники были вынуждены заняться искусственным рыборазведением. Биотехника разведения тихоокеанских лососей впервые была освоена в Канаде с 1857 года, затем она была перенята в США, а оттуда, в 1876 году проникла в Японию (Сергиева, 2015).

В России первые рыбоводные заводы появились на Дальнем Востоке в 1909 году. В дореволюционный период разводить лососей должны были крупные рыбопромышленники, которых при заключении контрактов на рыболовные участки обязывали заниматься лососеводством. В 1909 году на р. Праурэ (Хабаровский край, Амурская область) рыбопромышленник К.Л.Лавров построил первый рыбоводный завод, что стало основой рыбопроизводства в России. За период с 1909 по 1915 год было построено три рыбоводных предприятия – одно на р. Праурэ мощностью 3,5 миллиона икринок и два на Камчатке – в районе р. Большой и Камчатки мощностью по 8,8 миллиона икринок. Амурский завод считался экспериментальным и в 1920 году прекратил свое существование (Запорожец, 2006).

В начале XX века рыбоводные заводы не могли быть эффективными, так как в то время не были известны многие особенности воспроизводства и биологии тихоокеанских лососей, а сами технологии были весьма примитивными, в связи с чем смертность выпускаемой молоди достигала более 90%. В настоящее время на российском Дальнем Востоке функционирует около 67 рыборазводных предприятия. Сахалинская область является основным регионом искусственного воспроизводства лососевых, имея на своей территории 50 рыбоводных заводов (Смирнов, 2006).

Согласно данным NPAFC (Северо-Тихоокеанская комиссия по анадромным рыбам, Воловик и др., 1972), в последние годы в океан ежегодно выпускается более 5 млрд. молоди различных видов тихоокеанских лососей, основную массу из которых составляют – горбуша и кета (Гриценко и до., 1989; Каев, Игнатьев, 2015). Помимо разведения этих двух видов

отработаны и продолжают развиваться методы разведения чавычи, кижуча, симы, но в небольших количествах. Сахалинская область обладает оптимальной для разведения лососевых средой, что позволяет увеличивать объемы искусственно выращенной рыбы за счет строительства рыбоводных заводов, питомников и искусственных нерестилищ (Каев, 2005). В 2007 году был максимальный подход горбуши к берегам Сахалина и Курил за все время исследования тихоокеанских лососей научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО). Обще допустимый улов данного вида составил 159,4 тысячи тонн. По сообщению директора исследовательского института столь небывалый подход горбуши к Сахалину связан с увеличением ее выживаемости в океане, вызванное увеличением температуры верхнего слоя воды в океане, влекущее за собой рост планктона а следовательно и стабилизацию кормовой базы лосося (Курганский, Малышко, 2000; Радченко, 2007).

Работа с икрой. На первом этапе рыбоводного процесса отлавливают производителей (самок и самцов, которые будут давать потомство). В водоемах, где расположены заводы, с началом нерестового хода устанавливаются «забойки» - комплекс сооружений, включающих следующее: рыболовное заграждение, состоящее из бруса, тянувшегося по дну от одного берега к другому, и навешенных на него щитов из деревянных реек с одним свободным концом; садки, в которых производителей выдерживают до созревания; площадку для забоя рыбы; инкубационный цех и средства механизации при сборе и оплодотворении икры.

В одном, реже в двух местах заграждения делают проходы для рыбы, ведущие в ловушку. Стремясь идти вверх по течению лосося, попадают в эту ловушку, из которой рыбоводы периодически пересаживают их в садки из деревянных реек, отдельно самцов и самок. Обычно рыболовы ставят заграждения на участках рек, к которым лосося подходят уже с почти зрелой икрой и молоками. Зрелость определяют по степени «лошалости» - брачному наряду самца.

Из садков рыба подается на специальные столы из натянутой сетной дели. Самкам вспарывают брюшко и выливают зрелую икру в эмалированный таз, где происходит «сухое» оплодотворение, для осуществления которого набирают в таз икру от 7–10 самок горбуши и отцеживают в него молоки от 4–7 самцов, а затем тщательно перемешивают икру и приливают воду. Через 2–3 минуты икру промывают, а затем ставят на набухание, пропуская проточную воду. Через 10 минут после осеменения у икры наступает чувствительная стадия, длящаяся 1,5—2 часа. Это время икру и выдерживают в проточной воде в тазах или

деревянных ящиках (Рухлов, 1982). Оболочка икринок тонкая, нежная, слегка сморщенная, хорошо впитывающая воду. При контакте с последней она распрямляется, икринка увеличивается в объеме и в весе. По истечении этого времени чувствительность икры к сотрясениям уменьшается, и ее можно перевозить с забойки на рыбоводный завод. На разных предприятиях расстояние перевозки различно – от нескольких сот метров до десятков километров. Обычно оплодотворенную икру перевозят в специальных транспортировочных ящиках, вмещающих от 250 до 500 тысяч икринок.

Икра размещается в боксах или аппаратах Аткинса с проточной водой. Перед выклевом икру размещают в цехе-питомнике с таким расчетом, чтобы появившиеся эмбрионы более или менее равномерно распределялись по дну выростных аппаратов. Слой воды над ними обычно составляет 15 – 20 сантиметров, течение 10—20 сантиметров в секунду. В некоторых местах личинки лососей концентрируются в многослойные скопления, в результате чего случаются заморы и гибель молоди. Это происходит из-за отсутствия возможности поддерживать равномерное течение по всей площади питомников. Если в каком-либо месте личинок сосредоточилось слишком много, рыбоводы рассредоточивают личинок механически. На заводах пытаются создать максимально схожие с естественными условия, поэтому развитие икры и эмбрионов происходит в темноте. Окна в цехах закрыты плотными светонепроницаемыми шторами (Запорожец, 2011, Курганский, 2000).

Эмбрионы, вышедшие из икры, имеют большой желточный мешок, служащий источником питательных веществ, другая часть энергетических потребностей удовлетворяется за счет внешнего корма. Первую неделю они неподвижно лежат на дне питомников на боку. Постепенно их поведение меняется, молодь начинает вести себя все более активно, передвигаясь навстречу току воды. Вес заводской молоди горбуши обычно равен 230 – 250 миллиграммам. В мае у большинства молоди желточный мешок исчезает, у нее появляется инстинкт ската, и она покидает питомники, уходя в море, где начинает активно питаться (Краюшкина и др., 1995).

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Весь материал задействованный в работе, был собран в 2016 и 2017 годах на трех рыбоводных заводах Сахалинской области: федеральном заводе «Таранайский», расположенном на реке Таранай в бассейне залива Анива (Рис. 3А), федеральном заводе «Лесной» (Рис. 3Б), взятым в аренду частной рыбопромышленной компанией, с юго-восточной стороны Сахалина в районе залива Мордвинова, а также частном рыбоводном заводе «Бахура». На этих заводах осуществляется массовое воспроизводство горбуши (около 30 млн мальков на каждом). Расположение заводов, на которых проводили работу, схематически указано на карте острова Сахалин (Рис.4). Выбор заводов определялся наличием рядом с ними контрольно-наблюдательных станций, на которых учитывают молодь в ходе ее ската с естественных нерестилищ (Рис. 5).

Биологический анализ и фиксацию для последующего гистоморфологического исследования проводили на заводской молоди горбуши первых партий непосредственно перед ее выпуском с заводов. Поскольку существенно различаются, как сами заводы по своим условиям воспроизводства молоди, так и условия обитания молоди в прибрежье в том или ином районе, то и выпуск молоди с различных предприятий производили в различное время (Табл. 1). Представляется очевидным, что именно перед выпуском с завода можно максимально подробно охарактеризовать состояние молоди, как конечной продукции предприятия.

Молодь от естественного нереста мы отлавливали ночью, прямо во время ее ската на местах учета (КНС) в реках Очепуха (это базовая река Лесного завода), Бахура и Таранай (Табл. 1).

Для проведения гематологического исследования был проведен эксперимент, в ходе которого заводскую и дикую молодь горбуши поместили в морскую воду и выдерживали в ней в течение 72 часов. Воду для эксперимента взяли в пляжной полосе моря, на расстоянии 300 метров от устья реки Очепуха с правой стороны. Ее соленость составила около 30‰. Через 3, 6, 12, 24, 48 и 72 часа у мальков обеих партий брали кровь из хвостовой вены для приготовления стандартных мазков (Рис.6). Мазки окрашивали краской Гимза-Романовского. Готовый раствор разводили дистиллированной водой, имеющей рН 7 из расчета 1-2 капли краски на 1 мл воды. Краску готовили непосредственно перед окраской мазков. Время окрашивания 20-40 мин. После чего мазки промывали водопроводной водой и высушивали

(Изергина, Изергин, 2014; Руководство, 1962). Мазки закрывали покровными стеклами, используя дамарлак.

В ходе анализа измеряли диаметр эритроцитов, подсчитывали долю зрелых и молодых эритроцитов, подсчитывали число тромбоцитов, а также лейкоцитов всех групп (лимфоцитов, моноцитов и нейтрофилов).

Диаметр эритроцитов измеряли с помощью окуляр-микрометра. Поскольку эритроциты имеют вытянутую эллипсоидную форму, их диаметр определяли как полусумму по большой и малой оси. Процент зрелых эритроцитов подсчитывался в нескольких полях зрения микроскопа, на разных участках мазка, так чтобы общее количество просмотренных эритроцитов было не менее 500.

Подсчет встречающихся лейкоцитов проводили около края мазка, продвигая мазок по зигзагообразному направлению – на 3-4 поля зрения от края мазка, а затем наоборот. Подсчитывали не менее 200 встретившихся лейкоцитов. Во избежание ошибки от неравномерного распределения лейкоцитов подсчет вели в четырех различных участках мазка (по 50 шт. в каждом участке).

Для оценки готовности перейти в морскую воду по поведению молоди проводили опыты по следующей методике. В специализированный аквариум объемом 4 л с размерами 25x25x8 см (Рис. 7) до верхнего края отметки наливали морскую воду, затем, заливая на раскрытую ладонь (для предотвращения смешивания) наливали пресную воду, после чего в аквариум сразу же помещали по мальков, предварительно их взвесив. Положение мальков фиксировали через 1, 2, 3, 4 и 5 мин. Молодь от естественного нереста не сортировали. Работая с заводской молодью, проводили опыты, как для групп произвольно взятых рыб, так и отдельно для мелких и крупных особей. Всего было проведено 12 опытов (Ed. Groot, Margolis, 1991).

Для гистоморфологического исследования молодь фиксировали в жидкостях Буэна или Серра. Число зафиксированных рыб в каждом случае указано в таблице (Табл. 1).

У мальков препарировали весь комплекс внутренних органов и обрабатывали по традиционной методике (Роскин, Левинсон, 1957; Микодина и др., 2009), В ходе работы ткани обезвоживали в растворах спиртов повышающейся концентрации, после чего заключали в смесь парафина и воска и разлагали на серийные поперечные срезы толщиной по 5 мкм. От каждой особи готовили не менее 80-100 серийных срезов. Полученные препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну с докрасками при необходимости

эозином или кислым фуксином (в последнем случае окраску фиксировали в растворе фосфорно-молибденовой кислоты).

На полученных препаратах анализировали состояние различных органов, в первую очередь, пищеварительной системы: печени, пилорического отдела желудка, кардиального отдела желудка (отдельно анализировали состояние желудочных желез), пилорических придатков, «ампулы» средней кишки. Оценивали также состояние почек и половых желез.



А



Б

Рис. 3 Внешний вид рыбоводных заводов, на которых проводили исследование: Таранайского (А) и Лесного (Б).



Рис. 4. Карта-схема расположения заводов, на которых была взята молодь для исследования.



Рис. 5. Внешний вид перекрытия контрольно-наблюдательной станции на реке Очепуха для отлова молоди горбуши от естественного нереста.

Таблица 1.

Материал для гистоморфологического исследования собранный в реках и на
рыбоводных заводах Сахалинской области

Завод, Река	Дата	Состояние относительно выпуска.	Число рыб, размерно- весовой анализ	Число рыб, для гистоло- гического исследования
Река Бахура	01.06.2016	Скат	50	50
	10.06.2016	Скат	106	106
Река Очепуха	27.05.2016	Скат	200	50
	06.06.2016	Скат	67	67
	24.05.2017	Скат	50	50
	07.06.2017	Скат	200	50
Река Таранай	02.06.2017	Скат	100	50
ЛРЗ Бахура	01.06.2016	9 сут до вып	100	50
	09.06.2016	Выпуск	100	50
ЛРЗ Лесной	27.05.2016	10 сут до вып	200	50
	07.06.2016	Выпуск	100	50
	24.05.2017	14 сут до вып	200	50
	06.06.2017	Выпуск	100	50
ЛРЗ Таранайский	30.05.2016	Выпуск	200	50
	02.06.2017	Выпуск	100	50

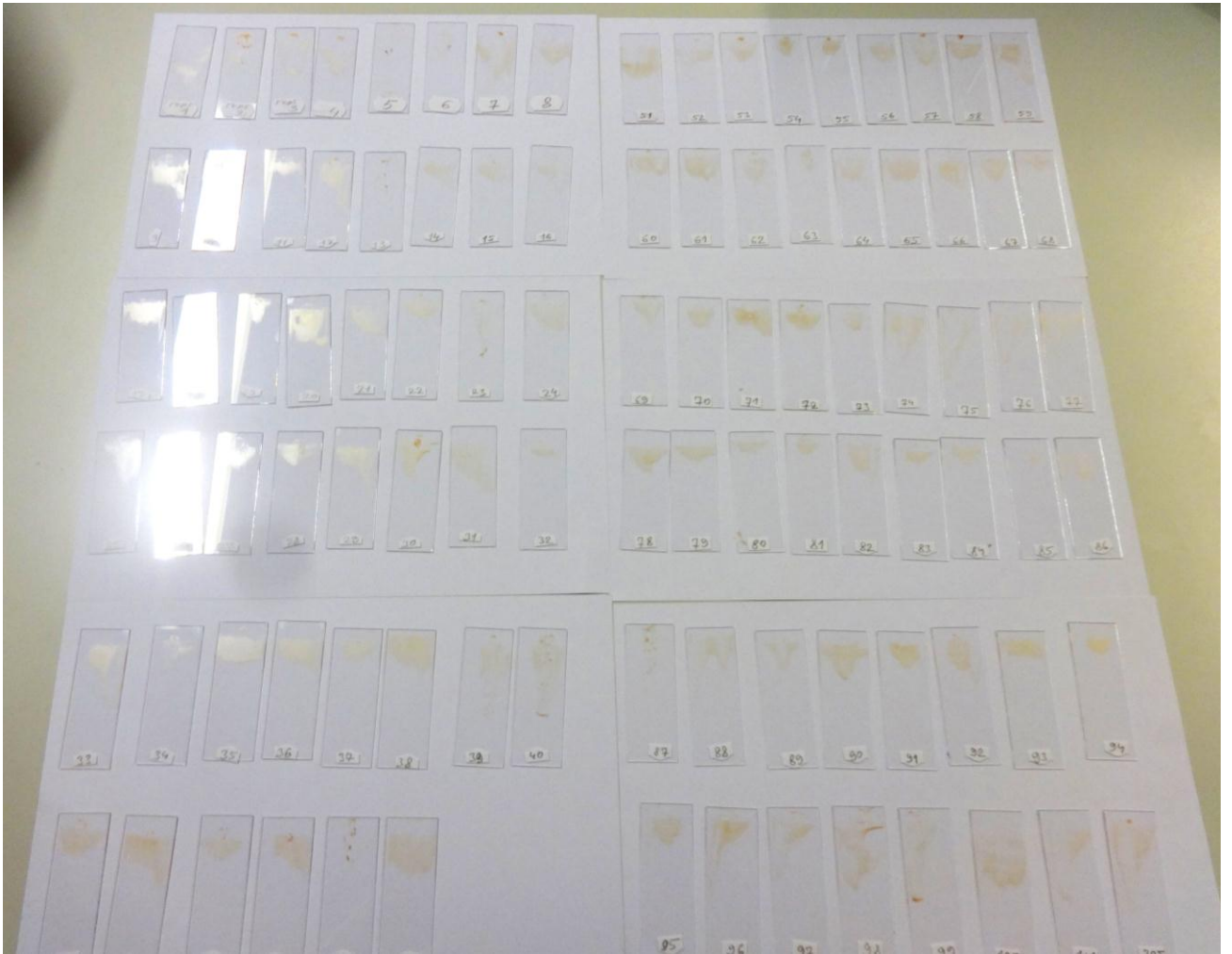


Рис. 6. Мазки крови, полученные от молоди горбуши в ходе эксперимента на Лесном ЛРЗ.



Рис. 7. Внешний вид аквариума в ходе проведения эксперимента по поведению рыб, в связи с оценкой их готовности перейти в морскую воду.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1. Морфо-метрическая характеристика молоди горбуши

Размерно-массовую характеристику мы проанализируем последовательно – сначала у молоди от естественного нереста, которую мы рассматриваем в качестве контрольной, а потом у заводской.

Масса дикой молоди горбуши (в выборках по 100 экз) в среднем варьировала от 191,4 мг в реке Бахура до 223,7 мг в реке Очепуха (Табл.2). Следует подчеркнуть, что при выборке в 100 экз ошибка среднего значения составляет около 2%, например, для молоди из реки Бахура $191,4 \pm 1,8$ мг. Очевидно, что в этом случае достоверными оказываются различия средних значений в 7-8 мг. Однако, мы не можем сделать вывод о том, что в какой-то реке, например, в Очепухе, формируется более, крупная молодь, чем в другой, например, в Бахуре, несмотря на то, что масса рыб, пойманных в этих реках различалась достоверно. Такому выводу противоречат данные двухлетнего анализа. Так в реке Очепуха в 2016 году 27 мая мы отловили, измерили и взвесили две группы мальков по 100 экз. Их масса – в среднем $200,8 \pm 2,4$ и $199,8 \pm 1,8$ была практически одинаковой. Очевидно, что достаточно было бы взвесить только 100 экз. Масса рыб двух выборок по 100 экз, выловленных в 2017 году – $219,0 \pm 2,3$ и $223,7 \pm 2,8$ мг также была практически одинаковой, но значительно больше, чем у рыб, выловленных в 2016 году. Таким образом, масса рыб от естественного нереста из года в год может несколько изменяться.

Таблица 2.

Размерно-массовая характеристика молоди горбуши от естественного нереста в мае-июне 2016-2017 годов

РЕКА	Дата сбора	Длина рыб, L мм	Длина рыб, l мм	Масса рыб, мг
Река Бахура 2016	10.06.	—	—	191,4 (152-242)
Река Таранай 2017	02.06.	35,4 (31-38)	31,5 (29-34)	203,2 (149-251)
Река Очепуха 2016	27.05.	35,1 (32-38)	31,2 (29-34)	219,0 (177-287)
		34,6 (31-39)	30,6 (27-35)	223,7 (161-318)
Река Очепуха 2017	07.06.	35,4 (31-43)	31,3 (28-38)	200,8 (142-302)
		35,1 (32-39)	31,1 (29-34)	199,8 (164-255)

Примечание – * Дикую молодь измеряли и взвешивали после фиксации. Фиксаторы Буэна и Серра, предотвращая ткани от разложения, не изменяют их массу, однако при более длительном хранении способствуют деформации хвостового плавника, что затрудняет проведение измерений. ** Из реки Очепуха в 2016 и 2017 годах измерили по 200 экз; в таблице эти данные представлены, как две группы по 100 экз.

Оценивая размерно-массовую характеристику молоди горбуши от естественного нереста в первую очередь отметим сравнительно короткий размерный ряд в партиях одновременно пойманных рыб. Так, диапазон между наименьшим и наибольшим значениями массы тела у молоди, выловленной в реке Бахура составлял около 100 мг и варьировал от 141 до 236 мг (Рис. 8А; Табл. 2). Примерно такой же размах варьирования отметили у молоди, выловленной в реках Таранай и Очепуха (Рис. 8; Табл. 2).

У заводской молоди (Рис. 9) размерно-массовая характеристика была качественно иной. Во-первых, вся заводская молодь была значительно крупнее (Табл. 3). Так, масса мальков горбуши, выловленных в реках Очепуха (06.06), и Бахура (10.06) в среднем составила соответственно 206,0 и 191,4 мг, а у заводской молоди, выпущенной в этот же день с заводов, находящихся на этих реках – с заводов Лесной, и Бахура масса молоди составила 349,0 и 347,5 мг соответственно. Как видим, в обоих случаях масса заводской молоди приблизительно на 150 мг была больше, чем масса мальков от естественного нереста. В реке Таранай в 2016 году дикую молодь отловить не удалось.

Во-вторых, масса дикой молоди в период сезона ската практически не изменялась. Например, масса мальков, выловленных в реке Очепуха 27 мая составила 220,5 мг (200 шт), а 6 июня даже несколько меньше – в среднем 206,0 мг (67 шт). Заводских рыб в течение последних 10-ти дней содержания на Лесном заводе активно кормили, и их масса на завершающем этапе выращивания принципиально изменилась – в среднем от 239,5 мг 27 мая до 349,0 мг 7 июня.

Именно по этой причине масса заводской молоди в 2017 году оказалась меньше, чем в 2016 году. Дело в том, что в 2017 году мы анализировали молодь не непосредственно перед выпуском, а за 5-7 сут до него. В результате масса мальков на Таранайском ЛРЗ, которых мы анализировали 2-го июня составила 248,4 мг, а масса мальков на Лесном ЛРЗ – 6 июня, была уже несколько больше – 306,8 мг. Мы знаем, что на завершающем этапе развития молодь горбуши растет примерно на 10-15 мг в сут и перед выпуском их масса возрастет до обычной навески - около 350 мг.

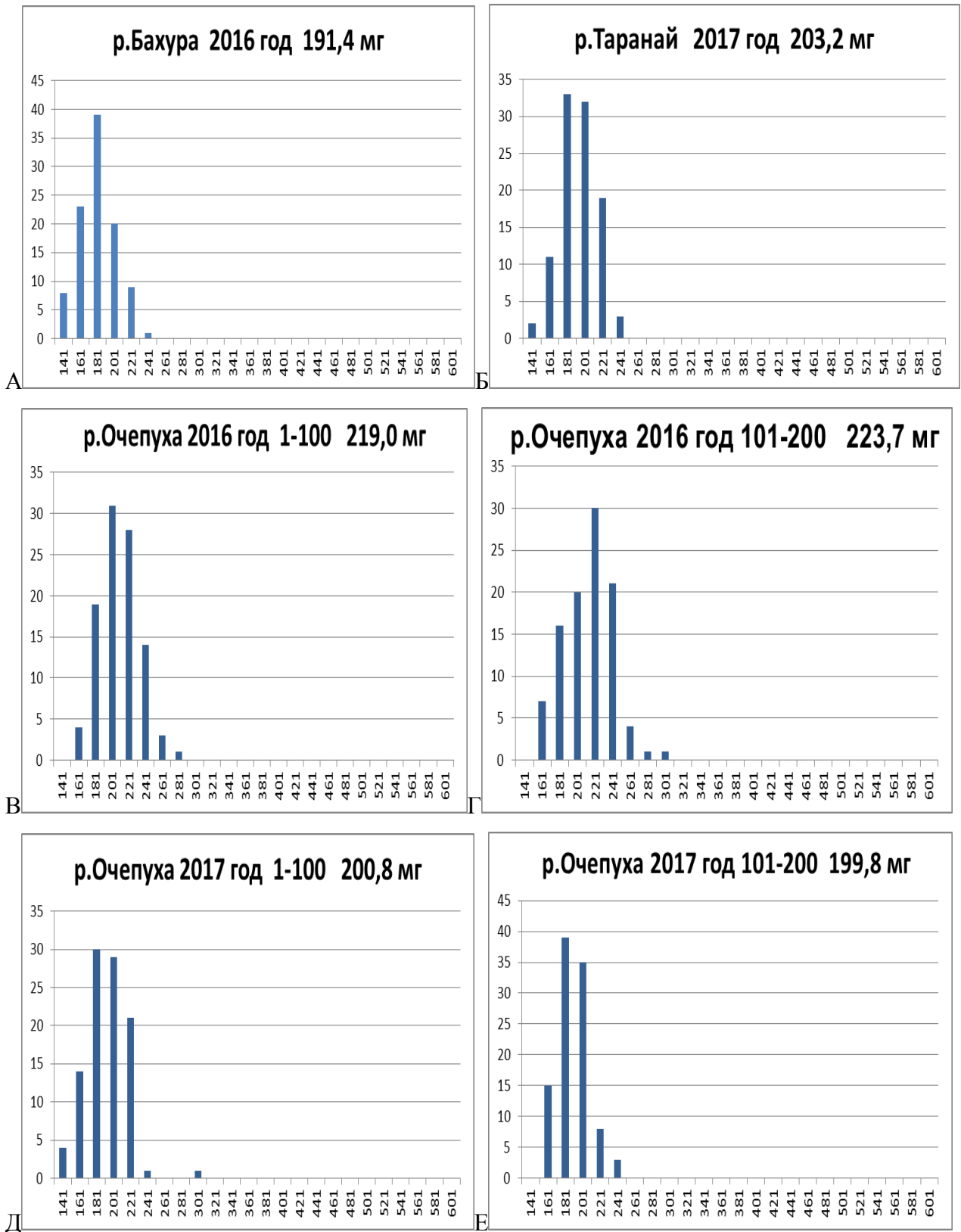


Рис. 8. Размерный ряд молоди горбуши от естественного нереста. В заголовки рисунков, рядом с названием реки указана средняя масса 100 шт мальков. По оси (x) масса рыб, мг; по оси (y) количество рыб, шт.

Отдельного внимания требует анализ размерных рядов, которые в партиях заводской молоди оказались значительно длиннее, чем в партиях молоди от естественного нереста. При этом более длинные ряды были характерны для партий с более значительной средней массой. Например, у молоди на Таранайском ЛРЗ перед выпуском в 2016 году масса варьировала в диапазоне от 181 до 401, при этом 50% рыб варьировала в незначительном диапазоне от 260 до 320 мг (Рис. 10А). Несколько более длинные размерные ряды были на других заводах при большей средней массе мальков. Так, на ЛРЗ Бахура диапазон между наименьшим и наибольшим значением массы тела варьировал от 191 до 547 мг (Рис. 10Б), а на Лесном ЛРЗ – от 182 до 563 мг (Рис. 10В). Однако и в этих случаях масса 56%-ов всех рыб варьировала от 281 до 380, т.е. в диапазоне всего 100 мг.

При анализе размерных рядов заводской молоди, выявляется еще одна очень важная закономерность, которую необходимо обсудить особо. Прежде чем сделать это отметим, что, если всю дикуую молодь мы измеряли и взвешивали сами, то данные по заводской молоди в 2016 году это данные биоанализов, которые в нашем присутствии делали рыбоводы перед выпуском. В 2017 году мы измеряли и взвешивали заводских рыб самостоятельно. Мы обратили внимание на следующий факт. По мере увеличения средней массы тела увеличивалась и масса наиболее крупных особей, например, на ЛРЗ Таранайский при средней массе в 248,4 мг, масса многих рыб была больше 300 и как исключение 400 мг; на ЛРЗ Лесной при средней массе 306,8 мг масса более 300 мг была у большинства мальков. При этом масса многих мальков была более 400 и даже 500 мг. Однако при этом в выборках по прежнему оставались особи меньше 180 мг (Табл. 3; Рис. 9Г, Д).

Таким образом по мере роста заводской молоди, абсолютно естественным оказывается присутствие в выборках рыб, взятых для анализа, особей с индивидуально пониженным темпом роста и, соответственно, меньшей массой тела. В этой связи следует пересмотреть подход, при котором при приеме рыбоводной продукции, не зачитывается молодь меньше определенной массы, что, фактически, стимулирует рыбоводов исключать из анализа экземпляры меньше определенной массы.

Таблица 3.

Размерно-массовая характеристика заводской молоди горбуши,
выпущенной в мае-июне 2016-2017 года

Дата анализа Выпуск или скат	Дата сбора	Длина рыб, L мм	Длина рыб, l мм	Масса рыб, мг
ЛРЗ Бахура	09.06.16	40,5 (34-48)	35,9 (30-44)	347,5 (191-547)
ЛРЗ Таранайский	30.05.16	38,2 (34-42)	34,5 (31-38)	284,8 (181-401)
	02.06.17	38,1 (34-45)	34,0 (30-39)	248,4 (150-404)
ЛРЗ Лесной	07.06.16	40,3 (35-48)	36,7 (31-45)	349,0 (182-563)
	06.06.17	39,2 (32-46)	34,3 (28-40)	306,8 (125-571)

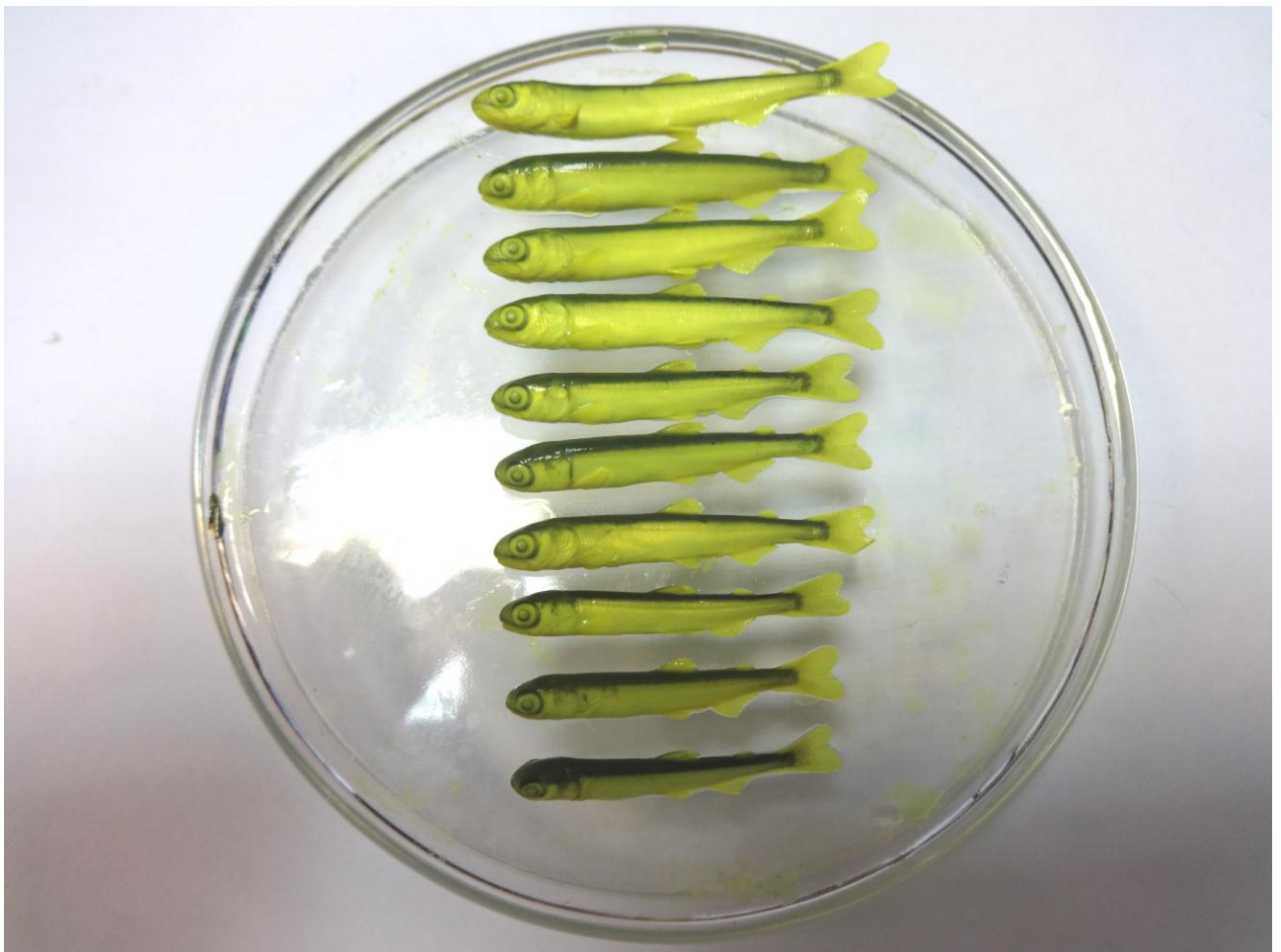


Рис. 9. Внешний вид молоди горбуши первой партии, выпущенной с Лесного ЛРЗ 6 июня 2016 года. Можно видеть вариацию по массе молоди от наименьшего до наибольшего значений.

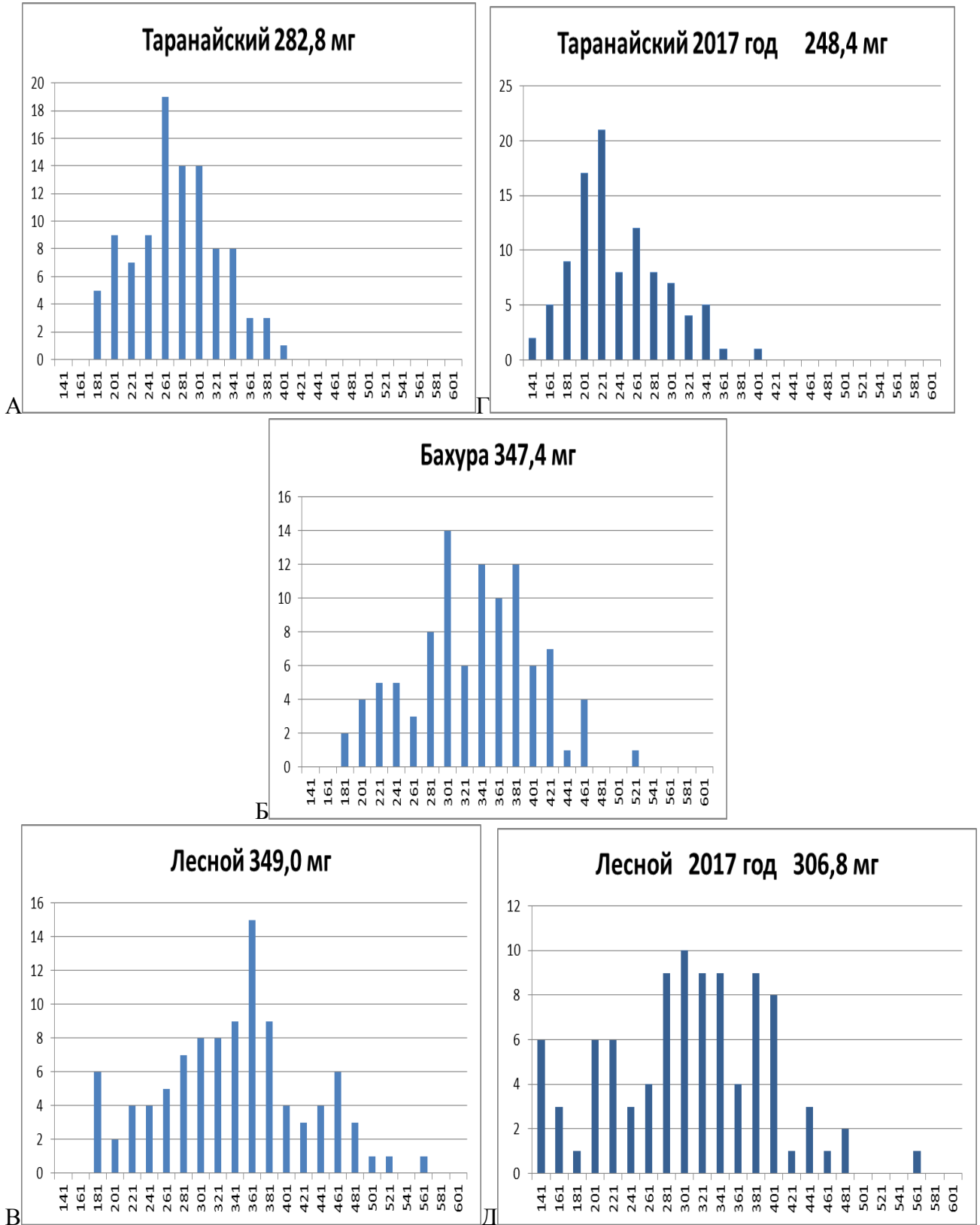


Рис. 10. Размерный ряд молоди горбуши первой партии перед выпуском с ЛРЗ Таранайский (А, Г), Бахура (Б) и Лесной (В, Д). По оси (x) масса рыб,мг; по оси (y) количество рыб, шт.

4.2. Оценка способности молоди к переходу в морскую воду по ее поведению

Хорошо известно, что готовность молоди лососей перейти в морскую воду можно определить по ее поведению. Мальки, находящиеся в процессе смолтификации, и уже способные самостоятельно регулировать водно-солевой баланс, при наличии выбора, между морской и пресной водой предпочитают именно морскую воду, что было показано, в том числе и на заводской молоди в Сахалинской области (Удалова, Феклов, 1996).

Поскольку дикие и заводские мальки существенно различались по массе тела – в среднем соответственно $200,43 \pm 1,49$ и $297,42 \pm 6,439$ мг, то мы провели опыты отдельно для произвольно взятых, мелких и крупных заводских мальков, которых выбирали визуально.

Так масса заводских мальков в разных опытах в среднем варьировала от 6115 до 8965 мг и для всех опытов составила 7423 мг. Мы видим, что масса этих рыб намного превышает массу мальков полученных в биологических анализах. Это объясняется тем, что в анализах измеряли массу уже «уснувших» рыбок, тогда как для опыта мы взвешивали их прижизненно, все 20 штук одновременно в объеме воды. При таком способе взвешивания, мы, разумеется, можем сравнивать массу рыб в разных группах, но должны учитывать, что вместе с мальками взвешивается и некоторый объем воды.

Реакция мальков от естественного нереста на предпочтение пресной или морской воды в разных опытах была сходной. Сразу после посадки в аквариум все мальки опускались на дно, начиная, впрочем, тестировать и пресную воду, поднимаясь к разделительной линии. Однако в каждый момент контроля положения мальков, через 1, 2, 3, 4 и 5 мин большая часть рыб оказывалась ниже разделительной линии, т.е. в морской воде. В опыте с наибольшим предпочтением морской воды в среднем только 1,2 особи в момент контроля находились выше разделительной линии, а в опыте с наименьшим предпочтением – 4,4 (Табл. 4).

Масса условно мелких заводских мальков в среднем варьировала от 5855 до 6375 мг, т.е. все равно была заметно выше, массы мальков от естественного нереста. Их реакция на предпочтение морской воды оказалась практически такой же, как и реакция диких мальков – при максимальном предпочтении – 1,0, при минимальном предпочтении – 4,4 особи оказались в момент контроля в пресной зоне (Табл. 4).

Масса произвольно взятых заводских мальков оказалась еще выше – в среднем варьируя от 6782 до 7675 мг. В одном из семи опытов мы отметили очень высокое предпочтение мальками пресной воды. В момент контроля в этом эксперименте – через 1, 2,

3, 4 и 5 мин выше контрольной отметки находилось соответственно 7, 9, 10, 14 и 14 особей, а в среднем 10,8. Таким образом, в этом опыте больше половины мальков предпочитали пресную воду. Однако данные этого эксперимента принципиально отличались от данных в других опытах для рыб произвольно взятой группы. В остальных опытах данные в разных опытах оказались очень похожими и в среднем только 2,2 особи предпочитали пресную воду (Табл. 4).

Масса искусственно отобранных крупных рыб при нашем способе взвешивания в среднем была наибольшей – от 8113 до 9656 мг. Среди крупных рыб в среднем 5,6 особей предпочитали пресную воду. В одном опыте данные сильно отличались от остальных – 6,6,7,10,12 особей находились выше разделительной линии. Подобная ситуация наблюдалась и у заводской молодежи, отобранной случайным образом (Табл. 4)

Таблица 4.

Оценка способности молодежи к переходу
в морскую воду по ее поведению

Группа	Номер Опыта	Масса рыб, 20 шт – 1 шт, мг	Минут после начала опыта					Среднее за 5 мин
			1	2	3	4	5	
Дикая	1	4844–242,2	2	4	5	6	5	4,4
	2	5206–260,3	2	1	1	1	1	1,2
	3	4781–239,1	1	2	2	3	2	2,0
	Среднее	4944–247,2	1,7	2,3	2,7	3,3	2,7	2,5±0,26
Заводская мелкие	1	6116–305,8	3	4	4	6	5	4,4
	2	5855–292,8	2	2	4	2	3	2,6
	3	6375–318,75	0	1	1	1	2	1,0
	Среднее	6115–305,8	1,7	2,3	3,0	3,0	3,3	2,7±0,3
Заводская случайные	1	6782–339,1	3	2	2	2	3	2,4
	2	7675–383,8	7	9	10	14	14	10,8
	3	7106–355,3	2	2	1	1	4	2,0
	Среднее	7188–359,4	4,0	4,3	4,3	5,7	7,0	5,1±0,57
Заводская крупные	1	9656–482,8	3	5	6	6	10	6,0
	2	8113–405,7	6	6	7	10	12	13,7
	3	8315–415,8	1	3	2	3	4	2,6
	Среднее	8965–448,3	3,3	4,7	5,0	6,3	8,7	5,6±0,91

Обобщая полученные данные, мы можем заключить, что данные, полученные в ходе поведенческого эксперимента показывают зависимость готовности к переходу в морскую воду от размера тела, так как в экспериментах, где средняя масса рыб была более близка,

результаты эксперимента были схожи (среди диких и мелких заводских мальков в среднем 2,6 готовы к переходу, среди отобранных случайным образом и крупных это значение 5,1 и 5,6 соответственно).

4.3. Сравнительная характеристика форменных элементов крови у молоди горбуши после помещения в морскую воду

К настоящему времени в литературе накоплены многочисленные данные о состоянии и динамике форменных элементов крови у молоди тихоокеанских лососей. По данным многих авторов изменения размеров эритроцитов (набухание и сжатие), изменения скорости гемопоэза (появление большого количества незрелых форм эритроцитов в периферической крови), появление атипичных форм эритроцитов (безъядерных, amitotических и т.п.) в совокупности с увеличением количества нейтрофилов и тромбоцитов свидетельствуют о стрессорной реакции организма. Это могут быть как различные заболевания и токсические воздействия, так и изменения окружающей среды, например, изменение солености (Богоблюбова и др., 1998; Калинина, 1999; Феклов и др., 2000).

Первоначально мы оценили состояние форменных элементов крови у дикой молоди горбуши, отловленной в ходе ската в реке Очепуха и заводской молоди, исследованной на Лесном ЛРЗ непосредственно перед выпуском. Мы обнаружили картины, вполне характерные для молоди этого вида (Житенева и др., 1989; Изергина, Изергин, 2014; Иванова, 1983). Среди эритроцитов (Рис.11А) как исключение встречались клетки в состоянии amitotического деления (Рис.11Б) и было немного молодых форм эритроцитов, отличающихся относительно крупным ядром и небольшим объемом розовато окрашенной цитоплазмы (Рис. 11В). У всех особей можно было видеть тромбоциты (Рис. 11В и Г). Среди лейкоцитов преобладали лимфоциты (Рис. 11Д) и нейтрофилы, отличающиеся разделенным на сегменты ядром (Рис. 11Е). Моноциты встречались очень редко и не у всех рыб, а макрофаги присутствовали, как редчайшее исключение.

Сравнивая состояние форменных элементов крови у дикой и заводской молоди, отметим, что число зрелых эритроцитов – в среднем соответственно 94,1 и 92,1, а также их диаметр – 12,53 и 12,42 мкм у тех и других практически не различались (Табл. 4). Число тромбоцитов и лейкоцитов также было сходным. Среди лейкоцитов преобладали лимфоциты доля которых составила в среднем 75,1 и 78,5 у диких и заводских рыб соответственно (Табл.

5). Число нейтрофилов, казалось бы, различалось более существенно, однако большая вариабельность этих данных сделала эти различия не достоверными.

На втором этапе работы, мы провели эксперимент, в ходе которого поместили дикую и заводскую молодь горбуши в морскую воду и через 3, 6, 12, 24, 48 и 72 часов исследовали изменения в состоянии форменных элементов крови. Отметим при этом, что молодь обеих групп была помещена в морскую воду сразу, без предварительной акклимации; в ходе всего эксперимента гибели дикой и заводской молоди не отметили.

Обобщая все полученные данные, мы можем заключить, никаких изменений в размерах эритроцитов мы не обнаружили. Доля молодых и зрелых форм эритроцитов также была одинаковой у диких и заводских мальков и на протяжении всего эксперимента не изменялась ни у тех, ни у других. Причем доля зрелых форм эритроцитов была высокой – от 95 до 97% (Табл. 6). Это свидетельствует о том, что вывода молодых форм эритроцитов из «депо» крови после помещения мальков в морскую воду не наблюдали. Клетки «белой крови» были практически исключительно представлены лимфоцитами. Моноциты и сегментоядерные нейтрофилы встречались исключительно редко и не у всех рыб (т.е. при нашей системе подсчета, эти клетки не попадали в анализ). Именно поэтому лейкоциты не подразделяли на группы.

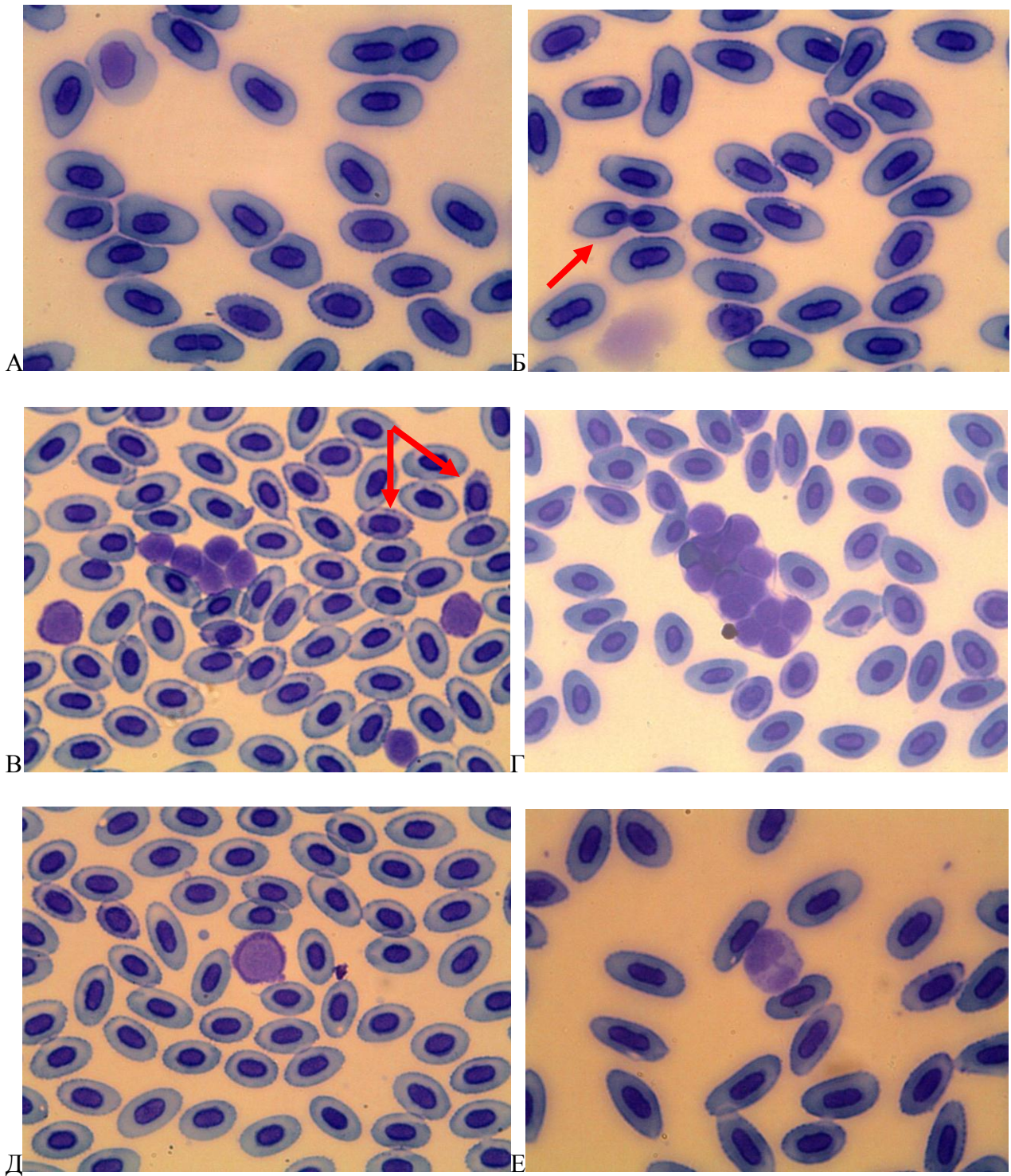


Рис. 11. Состояние форменных элементов крови у молоди горбуши первой партии в период выпуска с Лесного ЛРЗ. Видны характерные для молоди лососей зрелые эритроциты (А), эритроциты в состоянии amitotического деления (Б, стрелка) и молодые эритроциты (В, стрелки), с характерным для них относительно крупным ядром и небольшим объемом розовато окрашенной цитоплазмы. Группа тромбоцитов – безъядерных сферических красных пластинок крови (В, в центре) и образование ими тромба (Г). Клетки лейкоцитарного ряда – лимфоцит (Д, в центре) и сегментоядерный нейтрофил (Е, в центре).

Число лейкоцитов и тромбоцитов у рыб исходного состояния было примерно одинаковым, как у диких рыб, так и у заводских. Через 6 и 12 часов число лейкоцитов у заводских рыб повысилось и, соответственно, их доля возросла, превысив долю тромбоцитов в два раза. Однако уже через сутки после начала воздействия доля лейкоцитов у заводских рыб уменьшилась, а доля тромбоцитов, соответственно, возросла. Точно такое же изменение через сутки после начала воздействия наблюдали и у диких рыб. Впрочем, уже через 2 и 3-е суток от начала опыта доля лейкоцитов и тромбоцитов у диких и заводских рыб оказалась вновь сходной (Табл. 6).

Таблица 5.

Гематологическая характеристика дикой молодежи горбуши, выловленной в реке Очепуха в период ската и заводской молодежи первой партии перед ее выпуском с Лесного ЛРЗ

Дикие, Заводские	Диаметр эритро- цитов, мкм	Число зрелых эритроцитов, %	Лейкоцитарная формула (число), %			
			Лимфо- циты	Моно- циты	Нейтро- филы	Тромбо- циты
Дикие	12,53 ±0,19 11,75-14,05 CV=4,8%	94,1 ±0,9 87,8-97,6 CV=2,1%	75,1 ±5,9 47,7-98,1 CV=23,5%	0-5,3	6,21 ±2,08 1,9-11,1 CV=58,1%	15,5 ±5,1 0,1-44,3 CV=73,4%
Заводские	12,42 ±0,08 12,05-12,95 CV=2,8%	92,1 ±1,7 83,5-99,3 CV=5,8%	78,5 ±3,2 61,2-90,9 CV=12,1%	0-6,3	2,49 ±1,19 0-12,5 CV=152,6%	17,4 ±3,8 2,3-38,1 CV=66,1%

Гематологическая характеристика дикой и заводской молоди горбуши,
после помещения в морскую воду

Часов от начала опыта	Число зрелых эритроцитов, %	Диаметр эритроцитов, мкм		Число, %	
		Большой	Малый	Лейкоцитов	Тромбоцитов
ДИКИЕ					
0	95,8±0,3	14,6 (13,7-15,6)	9,1 (8,8-9,6)	51,2	48,8
3	96,2±0,3	14,7 (13,7-15,7)	9,2 (9,1-9,5)	42,0	58,0
6	95,1±0,5	14,7 (14,2-15,1)	9,2 (8,7-9,7)	32,9	67,1
12	95,6±0,9	14,3 (13,9-14,8)	8,8 (8,5-9,2)	58,8	41,2
24	94,8±0,9	15,2 (14,7-16,1)	9,4 (9,1-9,7)	41,2	58,8
48	95,3±1,0	14,1 (13,4-14,6)	9,0 (8,4-9,6)	54,0	46,0
72	95,4±0,5	14,3 (13,6-15,2)	9,3 (9,0-9,8)	47,3	52,7
ЗАВОДСКИЕ					
0	96,2±0,8	14,9 (14,1-15,7)	9,4 (9,0-9,7)	49,3	50,7
3	95,8±0,7	15,3 (14,7-16,1)	9,7 (9,6-9,8)	43,7	56,3
6	97,0±0,6	15,3 (15,2-15,4)	9,4 (9,1-9,9)	65,5	34,5
12	95,9±0,3	15,1 (14,3-16,4)	9,6 (9,1-10,2)	69,0	31,0
24	95,5±0,5	14,6 (14,0-15,0)	9,8 (9,7-10,0)	29,0	71,0
48	96,3±0,5	15,1 (14,8-15,5)	9,9 (9,3-10,6)	50,0	50,0
72	96,2±0,3	14,5 (14,0-15,1)	9,6 (9,0-10,1)	48,7	51,3

4.4. Морфофизиологический анализ состояния комплекса внутренних органов у молоди горбуши перед ее выпуском с рыбоводных заводов и в ходе естественного ската

Анализируя состояние комплекса внутренних органов в первую очередь отметим, что у всех мальков горбуши от естественного нереста в период ската сохраняется остаток желточного мешка, объем которого у разных особей может принципиально различаться. У одних рыб объем остаточного желтка занимает едва ли не половину поперечного среза через комплекс внутренних органов (Рис. 12А). У других он заметно меньше, составляет 20-40% площади на поперечных срезах через комплекс внутренних органов однако по-прежнему хорошо виден визуально (Рис. 12Б). У третьих особей он может быть не замечен невооруженным глазом и видимым только после гистологической обработки (Рис. 12В, Г).

Состояние кардиального отдела желудка было характерно для непитающейся молоди. Анатомически этот отдел желудка был сформирован, а складки высокими; площадь просвета желудка у разных особей могла существенно варьировать (Рис. 13А, Б, В). В основании складок кардиального отдела желудка можно было видеть просветы анатомически сформированных пищеварительных желез (Рис. 13Г). Интересно отметить следующий факт. В ходе гистоморфологического исследования ни у одной особи мы не обнаружили пищи в пищеварительном тракте. Однако, у некоторых особей кардиальный отдел желудка был расширен, а складки расправлены, так, как это характерно для активно питающейся молоди (Рис. 13Д, Е). Пищу у таких рыб мы также не обнаружили, однако анатомическое состояние желудка и в особенности пищеварительного эпителия указывало на то, что эти рыбы активно питались в пресной воде.

Пилорический отдел желудка (Рис. 14А), пилорические придатки и «ампула» (передний расширенный отдел) средней кишки (Рис. 14Б) также были анатомически сформированы и функционально готовы к переходу на внешнее питание. Об этом, безусловно, свидетельствовали слизевые клетки, расположенные в составе пищеварительного эпителия в складках ампулы (Рис. 14В). Слизевые клетки присутствовали также в составе складок пищеварительного эпителия пилорических придатков (Рис. 14Б).

Особое внимание следует уделить состоянию печени (Рис. 15). Хорошо известно, что это многофункциональный орган, являющийся одновременно важнейшим элементом нескольких систем организма: пищеварительной, репродуктивной, выполняя функцию детоксикации и др. В литературе часто поднимается вопрос об «ожирении» печени, как

свидетельстве несбалансированного питания, а также о степени васкуляризации (насыщенности кровеносными сосудами) печеночной паренхимы, как свидетельстве неблагоприятных условий содержания. Исследовав на гистологическом уровне состояние печени почти 200 мальков мы отметили чрезвычайно различные варианты ее клеточной организации. Мы выявили многочисленных мальков, у которых печень отличалась высокой степенью васкуляризации (Рис. 15А), а также рыб с большим содержанием жира в печеночной паренхиме (Рис. 15В).

К моменту ската молоди от естественного нереста у всех особей уже завершился процесс дифференцировки пола, который, как было отмечено ранее у молоди горбуши проходит с инверсией. В яичниках у абсолютного большинства рыб уже закончилось формирование единственной генерации сходных по размеру ооцитов периода превителлогенеза (Рис. 15А, Б) так, как это характерно для нерестящихся один раз в жизни тихоокеанских лососей (Зеленников, 2003). Клетки более ранних этапов развития – гонии и ооциты периода ранней профазы мейоза (Рис. 15Г) присутствовали в гонадах очень редко. Семенники представляли собой малодифференцированные половые железы, фонд половых клеток в которых был представлен единичными гониями (Рис. 15В).

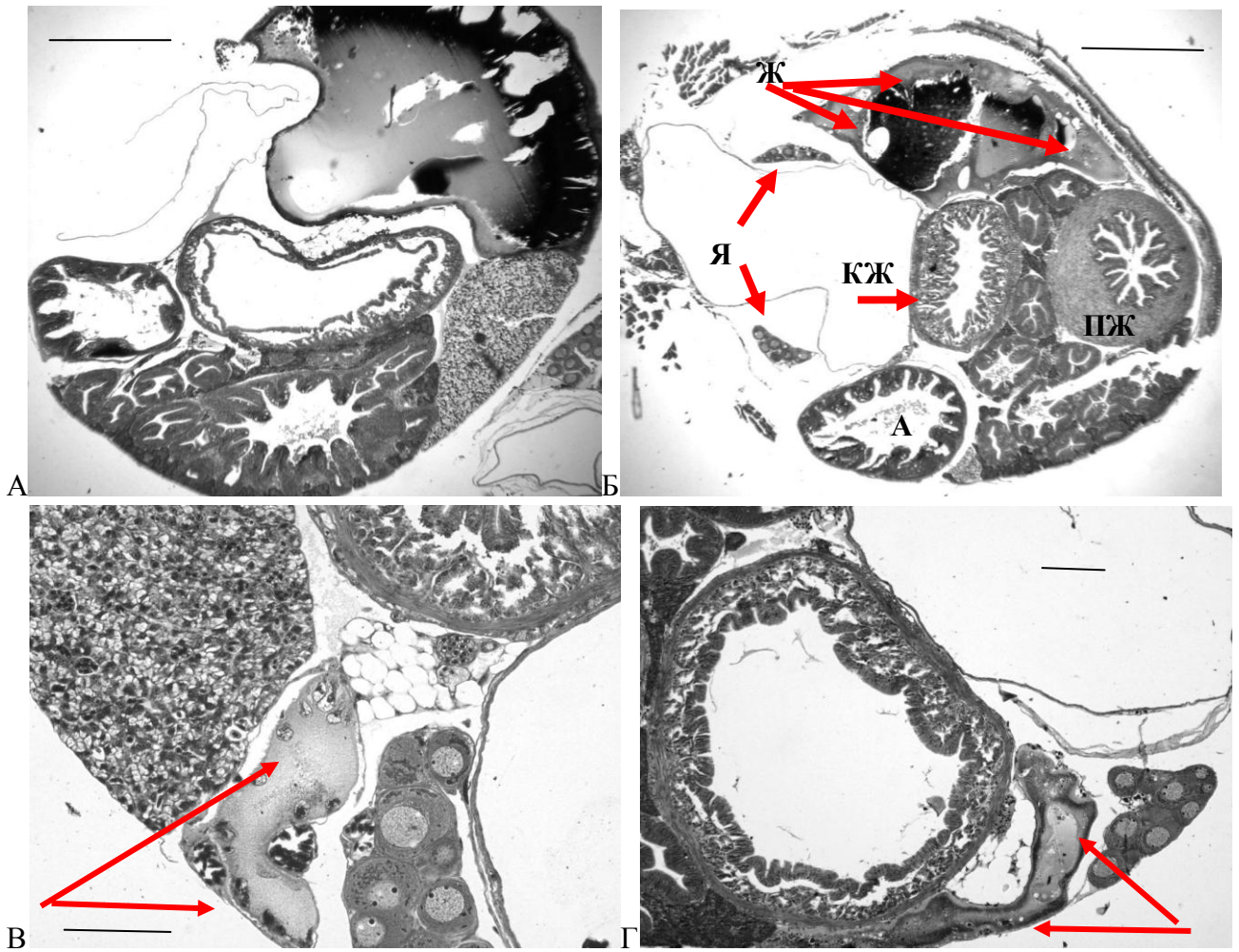


Рис. 12. Состояние комплекса внутренних органов у молоди горбуши, выловленной в реке Таранай (А) и Бахура (Б, В, Г). На фотографиях видны остатки желтка (Ж) в сравнительно большом (А, Б) и не значительном объеме (В, Г стрелки). Поперечный срез через комплекс внутренних органов (Б). Можно видеть общее расположение: кардиального (КЖ) и пилорического (ПЖ) отделов желудка, «ампулы» (А) – передней расширенной части средней кишки; по обоим сторонам плавательного пузыря видна пара яичников (Я). Шкала = 1 мм (А, Б), 0,1 мм (В, Г).

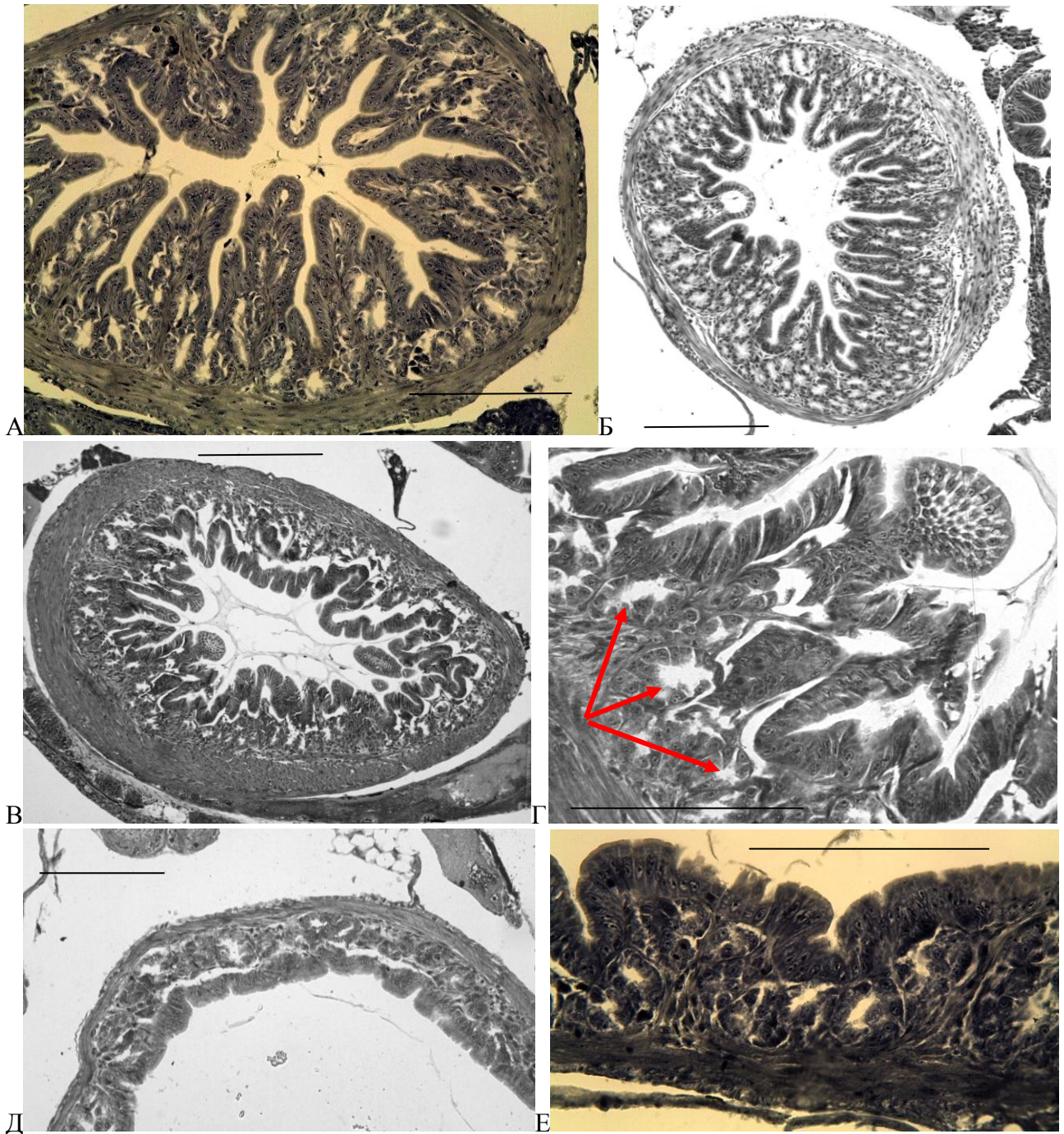


Рис. 13. Поперечный срез через кардиальный отдел желудка у молоди горбуши, пойманной в реках Бахура (А, Е), Таранай (Б) и Очепуха (В, Г, Д). Представлена различная высота складок пищеварительного эпителия. Стрелками указаны просветы пищеварительных желез в основании складок кардиального отдела желудка. Шкала = 0,1 мм.

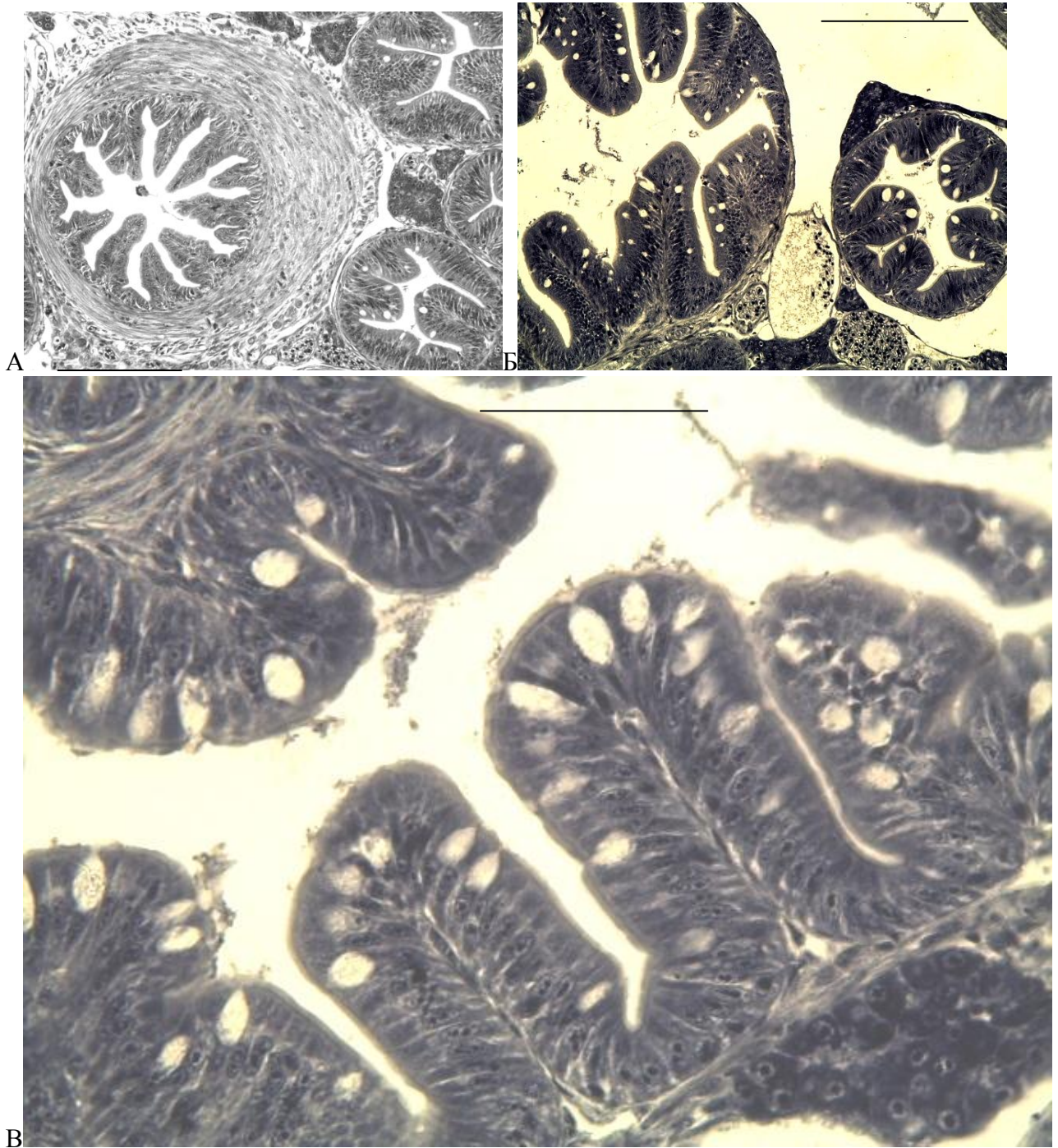


Рис. 14. Поперечный срез через пилорический отдел желудка (А) и ампулу – расширенную переднюю часть средней кишки у молоди горбуши, пойманной в реке Бахура (А, В) и Очепуха (Б). Видны высокие складки пищеварительного эпителия в желудке и многочисленные слизевые клетки в ампуле и а эпителии пилорических придатков. Шкала = 0,1 мм (А, Б), 0,05 мм (В).

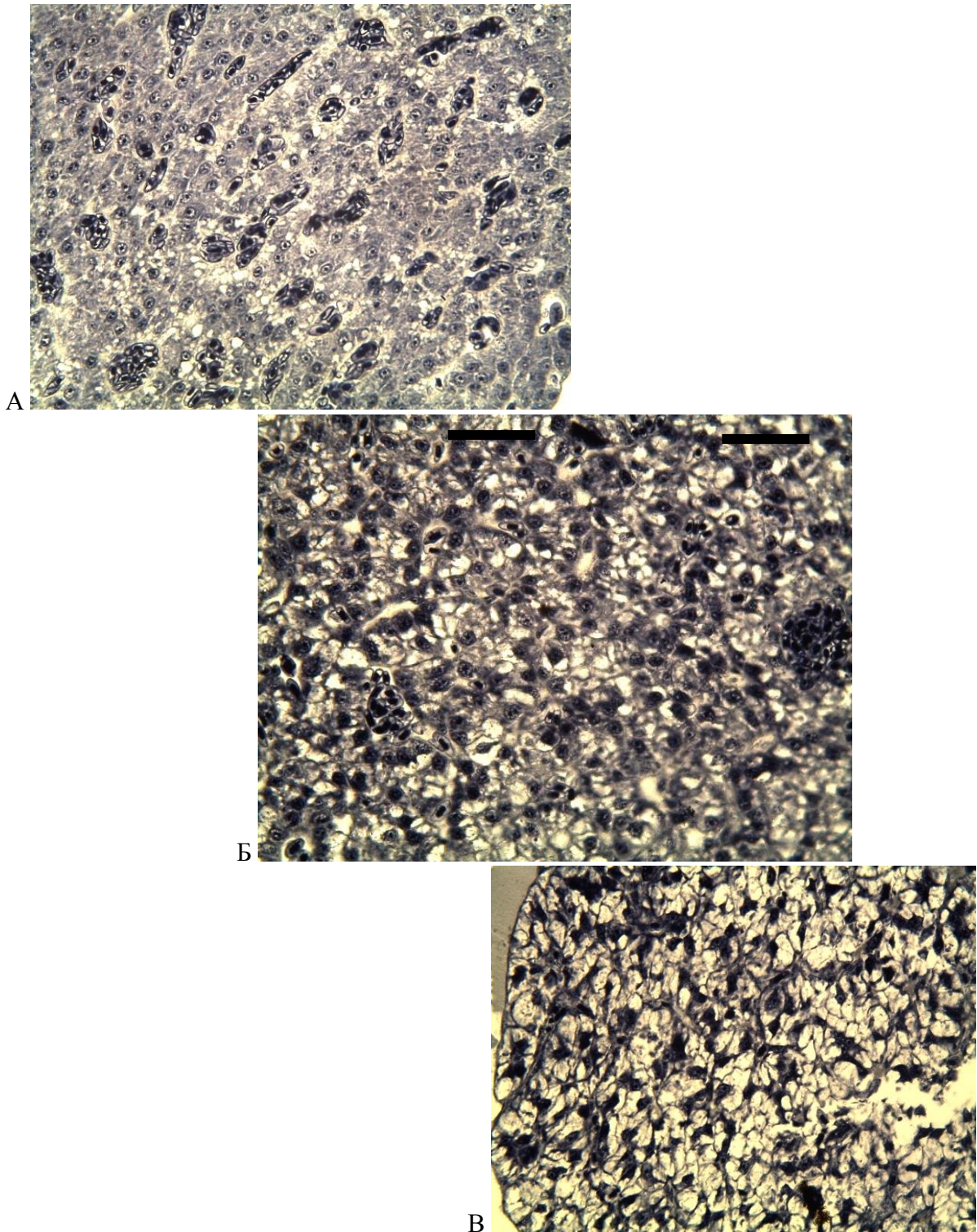


Рис. 15. Состояние печени у молоди горбуши, пойманной в реке Бахура (А, Б) и Таранай (В). Можно видеть высокую насыщенность ткани печени кровеносными капиллярами (А) и разную степень отложения жира (Б, В). Шкала = 0,05 мм



Рис. 15. Состояние гонад (B-E) у молоди горбуши, пойманной в реках Бахура (A), Очепуха (Б, В) и Таранай (Г). Можно видеть характерное состояние яичников (А, Б) и семенника окруженного остатком желточного мешка (В). Помимо ооцитов периода превителлогенеза в яичниках можно видеть половые клетки более ранних этапов развития – ооциты периода ранней профазы мейоза (Г, стрелки). Шкала = 0,1 мм

Анализируя состояние заводской молоди, мы обнаружили остаток желточного мешка у некоторых рыб. Первоначально это не вызвало удивления. Поскольку у ряда мальков от естественного нереста присутствовал действительно большой запас желточного мешка, то представлялось естественным, что и у некоторых заводских рыб после периода кормления он в небольшом объеме также есть. Однако более тщательное исследование позволило обнаружить остаток желточного мешка у все большего числа заводских рыб и, наконец, прийти к заключению, что он присутствует абсолютно у всех заводских рыб при выпуске со всех рыбоводных заводов. Вопрос лишь в том, что надо правильно определить место его локализации и в процессе микроскопической обработки «выйти» на этот участок.

Оценивая объем желтка, следует учесть о его протяженной конфигурации, и о том, что поперечные срезы через комплекс внутренних органов перерезают остаток желтка поперек, скрывая его истинный объем.

Запас желтка локализован между гонадой, печенью и кардиальным отделом желудка, а при уменьшении его объема только между гонадой и печенью (Рис. 16, 17). Остаток желтка у мальков присутствовал не только у тех особей, масса которых была сравнительно небольшой, но и у тех рыб масса которых перед выпуском была наибольшей, составляя 500-550 мг.

Состояние кардиального отдела желудка у мальков на всех заводах свидетельствовало об их активном питании. Его стенки были широко растянуты, а складки пищеварительного эпителия расправлены. Различие было только в количестве пищи, которое в момент фиксации присутствовало в желудке. У отдельных рыб можно было видеть целые гранулы корма (Рис. 18А); очевидно рыб кормили непосредственно перед фиксацией, у других – массу полупереваренного корма (Рис. 18Б, В). У третьих, корм в желудке отсутствовал, что свидетельствовало о фиксации рыб утром до начала их кормления. Однако и у таких мальков стенки желудка были широко растянуты, желудочные складки расправлены, а желудочные железы функционально активны, о чем свидетельствовали их широкие просветы (Рис. 18Г, Д).

В отличие от кардиального, пилорический отдел желудка, имеющий толстые мускульные стенки, оказывается растянутым только при наличии значительного количества пищи (Рис. 19А, Б). При отсутствии пищи даже у активно питающейся молоди стенки этого отдела желудка были плотно сжаты, а внутренние складка эпителия практически полностью скрывали внутренний просвет (Рис. 19В). Состояние средней кишки у заводской молоди, а также состояние почки (Рис. 20) свидетельствовало об их активном функциональном

состоянии. В ампуле средней кишки присутствовали не только слизевые клетки, как у дикой молоди. Концы складок пищеварительного эпителия были буквально «вспенены» от обилия секрета (Рис. 20А, Б).

В печени количество жирового компонента, который «вымывается» спиртами в ходе гистологической обработки и о наличии которого свидетельствуют пустоты на микрофотографиях гистологических срезов (Рис. 21А), было крайне невелико.

Как и у диких особей, у заводских рыб к моменту выпуска у самок также была сформирована единственная генерация сходных по размеру и состоянию ооцитов периода превителлогенеза (Рис. 22А). Ооциты находились на II ступени, о чем свидетельствовали тонко окрашенные элементы циркумнуклеарного комплекса в цитоплазме. Половые клетки более ранних этапов развития (Рис. 22 Б) в яичниках можно было встретить, как редчайшее исключение.

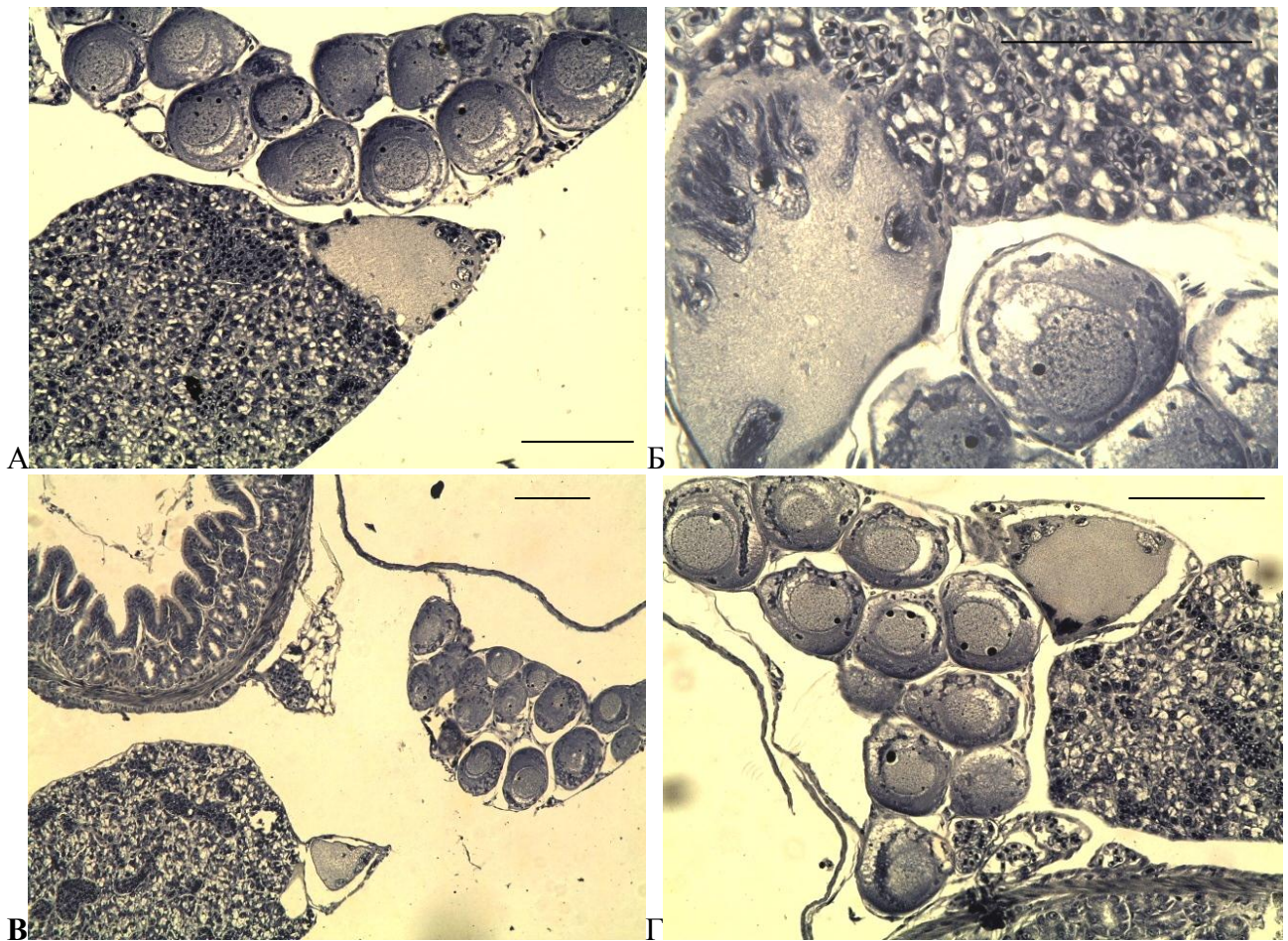


Рис. 16. Характерное расположение остатка желточного мешка между яичником и участком печени у мальков горбуши перед выпуском на ЛРЗ Бахура при массе 240 мг (А), 276 мг (Б), 316 (В) и 512 мг (Г). Шкала = 0,1 мм.

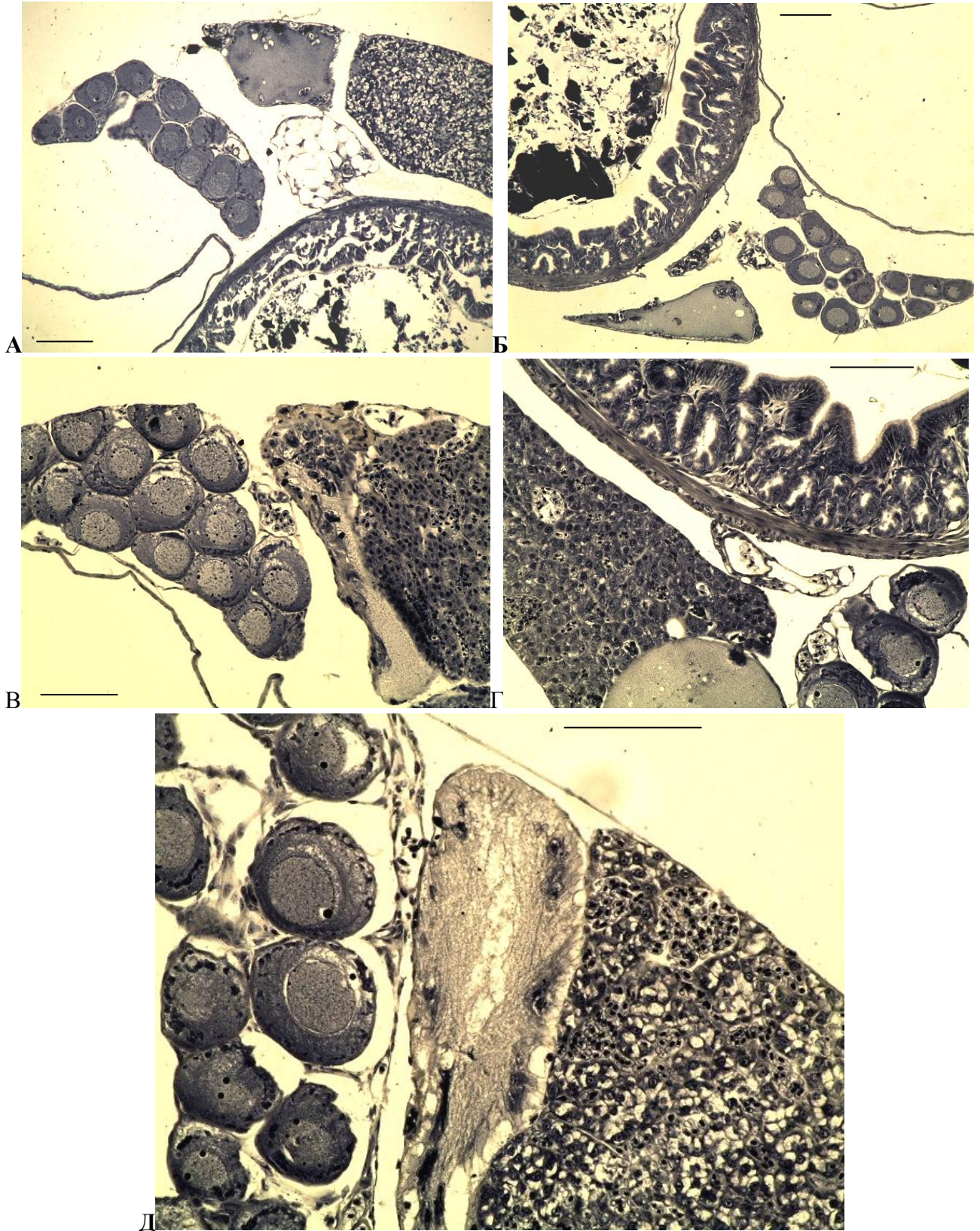


Рис. 17. Характерное расположение остатка желчного мешка между яичником и участком печени у мальков горбуши перед выпуском на Лесном ЛРЗ при массе 237 мг (А), 316 мг (Б), 379 мг (В), 412 мг (Г) и 543 мг (Д). Шкала = 0,1 мм.

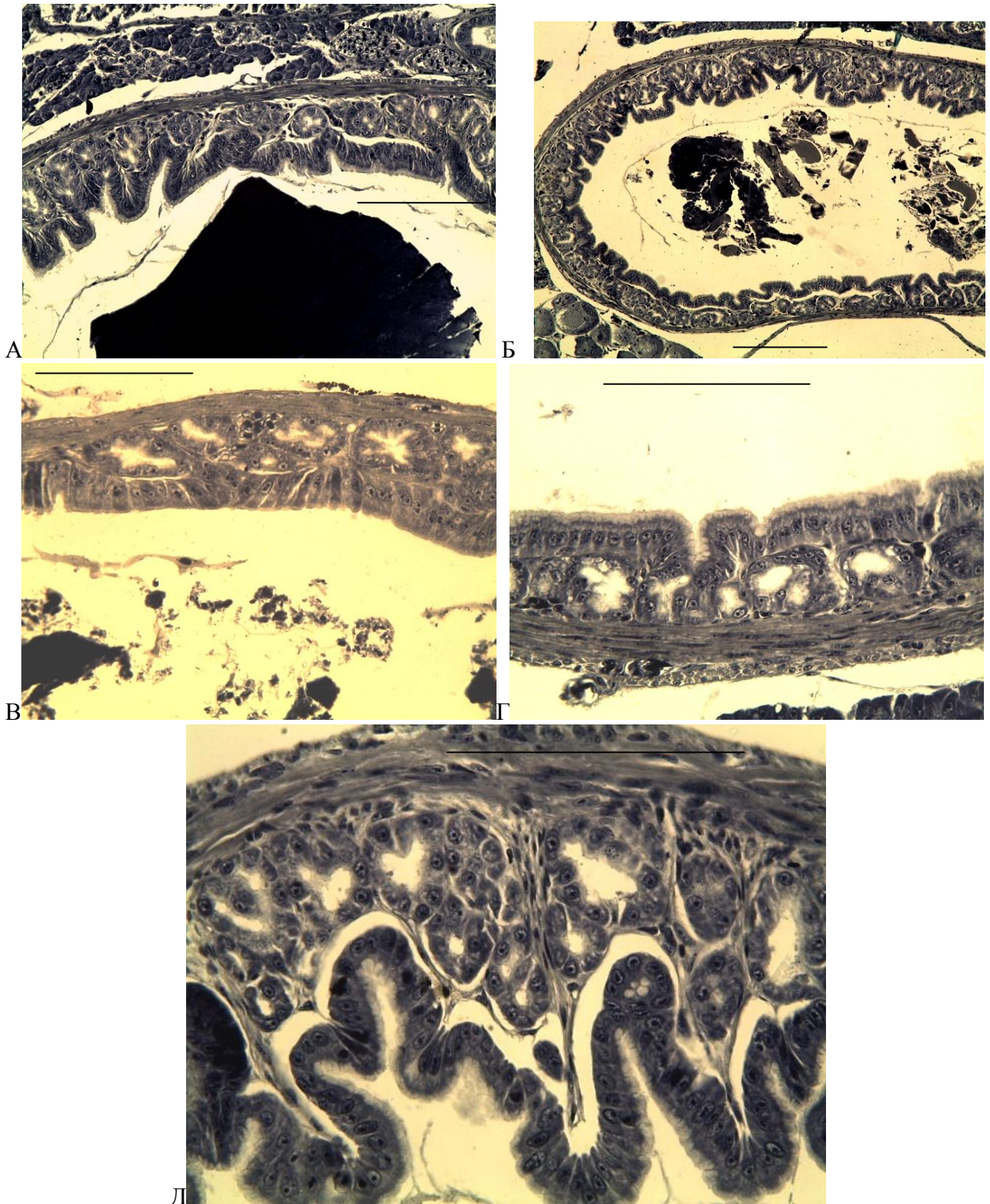


Рис. 18. Состояние кардиального отдела желудка у молоди горбуши первой партии перед выпуском с Лесного ЛРЗ при различном объеме пищи. Пояснение в тексте. Можно видеть максимально растянутые стенки и расправленные складки пищеварительного эпителия. Шкала = 0,1 мм.

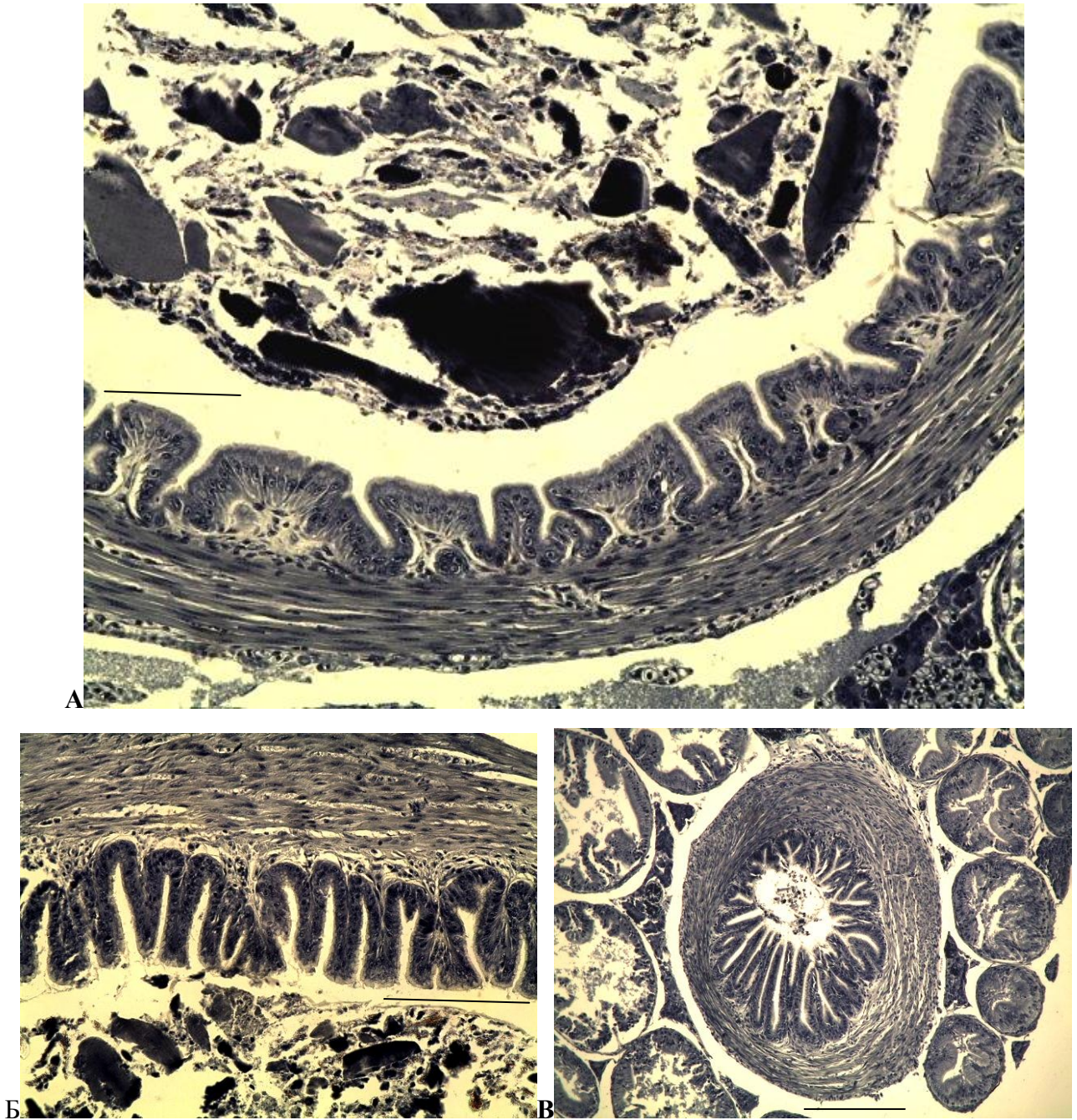


Рис. 19. Состояние пилорического отдела желудка у молоди горбуши первой партии перед выпуском с ЛРЗ Бахура (А) и Лесной (Б, В). Растяжение мускульной стенки этого отдела наблюдается только при наличии значительного количества пищи. Шкала = 0,05 мм (А, Б), 0,1 мм.

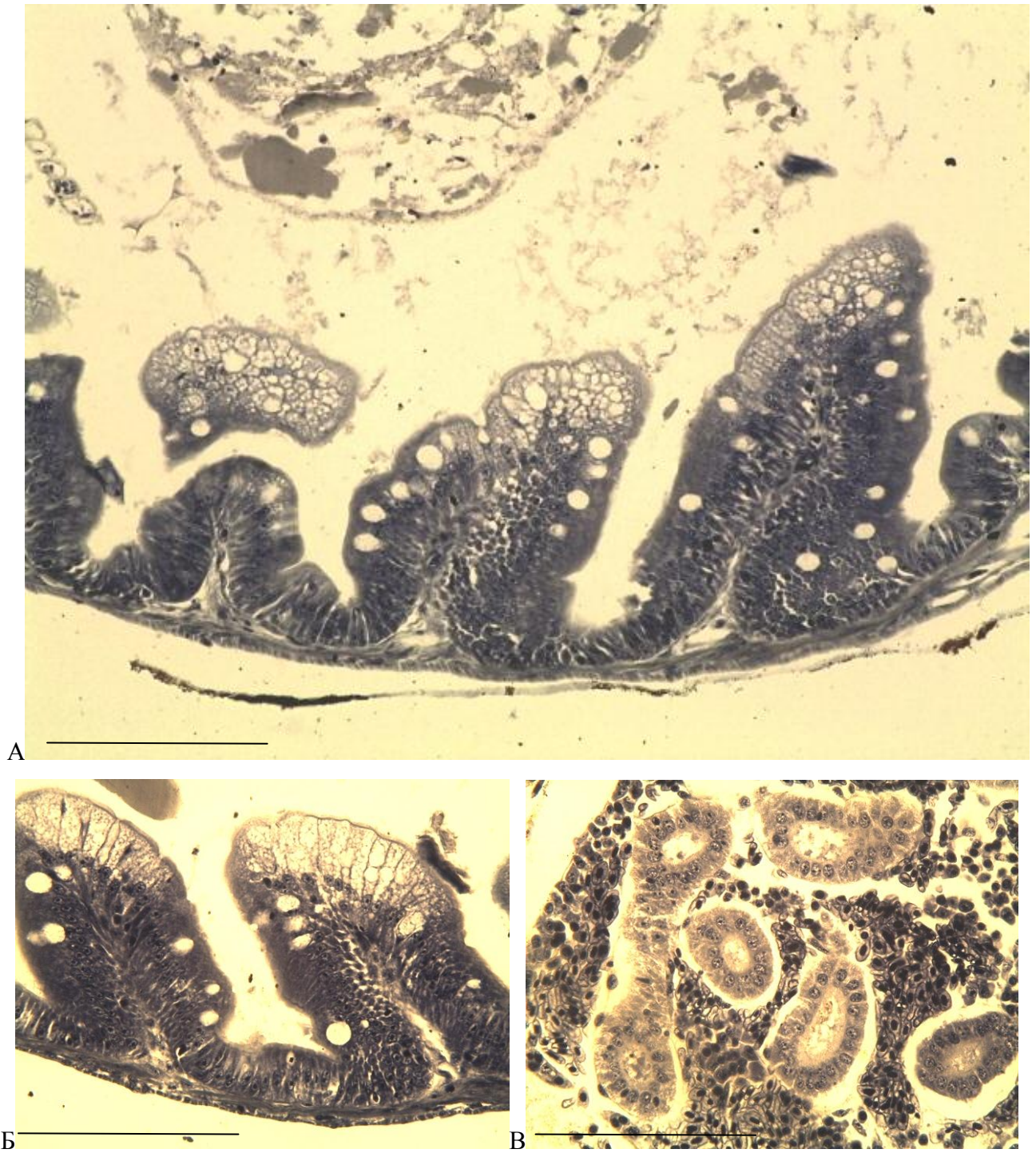
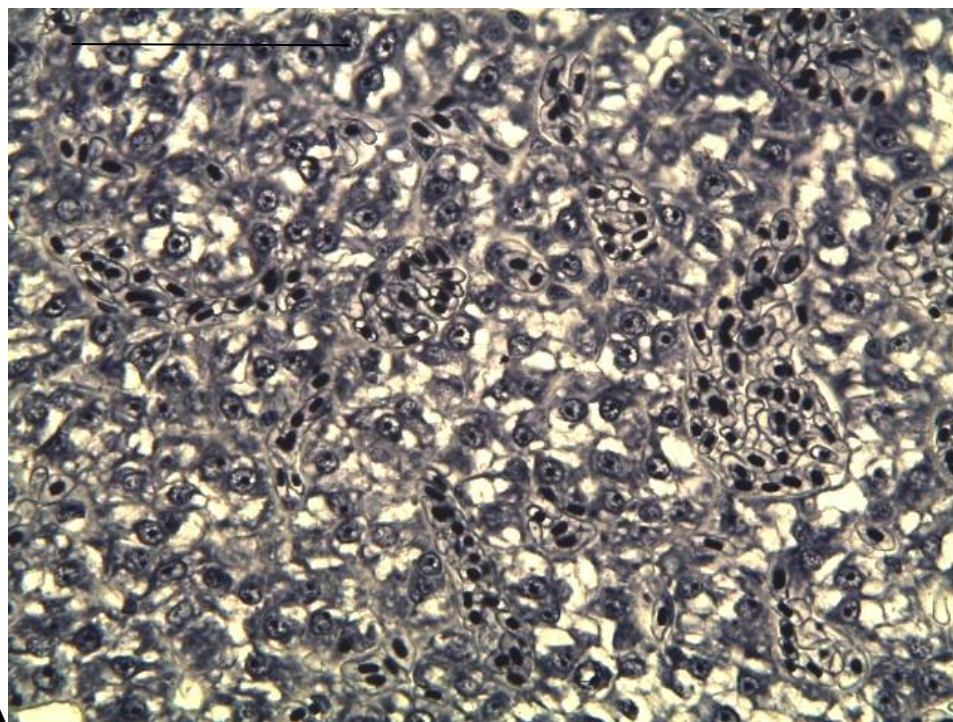
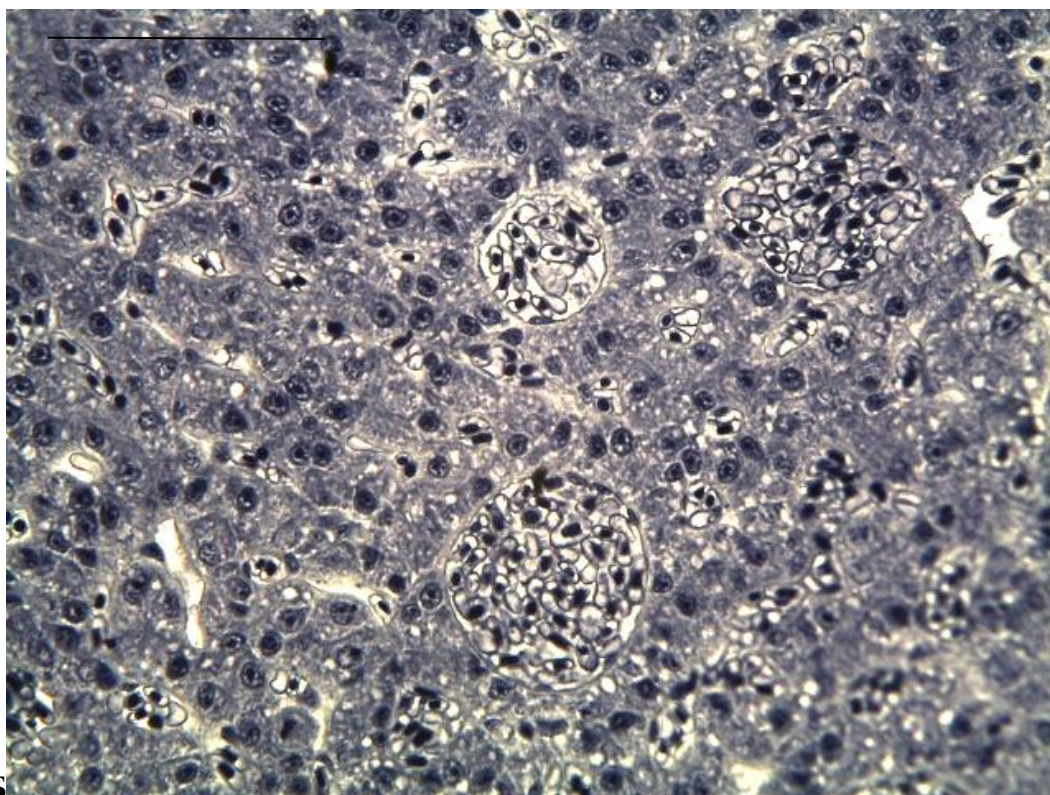


Рис. 20. Состояние складок пищеварительного эпителия в «ампуле» средней кишки у мальков горбуши перед выпуском на ЛРЗ Бахура (А, Б). Большое количество слизи в эпителиальных клетках свидетельствует о высокой функциональной активности. Состояние почечных канальцев у малька горбуши на ЛРЗ Лесной (В). Шкала = 0,05 мм.



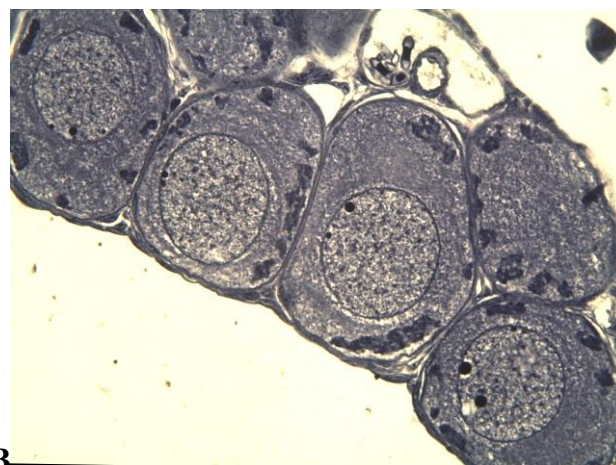
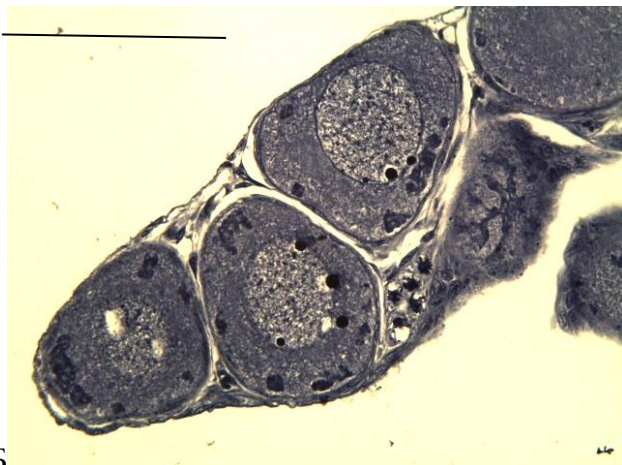
А



Б

Рис. 21. Состояние ткани печени у мальков горбуши перед выпуском на ЛРЗ Бахура (А) и Лесной (Б). Можно видеть различную степень насыщения печеночной паренхимы жировым компонентом.

А



Б

В

Рис. 22. Состояние яичников у мальков горбуши перед выпуском на ЛРЗ Бахура (А) и Таранайский (Б, В)

5. ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема выживания заводской молоди горбуши является актуальной в связи с оценкой эффективности работы рыбоводных заводов, а дискуссия по этой проблеме становится особенно острой в годы низкой численности производителей. Объективной трудностью при исследовании этой проблемы является абсолютная невозможность одинаково подсчитать численность заводской и дикой молоди. Если возможно подсчитать, а сейчас еще и пометить всю заводскую молодь горбуши, то, дикую молодь пометить нельзя. Экстраполяция же, которая применяется для оценки численности молоди от естественного нереста сначала в одной реке, а затем и на определенной территории, предусматривает ошибку, масштаб которой остается неизвестным.

Анализируя динамику массы у заводской молоди, мы выявили ее тесную зависимость с температурным режимом. Как и ожидалось, чем больше сумму градусо-дней набирала молодь перед выпуском с завода, тем больше в среднем у нее была масса тела. Однако здесь есть свои исключения. Поскольку горбушу воспроизводят на сравнительно холодноводных заводах (или при холодноводных режимах), то к началу кормления на многих заводах молодь набирает сходную сумму градусо-дней. Температурные различия же выявляются на завершающем этапе выращивания. А поскольку молодь лососей характеризуется экспоненциальным ростом (Самарский, 2005; Лапшина, 2017), то именно условия выращивания в течение последних 3-4 недель большей частью совпадающих с периодом кормления играют наиболее важную роль в увеличении массы тела.

Анализируя полученные данные, в первую очередь отметим два факта.

Во-первых, масса молоди от естественного нереста в разные годы несколько различалась – от 191,4 мг в реке Бахура до 223,7 мг в реке Очепуха, причем эти различия при объеме выборки в 100 экз были достоверными. Такие же различия по массе тела в среднем были обнаружены у молоди горбуши, пойманной в разных реках Сахалинской области и ранее (Зеленников, Федоров, 2005; Канидьев, 1966; Ландышевская, 1967).

Во-вторых, масса дикой молоди различалась и в одной реке, но в разные годы. Причину этого мы пока не знаем. Казалось бы, наиболее очевидной причиной является температура воды, значение которой из года в год также может несколько (существенно) варьировать. Однако данные литературы не подтверждают это предположение. Так, в 1998 году температура воды в реке Быстрая, и в целом в течение года, и в мае была заметно выше, чем в 1997 году (Рис. 23А). Однако это привело не к увеличению массы тела молоди

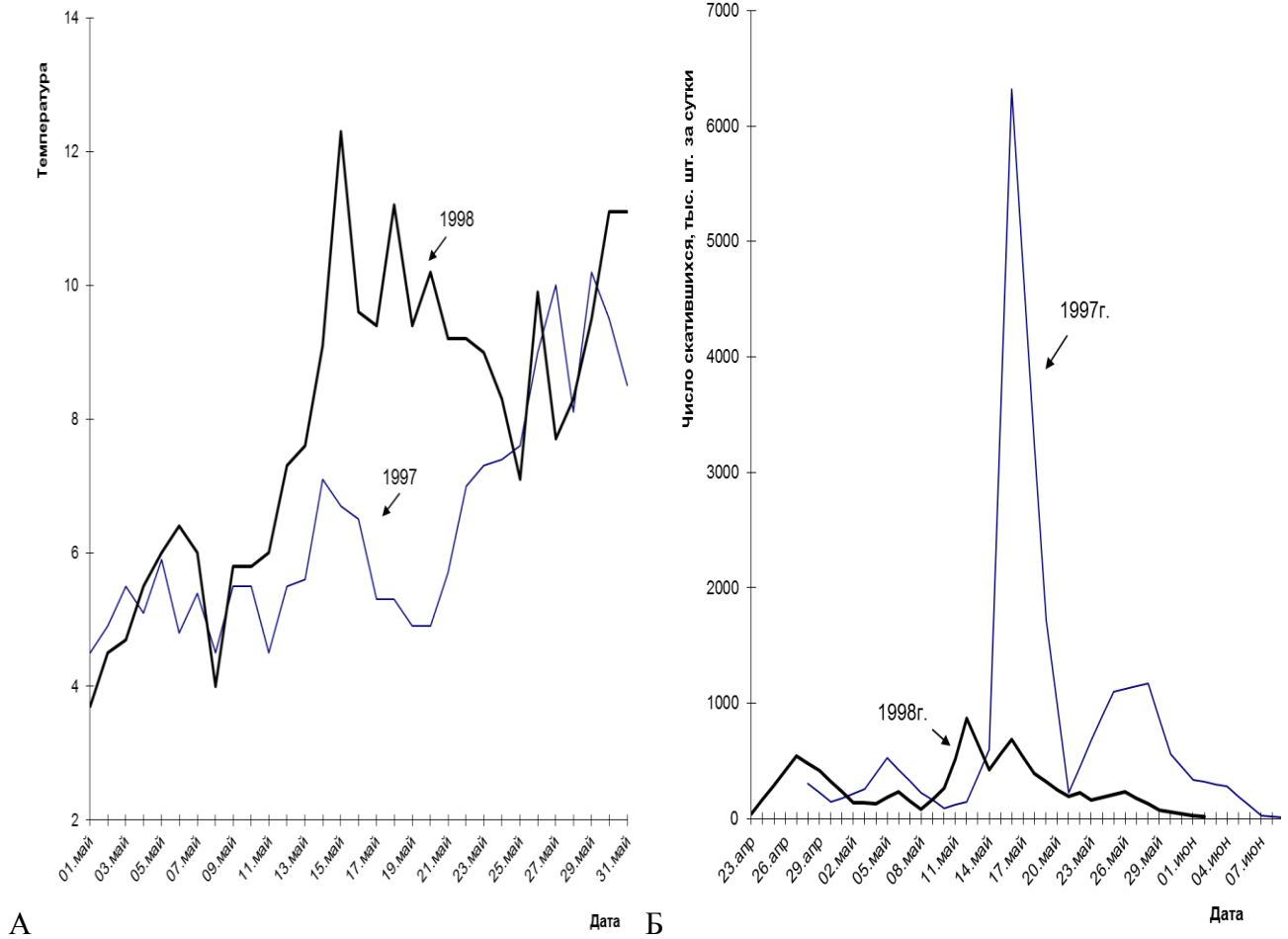


Рис. 23. Температура воды в мае 1997 и 1998 гг на Анивском ЛРЗ и динамика ската молоди горбуши в реке Брянке в период катадромной миграции в апреле-июне 1997 и 1998 годов (Зеленников, Федоров, 1998).

(Зеленников, Федоров, 1998), а к сокращению периода ската молоди примерно на 10 дней (Рис. 23Б).

Обсуждая полученные данные, вновь отметим длинный размерный ряд мальков. В биологических анализах ранее не доводилось встречать особей менее 180-200 мг. Мы считаем, что это объясняется субъективным фактором. Рыбоводам не засчитывают выпуск молоди меньше массы 180 мг, что стимулирует их не включать таких мальков в анализ. Полученные нами данные позволяют утверждать, что наличие в партии заводских рыб особей до 180 мг при средней массе рыб в 350 мг является естественным, а отсутствие таких рыб в биологическом анализе свидетельствует, либо об искусственном изъятии таких рыб из анализа, либо об искусственном увеличении их массы в ходе взвешивания. В этой связи предлагается пересмотреть подход к оценке заводской продукции, стимулирующий рыбоводов искажать данные биологического анализа. Следует особо подчеркнуть, что пониженная жизнеспособность мальков с индивидуально низким темпом роста не является очевидной. Об этом наглядно свидетельствует присутствие среди производителей горбуши рыб массой около 500 грамм (Дорофеева, 1999; Иванков, 2001).

Анализируя опыты с поведением молоди, мы можем заключить, что абсолютное большинство, как диких, так и заводских мальков при наличии выбора предпочитали морскую воду. Впрочем, данные, полученные в ходе экспериментов, неодинаковы, в отдельных опытах они достоверно (Терентьев, Ростова, 1977) отличались от других. Причину, почему в отдельных опытах мальки преимущественно предпочитают пресную воду мы не знаем, но, очевидно, что для результативного использования поведенческого критерия требуется больше экспериментов. Отметим, что отклоняющиеся результаты мы обнаруживали именно в отдельных опытах. При этом опытов с заводскими рыбами мы провели в три раза больше, чем с дикими.

Анализируя гематологические данные у мальков горбуши, в первую очередь отметим, что они в значительной мере соответствуют сведениям, полученным другими авторами. В-первых, нам хорошо известно, о тесной корреляции изменения фонда форменных элементов крови с процессом смолтификации (Головина, 1996). Причем об этом говорят данные, полученные именно на молоди кеты и горбуши. Так «...при попадании молоди в воду с переменной соленостью под действием осмоса происходит процесс разрушения части клеток крови. На мазках крови отмечается большое количество тромбоцитов. Их доля доходит до 40%. Доля зрелых эритроцитов сокращается до 50%, а иногда и ниже. Зрелые эритроциты с мембранами, приспособленными для существования молоди в пресной воде, разрушаются. В

кроветворных органах происходит интенсивный синтез новых эритроцитов с мембранами, приспособленными для существования молоди в среде с высокой соленостью.» (Изергина, Изергин, 2011). Для этого периода характерно появление в периферической крови эритроцитов с признаками amitotического деления, безъядерных эритроцитов, а также большого количества мелких базофильных нормобластов, образовавшихся, вероятно, в результате amitotического деления клеток. Именно таких изменений мы и не отметили у мальков горбуши, после помещения их в морскую воду без предварительной акклимации.

Согласно данным литературы, число лейкоцитов у мальков горбуши и кеты остается низким – до 2 шт. на 1000 эритроцитов, но при этом изменяется лейкоцитарная формула: моноциты практически не обнаруживаются на мазках крови, доля лимфоцитов сокращается до 60% и ниже, возрастает доля сегментоядерных нейтрофилов и их предшественников (до 30%). И эти изменения мы также не отметили. Число сегментоядерных нейтрофилов по нашим данным оставалось очень низким в морской воде, как у диких, так и у заводских мальков.

По совокупности полученных данных мы можем заключить, что, как дикие, так и заводские мальки горбуши готовы к переходу в морскую воду, причем эта готовность у тех и других не различается.

Отдельного анализа, безусловно, заслуживает состояние внутренних органов, поскольку именно здесь вы выявили факты, не известные нам из научной литературы.

У всех мальков от естественного нереста присутствует остаток желточного мешка, при этом все отделы пищеварительного тракта и желудочные железы являются анатомически сформированными и функционально готовы. Пища ни у одной особи не обнаружена. Впрочем, иначе быть и не могло. Всех мальков мы отлавливали ночью, непосредственно во время ската. Ночью и активно питающаяся молодь не питается, пища же эвакуируется из кишечника в течение 2-3 часов. Вместе с тем, состояние кардиального отдела желудка у некоторых мальков – растяжение стенок и складок пищеварительного эпителия, свидетельствовали о том, что они питались. Точно такое же состояние кардиального отдела желудка мы обнаруживали и у заводской молоди, если фиксировали ее утром, до начала кормления.

Наши данные противоречат сведениям уже давно известным из литературы (Казарновский, 1962) и устоявшееся мнение о том, что в сравнительно коротких сахалинских реках молодь горбуши не питается. Впрочем, в пользу наших данных свидетельствуют

данные литературы о том, что в принципе питание молоди горбуши от естественного нереста в пресной воде известно (Смирнов, 1975).

Все заводские мальки активно питались. Но при этом абсолютно у всех особей, в том числе активно питающихся и активно растущих массой до 500 мг и более, перед выпуском с заводов присутствовал неизрасходованный запас желточного мешка. Об этом мы также не слышали. Дело в том, что мальков горбуши начинают кормить на заводах тогда, когда желточный мешок уже практически полностью потреблен. Можно полагать, что, начиная получать внешний корм, молодь горбуши имеет возможность и способность резервировать часть ресурса желточного мешка и, очевидно, будет использовать его в дальнейшем. Это свойство, вероятно, является адаптивным приспособлением горбуши. Представляется очевидным, что этот ресурс поможет заводской молоди горбуши перейти с искусственного кормления на самостоятельное питание и явится важным фактором выживания заводской молоди.

Отдельно представляется необходимым проанализировать состояние печени. В течение многих лет, после того, как молодь горбуши начали подкармливать на заводах перед выпуском, сократив для этого ее численность, нередко поднимался вопрос о неблагоприятном состоянии печени. Всегда такое мнение высказывалось после визуальной оценки молоди «....песочная печень.....;распадается при прикосновении....и др». Неблагоприятное (по мнению рыбоводов) состоянием печени, часто развивалось на фоне замедленного темпа роста молоди.

Исследуя на клеточном уровне состояние печени нескольких сотен мальков на трех заводах, мы отметили интересное обстоятельство. Несмотря на то, что заводская молодь в целом оказалась принципиально более разнокачественной по многим показателям, например, по массе тела, состояние печени оказалось, во-первых, очень здоровым, во-вторых, более близким по микроскопической организации, чем у мальков от естественного нереста. Достаточно сравнить состояние печени на микрофотографиях (Рис. 15 и 21). Количество жирового компонента у некоторых особей дикой молоди оказалось даже выше. Это, несомненно, в первую очередь объясняется использованием весьма дорогого, но качественного корма, чаще всего производства «Alleraqua».

Переходя к выводам, мы можем сделать следующее заключение. Мы видим, что различия между дикими и заводскими мальками оказались значительно меньше, чем мы полагали ранее. Оказалось, что дикая молодь (как и заводская) может питаться в пресной

воде, а у заводской молоди перед скатом (как и у дикой) сохраняется неизрасходованный запас желтка. Как мы уже отметим в начале раздела «Обсуждение»

Технически невозможно получить прямые данные, показывающие успешность выживания в прибрежье заводской или дикой молоди, только косвенные. Косвенными являются и наши данные. Однако на их основании, мы не видим почему заводская молодь должна хуже выживать в прибрежье. Она крупнее, активно питается и перед выпуском имеет резерв желтка.

По совокупности полученных фактов и высказанных соображений мы можем сделать следующие выводы

ВЫВОДЫ

1. Статистически значимые различия между заводской и дикой молодью горбуши связаны лишь с их размерно-весовыми характеристиками в результате подкормки заводской молоди на рыбоводных заводах.

В частности отмечено:

А) масса заводской молоди перед выпуском в 1,5-2 раза превышает массу диких мальков во время ската с естественных нерестилищ

Б) индивидуальная изменчивость темпа роста заводской молоди выражена сильнее, вследствие чего размерно-весовые характеристики заводской молоди меняются в более широких пределах.

2. Заводские мальки горбуши перед выпуском с заводов и дикие мальки во время ската в равной степени оказались готовыми к жизни в морской воде и при наличии выбора, как правило, предпочитали морскую воду пресной.

3. Впервые показано, что часть дикой молоди начинает активно питаться уже в пресной воде не смотря на наличие у всех мальков запаса желточного мешка.

4. У всех заводских мальков после начала искусственного кормления резервируется остаток желточного мешка и сохраняется у каждого малька вплоть до выпуска с рыбоводных заводов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А.А. Атлас лососей Сахалинской области. СООО Клуб «Бумеранг», 2007, 10 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. I. // Москва - Ленинград., Изд-во АН СССР, 1948, 340 с.
- Богоболобова И.О., Скопичев В.Г., Ноздрачев А.Д./Форменные элементы крови в тканях желудочно-кишечного тракта молоди кеты *Oncorhynchus keta* при отравлении фосфорорганическим ингибитором холинэстеразы // Ж. эволюц. биохимии и физиол. 1998 – 34 – № 1 – с. 76-81.
- Васильева Е.Д. Природа России: жизнь животных. Рыбы. М.: ООО «Издательство АСТ», 1999, 640 с.
- Вилер А. Определитель рыб морских и пресноводных вод Северо-Европейского бассейна // М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 432 с.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. Результаты исследований питания тихоокеанских лососей в 2002 (2003) -2006 гг. по программе 'BASIS'// Известия ТИНРО. 2007. Т. 151. С. 365-402.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) // ФГУП «Магадан НИРО».- Магадан:СВНЦ ДВО РАН, 2011, 303 с.
- Воловик С.П., Ландышевская А.Е., Смирнов А.И. Материалы по эффективности размножения горбуши на Южном Сахалине // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 81. С. 69-90.
- Головина Н.А. Морфо-функциональная характеристика крови рыб – объектов аквакультуры // Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. М., 1996, 53 с.
- Гриценко О.Ф. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) // Вопросы ихтиологии, 1981. Т.21. Вып.5. С. 787-789.
- Гриценко О.Ф., Гришин А.Ф., Захаров А.В., Шелепаха Г.Н. Воспроизводство гобуши *Oncorhynchus gorbusha* о-ва Сахалин // Вопросы ихтиологии. 1989. т. 29. Вып. 3. С. 377-386.
- Гриценко О.Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 5. С. 825-835.
- Дзержинский Ф.Я. Зоология позвоночных: учебник для студ. учреждений высш. проф. образования// Ф.Я.Дзержинский, Б.Д.Васильев, В.В.Малахов. М.: Издательский центр «Академия», 2013, 464 с.

Дорофеева Е.А. Лососи и форели Евразии: Сравнительная морфология, систематика и филогения // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук 1999, 70 с

Дорофеева Е.А. Атлас пресноводных рыб России // М: «Наука», ред. Ю.С. Решетников, т. 1, 2003, 379 с.

Дягилев С.Е., Маркевич Н.Б. Разновременность созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) четных и нечетных лет как основной фактор, определивший различные результаты ее акклиматизации на севере Европейской части СССР // Вопросы ихтиологии. 1979. т. 19. Вып. 2(115). С. 230-245.

Жизнь животных. Том 4. Часть 1. Рыбы.// Под ред. Т. С. Расса. М.: Просвещение, 1971, 655с.

Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. – Ростов н/Д, 1989, 149 с.

Запорожец Г.В. История развития лососевых рыбоводных заводов (ЛРЗ) Становление лососеводства на Российском Дальнем Востоке // Материалы международного научного семинара 30 ноября-1 декабря 2006 г, Петропавловск-Камчатский, 11-16 с.

Запорожец Г. В., Запорожец О. М. Лососевые рыбоводные заводы Дальнего Востока в экосистемах Северной Пацифики // «Камчатпресс», 2011, 268 с.

Зеленников О.В., Федоров К.Е. Сравнительный анализ состояния половых желез у молоди горбуши естественного и заводского воспроизводства в периоды подкормки и покатной миграции // Отчет по Х/Д №4/98 - 1998 - 138 с.

Зеленников О.В., и др. Оценка физиологического состояния молоди кеты и горбуши в связи с проведением опытных работ на рыбоводных предприятиях управления «Сахалинрыбвод» // Отчет по Х/Д №18/01 - 2002 - 196 с.

Зеленников О.В. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // Вопросы ихтиологии, 2003, Т. 43, №4, С. 490-498.

Зеленников О.В., Федоров К.Е. Ранний гаметогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum. при ее естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп // Вопросы ихтиологии – 2005 – Т.45 – №5 – с.653-664.

Иванков В.Н. Особенности биологии горбуши южных Курильских островов // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Владивосток, 1967, 28 с.

Иванков В. Н. Репродуктивная биология рыб // Владивосток: Из-во Дальневосточного ун-та, 2001, 224 с.

Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. Сравнительна морфология и классификация форменных элементов крови рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983, 182 с.

Изергина Е.Е., Изергин И.Л. К вопросу об осмотической резистентности эритроцитов периферической крови молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – П.-Камчатский: КамчатНИРО, 201. С.18-25.

Изергина Е.Е., Изергин И.Л. Атлас клеток крови лососевых рыб материкового побережья северной части Охотского моря. Л.И. Изергин; науч. ред. Н.А. Головина; Федерал. агентство по рыболовству. Рос. Федерации, Гос. унитар. предприятие «Магадан. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии». Магадан: Кордис, 2014, 127 с.

Каев А.М. Ожидания и реалии при промысле горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалинской области // Известия ТИНРО 2005. Т.140. С. 37-44.

Каев А.М., Игнатьев Ю.И. Развитие заводского разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе и его значение для промысла // Труды ВНИРО, 2015. Т.153. С.95-103.

Казарновский М.Я. Питание покатной молоди горбуши и мальмы в реках Сахалина // Рыб.хоз-во. 1962.№ 6. С. 24-25.

Калинина М.В. Картина крови молоди тихоокеанских лососей в онтогенезе // Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр. Владивосток, 1999, 51с.

Канзепарова А.Н., Золотухин С.Ф., Балускин В.А. Молодь горбуши и кеты р.Иска (Сахалинский залив, Охотское море) в пресноводный период // Известия ТИНРО. 2015. Т. 182 С.55-65

Канидьев А.Н. Степень выживания молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в реке // Вопросы ихтиологии. 1966. т. 6. Вып. 4(41). С. 708-719.

Карпенко В.И. и др. Питание тихоокеанских лососей как индикатор состояния экосистемы северной Пацифики // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2006. Вып.8. С.112-118

Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах // КамчатНИРО, 2013, 303с.

Коваль М.В., Морозова А.В. Питание тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* в период преанадромных миграций и летнего нагула в водах, прилегающих к Камчатке. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана, 2008. Вып.10. С.72-89

Краюшкина Л.С., Степанов Ю.И., Семенова О.Г., Панов А.А. Функциональное состояние осморегуляторной системы молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в речной (предмиграционный) и морской (прибрежный) периоды жизни // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 3. С. 388-393.

Кудерский Л.А. Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Том4. Акклиматизация рыб в водоемах России // Сборник научных трудов ФГБНУ «ГосНИОРХ». Товарищество научных изданий КМК, 2015. Вып. 343. 290 с.

Курганский Г.Н., Малышенко Ю.В. Планирование и контроль технологического процесса на лососевых рыбоводных заводах // Известия ТИНРО, 2000. Т.127.С.677-681.

Кучерявый А.В., Пельгунова Л.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С. Влияние миног и некоторых других животных на утилизацию вещества морского происхождения в лососевых реках // Изв.ТИНРО. 2010. Т.163.С.131-140

Ландышевская А.Е. Качественный состав покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) рек Сахалина // Вопросы ихтиологии. 1967. Т. 7. Вып. 4(45). С. 640-646.

Лапшина А.Е. Летняя раса кеты (*Oncorhynchus keta*) острова Сахалин: биологические особенности и возможности заводского разведения // дис. ... канд. биол наук: М.: Изд-во ВНИРО, 2009. 148 с.

Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии ФГБНУ «ВНИРО», г . Москва, 2015.

Леман В.Н., Есин Е.В. Иллюстрированный определитель лососеобразных рыб Камчатки. М. : Изд-во ВНИРО, 2008, 101с.

Линберг Г.У., Легеза М.Е. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Часть II. // М.: Изд-во «Наука» ,1965, 301с.

Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А., Микулин А.Е., Пьянова С.В., Полуэктова О.Г. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 2009 - 112с.

Мягков Н.А. Атлас определитель рыб. // М. Просвещение, 1994, 48 с.

Наумов Н.П., Карташев Н.И. Зоология позвоночных. – Ч. 1. - Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы, земноводные: Учебник для биолог. спец. ун-тов. – М.: Высш. школа, 1979, 181 с.

Никольский Г. В. Экология рыб. М., «Высшая школа», 1963, 356 с.

Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья. Издв.-во «Дальпресс», Владивосток, 2002, 548 с.

Персов Г.М. Характеристика раннего периода развития половых желез горбуши в связи с использованием ее как объекта акклиматизации // Материалы совещ. по вопр. рыбоводства. М.: Рыбное хозяйство. 1960. с. 89-92.

Персов Г.М. Передифференцировка гонад у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) как норма развития // Научн. Докл. Высш. Шк., сер. Биол. Наук, 1965, № 1, С. 26-30.

Персов Г.И. Дифференцировка пола у рыб. Ленинград, Изд-во ЛГУ. 1975, 148 с.

Персов Г.М., Федоров К.Е., Сакун О.Ф., Чистова М.Н. Биологические основы, биотехника и надежность процесса акклиматизации дальневосточной горбуши *Oncorhynchus Gorbuscha* (Walbaum)(*Salmonidae*) на европейском севере СССР // Вопросы ихтиологии - 1983 - т.23 - вып.4 - с.622-628.

Романчук Е.Д. Взаимодействие смешанных популяций горбуши искусственного и естественного воспроизводства в Сахалино-Курильском бассейне // Сб. науч. докл. рос.-америк. конф. по сохранению лососевых: Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей. Хабаровск: ХоТИНРО, 2000. С. 96-102.

Роскин Г.И., Левинсон Л.В. Микроскопическая техника. М.: Советская наука, 1957, 467 с.

Руководство по методике исследований физиологии рыб. Сб. статей по ред. Е.Н. Павловского. М.: Изд-во АН СССР. 1962 – 375 с.

Рухлов Ф.Н. Жизнь тихоокеанских лососей // Южно-Сахалинск: Изд.-во Дальневосточное, 1982, 162 с.

Самарский В.Г. Формирование размерного состава молоди кеты и структуры ее чешуи в условиях искусственного воспроизводства // дис. ... канд. биол наук: М., 2005. 167 с.

Сергиева З.М., Бурлаченко И.В., Николаев А.И., Яхонтова И.В. Основные этапы становления искусственного воспроизводства водных биологических ресурсов в России // Труды ВНИРО, 2015г.т.153. С.3-25.

Смирнов А. И. Биология размножения и развития тихоокеанских лососей. Изд-во МГУ, 1975, 336 с.

Смирнов Б.П., Леман В.Н., Шульгина Е.В. Заводское воспроизводство тихоокеанских лососей в России: современное состояние, проблемы, перспективы // Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока. Мат. VII науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», Петропавловск-Камчатский, 2006. С.16-26

Темных О.С. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах // Дисс. на соиск. учен. ст. докт. биол. наук. Владивосток, 2004, 466 с.

Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. Учебное пособие. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. – 152 с.

Феклов Ю.А. Удалова Г.П., Степанов Ю.И. Оценка физиологического состояния молоди кеты р. Рейдовая (о.Итуруп) по морфометрическим и гематологическим показателям. // Вестник С-Петербург ун-та, 2000 – Сер.3 – №1 – с.91-101.

Удалова Г.П. Оценка способности к адаптации к морской воде у молоди кеты популяции реки Рейдовая, о.Итуруп. //Поведение и распределение рыб: Докл.2 Всерос. совещ. «Поведение рыб».- 1996.-С.153-163

Яржомбек А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб // ВНИРО, М.,2016.с. 31-33

Bett, N.N., Hinch, S.G., Yun, S.-S. Behavioural responses of Pacific salmon to chemical disturbance cues during the spawning migration // Behavioural Processes. 2016. Vol.132. P. 76-84

Bett N.N. Scott G.Hinch, Andrew H.Dittman&Sang-Seon Yun Evidence of Olfactory Imprinting at an Early Life Stage in Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) / Nature, 2016. p. 30-41

Booman, M., Forster, I., Vederas, J.C., Groman, D.B., Jones, S.R.M. Soybean meal-induced enteritis in Atlantic salmon (*Salmo salar*) and Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) but not in pink salmon (*O. gorbuscha*) // Aquaculture. 2018. Vol. 483. P. 238-243.

Godin G. Ontogenetic changes in the daily rhythms of swimming activity and of vertical distribution in juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) // *Canad. J. Zool*/1980. V.58. N. 5. P. 745-753.

Heard W.R. Life History of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). Pacific Salmon life history // Ed. C.Groot&L.Margolis, Canada, 1991, p. 3-126.

Kennedy, A.J., Greil, R.W., Back, R.C., Sutton, T.M. Population Characteristics and Spawning Migration Dynamics of Pink Salmon in U.S. Waters of the St. Marys River // *Journal of Great Lakes Research*. 2005. Vol. 31. 1. P. 11-21.

Kline, T.C., Boldt, J.L., Farley, E.V., Haldorson, L.J., Helle, J.H. Pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) marine survival rates reflect early marine carbon source dependency // *Progress in Oceanography*. 2008. Vol. 77. 2. P. 194-202.

Pacific Salmon life history // Ed. C.Groot & L.Margolis, Canada, 1991, 520 p.

Schoener T.W. Theory of feeding strategies // *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 1971. Vol.2. P. 369-404.

Ueda, H. Physiological mechanism of homing migration in Pacific salmon from behavioral to molecular biological approaches // *General and Comparative Endocrinology*. 2011. Vol.170. 2. P. 222-232.

Ueno M., Kosaka S., Ushiyama H. Food and feeding behavior of Pacific salmon II. Sequential change of stomach contents//*Bull.Jap.Soc.Sci.Fish.* 1969. Vol.35.P.1060-1066.

Westley P., Quinn T., Dittman A. Rates of straying by hatchery produced pacific salmon (*Oncorhynchus* spp) and steelhead (*O.mykiss*) differ among species, life history types and populations // *Can.J.Fish. Aquat. Sci.* 2013, N.3. P.735-746.

Willette T.M., Cooney R.T., Patrick V. and etc. Ecological processes influencing mortality of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Prince William Sound, Alaska. USA, *Fisheries oceanography*, 2001. P.14-41

William J.McNeil, Warren H.Ahnell Succes of pink salmon spawning relative to size of spawning bed materials. Washington, D.C., 1964, p.15

Wilson M.F., Halupka K.C. Anadromous fish as keystone species in vertebrate communities // *Conserv.Biol.* 1995. p.489-497.