

Государственный комитет по рыболовству Российской Федерации
Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии

На правах рукописи
УДК 639.371.1

Кловач Наталия Владимировна

**Экологические последствия крупномасштабного
разведения кеты *Oncorhynchus keta***

03.00.10 – ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2002

Работа выполнена в лаборатории биоресурсов дальневосточных морей Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Научный консультант: доктор биологических наук О.Ф. Гриценко

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор К.А. Савваитова
доктор биологических наук, профессор В.П. Шунтов
доктор биологических наук, профессор А.Е. Микулин

Ведущее учреждение: Институт океанологии РАН

Защита состоится 20 декабря 2002 г. в часов на заседании Специализированного Ученого Совета Д 117.01.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17.

Отзывы на автореферат просим присылать по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17, ВНИРО, ученому секретарю Специализированного совета Д 117.01.02, факс (095) 264-91-87.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17.

Автореферат разослан «6» ноября 2002 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

 Т.Б. Агафонова

Общая характеристика работы.

Актуальность проблемы. В течение XX столетия выделяются два периода, на протяжении которых отмечалась очень высокая численность тихоокеанских лососей. Первый пришелся на 1930-е гг., когда была высокая численность природных стад, обеспечивавших в конце 1930-х гг. уловы более 900 тыс. т. Затем в период депрессии 1960-1970-х гг. численность тихоокеанских лососей заметно снизилась, а годовые уловы составляли около 400 тыс. т. Второй, подъем численности лососей, произошел в начале 1980-х гг. С этого времени до середины 1990-х гг. их численность увеличилась более, чем в два раза. Этому способствовала как благоприятная гидрологическая обстановка в районах нагула, так и интенсификация искусственного воспроизводства лососей странами Тихоокеанского бассейна, в результате которого продукция заводской молоди достигла 5.5 млрд. экз. (Beamish et al., 1997; Heard, 1998). Наибольшего успеха в области искусственного разведения лососей добилась Япония. С начала 1980-х г. она выпускает ежегодно около 2 млрд. экз. молоди кеты. В результате ее прибрежный вылов увеличился с 12-20 тыс. т в 1960-е годы до 200-250 тыс. т в 1990-е гг.

Таким образом, схему долгопериодных колебаний запасов лососей в XX веке можно представить как прохождение двух «волн» численности с подъемом в 20-40-х, спадом в 50-60-х и новым подъемом в 70-90-е гг.

Следует отметить, что есть принципиальная разница между первой и второй «волнами» численности. Если первая была обусловлена высокой численностью природных стад и, главным образом, горбуши, уловы которой к концу 30-х гг. достигали 400 тыс. т (Neave, 1961) то вторая «волна» в значительной степени обеспечена за счет развития пастбищного лососеводства вообще и японского в частности, происходившего в период подъема общей продуктивности Северной Пацифики и восстановления природных стад лососей. Япония воспроизводит главным образом, кету. Биомасса же кеты, обеспечивающая уловы 200-250 тыс. т, складывается из биомассы нескольких поколений, одновременно нагуливающих в океане и оценивается в 600-700 тыс. т. Таким образом, несмотря на сопоставимые значения величины уловов

в 1930-е и 1980-1990-е гг., биомасса лососей в океане в последние десятилетия XX века была выше, чем в 1930-е гг.

В результате создания Японией стада кеты (японская кета) – самого крупного по биомассе стада лососей в Тихом океане, существенно изменилась география воспроизводства лососей в целом. Если в начале XX века, размножающаяся на территории Японии кета обеспечивала 3% азиатского улова, то в настоящее время рыбоводные заводы Хоккайдо и Хонсю обеспечивают около 80% азиатского улова кеты. Улов кеты искусственного воспроизводства в 5-6 раз превышает исторический максимум уловов лососей природных стад на территории Японии в 1880-х гг.. Соотношение искусственно воспроизводимых и природных стад лососей различно в восточной и западной частях северной Пацифики. Так, если доля искусственно воспроизводимых лососей в американском улове составляет около 10-15%, то в азиатском – 40-50%, главным образом за счет японской кеты (Кляшторин, 2000).

Таким образом, можно констатировать, что за последние 20-25 лет в Тихом океане появился новый мощный фактор, определяющий условия обитания лососей в океане – их искусственное разведение, которое увеличило плотность населения на нагульных площадях. Японская кета, достигшая к началу 1990-х годов огромной численности, стала преобладать в районах, которые ранее осваивались преимущественно кетой из российских рек. Появление этого качественно нового стада, должно было во многом изменить существовавшие в океане до того соотношения различных видов и стад лососей. Японская кета стала основным потребителем кормовых ресурсов в Северной Пацифике, изменившим естественный характер энергетических потоков. Особенно значительно повысилась плотность лососей в северо-западной части Тихого океана, где наряду с лососями природных азиатских стад нагуливается и мигрирует в течение лета и осени огромное стадо японской кеты, воспроизводимой на рыбоводных заводах.

В свете изложенного целью нашего исследования было: оценить последствия взаимодействия совместно нагуливающих в океане стад кеты, разводимой на японских рыбоводных заводах с кетой естественного происхождения и другими видами лососей.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1) разработать экспресс-метод для разделения кеты в смешанных морских уловах на российскую и японскую; 2) оценить пространственные отношения японской кеты с лососями природных стад в северо-западной части Тихого океана в период нагула и миграций в исключительной экономической зоне России; 3) получить представление о пространственно-временной динамике состава пищи лососей в местах совместного нагула японской кеты с лососями российских стад; 4) оценить физиологическое состояние кеты в условиях ее высокой численности; 5) разработать подходы к определению предельной экологической емкости северной Пацифики в отношении лососей.

Настоящая работа проводилась в рамках программы «Взаимодействие искусственно разводимых стад лососей с лососями естественного происхождения». Программа была разработана зав.лаб. биоресурсов дальневосточных морей ВНИРО, д.б.н. О.Ф. Гриценко и выполнялась в течение восьми лет. Настоящее исследование является итогом выполнения работ по этой программе.

Научная новизна: Впервые показано влияние увеличения численности кеты, разводимой на рыбоводных заводах Японии на экосистему эпипелагиали Северной Пацифики. Установлено, что высокая численность лососей на местах океанического нагула в значительной степени является следствием крупномасштабного разведения кеты в Японии. Выявлено, что японская кета в период нагула и миграций в ИЭЗ России влияет на пространственно-временную структуру сообщества лососевых в ряде районов СЗТО. Установлено, что высокая численность лососей в местах нагула обуславливает размягчение скелетной мускулатуры у большого числа особей кеты (миопатия). Показано, что непосредственной причиной миопатии является питание энергетически неполноценной пищей в районах плотных скоплений лососей. Предложен косвенный метод определения превышения (наполнения) экологической емкости среды, суть которого сводится к появлению в стадах лососей дегенеративных явлений, коррелирующих с численностью, или превышение этими явлениями фонового уровня. Впервые описан механизм саморегуляции численности кеты.

Показано, что саморегуляция численности осуществляется на экосистемном, тканевом и биохимическом уровнях. Впервые описан новый фактор смертности – гибель лососей в океане из-за утраты навигационных ориентиров.

Практическая значимость. На основании результатов настоящего исследования разработан «Экспресс-метод дифференциации стад кеты в океане». Составлен «Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций». Предложен методический подход, позволяющий судить о наполнении (или переполнении) экологической емкости среды в отношении лососей. Проведенные исследования позволяют ставить вопрос о международно-правовом регулировании объема рыболовной продукции в целях сохранения уровня воспроизводства природных стад лососей на высоком уровне.

Апробация работы. Результаты исследований по теме диссертации были представлены на отчетных сессиях Ученого Совета ВНИРО (1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000 гг.), Первом Конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997 г.), Международной конференции «Биологические ресурсы окраинных и внутренних морей России и их рациональное использование» (Ростов-на-Дону, 2000 г.), Седьмой ежегодной Конференции Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана (NPAFC) (Джуно, США, 1999), Третьем Всемирном Конгрессе по рыболовству (Пекин, КНР, 2000), 20-ой Рабочей группе по кете и горбуше северо-восточной части Тихого океана (Сиэтл, США, 2001), 4-ой ежегодной Конференции Комиссии по изучению северной части Тихого океана (PICES) (Циндао, КНР, 1995), 10-ой ежегодной Конференции PICES (Виктория, Канада, 2001), 11-ой ежегодной Конференции PICES (Циндао, КНР, 2002), Объединенном симпозиуме NPAFC, PICES, ICES, NASCO, международной Балтийской комиссии «Смертность лососей в морской период жизни» (Ванкувер, Канада, 2001).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 29 работ.

Структура и объем диссертации. Рукопись диссертации состоит из введения, 9 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 270 страницах машинописного текста, содержит 10 таблиц и 57 рисунков. В списке

литературы 244 источника, в том числе 148 на русском и 96 на иностранных языках.

Глава 1. Представления об экологических взаимоотношениях различных видов и стад тихоокеанских лососей, существовавшие к началу наших исследований.

Было установлено, что увеличение численности лососей на нагульных площадях приводит в действие плотностно-зависимые факторы и обуславливает снижение длины, веса, плодовитости и увеличение возраста созревания у лососей ряда видов и стад.

Начиная с 1970-х гг. постепенно с ростом численности кеты, разводимой на японских рыболовных заводах, сокращалась численность кеты большинства азиатских стад (Гриценко и др., 2000). Наряду с этим уменьшались средняя длина, масса и увеличивался средний возраст производителей как самой японской кеты (Ishida et al., 1993; Kaeriyama, 1996, 1998), так и лососей ряда других стад (Гриценко и др., 2000; Волобуев, Волобуев, 2000; Peterman, 1984; Rogers, Ruggerone, 1993; Ricker, 1995; Bigler et al., 1994, 1996; Helle, Hoffman, 1995, 1998; Volobuev, 2000; Helle, 2001).

Особый интерес представляют результаты анализа изменений численности и биологических характеристик кеты российских стад, в разной степени, контактирующих с японской кетой в период летнего нагула и преднерестовых миграций. В наибольшей степени нагульный ареал японской кеты перекрывается с ареалом кеты восточной, западной Камчатки, южных Курильских островов и кеты бассейна р. Анадырь. Кета же материкового побережья Охотского моря контактирует с японской кетой значительно меньше. В прикурильских водах Тихого океана кета материкового побережья Охотского моря появляется в июне-июле за 2-3 месяца до того, как туда мигрирует основная часть японской кеты. Численность всех упомянутых стад кеты за исключением кеты материкового побережья Охотского моря в 1980-х и первой половине 1990-х гг. была низкой. Численность кеты материкового побережья Охотского моря, напротив, росла.

На фоне низкой численности кеты Камчатки и бассейна р. Анадырь, у неё отмечена многолетняя тенденция снижения среднего веса и плодовитости. Так, за

период с 1980 по 1995 гг. средний вес анадырской кеты снизился почти на 1 кг (Путивкин, 1999), несколько меньшим было снижение веса у кеты западной и восточной Камчатки (Zavagina, 2001). Относительная плодовитость кеты уменьшалась и на Камчатке, и в бассейне р. Анадырь, а в десятилетие 1987-1996 гг. это уменьшение произошло наиболее резко. Характер изменения относительной плодовитости свидетельствует о сокращении репродуктивного потенциала азиатских стад кеты. Подобно тому, как это отмечалось в стаде японской кеты в большинстве российских стад, начиная с середины 1970-х гг. происходит увеличение среднего возраста созревания. Наименьший средний возраст наблюдался в десятилетие 1967-1976 гг., когда численность азиатской кеты была минимальной (Гриценко и др., 2000). То, что решающим фактором в замедлении созревания было увеличение численности лососей на местах нагула, подтверждается данными Ю. Ишиды с соавторами (Ishida et al., 1993), обнаруживших положительную зависимость между уловами на усилии в районах совместного обитания российской и японской кеты в океане и средним возрастом созревания производителей. Этими исследователями показано, что связь численности отдельных стад с биологическими показателями особей этих стад существует лишь в 35% случаев. В остальных 65% случаев обнаруживается связь с численностью японской кеты и численностью лососей других видов, обитающих совместно.

Уменьшение размеров и увеличение возраста созревания наблюдалось не только у лососей азиатских, но также и американских стад. Б.С. Биглер с соавторами (Bigler et al., 1994, 1996) исследовали 47 популяций 5 видов тихоокеанских лососей Северной Америки. У 45 из них, начиная с 1975 г., отмечается уменьшение средних размеров, веса, плодовитости, а также увеличение среднего возраста производителей. Авторы объясняют этот феномен благоприятными условиями среды, способствовавшими повышенной выживаемости лососей американских стад, а также экспансией кеты, разводимой на японских рыбодных заводах и, как следствие этого возросшей плотностью лососей на местах совместного нагула азиатских и американских лососей (Helle, Hoffman, 1998). К такому же выводу пришли и О.С. Темных и С.Л. Марченко,

изучавшие связь размеров горбуши различных охотоморских стад с численностью самих этих стад и общей численностью лососей в местах зимнего обитания (Темных, Marchenko, 2001).

Таким образом, к началу наших работ последствия крупномасштабного разведения кеты в Японии уже проявились и были отмечены исследователями.

Мы проводили исследования в океане на местах совместного нагула природных стад азиатских лососей и кеты, выпущенной с рыбодных заводов Японии и обратили внимание на другие аспекты последствий их взаимодействия, такие как распределение и структура сообщества лососей в различных районах, питание и физиологическое состояние особей.

Глава 2. Материалы и методы исследований.

Настоящая работа основана на материалах, собранных во время экспедиций в северо-западную часть Тихого океана в период 1994-2001 гг. Исследования проводили на отечественных среднетоннажных судах, оснащенных дрейфтерными сетями для лова лососей. Работы вели в исключительной экономической зоне России за пределами территориальных вод в западной части Берингова моря, тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов и Курило-Камчатском районе Охотского моря. Всего за период 1994-2001 гг. было проведено 14 экспедиций, в 8 из которых автор принимал участие.

Сведения о районах, периоде работ, и материалах, лежащих в основе этой работы представлены в таблице 1 и на рис. 1. Методика исследований включала количественную оценку улова, проведение биологических анализов с определением качественного состава пищи в желудках лососей и с визуальной оценкой доли отдельных компонентов в пищевом комке. В лабораторных условиях определяли возраст кеты и просчитывали количество склеритов в летней зоне роста первого года жизни («летние» склериты).

Помимо материалов, собранных в море дополнительно использовали чешую кеты из районов воспроизводства.

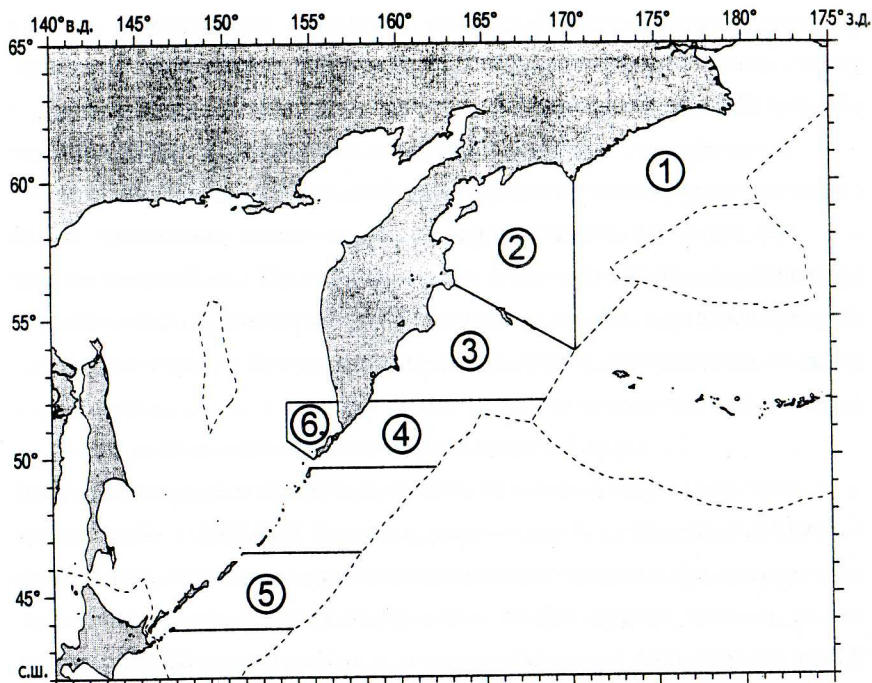


Рис. 1. Районы сбора материала: 1 – Анадырско-Наваринский район Берингова моря; 2 – Олюторский и Карагинский районы Берингова моря; 3 – тихоокеанские воды Камчатки; 4 – тихоокеанские воды юго-востока Камчатки и северных Курильских островов; 5 – тихоокеанские воды южных Курильских островов; 6 – Курило-Камчатский район Охотского моря.

Чешуя кеты из р. Камчатка (восточная Камчатка) передана сотрудницей КамчатНИРО Л.О. Завариной (400 образцов); чешуя кеты из р. Большая (западная Камчатка) передана сотрудником КамчатНИРО Н.Б. Маркевичем (200 образцов); чешуя кеты из р. Анадырь передана сотрудником МагаданНИРО С.В. Путивкиным (200 экз.); чешуя кеты, разводимой на японских рыбоводных заводах Хоккайдо и Хонсю (японская кета) передана российской стороне в порядке обмена в рамках Российско-Японской смешанной комиссии по рыбному хозяйству (700 экз.); чешуя кеты из р. Юкон (США) передана сотрудником Национальной службы морского рыболовства США Х. Гейгером (400 экз.).

Таблица 1. Сроки, районы проведения экспедиций, количество сетепостановок и выполненных биоанализов.

Год	Период работ	Районы работ	Кол-во судов	Кол-во сетепостановок	Кол-во биоанализов
1994	14.06-31.10	3,4,5	1	80	2808
1995	15.06-25.10	1,2,3,4,5	1	78	2715
1996	24.04-31.10	1,2,3,4,5	4	360	17389
1997	07.04-31.05	3	1	32	2619
1997	07.07-09.09	1,2,3,4	1	59	3247
1998	15.05-10.10	1,2,3,4	1	119	4012
1999	01.04-31.05	3	1	38	1028
1999	15.07-31.08	6	1	42	1035
2000	15.05-14.08	1,2,3,4,6	2	120	3718
2001	18.05-17.08	2,3,6	1	71	3886

Чешуя кеты в районах воспроизводства была собрана в 1994-2001 гг.

В работе также использовали материалы лаборатории биоресурсов дальневосточных морей ВНИРО по уловам лососей экспериментальным ставным неводом, установленным в 3 милях к юго-востоку от о. Шумшу (Второй Курильский пролив).

Еще в начале наших работ в 1994 г. мы обратили внимание на то, что значительное количество кеты было представлено особями с нехарактерной сельдеобразной формой тела и размягченной скелетной мускулатурой. Таких рыб мы назвали «дряблыми». В дальнейшем мы проводили визуальную оценку качества кеты и определяли долю дряблых особей в уловах. В результате визуальной оценки качества кеты и лососей других видов по форме тела и степени упругости скелетной мускулатуры, рыб условно разделяли на «хороших», или «нормальных» (X) – (типичной для лососей формы с упругими мышцами) и «плохих», или «дряблых» (П) (с прогонистым, сельдеобразным телом, явно пониженной упругостью мышц и значительной потерей чешуи). Часть рыб занимала промежуточное положение по описанным выше признакам (их

обозначали как ПХ). Оценку качества лососей проводили выборочно в 1994 и 1995 гг. и в течение всего сезона исследований в 1996-2001 гг.

Для изучения причин и механизмов обнаруженной нами мышечной патологии, в 1997 и 1998 гг. были собраны пробы мышц, печени и яичников на гистологический анализ. Пробы на гистологический анализ отбирали только от живых рыб с разной степенью мышечной патологии сразу же после подъема их на палубу. Полученный материал подвергали классическому гистологическому анализу (фиксация 10% - ным нейтральным формалином, парафиновая проводка, получение срезов с последующей окраской гематоксилин-эозином, железным гематоксилином и по Маллори).

Пробы яичников фиксировали 4%-ным формалином. Гистологическую обработку проводили по общепринятой методике (Роскин, Левинсон, 1957), модифицированной и описанной М.А. Седовой (1991).

Для детального понимания механизма размягчения скелетной мускулатуры кеты в августе-сентябре 1999 г. был собран материал и проведен биохимический анализ органов и тканей кеты. Пробы мышц, печени и яичников (массой по 2-3 г) от самок кеты с нормальными и дряблыми мышцами фиксировали в реактиве Фолча. Обработку проб проводили на кафедре биологической и органической химии МГПУ в соответствии со схемой, приведенной на рис.2.

Для проверки одной из возможных причин, вызывающей размягчение скелетной мускулатуры у кеты, в 1997 г. были проведены ихтиопатологические исследования, направленные на выяснение роли паразитарного фактора в возникновении патологии мышц лососевых рыб. Исследования включали: компрессионно-микроскопический анализ мышц, печени и почек на наличие эндопаразитических простейших и гельминтов, а также гельминтологическое обследование кишечника кеты.

Объем гистологических, биохимических и паразитологических исследований представлен в таблице 2.

Для суждения о пространственно-временных отношениях лососей различных видов и стад нами обработаны данные по мечению лососей за период с 1956 по 2000 гг., проводившегося Россией, США, Канадой и Японией и составлен

«Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций».

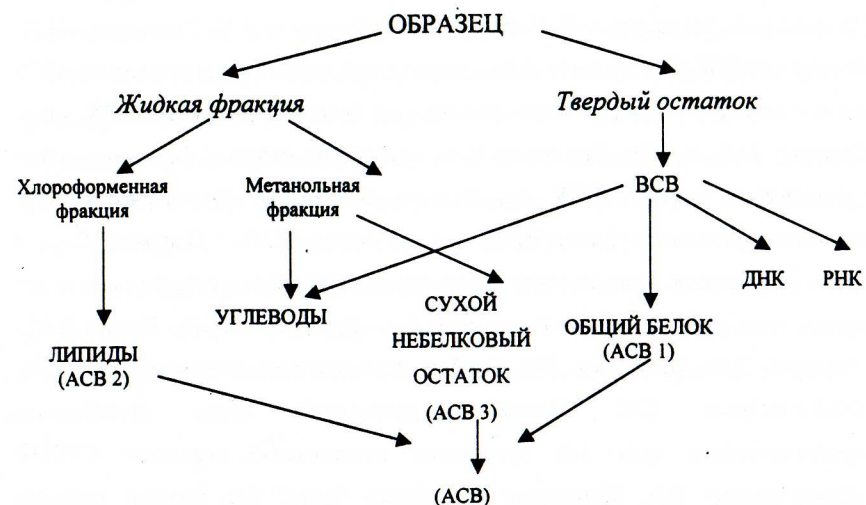


Рис. 2. Схема работы с пробами. ВСВ – воздушно-сухое вещество, АСВ – абсолютно-сухое вещество.

Таблица 2. Количество образцов органов и тканей кеты, подвергнутых гистологическому, биохимическому и паразитологическому анализу.

Вид анализа	Орган, ткань	Кол-во образцов
Гистологический	Мышцы	100
	Печень	25
	Яичники	47
Биохимический	Мышцы	20
	Печень	20
	Яичники	20
Паразитологический	Мышцы	125
	Печень	125
	Почки	125
	Кишечник	15

Автор выражает свою искреннюю благодарность всем коллегам, принявшим участие в организации и проведении исследований, положенных в

основу настоящей диссертации: : сотрудникам ВНИРО д.б.н. Гриценко, д.б.н. Яржомбеку А.А., д.б.н. Микодиной Е.В., к.б.н. Богданову Г.А., к.б.н. Бондаренко М.В., к.б.н. Абрамову А.А., к.г.н. Богданову М.А., к.г.н. Масленникову В.В., к.б.н. Пуковой Н.В., Морозову А.Д., Ведищевой Е.В., Грузевичу А.К., Ключаревой Н.Г., Буркановой Т.И., Хрустальной А.М., доценту каф. цитологии и гистологии МГУ к.б.н. Ланге М.А., сотрудникам лаборатории болезней рыб ВНИИПРХ к.б.н. Головину П.П. и д.б.н. Головиной Н.А., коллективу кафедры биологической и органической химии МГПУ им. Ленина. Искреннюю благодарность хочу выразить руководству КамчатНИРО – Селифонову М.М. и Синякову С.А., а также сотрудникам этого института, совместно с которыми в течение восьми лет проводились работы в море: Базаркиной Л.А., Городовской С.Б., Вешлер Н.М., Урусовой Л.Ф., Беликовой Т.К. Особую благодарность выражаю президенту ООО «Экофим» С.К. Масалину, руководству этого предприятия, предоставившего суда для проведения исследований, капитану СРТМК «Современник» В.А. Шниперову и экипажу судна, без помощи которого проведение всего комплекса работ в море было бы невозможным.

Глава 3. Дифференциация российской и японской кеты в смешанных уловах.

Области распространения японской и российской кеты в Беринговом море и тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курильских островов в период с июня по октябрь существенно перекрываются (Атлас..., 2002). Поэтому на местах нагула и путях миграций облавливаются, как правило смешанные скопления.

Для решения поставленных перед нами задач необходим был инструмент, позволяющий выделять в смешанных уловах российскую и японскую кету и определять долю каждой из них в том или ином районе в тот или иной период времени. В качестве такого инструмента мы разработали экспресс-метод разделения российской и японской кеты в смешанных уловах.

Основой для разработки данного метода послужили опубликованные данные о результатах многолетнего мечения кеты в океане и обработанные нами препараты чешуи из рек Хоккайдо, Хонсю, Камчатки, а также материалы, собранные нами в Беринговом море и в тихоокеанских водах Камчатки. Стада

кеты Камчатки выбраны были потому, что именно они наиболее тесно контактируют с японской кетой и разделение в смешанных уловах именно этих стад представляется наиболее актуальным. Что же касается кеты других азиатских стад, то они в значительно меньшей степени контактируют с японской кетой. Так, кета северо-охотоморского побережья, Сахалина, Приморья, бассейна р. Амур и частично западной Камчатки уже в мае - июне мигрирует через Курильские проливы в Охотское море, в то время как японская кета оказывается здесь только в конце августа – сентябре. (Бирман, 1985, Kondo et al., 1965, Neave et al., 1976, Ogura, 1994; Mayers et al., 1996; Атлас..., 2002).

На чешуе кеты из рек Камчатки в зоне роста первого года образуется 14-27 «летних» склеритов, на чешуе японской кеты - 22-35 «летних» склеритов. В зоне перекрывания оказываются особи с 22-27 «летними» склеритами (рис. 3).



Рис. 3. Распределение кеты по количеству «летних» склеритов у кеты из разных районов воспроизводства: 1 – западная и восточная Камчатка; 2 – Хоккайдо и Хонсю.

Суть разработанного нами экспресс-метода заключается в следующем. На кривую распределения кеты по количеству «летних» склеритов (КЛС) из смешанного морского улова накладывали кривые распределения КЛС из водоемов воспроизводства.

Зная соотношение рыб с различным КЛС в водоемах происхождения, и полагая, что соотношение рыб с различным КЛС среди особей из одного района воспроизводства в смешанном улове такое же, как в самом районе воспроизводства, находили соотношение кеты различного происхождения среди

рыб с КЛС 22-27 и общее соотношение камчатской и японской кеты в уловах (рис. 4).

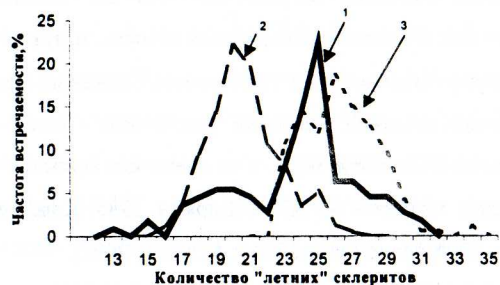


Рис. 4. Распределение кеты из морских уловов в западной части Берингова моря, реках Камчатки и Японии по количеству «летних» склеритов: 1 - Берингово море; 2 - Камчатка; 3 - Япония. А - Июль 1996 г.; Б - август 1996 г.; В - август 1998 г.

Этим инструментом мы пользовались в дальнейшем, рассматривая пространственные отношения лососей в различных районах СЗТО (Кловач, Заварина, 2001).

Глава 4. Пространственно-временная структура сообщества тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* в северо-западной части Тихого океана.

4.1. Генерализованная схема распространения тихоокеанских лососей.

Время нагула большинства азиатских стад тихоокеанских лососей в Исключительной экономической зоне России охватывает половину календарного года (с мая по ноябрь). В этот период тихоокеанские лососи доминируют в сообществе nekтона Берингова, Охотского морей и прилегающих акваторий Тихого океана. Особенно возросла их роль в 1990-е годы, когда параллельно с уменьшением запаса минтая и сардины-иваси увеличивалась биомасса искусственно разводимой на рыбодных заводах Японии кеты. Области распространения японской кеты в морской период жизни существенно перекрываются с областями распространения многих азиатских и американских

стад лососей (French et al., 1976; Takagi et al., 1981) и особенно со стадами кеты, воспроизводящейся в реках российского Дальнего Востока (Neave et al., 1976). Последнее обстоятельство оказывает большое влияние на количественное соотношение видов и стад лососей в различных районах, их пространственные и пищевые взаимоотношения. В пользу этого утверждения свидетельствуют данные о динамике уловов лососей на усилии, полученные нами в различных районах северо-западной части Тихого океана (табл. 3).

Как видно из табл. 3 максимумы уловов на усилии в разных районах приходится на разное время. В Беринговом море (Наваринский и Олюторский районы) максимальные уловы в 1996 г. отмечены в июне-июле, а у тихоокеанского побережья Камчатки и Северных Курил – в июле-августе. Это вполне согласуется с динамикой перемещения японского стада кеты в течение сезона нагула.

Таблица 3. Уловы на усилии (кг/сеть) судов дрейфероловов в мае-октябре 1996 г.

Район лова лососей	МЕСЯЦЫ					
	V	VI	VII	VIII	IX	X
	Улов на усилии (кг/сеть)					
Наваринский район Берингова моря	-	-	-/30*	-/10	-/-	19/-
Олюторский район Берингова моря	-	-/27	-18	15/13	10/7	-/-
Тихоокеанские воды Камчатки	18/29	18/-	43/14	-/-	-/-	-/-
Тихоокеанские воды Северных Курил	20/18	20/20	17/13	30/-	-/-	-/-
Тихоокеанские воды Южных Курил	-	-	-	-	12/12	12/12

*- цифры над и под чертой – улов на усилии в первой и второй половине месяца.

Японская кета появляется в российских водах в июне. Большая ее часть мигрирует через проливы Алеутской гряды в Берингово море, меньшая движется к восточной Камчатке. В июле японская кета наиболее многочисленна на севере Берингова моря, в августе большая часть половозрелой японской кеты выходит из Берингова моря и мигрирует вдоль Камчатки на юг, а в сентябре-октябре ее ловят у Кунашира и Хоккайдо. Неполовозрелая японская кета вместе с неполовозрелой

частью различных стад кеты, нерки и чавычи остается в Беринговом море вплоть до поздней осени (Шунтов и др., 1988; Кловач и др., 1996; Neave et al., 1976; Salo, 1991; Ogura, 1994).

Видовой состав уловов не постоянен в разных районах в течение одного сезона, изменяется по годам и варьирует в зависимости от сроков нерестовых миграций отдельных стад. В то же время, основу уловов во всех районах в течение лета и осени за исключением Южных Курил составляют кета и нерка. Что касается горбуши, то, несмотря на свою многочисленность, доля ее в уловах в том или ином районе бывает высокой (и определяющей величину улова в целом) очень непродолжительный период 2-3 недели и не каждый год. В остальной период она в уловах практически отсутствует.

Чавыча и кижуч не многочисленны в уловах и не определяют структуру сообщества в целом.

4.2. Структура сообщества тихоокеанских лососей в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов.

Первыми в апреле-мае в исключительной экономической зоне России появляются кета различных охотоморских стад (главным образом кета материкового побережья Охотского моря и северо-восточного Сахалина) и нерка восточной Камчатки. Сроки миграций и, соответственно, численность лососей на местах нагула в значительной степени определяются климатическими условиями конкретного года. В разные по климатическим условиям годы в одни и те же календарные сроки концентрации и соотношение видов лососей существенно различаются (рис. 5). В «теплые» годы соотношение нерки и кеты в апреле-мае примерно равное с небольшим преобладанием нерки. В «холодные» годы, характеризующиеся запаздыванием прогрева Берингова моря, происходит изменение путей миграций нерки р. Камчатка. Она мигрирует не через юго-западную часть Берингова моря, а движется вдоль Камчатского полуострова и создает большие концентрации у тихоокеанского побережья Камчатки. В такие годы ее доля в уловах весной повышается до 70-80%.

Летом также, в разные по климатическим условиям годы пространственные межвидовые отношения лососей складываются по-разному. Если в «теплые» годы

в конце июня-начале июля в тихоокеанских водах Камчатки количественно преобладает горбуша и кета, а нерка уже покидает этот район, мигрируя на нерест, то в годы с суровыми гидрологическими условиями соотношение видов изменяется из-за задержки в тихоокеанских водах западно-камчатской нерки и более поздней миграции горбуши. В такие годы в тихоокеанских водах Камчатки в уловах вплоть до второй декады июля доминирует нерка. В мае-июне – это главным образом нерка р. Камчатка, в начале июля – нерка западно-камчатских стад.

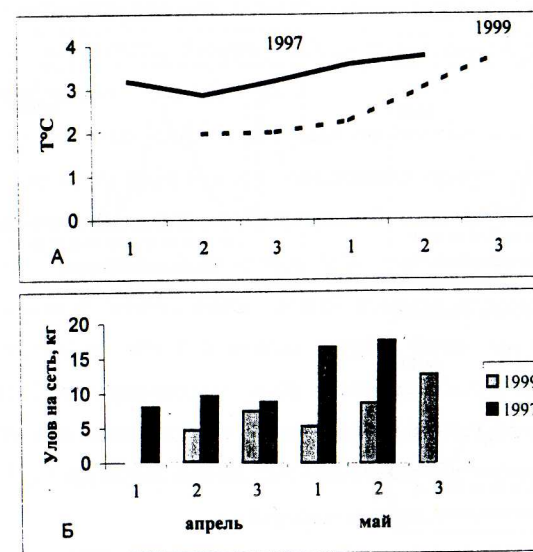


Рис. 5. Динамика изменений поверхностной температуры воды (А) и уловов на усилие (Б) весной 1997 и 1999 гг. в тихоокеанских водах Камчатки. 1,2,3 – декады месяца.

Смену мигрирующих стад кеты иллюстрирует изменение кривых распределения частот «летних» склеритов кеты, пойманной в апреле-августе 1997 г. в тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курил (рис. 6). В апреле – июне кривая имеет одну вершину. Модальная группа соответствует рыбам с КЛС 19, что характерно для кеты северных охотоморских стад. В начале июля кривая распределения КЛС выглядит несколько иначе, поскольку в это время согласно

данным мечения в тихоокеанских водах Камчатки уже ловится японская кета, кета Южных Курил, Западной и Восточной Камчатки. В августе кривая распределения частот «летних» склеритов становится бимодальной в связи со значительной долей японской кеты в уловах.

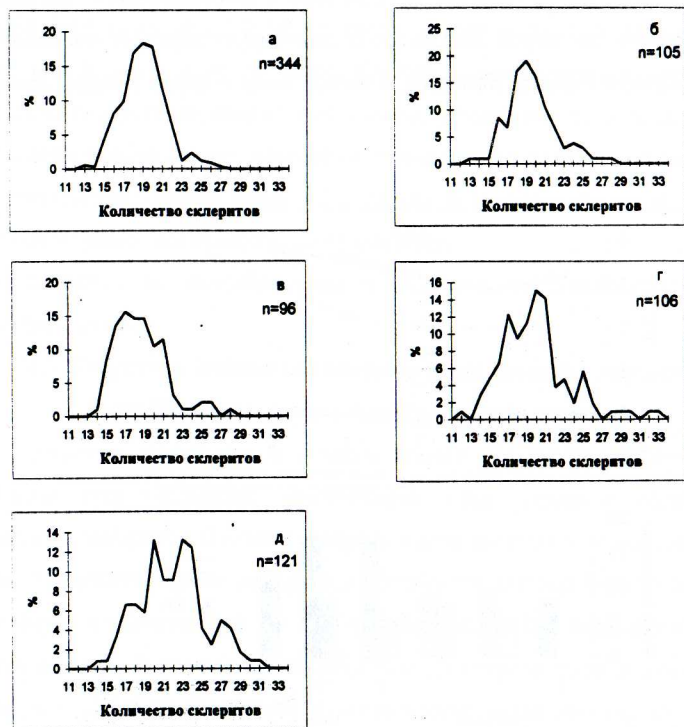


Рис. 6. Распределение кеты по количеству «летних» склеритов в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов: а – 8-20.04.97; б – 1-15.05.96; в – 1-15.06.96; г – 1-15.07.96; д – 1-14.08.96.

Следует отметить, что уловы кеты на усилии в 2000 г. в тихоокеанских водах Камчатки были 1,5-2 раза ниже, чем в циклические 1996 и 1998 гг. В то же время, в 2000 г. кеты на Камчатку пришло в два раза больше, чем в предыдущие годы. Одной из причин такого несоответствия низких морских уловов кеты и больших подходов к побережью восточной Камчатки является то, что к 2000 г. на более, чем на 30% (на 50 тыс.т) по сравнению с 1996 г. сократилась количество

производителей японской кеты. Рост подходов восточно-камчатской кеты на 5-10 тыс. т не мог создать на местах нагула ту концентрацию кеты, которая имела место в годы максимальных подходов заводской японской кеты.

4.3. Структура сообщества тихоокеанских лососей в Камчатско-Курильском районе Охотского моря.

В Камчатско-Курильском районе Охотского моря пространственно-временная структура лососевого сообщества определяется численностью и сроками миграций западнокамчатских стад нерки и горбуши, а также российской кеты охотоморских стад. Японская кета, мигрирующая на юг к японским островам большую часть пути проходит с тихоокеанской стороны Курильских островов и не влияет на численность, биомассу и структуру сообщества лососей в Курило-Камчатском районе Охотского моря.

В четные годы структура сообщества лососевых в Камчатско-Курильской подзоне Охотского моря в июле определяется присутствием высокочисленного поколения горбуши западной Камчатки, оттесняющей лососей других видов на периферию скопления. В нечетные годы горбуша практически отсутствует в уловах, а роль остальных видов лососей меняется во времени. Доминирующая в уловах вплоть до конца 1 декады августа нерка, во второй декаде августа сравнивается по численности с кетой и кижучем. Кижуч, крайне малочисленный в июле, в августе занимает такое же место в уловах, как кета и нерка.

4.4. Структура сообщества тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря.

Структура сообщества лососей в Беринговом море в значительной степени определяется численностью японской кеты, которая мигрирует сюда уже в июне вместе с кетой северо-востока Камчатки и анадырской кетой.

В пользу этого свидетельствуют наши данные о распределении частот «летних» склеритов кеты, пойманной в июне 1996 г. в Олюторском районе Берингова моря (рис. 7). Две части бимодальной кривой практически не перекрываются (рис. 7 а). Такое распределение КЛС возможно только в том случае, если основу смешанного скопления составляют особи из стад, районы воспроизводства которых сильно удалены друг от друга. Это, с одной стороны

кета северо-востока Камчатки и бассейна р. Анадырь и, с другой – японская кета. Распределение же КЛС в правой части кривой наиболее близко к таковому японской кеты.

Обращает на себя внимание изменение во времени соотношения кеты «северных» и «южных» популяций в уловах. Так, в июне японская кета доминирует по численности в Олюторском районе Берингова моря, в июле, во время преднерестовой миграции кеты северо-востока Камчатки и р. Анадырь возрастает доля кеты с северным типом чешуи. В августе и сентябре, когда в Беринговом море, нагуливается, главным образом неполовозрелая кета разных стад, вновь возрастает доля японской кеты (рис. 7 в, г).

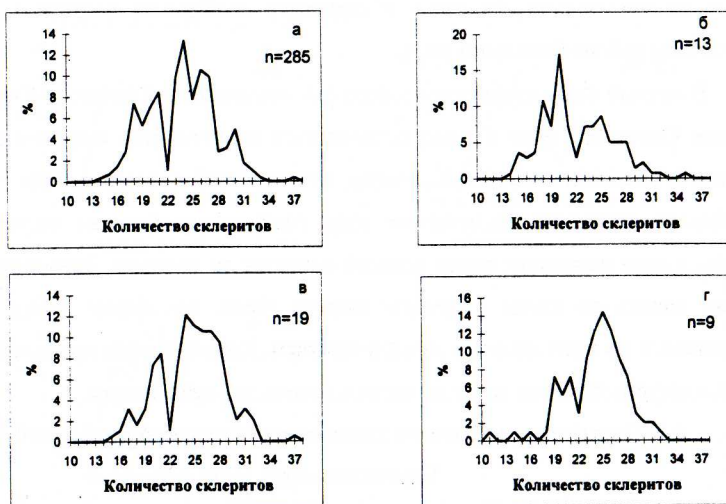


Рис. 7. Распределение кеты по количеству «летних» склеритов. Олюторский район Берингова моря: а – 15-27.06.96; б – 14-30.07.93; в – 04-27.08.96; г – 04-14.09.96.

В «теплые» годы в юго-западной части Берингова моря довольно многочисленна нерка, мигрирующая через этот район к районам воспроизводства.

В июне ее доля в уловах близка к таковой кеты. Горбуша в четные годы и чавыча (всегда) немногочисленны в уловах. В июле и последующие месяцы в уловах доминирует кета. Кижуч встречается единично.

В 1997-2001 гг. концентрации лососей в Беринговом море были менее плотные, чем в этот же период в 1996 г. за счет уменьшения количества кеты и нерки, уловы на сеть которых снизились в 2-3 раза.

Снижение концентраций кеты в Беринговом море было связано с уменьшением количества японской кеты в 1997-2000 гг. (Watanabe, 2000), а снижение концентраций нерки, меньшим по сравнению с 1996 г. количеством нерки, мигрировавшей через юго-западную часть Берингова моря к районам воспроизводства.

На фоне изменения концентраций лососей на местах нагула заметно менялся спектр питания лососей и, в особенности, кеты.

Глава 5. Сравнительный анализ питания кеты и других видов лососей в морской период жизни.

Питанию тихоокеанских лососей в морской период жизни посвящено большое количество исследований, охватывающих практически все этапы обитания лососей в море (Андриевская, 1966; 1968; Волков 1994, Волков и др., 1997; Чучукало и др., 1994; Соболевский и др., 1994; Дулепова, 1998; Карпенко, 1998, Иванков и др. 1999; Глебов, 2000; 1990; Heard, 1991; Salo, 1991; Arai 1988; Davis et al., 2001 и др.). При этом, некоторые авторы отмечали наибольшую по сравнению с другими видами пищевую пластичность кеты (Андриевская, 1966; Карпенко, 1998; Kaeriyama et al., 2001 и др.). Мы решили дополнить имеющиеся сведения, рассмотрев в сравнительном аспекте питание кеты и других видов лососей в морской период жизни, обращая внимание на сходство и различия спектров питания лососей в условиях различной численности стад и степень пищевой пластичности разных видов.

Питание кеты по сравнению с другими видами лососей имеет свою специфику, которая связана с особенностями строения ее пищеварительной системы. У кеты – огромный по сравнению с другими видами лососей желудок, что обуславливает ее высокую пищевую пластичность, позволяя ей потреблять в большом количестве желетелых (кишечнополостных и оболочников), не используемых другими лососями (Welch, 1997).

Исследования питания лососей проводили в течение их летнего нагула в ИЭЗ России в 1994-2001 гг. Результаты были осреднены по выделенным нами районам. Это позволило выявить региональные особенности питания лососей. Поскольку размерный ряд рыб из уловов дрейфтерных сетей невелик и охватывает особей длиной от 45 до 75 см, а основу уловов составляют особи длиной 50-65 см, мы анализировали состав пищи для всех особей из взятой пробы без разделения на размерные группы.

Берингово море.

Материалы по питанию лососей в Беринговом море собраны в основном в Олюторском и Наваринском районах в июне-июле 1996 г. и в августе 1995 - 1998 гг. В июне-июле 1996 г. в уловах присутствовали горбуша, кета, нерка и чавыча. Последняя была немногочисленна. Питалась она исключительно головоногими моллюсками, у многих особей желудки были пустыми. В августе в основу уловов составляли нерка и кета. Горбуша практически отсутствовала, кижуч и чавыча встречались единично.

В июне 1996 г. в Олюторском районе Берингова моря нерка и горбуша потребляли исключительно рыб кальмаров (Рис.8). В пище кеты, напротив, нектон практически отсутствовал. Почти 100% пищевого комка слагали гребневники и аппендикулярии. В июле в составе пищи горбуши абсолютно преобладала рыба (90,9%). Доля нектона в желудках нерки, напротив, уменьшилась по сравнению с июнем, доля ракообразных, которые отсутствовали в пище нерки в июне, в июле составляла 40%.

У кеты состав пищи в июле стал более разнообразным по сравнению с июнем. Помимо желетелых, составлявших 40,3% массы пищевого комка, она потребляла рыб (17,6%), эвфаузиид (16,4%), гипериид (12,7%), а также крылоногих моллюсков (6,4%) и кальмаров (6,6%).

В августе 1996 г. в отсутствии горбуши и снижения количества нерки на местах нагула, соотношение отдельных компонентов в рационе кеты изменилось: снизилась роль желетелых, увеличилось значение рыб, заметным стало присутствие крылоногих моллюсков и гипериид (рис 9).

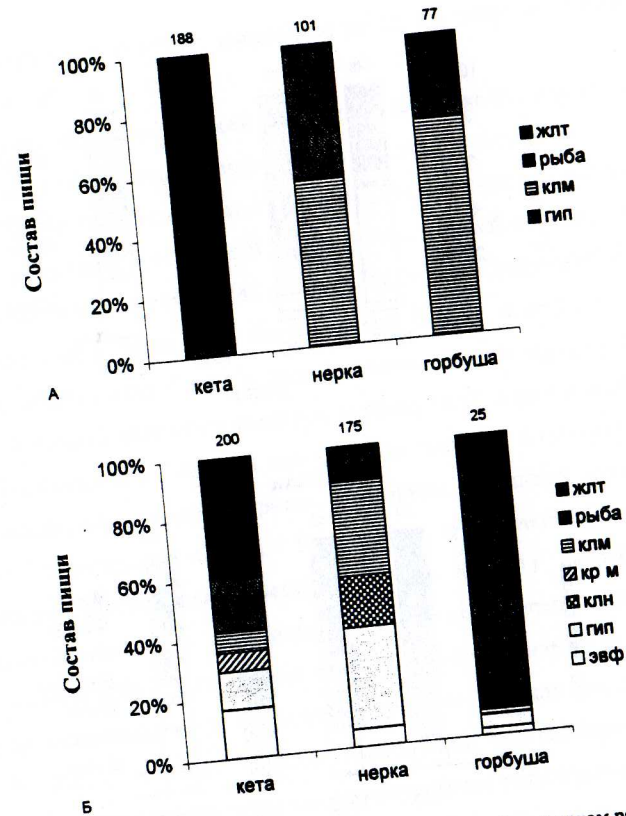


Рис. 8. Состав пищи лососей (в % по объему) в Олюторском районе Берингова моря в июне (А) и июле (Б) 1996г. Числа над столбцами - количество рыб с пищей в желудках. Здесь и далее: жлт - желетелые; ккм - кальмары; кр. м - крылоногие моллюски; кпн - каланиды; гип - гиперииды; эвф - эвфаузииды.

Говоря о межгодовой динамике состава пищи кеты, следует отметить, что в 1998 г. вследствие снижения численности лососей снизилась и напряженность межвидовых и внутривидовых пищевых отношений. Существенно изменился спектр питания кеты, сократившей потребление желетелых и увеличившей потребление ракообразных, моллюсков и рыб. Спектры питания нерки и кеты в августе 1998 г. стали значительно более схожими, чем в этот же период 1995-1997 гг. (рис. 9).

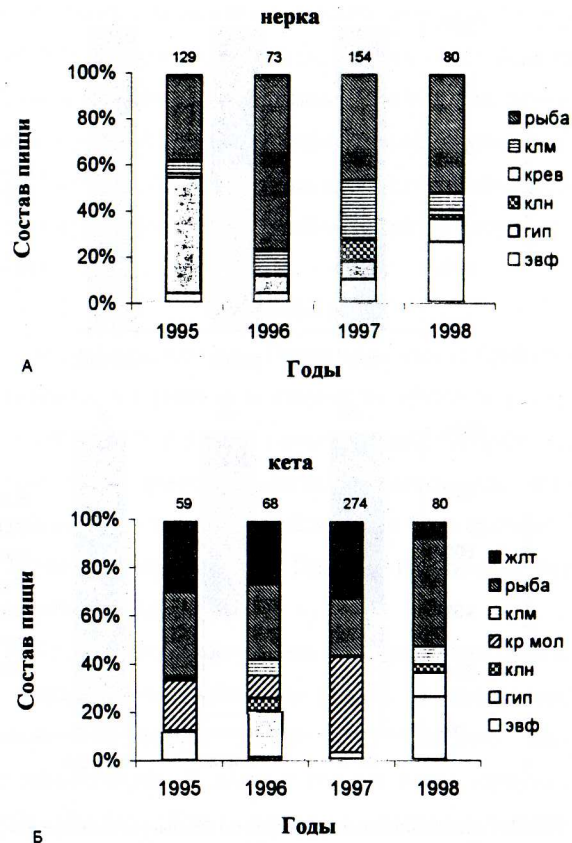


Рис. 9. Состав пищи нерки (А) и кеты (Б) (в %% по объему) в Олюторском районе Берингова моря во второй половине августа в разные годы. Числа над столбцами - количество рыб с пищей в желудках

Тихоокеанские воды Камчатки и северных Курильских островов.

В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов закономерности межгодовой динамики состава пищи лососей были сходными с описанными выше.

В период с 1996 по 2000 гг. качественный состав пищи нерки и горбуши оставался сходным. Состав пищи кеты сильно отличался от такового нерки и горбуши, особенно в 1996 г., когда значительную долю в составе пищи кеты

составляли желтелые. В 1996 г. в мае-июле их доля в пище кеты изменялась в пределах 2,7-66,8%.

Максимальные уловы лососей в Северной Пацифике были отмечены в 1995 и 1996 гг. К 1998 г. они снизились. Улучшились условия нагула лососей. Уменьшилось значение желтелых в питании кеты. Их доля в мае-августе 1998 г. изменялась в пределах 8,3-23,5%. В 2000 г. уловы лососей на усилии в северной Пацифике были самыми низкими за период 1992-2000 гг. (Fukuwaka, Ishida, 2000), и роль желтелых в пище кеты снизилась еще больше и составила 1,4-10,9%. Спектр ее питания стал ближе к спектру питания нерки и горбуши. В целом похожая динамика изменения спектров питания кеты, нерки и горбуши в мае-июле наблюдалась и в 2001 г. В мае большое значение в питании всех видов лососей имели рыбы, главным образом, миктофиды, в меньшей степени – молодь северного одноперого терпуга. Постепенно роль нектона уменьшалась, увеличивалось значение ракообразных. Но, если в 2000 г. ракообразные были представлены в основном гипериидами и в меньшей степени эвфаузидами, то весной и летом 2001 г. в пище всех видов лососей доминировали эвфаузииды и каланиды, гиперииды же в значительном количестве были отмечены только у кеты. В 2001 г. в пище лососей практически отсутствовали головоногие моллюски. Спектр питания кеты, как и в предыдущие годы отличался от спектров питания горбуши и нерки. Только у кеты в составе пищи присутствовали кишечнополостные, главным образом, гребневики. Их доля в пище кеты изменялась в пределах 7,1-24,5%, достигая максимума в последней декаде июня – период массовой миграции горбуши.

Таким образом, питание кеты желтелыми является вынужденным. Оно становится преобладающим в периоды высокой численности лососей в океане, является следствием напряженных межвидовых и внутривидовых пищевых отношений и позволяет кете уходить от пищевой конкуренции, сохраняя численность вида на высоком уровне. Однако, такой рацион не обеспечивает в полной мере энергетические потребности организма. В результате этого снижается длина, вес, плодовитость кеты и происходят другие, подчас необратимые изменения.

Глава 6. Дегенерация мышц кеты в морской период жизни.

Причины и механизмы патологии

6.1. Пространственно-временная динамика встречаемости кеты с размягченными мышцами.

В 1994 г. нами было обнаружено и описано размягчение мышц у большого числа особей кеты. В разных районах в разные сезоны доля рыб с размягченной скелетной мускулатурой составляла 35 – 60 %. Такие рыбы имели также необычную сельдеобразную форму тела (Gritsenko et al, 1995; Klovatch, Gritsenko, 1998). Мышечная ткань у них была дряблой, при макроанатомическом анализе отмечены разрывы миоцелл, кровоизлияния, особенно ярко выраженные в зонах, близких к позвоночнику.

У других видов особей с дряблыми мышцами практически не было. Кета с размягченной скелетной мускулатурой (дряблая кета) встречалась в большем количестве там и тогда, где и когда были большие уловы, а, следовательно, и высокие концентрации лососей (Кловач, 2001; Klovatch, 1999; Klovatch, 2000). Изменение доли дряблых особей в течение сезона нагула в различных районах СЗТО соответствовало динамике перемещения японской кеты с севера Берингова моря в июне до Южных Курил в октябре (Kondo et al., 1965, Neave et al., 1976; Ogura, 1994; Myers et al., 1996) (рис. 10).

Относительная численность дряблой кеты изменялась по годам в соответствии с численностью лососей в океане. Она была максимальной в 1995-1996 гг. (годы максимальных мировых уловов лососей и подходов японской кеты), минимальной в 2000-2001 гг., когда были отмечены минимальные за последнее десятилетие 20 века уловы лососей в целом и японской кеты в том числе (Гриценко, Кловач, Богданов, 2002; Gritsenko, Klovatch, 2002).

6.2. Связь дегенеративных изменений в мышцах, печени и яичниках кеты с размерами особей и степенью зрелости гонад.

Доля кеты с размягченными мышцами зависела от размера рыб и от степени зрелости их гонад. Максимальной она была у рыб длиной менее 50 см (рыб длиной менее 40 см в уловах не было) с гонадами на II и II-III стадиях

зрелости, минимальной – у самых крупных особей длиной более 65 см с гонадами на III, III-IV и IV стадиях зрелости (Кловач, 2001; Klovatch, 1999; 2000).

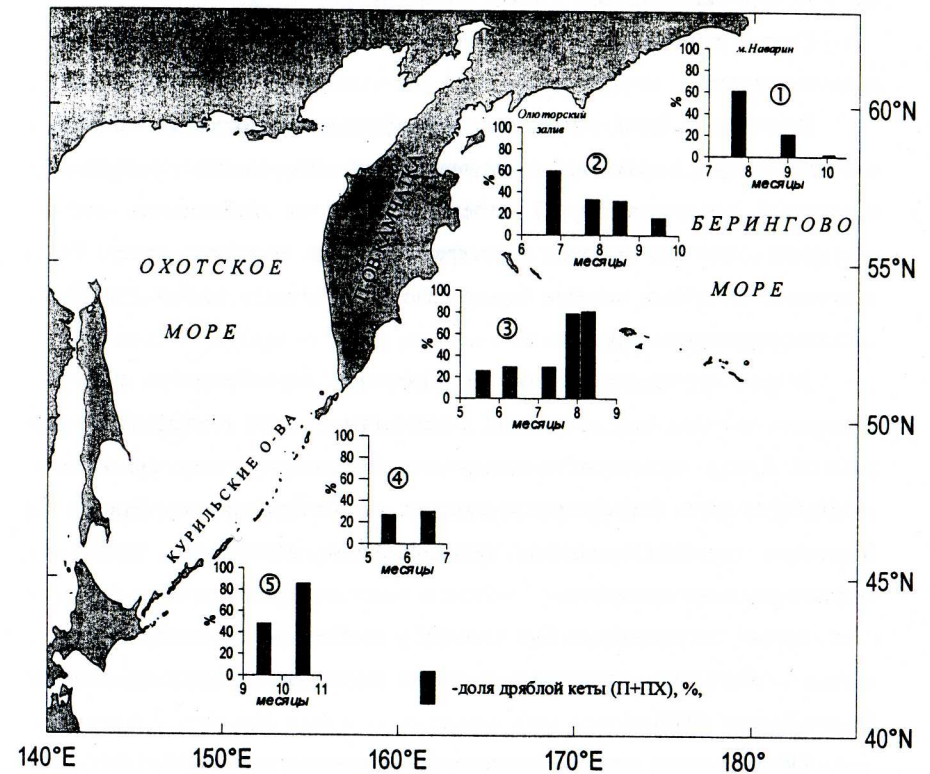


Рис. 10. Изменение доли дряблой кеты в период летнего нагула в различных районах Тихого океана в 1996 г. По осям абсцисс – месяцы, по осям ординат – доля дряблой кеты (П+ПК).

Гистологический анализ мышц кеты позволил обнаружить значительные различия в строении мышечных волокон здоровых и дряблых особей.

У здоровых особей кеты мышцы, взятые со всех участков тела имели нормальное строение. У рыб с нарушенной структурой мышц деструктивные изменения наиболее сильно выражены в группах мышц, локализованных непосредственно за головой и под спинным плавником. Мышцы хвоста

характеризовались наименьшим количеством измененных волокон. Иными словами, мышцы, наиболее активно участвующие в движении, были поражены в меньшей степени.

Спектр обнаруженных патологических изменений можно свести к трем основным группам.

Во-первых, были отмечены дистрофические изменения мышечных волокон, которые выражались в нарушении или исчезновении периодичности поперечной исчерченности. В отдельных участках наблюдалось полное нарушение структуры волокон и превращение их в аморфную массу. Число атипичных мышечных волокон варьировало и достигало у особей с наиболее сильным поражением 60%.

Вторая группа патологических изменений характеризуется наличием обширных зон некрозов, возникших в результате полного распада мышечных волокон. Другая часть волокон подвергается частичному распаду, при котором сохраняются часть фибриллярного аппарата, саркоплазма и ядер. Эта группа мышечных волокон является потенциальным источником возможных восстановительных процессов.

Третий тип изменений был выявлен у наиболее крупных экземпляров, у которых обнаружены отчетливые признаки регенерации мышечных волокон (Данте, Кловач, 2002).

Обнаруженные нами патологические изменения мышечной ткани кеты согласуются с данными экспериментальных работ, выполненных на костистых рыбах А.Д. Завазинным (1953). Этот автор показал, что процесс дегенерации мышц, развивающийся вслед за экспериментальным нарушением кровоснабжения у беломорского бычка, и последующий процесс регенерации мышечных волокон универсален и включает несколько этапов: разрушение мышц, инфильтрация лейкоцитами, фагоцитоз и лизис некротических масс, формирование рубцовой ткани и последующее замещение новообразованными мышечными волокнами. Весь процесс занимает 15-20 дней.

Сопоставление результатов гистологического анализа мышц кеты и литературных данных (Завазин, 1953) позволило нам заключить, что наиболее

ранним заметным изменением является лизис миофибрилл. Если этот процесс заходит далеко, возникают очаги некроза в мышечных волокнах, что влечет за собой образование клеток соединительной ткани с последующим рубцеванием. Однако даже при потере значительного количества миофибрилл в мышечном волокне целостность его оболочки и ядра не нарушается. Капиллярная сеть сохраняется в мышцах вплоть до полного лизиса мышечных волокон.

Таким образом, процесс дегенерации мышц может носить обратимый характер. Возможность восстановления мышц или гибели особи зависит от степени поражения и от того, затронуты или нет жизненно важные органы (Кловач, 2001; Данте, Кловач, 2002).

У кеты с дегенерирующими мышцами были обнаружены патологические изменения печени. Ее внешний вид отличался от печени здоровых рыб по размерам, окраске и консистенции. Как правило, у рыб с дряблыми мышцами печень имела более крупные размеры по сравнению с нормой, ткань органа была рыхлой, «расположающейся» в руках, а ее окраска варьировала от розовато-желтой (мозаичный вид) до желтой или зеленой (анемичный). Эти, определяемые визуально признаки, свидетельствуют о дистрофичных изменениях в печени.

Проведенное гистологическое исследование нормальной и дистрофичной печени кеты показало различие в их строении. У внешне нормальной печени отклонений в строении клеток не выявлено. Оно соответствует описанному в литературе нормальному строению печени позвоночных животных (Алмазов, Сугулов, 1978). В пораженном органе обнаружены патологические изменения гепатоцитов, выражающиеся в наличии в клетках печени жировых вакуолей разного размера и количества, что связано с увеличением содержания внутриклеточных липидов. Такая патология характерна для жировой дистрофии. В мозаичной печени выявлены такие стадии жировой дистрофии, как пылевидная, мелко- и крупно-капельная, в анемичной – крупно-капельная, при которой образуется одна крупная жировая вакуоль, заполняющая всю цитоплазму и отодвигающая ядро клетки к ее периферии. В мозаичной печени патология гепатоцитов наиболее ярко выражена на периферии печеночных долек, реже – в их центральной части. В более тяжелых случаях патологии (анемичная печень)

дистрофичные изменения имеют диффузный характер и затрагивают всю паренхиму дольки.

Исход жировой дистрофии печени зависит от степени развития нарушений. Если она не сопровождается полным разрушением клеточных структур, то, как правило, оказывается обратимой. Глубокое нарушение обмена клеточных липидов заканчивается гибелью клеток, приводящей к циррозу печени и гибели особи.

В связи с обнаруженной патологией мышц и печени, нами проведено сравнение состояния гонад самок кеты с нормальными и дегенерирующими мышцами. По сочетанию двух признаков (состояние гонад - состояние мышц) выделяется пять групп самок: 1) нормальные мышцы - нормальное состояние ооцитов в гонадах; 2) дегенерирующие мышцы - резорбция ооцитов в яичниках; 3) нормальные мышцы нормальные ооциты, а в строке гонады залупившие фолликулы; 4) нормальные мышцы - резорбция ооцитов в гонаде; 5) дегенерирующие мышцы - нормальное состояние ооцитов. Основная масса рыб находится в первых двух состояниях, последние 3 варианта встречены в 1-2 случаях и могут свидетельствовать о разных стадиях процессов дегенерации или регенерации в мышцах (Микодина, Пуква, Кловач, 2000; Микодина, Кловач, Рукоча, 1999).

Следует отметить, что сама по себе резорбция ооцитов никак не связана с мышечной патологией, а является нормальным процессом формирования конечной плодovitости у лососевых (Грачев, 1971). В то же время, многие авторы (Анохина, 1959; Кривобок, 1962; Шагуновский, Белнина, 1967; Грачев, 1971; Шагуновский, 1980) указывали на непосредственное влияние жирности и упитанности на плодovitость рыб. При более или менее одинаковых размерах ирркинок, у более крупных рыб, содержащих в теле больше жира, может сохраниться до нереста большее количество ооцитов, чем у мелких. Следуя этой логике, можно предположить, что у прогонистых, менее упитанных по сравнению с нормой дряблых особей кеты, резорбция ооцитов может быть значительно большей, чем у здоровых рыб. Именно это мы и наблюдали при гистологическом исследовании яичников здоровых и дряблых самок кеты. У 15 из 20 самок с

размягченной мускулатурой наблюдалась тотальная резорбция ооцитов. У этих рыб гонады находились на II, II-III и III стадиях развития. Среди 27 здоровых рыб не было ни одной особи с тотально резорбирующимися ооцитами (Микодина, Пуква, Кловач, 2000). Среди рыб с гонадами на IV стадии зрелости, пойманных в море, не обнаружены самки с резорбирующейся икрой. В этой группе рыб отмечено и наименьшее количество особей с размягченными мышцами (Кловач, 2001).

Таким образом, в процессе роста рыб и созревания гонад дряблые особи кеты или погибают, или у них происходит восстановление тканей в зависимости от степени развития патологии в мышцах, печени и гонадах.

Независимо от непосредственных причин миопатии, не вызывает сомнений, что появление особей кеты с дряблыми мышцами связано с высокой плотностью лососей в местах морского нагула. В целях выяснения возможных непосредственных причин, вызывающих размягчение мышц кеты мы рассмотрели имеющиеся в литературе данные о мышечных патологиях рыб.

6.3. Мышечные патологии рыб.

Анализ литературных сведений о наличии мышечной патологии у рыб показал, что наиболее часто она связана с заражением эндопаразитическими простейшими - миксо- и микроспоридиями, которые могут вызывать хорошо выраженное разжижение мускулатуры у некоторых морских рыб (Шульман, 1966; Воронин, 1983). Эти виды известны и для лососевых рыб, особенно миксопоридии (представители родов *Kidua*, *Hexacarya*, *Neineva*, *Mуховолия*) (Коновалов, 1971; Nagasawa et al., 1987, 1994; Ноллман, 1994; Карманова, 1997). Известно и микозное поражение мышц многих видов морских и проходных рыб (Нейш Г., Хьюз Г., 1984; Донцов, 1995), а также поражение паразитическими гельминтами - цестодами, нематодами, реже - скребниками и трематодами (Митенев, Шульман, 1980; Карасев, Митенев, 1993; Плюснин и др., 1996; Вилова, 2000; Карманова, 2000). У лососевых рыб описаны случаи мышечной патологии вирусной этиологии (Щелкунов и др., 1998; Агбахи, 2000).

В 1980-е гг. была изучена и описана мышечная патология (расслоение мышц) у осетровых бассейна р. Волги, причиной которой был кумулятивный

подобные деструктивные изменения мышечных волокон были обнаружены у белорыбца, пойманной под плотной Волгоградской ГЭС (Алтуфьев и др., 1989), а также у щуки, судака, окуня, линя и сазана, пойманных в нижнем течении р. Волги (Евгеньева, 2000).

Известны также случаи размягчения мышечной ткани рыб при голодании или недостаточном поступлении необходимых веществ с пищей (Дав, 1976).

Как в случае воздействия токсических веществ, так и в случае голодания или недостаточного содержания белков в пище в основе расщепления (размягчения) мышц лежит присущая всем рыбам способность утилизировать мышечные белки в экстремальных условиях и восстанавливать структуру мышц при нормализации внешних условий. Эта уникальная особенность повышалась в ходе эволюции и позволяет рыбам выживать в неблагоприятных условиях (Дав, 1976; Евгеньева, 1989; Евгеньева, 2000; Beardall, Johnston, 1985).

6.4. Непосредственная причина размягчения мышц кеты.

Анализ литературных сведений о мышечных патологиях у рыб показал, что размягчение скелетной мускулатуры рыб имеет различную этиологию – «токсикологическую», «паразитарную» и «трофическую».

«Токсикологическую гипотезу» мы не рассматривали, поскольку, она представляется нам не самостоятельной. Во-первых: если бы серьезное заражение Северной Пацифики и имело бы место, то, несомненно, патология была бы обнаружена не только у кеты. Во-вторых: наблюдавшаяся нами пространственно-временная динамика встречаемости дрибных особей в уловах, связанная с изменениями численности лососей, исключает влияние токсических веществ как возможную причину размягчения мышц кеты.

«Паразитологическая» и «трофическая» гипотезы, напротив, представляются весьма вероятными. Первая, поскольку, в ряде случаев было обнаружено, что заражение паразитическими простейшими или гельминтами являлось причиной разного вида мышечных патологий у лососевых. Вторая роднилась в результате исследования питания кеты в море. Как мы отмечали, в составе пищи кеты в отдельных районах и периоды значительное место занимали желтедь, калорийность которых в 5-10 раз ниже калорийности ракообразных,

моллюсков и рыб (Davis et al., 1998). Мы предположили, что питание низкокалорийной пищей могло быть причиной изменения химического состава тела кеты и, как следствие, размягчения скелетной мускулатуры.

Для проверки одной из возможных причин, вызывающих размягчение скелетной мускулатуры у кеты, в 1997 г. в период исследований в СЗТО были проведены ихтиопатологические исследования.

Исследования внешних покровов рыбы, подкожных и более глубоких слоев мышечной ткани не выявили у рыб с размягченной мускулатурой каких-либо заметных патологических изменений кожных покровов. В мышцах и внутренних органах отсутствовали цисты или капсулы паразитических грибов, простейших или гельминтов. Микроскопическое исследование мышечной ткани из различных участков тела, почек и печени рыб, с различным состоянием мускулатуры также не выявило каких-либо возбудителей или заметных изменений в морфологии отдельных мышечных волокон, что позволило исключить наличие простейших из группы миксоспоридий. Для выявления более мелких возбудителей было проведено электронно-микроскопическое исследование 18 образцов мышц, почек и печени от кеты с нормальной и размягченной скелетной мускулатурой, которое также не выявило более мелких паразитических простейших - миксоспоридий, а также вирусных и бактериальных агентов.

При гельминтологическом анализе кишечника кеты и нерки с размягченной и нормальной мускулатурой у всех рыб были обнаружены паразитические гельминты - цестоды, нематоды, скребни и единичные трематоды. Интенсивность инвазии ими рыб составила от 3 - 10 до 50 -90 экз./рыбу. Однако обнаруженные гельминты, даже при высоком уровне заражения, не вызывали заметной патологии стенок кишечника, а их численность не коррелировала с упругостью мускулатуры обследованных рыб (Головин, Кловач, 1999).

Таким образом ихтиопатологическое обследование лососей в СЗТО позволило исключить влияние паразитарного фактора в размягчении мышц кеты.

Состоятельность «трофической» гипотезы была подтверждена как нашими многолетними исследованиями питания лососей и динамики доли дрибных особей в уловах, так и гистологическим анализом органов и тканей дрибной кеты.

Известно, что химический состав тела рыб отражает состав их пищи (Лав, 1976), наличие же в питании большого количества низкокалорийного корма может быть причиной изменения химического состава тела рыб. Зависимость между составом пищи и тканями тела была обнаружена у личинок атлантической трески (*Gadus morhua morhua*) (Loosman et al., 1996) и молоди стальноголового лосося (*Salmo gairdneri*) (Гершанович и др., 1988).

О разной обеспеченности пищей или сравнительной полноценности ее в разные годы может свидетельствовать изменение средней величины коэффициента утипанности кеты в районе восточной Камчатки в июле 1996-2001 гг. В 1996 г. среднее значение коэффициента утипанности по Кларк составило соответственно у самок и самок 1,08 и 1,06, в 1997 г. – 1,4 и 1,09. В 1998, 2000 и 2001 гг. среднее значение коэффициента утипанности по Кларк у кеты изменялось в пределах 1,21-1,27 (Кловач, 2001). Соответственно и наибольшее количество дрибной кеты в уловах было отмечено в 1995-1996 гг., наименьшее – в 1998-2001 гг.

Таким образом, ухудшение питания (снижение в пище доли белковых продуктов) приводит к использованию резервных, а впоследствии и структурных белков мышц. Если при росте особи недостаток белковых продуктов окажется очень велик, то несомненно деструктивные изменения мышц будут настолько значительны, что это неизбежно приведет к гибели особи.

6.5. Биохимический состав органов и тканей кеты.

У кеты с нормальными и дрибными 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 расхода энергии 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 дрибным самкам кеты ценой повышенных энергетических затрат формировать относительно полноценные по белковому и липидному составу ооциты. Однако,

данные по уменьшению содержания в гонадах самок РНК на 53% (табл. 4), уменьшению содержания углеводов и снижению их общей обводненности указывают на невысокое качество сформированных половых продуктов у самок кеты с дрибными мышцами.

Таблица 4. Содержание нуклеиновых кислот в мышечной ткани и органах кеты с нормальными и дрибными мышцами (% в АСВ).

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

* - различия достоверны при $p < 0,05$.

Уменьшение содержания в гонадах матриц в виде РНК обуславливает низкое качество потомства дрибных самок кеты и, вероятно, низкую его выживаемость. (Миколина и др., 2002).

Глава 7. Потеря навигационных ориентиров как фактор смертности лососей в океане.

Крупномасштабное разведение кеты в Японии обусловило помимо описанных выше следствий еще одно – расширение натугильного ареала японского стада (Огута, 1994). Расширение натугильного ареала с одной стороны повышает устойчивость популяции к кратковременным неблагоприятным воздействиям среды, но с другой стороны, может явиться предпосылкой для нарушения сформировавшихся в процессе эволюции связей со средой (Шиплов, 1985) и, в частности, с навигационными ориентирами последовательно сменяющимися друг друга во время морских миграций лососей. Такими ориентирами могут быть бесеные тела, магнитное поле Земли, течения, физические и химические характеристики водных масс (Бирман, 1985; Isaksson, 1988).

В литературе имеются упоминания о «загадочной» гибели или «исчезновении» лососей в море (Шунгов, 1989; Jones, 1984). Так, в Тихом океане к югу от Алеутских островов есть район, общий для горбуши, кеты и нерки, из

которого ни одна из помеченных там рыб не возвратилась в район воспроизводства (Jones, 1984). Х. Джонс назвал этот район «лососевой дырой». В качестве возможной причины исчезновения в ней рыб он предполагает потерю ими ориентации, которая в свою очередь была вызвана отсутствием температурной стратификации вод в этом районе.

Нами в октябре 1996 г. на севере Берингова моря (Наваринский район) было обнаружено скопление созревающей кеты, биомасса которого по нашей оценке составила не менее 2 тыс. т. Факт удивительный, поскольку хорошо известно, что осенью в Беринговом море нагуливаются главным образом неполовозрелые лососи, доминирующие над половозрелой частью стада (Бирман, 1985; Шунтов, 1989; Соболевский и др., 1994; Кловач и др., 1996).

Знание сроков промысла лососей в разных районах, а также сравнение структуры чешии пойманной нами кеты с рыбами из водоемов происхождения (рис. 11), позволило нам заключить, что данное скопление представлено японской кетой.

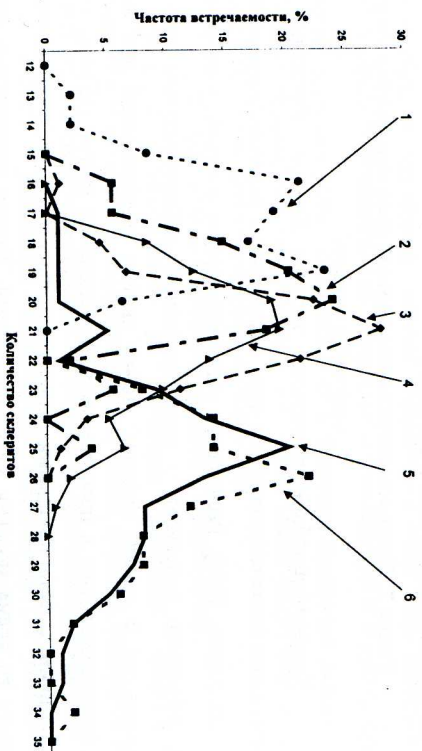


Рис. 11. Распределение кеты разных стад по количеству «летних» склеритов: 1 - р. Анадырь, 2 - р. Большая, 3 - р. Юкон, 4 - р. Камчатка, 5 - Наваринский район Берингова моря 30.09-04.10.96, 6 - Хоккайдо.

Расчет времени, которое она должна затратить на путь до Хоккайдо с учетом средней скорости перемещения японской кеты в сентябре-октябре-26 км/сутки (Огура, 1994) составляет 110 суток. Созреть же кета, судя по величине ГСИ, которая была отмечена у нее в Беринговом море в период наблюдений, должна за 2 месяца. Иными словами ее созревание и гибель в море весьма вероятны.

Факт обнаружения созревающих лососей в октябре в открытом море далеке от нерестовых водоемов и масштабы этого явления свидетельствуют о существовании фактора смертности, который становится значимым в условиях высокой численности вида и расширения его нагульного ареала.

Глава 8. Экологическая емкость Северной Пацифики и саморегуляция численности японской кеты

До недавнего времени было широко распространено мнение, что количество тихоокеанских лососей лимитируется площадью нерестилищ. Это так, но в тоже время 99 % продукция этих рыб создается в океане. Ограниченность экологической емкости океана мы начинаем ощущать в периоды подъемов численности лососей, когда наблюдается измельчание особей. В последние годы вопрос об экологической емкости океана приобретает особую остроту в связи с крупномасштабным искусственным разведением лососей, в результате чего в океане появляются стада такой численности, какой не было в природе.

В свете сказанного выше вопрос об определении экологической емкости океана приобретает особую актуальность.

Возможны два подхода к определению экологической емкости среды.

1. Прямое определение величин потребности гидробионтов и способности океана удовлетворить эти потребности. Это дорогой и трудновыполнимый способ. Во-первых, экологическая емкость среды априори не есть величина постоянная, ибо обусловлена как долгоперидными океанологическими перестройками, так и особенностями отдельных лет. Во-вторых, факторы, определяющие выживаемость лососей в океане и в пресных водах действуют часто неодинаково и даже в противоположных направлениях. И, в третьих, параметры задачи столь огромны физически (обширные акватории,

множество популяций, длительные отрезки времени и т.д.), что трудно найти средства для ее решения. Реально в первом приближении об экологической емкости среды тихоокеанских лососей судят по максимальным уловам за длительный ряд лет.

2. Понск признаков, являющихся функциональной переменной, коррелирующей с численностью, по которым можно было бы судить о превышении экологической емкости (Grisenko et al., 1995; Klovatich, Grisenko, 1998).

К числу таких признаков можно отнести появление в скоплениях лососей на местах нагула особей с размягченной скелетной мускулатурой. Доля же миопатичных особей в скоплениях является в данном случае функциональной переменной, коррелирующей с численностью лососей на местах нагула.

Проведенные нами в течение восьми лет исследования взаимодействия японской кеты с лососями российских стад позволили получить представление об особенностях межгодовых и сезонных процессов, происходивших в стадах лососей, нагуливающихся совместно в течение лета и осени в Беринговом море и сопредельных тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов.

За эти годы в Северной Пацифике произошли значительные изменения. В начале наших работ ситуация характеризовалась высокими уловами кеты на единичную промысловую усилию, что соответствовало высокой численности японского стада. Одновременно с этим почти повсеместно сократилась численность российских стад кеты. Во многих стадах лососей по мере увеличения численности японской кеты уменьшалась средняя длина и масса производителей и увеличивался их средний возраст.

Расчеты численности азиатской кеты, одновременно нагуливающейся в океане в разные периоды лет, показали, что даже в 1930-е годы, при очень высокой численности природных стад кеты, в океане нагуливалось в 2,3 раза меньше особей, чем в начале 1990-х годов, когда японское разведение кеты достигло максимального успеха (Гриценко и др., 2000).

Расчеты районов кеты в океане, определенные на основе суточных районов (Яржомбек, Кловач, 1997) с учетом численности рыб всех возрастов для

ситуации 1970 и 1995 гг. показали, в 1970 г. рыба потребляла корма в 13,5 раз больше, чем ее конечная масса тела, а в 1995 г. – в 18,1 раза. Следовательно, непроизводительные траты энергии увеличились на 34%.

Таким образом, можно говорить, что существовавшая в первой половине 1990-х гг. нагрузка на экосистему эпипелагиали Северной Пацифики, создаваемая кетой, значительно превысила исторически известный уровень. А то обстоятельство, что увеличение нагрузки произошло за счет одного сравнительно небольшого региона, несомненно снижает биологическое разнообразие кеты, как целого (Гриценко и др., 2000).

В 1994 г. нами впервые было обнаружено массовое размягчение мышц кеты. Сезонная динамика кеты с размягченными мышцами в различных районах океана в деталях повторяла картину миграции японской кеты. Это дало основание считать, что именно японская кета в первую очередь подверглась миопатии. Анализ структуры чешуи подтвердил это предположение.

Постепенно ситуация стала меняться. Уменьшились уловы на усилие, кета стала потреблять полноценную в энергетическом отношении пишу (рыбу, кальмаров, ракообразных), уменьшилась доля дробных особей в уловах с 40% в 1996 г. до 7,4% в 2000 г. (Кловач, 2001; Гриценко, Кловач, 2002; Гриценко, Кловач, Богданов, 2002; Grisenko, Klovatich, Uglsova, 2000; Grisenko, Klovatich, 2002). К 2000 г. увеличилась численность ряда азиатских стад кеты и прежде всего, восточно-камчатских, ранее наиболее угнетаемых японской кетой. Заметно снизился возврат японской кеты (Watanabe, 2000; Kasuyama et al., 2001).

Причинами изменения ситуации было похолодание в Северной Пацифике, начавшееся с середины 1990-х годов и внутривидовые механизмы регулирования плотности кеты в океане.

Количественно оценить соотношение влияния этих факторов невозможно. В то же время именно климатические изменения обусловили изменение гидрологического режима в СТО, снижение продуктивности Берингова моря и сопредельных вод Тихого океана (Radchenko et al., 2001). На этом фоне отчетливо проявилось влияние плотностных факторов в сообществе лососей. Наиболее

ярким феноменом первой половины 90-х годов было появление большого количества дряблой кеты (Spitzenko, Klovasch, 2002).

Сказанное выше, является элементом саморегуляции численности кеты, осуществляемой на экосистемном уровне.

Выше мы показали, что непосредственной причиной наблюдаемых патологических изменений, является питание неполноценной в энергетическом отношении пищей в условиях высокой численности популяции. Нам удалось выяснить, что процесс дегенерации мышц и печени может иметь как обратимый, так и необратимый характер, что в свою очередь зависит от степени их поражения. Процесс резорбции ооцитов необратим и в случае тотальной резорбции, наблюдавшейся у части самок с дряблыми мышцами, гибель особи неизбежна. Гибель части аномальных особей есть реализация регуляторных механизмов в период высокой численности популяции.

Описанная ситуация является примером контроля за численностью популяции, осуществляемого на тканевом уровне.

Для детального понимания механизма саморегуляции мы провели биохимический анализ мышц, печени и гонад самок нормальной и дряблой кеты. Нами были выявлены значительные различия между ними по ряду показателей.

Наиболее существенным оказалось пониженное содержание РНК, являющихся матрицей для синтеза белков, в ооцитах дряблых рыб. Это обстоятельство обуславливает низкое качество потомства таких особей и низкую его выживаемость, а в итоге – снижение численности популяции (Грипенко и др., 2000; Миколдина и др., 2002). Подобная ситуация является примером контроля численности популяции, осуществляемого на биохимическом уровне.

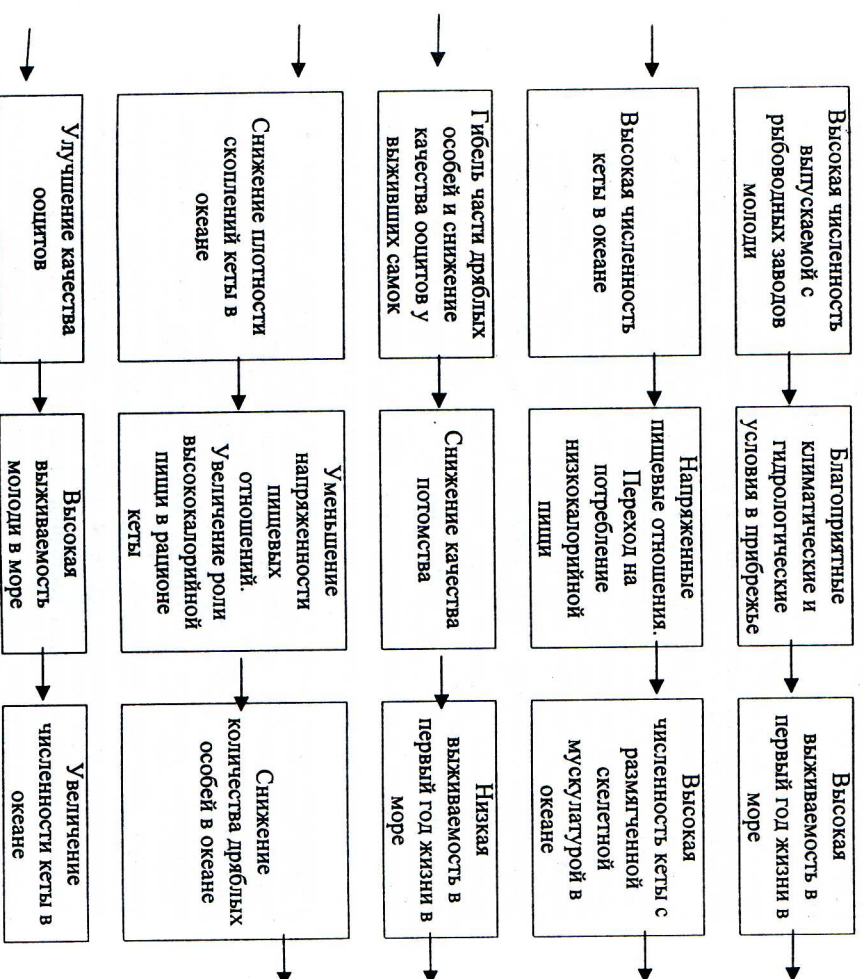
Именно это мы и наблюдаем в отношении японской кеты. Несмотря на то, что выпуск молоди с японских рыболовных заводов на протяжении последних десятилетий остается на одном уровне (около 2 млрд экз.), возврат производителей в последние годы неуклонно снижается. При этом снижение количества производителей отмечается как на Хоккайдо, так и на северо-восточном (Тихоокеанском) побережье Хонсю. Поскольку нагул кеты этих стад происходит в одних и тех же районах Берингова моря и Тихого океана, можно

предположить, что причины уменьшения численности этих стад находятся именно там (Watanabe, 2000).

Такая картина свидетельствует о повышенной по сравнению с предыдущими годами гибели японской кеты в морской период жизни. Уменьшение в океане концентраций созревающей и крупной неполовозрелой кеты, отмечаемое в последние годы лишний раз подтверждает, что гибель значительной части особей происходит в начале морского периода жизни кеты.

Ниже приведена схема процесса саморегуляции численности японской кеты (рис. 12).

Рис. 12. Схема саморегуляции численности японской кеты



Такой она представляется нам после проведения исследований на экосистемном, тканевом и биохимическом уровнях.

Таким образом, превышение экологической ёмкости эпипелагиали Северной Пацифики в отношении совместно нагуливающихся в Беринговом море и тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов стад кеты привело в действие механизмы саморегуляции. Реализация этих механизмов обусловила снижение численности японской кеты.

Глава 9. Теоретические и практические следствия исследований.

Проведенные исследования позволили нам обратиться к проблемам, не имеющим прямого отношения к предмету наших работ, однако так же затрагивающим вопросы экологических последствий антропогенного воздействия на экосистему.

Изучение патологии мышц кеты позволило нам по-новому взглянуть на проблему расслоения тканей у каспийских рыб и, в первую очередь, осетровых.

Гистологический анализ тканей русского осетра (Евгеньева и др., 1989) дал основание полагать, что процесс расслоения мышц мог бы при благоприятных условиях смениться регенерацией. Однако в той экологической ситуации, которая имела место в бассейне р. Волги в конце 1980х годов, регенерация была невозможной (Евгеньева, 1990). Начиная с 1990 г. встречаемость осетровых с дегенеративными мышцами стала значительно меньше (Кузьмин, 1990). В последующие годы их не стало совсем. В литературе вопрос о причинах выдворения осетровых не обсуждался. Мы же со своей стороны попытались это сделать. Следует отметить, что исчезновение миопатичных рыб совпало с увеличением стока Волги и останковкой ряда промышленных предприятий. Так, годовой сток Волги в 1988-1989 гг. составлял 227-239 км³, а в 1990-1991 гг. он увеличился до 335-339 км³ (Научные основы..., 1998). Таким образом, прекращение процесса дегенерации мышечной ткани совпало с изменением условий обитания осетровых. Косвенно это обстоятельство подтверждает правильность установления причины патологии: кумулятивного политоксикоза. Те же процессы изменения состояния мышечной ткани кеты при улучшении экологической ситуации наблюдали и мы у кеты в северной части Тихого океана.

В Тихом океане только кета за счет искусственного разведения достигла такой численности, которая никогда не наблюдалась в природе ранее. Только кета потребляла желательных, недостатков белков в пище коснулась только ее и, как следствие, только у кеты было отмечено размягчение скелетной мускулатуры. Оно не было отмечено у других видов тихоокеанских лососей. В Каспии же воздействием токсикантов подверглись все осетровые и многие костистые рыбы. Соответственно, расслоение мышц наблюдалось у всех видов осетровых, а также у белгорбыльи, щуки, судака, окуня, линя и сазана (Евгеньева, 2000; Евгеньева, Семенова, 2000).

Различная природа агентов воздействия в Волго-Каспийском бассейне и Северной Пацифике привела к различным результатам. В Северной Пацифике воздействие было узконаправленным (на кету) и только у кеты была обнаружена миопатия. На Каспии воздействие было широко направленным и патология проявилась у многих видов рыб. Это обстоятельство косвенно подтверждает правильность предложенных объяснений причин патологии.

Рассмотренная ситуация с воздействием крупномасштабного лососевого рыболовства на стада российской кеты, поднимает качественно новые проблемы. Изменения биологических характеристик лососей различных видов и стад, а также, выявленные нами патологические изменения у кеты, позволяют ставить вопрос о международно-правовом регулировании количества рыболовной продукции, выпускаемой с заводов разными странами с целью сохранения воспроизводства природных стад на высоком уровне.

Выводы.

1. Районы распространения тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана существенно переурываются во времени и пространстве. Структура сообщества лососей в районах переурывания зависит от численности, сроков и путей миграций наиболее многочисленных стад кеты, горбуши и нерки.

2. Кета, развиваясь на японских рыболовных заводах, являясь в последние десятилетия самым многочисленным и широкораспространенным стадом тихоокеанских лососей, в наибольшей степени определяет численность, биомассу и структуру сообщества лососей в Беринговом море и сопредельных частях

Тихого океана в период их нагула и миграций в исключительной экономической зоне России в течение лета и осени. В Курило-Камчатском районе Охотского моря пространственно-временная структура лососевого сообщества определяется численностью и сроками миграций западнокамчатских стад нерки и горбуши, а также российской кеты охотоморских стад.

3. Кета обладает наибольшей пищевой пластичностью по сравнению с другими лососями. При напряженных пищевых отношениях она переходит на потребление кормовых организмов, обладающих низкой энергетической ценностью и избегаемых другими видами лососей. Состав пищи нерки и горбуши также изменяется в зависимости от численности потребителей, но в значительно меньшей степени, чем состав пищи кеты. Наибольшую пищевую избирательность демонстрируют кижуч и чавыча, питающиеся, почти исключительно, нектоном.

4. Питание кеты железяками является вынужденным. Оно становится преобладающим в годы высокой численности лососей в океане и является следствием напряженных межвидовых и внутривидовых пищевых отношений. В 1990-е годы напряженные пищевые отношения в значительной степени были обусловлены огромными массами кеты, выпускаемой с рыбоводных заводов Японии, а также высокочисленными походами горбуши, достигавшими в отдельных районах максимальных значений за весь период наблюдений.

5. Потребление энергетически неполноценной пищи приводит к массовому размягчению скелетной мускулатуры, а также к патологическим изменениям в печени и гонадах кеты.

6. Гистологический анализ мышц кеты с разной степенью патологии показал, что наиболее ранним заметным изменением является лизис миофибрилл. Если этот процесс заходит далеко, возникают очаги некроза в мышечных волокнах, что влечет за собой образование клеток соединительной ткани с последующим рубцеванием. Однако даже при потере значительного количества миофибрилл в мышечном волокне целостность его оболочка и ядер не нарушается. Капиллярная сеть сохраняется в мышцах вплоть до полного лизиса мышечных волокон. Процесс дегенерации мышц может иметь обратимый

характер. Возможность восстановления мышц или гибели особи зависит от степени поражения и от того, затронуты или нет жизненно важные органы.

7. Гистологические изменения печени кеты с различной скелетной мускулатурой проявляются в виде жировой дистрофии разной степени тяжести: от диффузной мелко капиллярной формы до крупнокапиллярной, вплоть до полного разрушения отдельных гепатоцитов. Исход жировой дистрофии печени зависит от степени развития нарушений. Если она не сопровождается полным разрушением клеточных структур, то, как правило, оказывается обратимой. Глубокое нарушение обмена клеточных липидов заканчивается гибелью клеток, приводящей к пиррозу печени и гибели особи.

8. Самки кеты с размягченной скелетной мускулатурой и частично резорбировавшимися половыми клетками формируют относительно полноценные по белковому и липидному составу опитты. Однако, уменьшение содержания в гонадах таких самок запасенных матриц в виде РНК обуславливает низкое качество потомства дробных самок кеты и низкую его выживаемость, а в итоге – снижение численности популяции. Дегенеративные процессы в гонадах носят необратимый характер и в случае тотальной резорбции опиттов рыба неизбежно должна погибнуть, не оставив потомства.

9. В процессе роста рыб и созревания гонад дегенеративные особи кеты или погибают, или у них происходит восстановление тканей в зависимости от степени развития патологии в мышцах, печени и гонадах.

10. Наличие большого количества особей с размягченной скелетной мускулатурой является следствием крупномасштабного разведения кеты в Японии. Об этом свидетельствует изменение их доли в разных районах океана в течение сезона нагула, соответствующее динамике перемещения японской кеты.

11. Часть лососей созревает в открытом море и погибает, не дойдя до районов воспроизводства. В ряде случаев биомасса скопления таких рыб достигает нескольких тысяч тонн. Наиболее вероятной причиной гибели является утрата навигационных ориентиров. Обнаруженное нами скопление созревающей японской кеты на севере Берингова моря в октябре дает основание связать это явление с расширением ее нагульного ареала в условиях высокой численности.

12. Экологическая емкость среды не является величиной постоянной. Это непостоянство, а также огромные размеры Северной Пацифики делают практически невозможным или крайне затруднительным определение экологической емкости среды тихоокеанских лососей посредством проведения съемок и применения инструментальных методов. Однако, в отдельных случаях можно судить о наполнении (или переполнении) экологической емкости среды на основании косвенных показателей. К числу таких показателей можно отнести появление дегенеративных явлений или превышение этими явлениями какого-то уровня, который можно рассматривать как фоновый. У кеты в качестве внешнего признака превышения экологической емкости может рассматриваться появление особей с размягченной скелетной мускулатурой.

13. Исходя из имеющихся на сегодня сведений целесообразно говорить о превышении экологической емкости океана только в отношении отдельных крупных популяций (или групп популяций) наиболее массовых видов лососей, но не в отношении того или иного вида в целом и тем более не в отношении всего рода *Oncorhynchus*.

14. Выявленные патологические изменения, происходящие в стадах кеты, позволяют понять механизм саморегуляции ее численности. Саморегуляция численности японской кеты осуществляется на разных уровнях: на экосистемном уровне преимущественно за счет замедления созревания, накопления особей в океане, снижения эффективности функционирования экосистемы, а также за счет гибели особей в результате потери навигационных ориентиров: на тканевом уровне за счет донеростовой гибели части особей с крайней степенью патологии органов и тканей; на биохимическом уровне за счет уменьшения содержания в опилках РНК и, как следствие этого, снижения жизнестойкости потомства и сокращения численности стада. Судя по сократившемуся в последние годы количеству дегенеративных особей в уловах, гибель происходит в ранний морской период жизни. Произшедший в последние годы переход кеты на потребление энергетически полноценной пищи дает основание полагать, что численность японской кеты вскоре начнет увеличиваться.

Основные публикации по теме диссертации.

1. Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций. 2002 (соавторы: Карпенко В.И., Бобырев А.Е., Грузевич А.К., Кловач Е.М., Козлов С.С. - под ред. О.Ф. Грипенко). М.: ВНИРО 190 с.
2. Влияние селективности дрейфтерных сетей на результаты исследований тихоокеанских лососей // Рыбное хозяйство. 2001. № 4. С. 24-25 (соавторы: Богданов Г.А., Держомбек А.А.).
3. О возможных причинах размягчения мышечной ткани кеты // Рыбное хозяйство. 1999. №6. С.37 (соавтор: Головин П.П.).
4. Биохимические особенности органов и тканей кеты, обусловленные изменениями численности тихоокеанских лососей // Вопр. рыболовства. 2000. Т. 1. № 2-3. С. 102-103 (соавторы: Грипенко О.Ф., Микодина Е.В., Минькова Н.О., Филиппович Ю.Б., Лаптева Т.И., Зайцева О.В.).
5. Новая эпоха существования тихоокеанских лососей в СЗТО // Рыбное хозяйство. 2002. №1. С. 24-26 (соавторы: Грипенко О.Ф., Богданов М.А.).
6. Биология и промысел тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в Анадырьско-Наваринском районе Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. № 1. С. 48-52 (соавторы: Ровнина О.А., Кольцов Д.В.).
7. Биологическая характеристика кеты *Oncorhynchus keta* в период летнего нагула в море // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 5. С. 622-630 (соавторы: Жданникова Л.А., Городковская С.Б.).
8. Пространственно-временная динамика встречаемости кеты *Oncorhynchus keta* (*Salmoniformes, Salmonidae*), с размягченными мышцами и факторы ее определяющие // Зоол. журн. 2001. Т.80. Вып. 6. С. 703-709.
9. Динамика биологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* и нерки *O. nerka* в прикамчатских тихоокеанских водах в весенний период // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40, № 1, с. 116-120 (соавтор: Богданов Г.А.).
10. Температура воды и ход преднерестовой миграции тихоокеанских лососей в море // Вопросы рыболовства. 2000. Т. 1. № 2-3. Ч.1. С. 176-177 (соавторы: Богданов Г.А., Бондаренко М.В.).

11. 2001. Экспресс-метод дифференциации стад кеты *Oncorhynchus keta* в океане // В кн.: Мировой океан. М.: ВИНТИ. Вып. 2. С. 175-181 (соавтор: Заварина Л.О.).
12. Антропологическое воздействие, как причина дегенерации мышц у рыб // Рыбное хозяйство. 2002. №5. С. 23-25.
13. Дегенеративные изменения в мышцах кеты *Oncorhynchus keta*. Причины и возможные механизмы патологии // Вопросы ихтиологии. 2002. Т. 42. №6. С. 850-854. (соавтор: Ланге М.А.).
14. Некоторые особенности оогенеза кеты *Oncorhynchus keta* в период морского нагула в норме и у рыб с дегенерацией мышц // Сборник науч. трудов "Тромыглово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилегающих районах Охотского и Берингова морей в 1992-1998 гг." 2000. М.: Изд-во ВНИРО. С. 231-241 (соавторы: Микодина Е.В., Пуква Н.В.).
15. Потери навигационных ориентиров как фактор смертности тихоокеанских лососей в океане // Труды ВНИРО. 2002. Т. СХЛ1 «Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоемов». С. 60-67.
16. Биохимический состав органов и тканей кеты Охотского моря в связи с явлением дряблости ее мышц. // Труды ВНИРО. 2002. Т. СХЛ1 «Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоемов». С. 78-85. (соавторы: Микодина Е.В., Лаптева Т.И., Зайцева О.В., Минькова Н.О., Филиппович Ю.Б.).
17. Рацион и структура энергобюджета кеты в море // Первый конгресс ихтиологов России. 1997. Тезисы докладов. Астрахань, сентябрь 1997 г. М.: ВНИРО. С. 246 (соавтор: Држкомбек А.А.).
18. Влияние зараженности паразитами на упитанность кеты *Oncorhynchus keta* // Труды ВНИРО. 2002. Труды ВНИРО. 2002. Т. СХЛ1 «Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоемов». С. 68-72. (соавтор: Држкомбек А.А.).

20. Regions of optimal reproduction of pink salmon // NPAFC Bul. 1998. N 1. P. 509. (co-author: Gritsenko O.F.).

21. A new epoch for salmon stocks in the North - Western Pacific // NPAFC Doc. 503. 2000. 9 p. (co-author: Gritsenko O.F., Улисова Л.Ф.).

22. Self-regulation of Japanese chum salmon abundance // NPAFC Technical report. 2002. No 4. P. 45-47 (co-author: Gritsenko O.F.).

23. On approaches to assessment of eating capacity of the North Pacific with respect to Salmons (*Oncorhynchus spp.*) // Symposium Proceedings. Fish Feeding Ecology and Digestion "Gustshop" '98'. International Congress on the Biology of Fish. Towson University, Baltimore. July 27-30. 1998. P. 23-29 (co-author: Gritsenko O.F.).

24. Degeneration of tissue in chum salmon as an indicator of exceeding the ecological capacity of the North Pacific in respect of salmon // NPAFC. Abstr. November 1-2. USA. Alaska. Juneau. 1999. P. 12-13.

25. Tissue degeneration in chum salmon and eating capacity of the North Pacific ocean // NPAFC Bul. 2000. N. 2. P. 83-88.

26. The loss of navigational abilities as a mortality factor of salmon during the marine period of life // Proceedings of the 70th Northeast Pacific pink and chum salmon symposium. 2001. P. 115-123.

cycle of chum salmon (*Oncorhynchus*
l. Phis. of Fish. Bergen 4-9 July. 1999.