РГБ ОД

КОМИТЕТ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ПО РЫБОЛОВСТВУ

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ
(ВНИРО)

На правах рукописи
УДК 597.553.2+639.3.03

ЧЕРНИЦКИЙ АЛЕКСАНДР ГРИГОРЬЕВИЧ

МИГРАЦИЯ И ПЕРЕХОД В МОРСКУЮ ВОДУ МОЛОДИ ЛОСОСЕЙ РОДА SALMO ПРИ ЕСТЕСТВЕННОМ И ИСКУССТВЕННОМ ВОСПРОИЗВОДСТВЕ

Специальность 03.00.10 - ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

МОСКВА - 1993

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом институте КНЦ РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор П.А.Моисеев

доктор биологических наук Л.Б.Кляшторин

доктор биологических наук Г.Г.Новиков

Ведущее учреждение - Институт эволюционной морфологии и эколог
животных им. А.Н.Северцева РАН.

Защита диссертации состоится " "_____ 1993 г.
в " " часов на заседании Специализированного совета Д 117.01.02 при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу:
107140 г. Москва, ул. В.Красносельская, д. 17а, ВНИРО,
Специализированный совет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО

Автореферат разослан " "_____ 1993 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета
кандидат биологических наук А.В.Астафьева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

АКТУАЛЬНОСТЬ ПРОБЛЕМЫ. Лососи рода Salmo, атлантический лосось и кумжа, эксплуатируются человеком с мезолита и до наших дней. Ныне запасы этих рыб подорваны из-за перелова, гидростроительства, загрязнения пресных и морских вод. Поэтому организация управляемого воспроизводства лососей стала актуальной во многих странах.

Это обусловило необходимость глубокого познания биологии лососей, в том числе и такой их уникальной особенности, как смолтификация. Проходной образ жизни свойственен рыбам многих таксономических групп, но лишь у лососей переходу молоди из пресной воды в морскую предшествует сложный комплекс морфологических, физиологических, поведенческих и биохимических перестроек, называемый смолтификацией. По глубине перестроек смолтификация сравнима с метаморфозом земноводных, отличаясь от него обратимостью (Ивлев, 1962).

Смолтификация привлекает внимание биологов с 19 века, когда было установлено (Shaw, 1836, 1838), что пестрятки и смолты - это молодь проходного атлантического лосося до и после смолтификации. За это время накоплен огромный фактический материал о различных проявлениях смолтификации. Однако сама сущность процесса смолтификации остается предметом дискуссий поныне. Одни авторы (Баранникова, 1975; Hoar, 1976; McCormic, Saunders, 1987) считают, что смолтификация расширяет адаптивные возможности организма и способствует освоению новых биотопов, тогда как по мнению других исследователей (Thorpe, 1982, 1989) в результате смолтификационных изменений молодь теряет адаптированность к жизни в речных условиях и вынуждена уходить в море. Развитие лососеводства придало решению этого вопроса важное практическое значение. Для эффективного пастбищного и товарного выращивания необходимо иметь полноценных смолтов. Но лишь определив суть смолтификационных изменений в естественных условиях можно решить, в какой мере рыбам, выращиваемым на рыбоводных заводах, необходим весь комплекс изменений, характерный для смолтификации природной молоди. В разрешении этого вопроса важную роль может сыграть сравнительный анализ ряда аспектов смолтификации, в том числе особенностей миграции и перехода в морскую воду.

ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ РАБОТЫ. Целью исследования являлось выявление общих закономерностей смолтификации проходных лососей и тех особенностей, которые обусловлены видовой и популяционной принадлежностью рыб, и их выращиванием в аквакультуре.

Основные задачи исследования заключались в следующем:

1. На основании исследования смолтов атлантического лосося и кумжи из различных участков ареала проанализировать влияние абиотических условий в реке и в море на миграцию и морфо-физиологическоесостояние рыб, оценить значение выявленных различий.
2. Сравнить особенности смолтификации и миграции молоди атлантического лосося и кумжи на примере популяций этих видов из одной и той же реки.
3. Проанализировать особенности миграции и перехода в морскую воду молоди, выращенной на рыбоводных заводах.
4. Определить величину и исследовать причины гибели лососей, выращиваемых в морской воде или выпущенных в реку. Оценить существующие биотехники выпуска молоди в естественные условия.
5. Разработать методы воздействия на миграцию молоди лососей, их адаптацию к соленой воде, выживание в реке и море. Разработать критерии оценки эффективности работы лососевых заводов.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА И ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ. Предложена концепция *смолтификации как комплекса адаптивных и преадаптивных изменений*, направленных на повышение вероятности выживания молоди при переходе из реки в море. Адаптивные изменения повышают вероятность выживания смолтов в речной период миграции, а преадаптивные - в ранний морской.

В основе предлагаемой концепции лежит обобщение собственных и имеющихся в литературе данных об условиях миграции, миграционном поведении и морфо-физиологическом состоянии смолтов атлантического лосося и кумжи. Сравнительный анализ молоди атлантического лосося и кумжи, обитающей в бассейнах разных морей и полученной естественным или искусственным воспроизводством, позволил установить общие и частные закономерности смолтификации и миграции лососей, оценить их биологическое значение.

Получены экспериментальные подтверждения преадаптации смолтов атлантического лосося к осморегуляции в соленой воде. Исследованы особенности развития и реализации данной преадаптации у вторично-пресноводных форм атлантического лосося - балтийского и пресноводного. Проанализированы возможные пути образования вторично-пресноводных форм. Исследования гидрологической ситуации в эстуарии и адаптации смолтов атлантического лосося к морской воде позволили выдвинуть гипотезу об активно-пассивном характере миграции смолтов через эстуарий.

Установлено, что смолты кумжи в одной и той же реке различаются по степени подготовленности к жизни в море. Показано, как эта разница проявляется в выборе кумжей мест нагула. Впервые получены эколого-фи-

зиологические характеристики эстуарной кумжи и раскрыты механизмы ее адаптации к обитанию в эстуарной зоне. Впервые описано морфо-физиологическое состояние и условия миграции смолтов черноморской и каспийской кумжи.

Многолетними наблюдениями показана высокая лабильность динамики и ритмики миграции смолтов атлантического лосося и кумжи. Вопреки существующим представлениям (Thorpe, 1982-1989), миграцию молоди лососей в море нельзя считать следствием потери адаптированности к жизни в речных условиях. Этой точке зрения противоречат результаты, полученные при исследовании динамики и ритмики миграции смолтов семги и кумжи рек Севера, физиологического состояния смолтов семги и кумжи, мигрирующих для нагула в пресные и солоноватоводные водоемы.

Длительным мониторингом подтверждена низкая способность к адаптации к природным условиям молоди лососей, выращенных на рыбоводных заводах. Обоснована необходимость разработки биотехники выпуска для каждого конкретного завода.

Экспериментально доказано, что основной причиной гибели лососей, содержащихся в морской воде при низкой температуре, является нарушение осморегуляции. Показана возможность уменьшения гибели лососей, зимующих в морской воде, не только повышением температуры воды, но и изменением ее солености. Установлено, что при переносе из морской воды в пресную лососи легко переходят с гипо- на гиперосмотический тип регуляции водно-солевого обмена, но при возможности выбора сохраняют гипоосмотический тип регуляции, предпочитая для питья использовать пресную воду.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ. Результаты и выводы работы могут служить основой улучшения биотехники пастбищного и товарного лососеводства.

12-летний тотальный учет всей выпущенной в реку, ушедшей в море и вернувшейся семги показал, что 99.9% выпущенной молоди погибает после выпуска в естественные условия. Доказано, что при выпуске молоди "близкой к покатной", основная часть рыб (82%) гибнет в реке, а не в море.

Выявлены условия выпуска, влияющие на физиологическое состояние, миграцию и выживание молоди в природной среде. Проведен критический анализ инструкций по выращиванию лососей, проанализированы достоинства и недостатки отечественных и зарубежных методов выпуска молоди.

На основании проведенных исследований причин гибели рыб в пастбищном и товарном лососеводстве разработаны:

- биотехника выпуска молоди семги и кумжи в реки;
- метод адаптации молоди семги к соленой воде.
- методы зимовки семги при товарном выращивании.

Эти разработки использованы Мурманрыбводом, Запкаспрыбводом, Мурманрыбпромом. На "Способ проведения зимовки лососевых рыб" получено авторское свидетельство СССР 159101.

Обоснована необходимость использования коэффициента воспроизводства в качестве показателя эффективности работы рыбоводных заводов

АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ. Положения дисертации докладывались и обсуждались на Всесоюзной конференции по физиологии морских животных (Мурманск, 1989); Всесоюзных конференциях по экологии и биологической продуктивности Баренцева моря (Мурманск, 1986; 1988; 1990); Всесоюзной конференциии по экологической физиологии и биохимии рыб (Ярославль, 1989); 2 Всесоюзной конференции по географии и картографированию океана (Мурманск, 1985); 3 Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988); 1 Всесоюзном совещании по зоокультуре (Москва, 1986); 1 научной советско-американской конференции по воспроизводству и охране атлантического лосося (Москва, 1988); Международном симпозиуме по современным проблемам марикультуры в социалистических странах (Большой Утриш, 1989); Региональных конференциях по изучению и рациональному использованию природных ресурсов Белого моря (Ленинград, 1982 Архангельск, 1985; 1990), 6 и 7 Международных совещаниях по арктическому гольцу (Дальние Зеленцы, 1990; Sterling, 1992), Российско-норвежском совещании по рыбоводству (Alta, 1992).

ПУБЛИКАЦИИ. По теме диссертации опубликовано 45 работ.

СТРУКТУРА И ОБЬЕМ РАБОТЫ. Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа общим объемом 429 страниц машинописного текста содержит 95 таблиц и 61 рисунок Список литературы включает 493 названия, в том числе 290 иностранных.

МАТЕРИАЛ. Работа выполнена на атлантическом лососе Salmo salar L. и кумже Salmo trutta L. Атлантический лосось представлен тремя экологическими формами: семгой Белого и Баренцева морей, балтийским лососем и пресноводным лососем Онежского озера. Кумжа представлена тремя подвидами: S. trutta trutta из бассейнов Белого и Баренцева морей, S. t. labrax Черного моря и S. t. cisaucasicus Каспийского моря (рис. 1). Объем материала показан в таблице 1.

Рис. 1 Места сбора материала и проведения экспериментов

Таблица 1

Количество исследованных рыб

Исследуемые характеристики	Количество рыб, тыс. экз. Salmo salar	Salmo trutta
Размерно-весовой, половой и возрастной анализ	2.3	1.5
Анализ состояния осморегуляторной системы	0.5	0.3
Анализ миграции	108	3.1
Рыбоводные эксперименты:		
изменения условий выпуска	282	-
увеличение срока выращивания	6.3	4.9
адаптация к морской воде	1.0	2.1
зимнее выращивание	1.7*	-

* - семга и радужная форель

МИГРАЦИЯ И МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ СМОЛТОВ ЕСТЕСТВЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Миграция смолтов атлантического лосося происходит 1 раз в год, при весеннем прогреве воды в реке и море. Миграционное окно - период наиболее оптимального сочетания абиотических условий, увеличивающих шансы молоди на выживание, открывается на Балтике в начале мая, на Онежском озере - в начале июля, в реках Белого моря - в середине июня, а в реках Баренцева моря - в июле. Характеристики смолтов 5 рек этих басссейнов представлены в табл. 2.

У смолтов всех 5 изученных популяций активность фермента сукцинатдегирогеназы (СДГ) хлоридных клеток жаберного эпителия была выше, чем у пестряток, и достигала уровня, близкого к наблюдаемому у семги в морской воде. Повышение активности СДГ у находящихся в пресной воде смолтов до уровня, обнаруживаемого у лососей из гипертоничной морской воды, отражает перестройку осморегуляторной системы с гиперосмотического на гипоосмотический тип.

В литературе имеется достаточное количество фактов, подтверждающих, что такая перестройка завершается у смолтов еще в пресной воде (McCormick, Saunders, 1987; Pisam et al., 1988; Nance et al.,1990)). Существует и противоположная точка зрения: смолтификационные изменени лишь создают предпосылки для работы осморегуляторного механизма по ги

Таблица 2

Характеристики смолтов атлантического лосося различных популяций

Море (озеро)	Река	Размерная группа	Длина, см.	Масса, г.	Возраст, лет.	Активность СДГ, усл.ед.	Концентрация Na в крови, ммоль/л
Баренцево	Варзина		14.7±0.1	31±1	2+-6+	97±3 /65-113*	150±2
Баренцево	Рында		14.7±0.2	31±1	3+-5+	95±3 /87-108	-
Белое	Лувеньга	мелкие	13.2±0.1	22±1	2+-5+	75±1 /56-106	152±4
		крупные	16.6±0.7	43±1	3+-4+	93±3 /72-107	127±8
Балтийское	Салаца	мелкие	11.1±2.5	15±1	1+	72±4 /55-89	157±7
		крупные	13.9±4.6	27±3	2+-3+	89±5 /76-103	155±6
Онежское	Лижма		11.8±2.7	17±1	2+	60±2 /54-65	155±6

* - среднее и крайние значения

Таблица 3

Характеристики смолтов кумжи различных популяций

Море	Река	Сезон	Длина, см.	Масса, г.	Доля самок, %.	Возраст, лет.	Активность СДГ, усл. ед.	Концентрация Na в крови, ммоль/л
Каспийское	Терек	весна	14.2±0.2	30±1	93-100	1+-2+	48±2 /35-60*	149±3
		осень	14.5±0.2	35±1	-	1+-2+	_ . -	-
Черное	Кодори	весна	13.8±0.2	27±2	63	1+-2+	50±4 /42-57	149±4
		осень	13.8±0.4	33±2	54	1+-2+	48±2 /37-56	147±3
Белое	Лувеньга	лето	18.7±0.1	67±1	65	3+-6+	60±3 /30-85	152±3
Баренцево	Варзина	лето	20.5±0.6	112±11	37	3+-7+	53±5 /30-96	153±3

поосмотическому типу, но не включают его в пресной воде. Включение происходит только после перехода молоди в морскую воду (Смирнов, Кляшторин, 1990). Но сама постановка вопроса о том, происходит ли такое переключение до или после перехода в морскую воду представляется схоластической, поскольку резкий переход из пресной воды в соленую возможен лишь в эксперименте. В естественных условиях смолт, выйдя из реки, попадает не прямо в море, а в зону смешения морской и речной воды - эстуарий.

Эстуарии характеризуются большой изменчивостью абиотических условий, так как имеют открытую границу с морем. Нами исследована гидрология эстуария р. Варзина (Баренцево море). Зона смешения пресной и морской воды - фронтальный раздел, занимает очень небольшую часть эстуария. Остальное пространство заполнено чисто пресной или чисто морской водой. В приливо-отливном цикле фронт движется вверх-вниз, изменяя, соответственно, площади, занимаемые пресной и соленой водой.

Для сопоставления скорости адаптации смолтов семги р. Варзина к морской воде с динамикой изменения солености в эстуарии был проведен эксперимент по переносу рыб в 34‰ соленую воду. Эксперимент провели непосредственно у места вылова смолтов в устье реки, куда доставили морская вода из открытой части Баренцева моря. За 2.5 часа в соленой воде не погибла ни одна рыба. Максимальная концентрация ионов Na в крови наблюдалась через 60 мин. после переноса в морскую воду, а еще через 1.5 часа уровень Na^+ снизился до исходного. Этот эксперимент подтвердил, что в отличие от большинства эвригалинных рыб, которым для становления механизмов гипоосмотической регуляции необходимо несколько дней пребывания в морской воде, смолты имеют уже сформированный механизм, который быстро начинает функционировать в морской воде.

Смолт может пройти весь эстуарий внутри движущейся с отливом к морю зоны фронтального раздела, выбрав там такую соленость, которая адекватна его физиологическому состоянию. Это - пассивная составляющая процесса миграции смолтов в эстуарии. По мере адаптации к солености, рыбы могут переходить в более соленые слои или даже выходить из фронтального раздела в морскую воду. Это - активная составляющая процесса миграции смолтов в эстуарии. Перемещение фронтального раздела от устья реки до выхода из эстуария происходит за 6 часов, тогда как на адаптацию к морской воде смолтам требуется, как показал наш эксперимент, около 2 часов. Следовательно, смолты семги могут мигрировать через эстуарий очень быстро, за один приливо-отливный цикл.

Изменения состояния осморегуляторной системы в процессе смолтификации можно рассматривать как преадаптацию, понимая под преадаптацией форму адаптации к новым условиям за счет ранее сформировавшихся осо-

бенностей организма (Шкорбатов, 1971; Шварц, 1980). Эффект преадаптации заключается в сохранении водно-солевого гомеостаза у смолтов, перешедших в морскую воду. Неадаптированность к морской воде сама по себе не вызывает гибели крупной молоди атлантического лосося, но нарушает защитное поведение. Гибель такой молоди является результатом совместного влияния осмотического стресса и хищников. У молоди, адаптированной к морской воде, смерность от хищных рыб составляет лишь 43% от смертности неадаптированной молоди (Jarvi, 1989).

Преадаптация к гипертоничной морской воде развивается в процессе смолтификации у атлантического лосося всех исследованных форм. У семги преадаптация реализуется после перехода в соленую воду. Смолты пресноводного и балтийского лосося из реки попадают в гипотоничную воду - пресную или солоноватую, и данная преадаптация у них не реализуется, что указывает на вторичный характер пресноводного образа жизни этих лососей, на их происхождение от морской формы.

При сравнении характеристик кумжи из бассейнов 4 морей (табл. 3) выявлены различия между рыбами разных популяций. У смолтов северных рек миграция происходит раз в год, в короткий период (1-2 месяца) летом, у каспийской кумжи миграция происходит весной и осенью, а у черноморской - с весны до осени. Эти различия объяснимы с позиций концепции миграционного окна. В Тереке миграционное окно открывается с прогревом воды весной, закрывается летом, когда вода в нижнем равнинном участке прогревается выше 25°С, вновь открывается при осеннем охлаждении воды и закрывается в зимние месяцы, когда температура воды становится очень низкой. Смолты мигрируют в периоды, когда температура воды одинакова на всем протяжении реки. В те же сроки происходит и анадромная миграция производителей. В Кодори нет равнинного участка, вода в августе прогревается только до 16 °С, поэтому миграционное окно закрывается только при охлаждении воды зимой. В коротких северных реках окно открывается при летнем прогреве воды. Окончание миграции смолтов кумжи в этих реках, возможно, связано не с закрытием окна, а тем, что вся молодь, готовая к миграции, уже ушла.

По средней величине активности СДГ смолты кумжи всех исследованных нами популяций достоверно отличались от пестряток своих рек, у которых активность СДГ составляла 30-40 усл. ед. Средняя активность СДГ у смолтов кумжи южных морей составляла 47-50 усл. ед., а у кумжи Кольского полуострова ее величина была лишь немногим выше - 53-60 усл. ед. (табл. 3). Существенные различия между южными и северными смолтами обнаруживаются при анализе распределения рыб по величине СДГ. У рыб с юга значения активности СДГ достаточно равномерно распределены в интервале 35-62 усл. ед., а у рыб с севера размах варьирования был выше

- от 30 до 96 усл. ед., а распределение бимодально. У части рыб активность СДГ находилась в пределах 30-47 усл. ед., у других - в интервале 65-96 усл. ед..

У смолтов кумжи Кольского полуострова с высокой (65-96 усл. ед.) активностью СДГ произошла предаптация к смене солености среды обитания. У смолтов, характеризующихся активностью СДГ 30-47 усл. ед., этот показатель имеет ту же величину, что и у пестряток, отражая функционирование осморегуляторной системы по гиперосмотическому, пресноводному типу. У молоди кумжи с высокой активностью СДГ вариабельность концентрации натрия в крови несколько выше, чем у пестряток и смолтов с низкой активностью СДГ, в чем прявляется перестройка осморегуляторной системы у смолтов кумжи данной группы.

О возможности существования смолтов кумжи как с преадаптацией, так и без нее, свидетельствует данные тестирования солеустойчивости молоди и анализа распределения рыб в период морского нагула (Berg, Berg, 1989; Soivo et al., 1989; Forsman et al., 1990).

Доказательством того, что кумжа, нагуливающаяся в предустьевых участках моря, сохраняет гиперосмотический тип регуляции водно-солевого обмена, получены нами при исследовании рыб из эстуария реки Варзина. Лов в определенных местах в разные стадии приливо-отливного цикла показал, что рыбы постоянно перемещаются по эстуарию. В отлив кумжа встречается по всему эстуарию, придерживаясь водных масс с соленостью 0-10‰. В это время рыбы активно питаются. В прилив почти весь эстуарий заполняется соленой водой, а кумжа уходит к устьям реки и ручьев, где соленость не превышает 5-10‰. Некоторые крупные рыбы встречаются в районах с соленостью 25-30‰, но там обязательно имеется поверхностный распресненный слой. Эстуарная кумжа все время находится в воде, гипотоничной крови: концентрации натрия в крови рыб равна 154 ммоль/л, то есть такая же, как в морской воде соленостью 12‰. В такой среде осморегуляция осуществляется по гиперосмотическому типу, что и отражается в низкой активности СДГ (32 усл. ед.).

Проведенный нами анализ общих липидов показал, что обитающая в эстуарии кумжа характеризуется типичным пресноводным спектром жирных кислот (Belkovsky et al., 1991). Известно, что морские и пресноводные рыбы различаются соотношением в общих липидах таких жирных кислот, как 18:1; 18:2; 20:3; 22:4 (Сидров, 1983, Sheridan, 1989). У кумжи, обитающей в эстуарии, относительное количество этих кислот сохраняется на пресноводном уровне, что видно при сопоставлении с пестрятками. У другого вида проходных лососей - арктического гольца Salvelinus alpinus, взятого из пресной и морской воды, различия в жирнокислотном составе существены и типичны для рыб с разным типом осморегуляции. Следова-

тельно, перемещение гипотонических водных масс в приливо-отливном цикле позволяет кумже использовать кормовые ресурсы прибрежных районов моря, сохраняя гиперосмотический тип осморегуляции.

Таким образом, среди смолтов кумжи, мигрирующих в Белое и Баренцево моря, встречаются как рыбы, преадаптированные к соленой воде, так и рыбы, сохранившие пресноводный, гиперосмотический тип регуляции водно-солевого обмена. У смолтов кумжи Черного и Каспийского морей средняя активность СДГ оказалась выше, чем у пестряток. Среди смолтов встречались рыбы с величиной активности СДГ, характерной для пестряток, и рыбы, у которых эта величина достигала 60 усл. ед. Можно допустить, что у смолтов с более высокой, чем у пестряток, активностью СДГ, она повышалась бы и дальше по мере речной миграции, и к устью реки произошла бы достоверная дифференциация смолтов на 2 группы: с высокой и низкой ферментативной активностью хлоридных клеток. В научной литературе практически отсутствуют сведения о морском периоде жизни черноморской и каспийской кумжи, но о существовании у черноморской кумжи как морской, так и эстуарной формы, упоминал Барач (1962). Нельзя исключить и того, что меньшая активность СДГ смолтов кумжи Черного и Каспийского морей связана с меньшей, чем в Белом и Баренцевом, соленостью.

Многолетний сравнительный анализ смолтов семги и кумжи, выполненный на р. Лувеньга, показал, что межвидовые различия возрастной и половой структур, наблюдемые в отдельные годы, оказались меньшими, чем межгодовые различия этих же показателей у смолтов одного вида. Принципиальные различия обнаруживаются при сравнении длины смолтов одного и того же года рождения, мигрирующих в разном возрасте. У семги старшие смолты могут быть и крупнее и мельче младших, у кумжи старшие рыбы всегда крупнее. Такая разница может отражать различия в механизмах, обуславливающих развитие по проходному типу молоди обоих видов. У атлантического лосося пестрятки за год до миграции разделяются из-за конкуренции на быстро и медлено растущих, и смолтами становятся лишь быстрорастущие рыбы (Metcalfe et al., 1989; Metcalfe, Thorpe, 1990). В результате молодь атлантического лосося достигает необходимого для смолтификации порогового размера в разном возрасте, а разновозрастные смолты имеют сходные размеры, но различный темп роста в годы, предшествующие смолтификации. У кумжи конкуренция между пестрятками приводит не к замедлению темпа роста подчиненных рыб, а к их уходу с данного участка, в том числе и к миграции к морю. Наступление смолтификации, по наблюдениям Elliott (1989), не зависит от размеров пестряток. Поэтому у кумжи старшие смолты крупнее младших.

Данные о миграции смолтов семги и кумжи в одной и той же реке

немногочисленны и противоречивы. Сравнительный анализ миграционного поведения смолтов обоих видов проведен на реке Лувеньге в 1979-1985 гг. За это время из реки мигрировало 36 тыс. смолтов семги и 2.5 тыс. смолтов кумжи. Корреляция между числом смолтов обоих видов в разные годы отсутствует. Об интенсивности миграции судили по уловам молоди рыбоучетным заграждением. Между изменениями интенсивности миграции обоих видов в 6 из 7 лет обнаружена достоверная (P>0,99) положительная корреляция. Картина миграции смолтов семги и кумжи в один и тот же год оказалась более сходной, чем у смолтов одного вида в разные годы.

Суточная ритмика миграции смолтов четко выражена у обоих видов. В первую половину суток в среднем мигрирует лишь 27% молоди семги и 16% молоди кумжи, а за вторую - соответственно 73 и 84% рыб. Максимальное количество смолтов отмечено в период 20-24 ч, минимальное - в период 8-12 ч. Однако в отдельные дни суточные минимумы и максимумы отмечались и в другое время.

Совпадение показателей миграции смолтов семги и кумжи в один и тот же год отражает идентичность их реакции на изменение условий среды. Вариабельность интенсивности миграции в разные годы, как и колебания ритмики в разные сутки, отражают адаптивную связь этих показателей миграции с комплексом абиотических факторов. Поэтому вопреки представлениям некоторых авторов (Fontaine, 1975; Thorpe, Morgan, 1978) миграцию молоди лососей к морю нельзя считать пассивной или вынужденной, происходящей из-за утраты адаптированности к речным условиям. Thorpe (1989) объясняет приуроченность миграции смолтов к ночному времени тем, что рыбы в темноте теряют визуальный контакт с ориентирами, не могут сохранить позицию в реке и сносятся течением. Но в некоторых популяциях наблюдается преимущественно дневная миграция, а в реках Заполярья "ночная" миграция идет при солнечном свете. Наиболее убедительные доказательства активного характера миграции смолтов лососей получены Бакштанским и Нестеровым (Бакштанский, Нестеров, 1976; 1985; Бакштанский и др., 1976; 1980; 1986; 1987), изучавшими поведение смолтов семги в ряде рек Белого моря. Ими показано, что интенсивность миграции смолтов определяется их оборонительным поведением.

Следовательно миграция является активным поведенческим актом, а ряд изменений, происходящих при смолтификации лососей - адаптациями, снижающими вероятности гибели мигрирующих рыб. Из большого числа смолтификационных перестроек к ним можно отнести морфологические и поведенческие. В отличие от изменений осморегуляторной системы, носящих преадаптивный характер и реализуемых при переходе в соленую воду, адаптивные изменения облика и поведения реализуются уже в ходе речной миграции. Это позволяет рассматривать смолтификацию как комплекс адап-

тивных и преадаптивных изменений, увеличивающих вероятность выживания молоди при переходе из реки в море. Адаптивные изменения повышают вероятность выживания смолтов в речной период миграции, а преадаптивные - в ранний морской. Такая трактовка отличается как от признания за смолтификацией лишь преадаптивного характера (Hoar, 1976; McCormic, Saunders, 1987), так и от трактовки этого явления как утраты адаптации (Thorpe, 1982-1989).

Как показывают наши результаты, соотношение адаптивной и преадаптивной составляющих процесса смолтификации различно у разных видов и популяций. Преадаптация осморегуляции полностью реализуется у смолтов типичной формы атлантического лосося и смолтов кумжи, уходящих на нагул в соленую морскую воду. У смолтов вторично-пресноводных форм - балтийского и озерного лосося, она развивается, но не реализуется, а у части смолтов кумжи не развивается. Такая разница в развитии и реализации перестройки системы водно-солевого обмена не позволяет считать миграцию смолтов вынужденной, обусловленной потерей способности к осморегуляции в пресной воде. Адаптивные изменения - изменение окраски, переход к стайному образу жизни, реакция на изменения внешних условий при миграции - отмечены для всех смолтов исследованных нами популяций обоих видов.

Из всего вышеизложенного следует, что содержание термина "смолт" неодинаково для атлантического лосося и кумжи. У атлантического лосося это молодь, совершающая первую миграцию в нагульный водоем, характеризующаяся скоррелированными изменениями миграционного поведения, морфологии и состояния осморегуляторной системы. Началом смолтификационного этапа онтогенеза атлантического лосося можно считать либо отрыв от пестряточной территории и образование стаек (в случае протяженной речной миграции), либо появления неадекватности состояния осморегуляторной системы пресноводным условиям (короткий путь миграции). Концом смолтификации можно считать момент, когда состояние осморегуляторной системы окажется адекватным внешней среде - вследствие миграции в соленую морскую воду, либо вследствие возврата осморегуляторной системы к состоянию, необходимому для функционирования в пресной воле, когда невозможен переход в соленую воду (пресноводный, балтийский лосось, естественная и экспериментальная десмолтификация).

У кумжи смолт - это молодь, совершающая первую миграцию в нагульный водоем, характеризующаяся скоррелированными изменениями миграционного поведения и морфологии. Изменения осморегуляторной системы носят факультативный характер. Началом смолтификационного этапа онтогенеза кумжи можно считать либо отрыв от пестряточной территории и образование стаек, либо появления неадекватности состояния осморегуляторной

системы пресноводным условиям. Определить конец смолтификационного этапа сложно из-за большой вариабельности следующего, нагульного этапа. Поэтому физиологическое определение окончания смолтификации, предлагаемое для атлантического лосося, к кумже не применимо. За момент окончания смолтификации можно принять появление первого широкого склерита на чешуе, отражающего ускорение роста рыбы, хотя, строго говоря, это уже начало нагульного этапа онтогенеза.

Разное соотношение адаптивной и преадаптивной составляющих смолтификации у атлантического лосося и кумжи, возможно, отражают независимость перехода к проходному образу жизни в филогенезе каждого вида и гомологию в появлении смолтификации. Если Salmo salar сформировался как вид, специализированный на проходном образе жизни, то Salmo trutta осталась более генерализированным видом, близким к форелеподобной предковой форме. Смолты атлантического лосося "стандартны": их миграция на севере и юге ареала происходят гидрологической весной при близких значениях температуры воды, размеры рыб мало зависят от возраста и географического положения популяции, а развитие смолтификационных перестроек - от солености нагульного водоема. Смолты кумжи более разнообразны: они уходят в море в любой подходящий сезон, размер смолтов увеличивается с возрастом и может сильно различаться даже у популяций в соседних реках, развитие смолтификационных изменений неодинаково у рыб в одной и той же реке, и от него зависит выбор кумжей нагульной акватории (табл. 4)

Проходной образ жизни является для лососей адаптацией популяционно-видового уровня, способствующей расширению ареала и повышению численности, но для конкретной особи миграция - неблагоприятный этап онтогенеза, поскольку смена биотопа - переход от придонного образа жизни к жизни в пелагиали реки, а затем и в море, увеличивает вероятность гибели отдельной рыбы. Смолтификация, без которой невозможен переход молоди в миграционное состояние, представляет собой комплекс адаптаций организменного уровня, снижающих вероятность гибели отдельной особи.

МИГРАЦИЯ И ПЕРЕХОД В МОРСКУЮ ВОДУ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ И КУМЖИ ПРИ ИСКУССТВЕННОМ РАЗВЕДЕНИИ

При пастбищном воспроизводстве молодь, выращенная на рыбоводном заводе, выпускается в реки, откуда затем мигрирует в море.

Для исследования судьбы заводской молоди после выпуска был проведен 12-летний (1978-1989 гг.) мониторинг на р. Лувеньга, куда выпускает молодь Кандалакшский рыбоводный завод. За это время в реку выпущено

Таблица 4

Особенности смолтификации атлантического лосося и кумжи

Характеристика	Salmo salar	Salmo trutta
Сезон миграции	Гидрологическая весна	Весна, лето, осень
Возраст смолтов	Увеличивается с широтой	Определяется условиями обитания конкретной популяции
Размер смолтов разных популяций	сходен	различен
зависимость от возраста	слабая	сильная
Скоррелированность изменений поведения и морфологии с перестройкой осморегуляции	облигатна	факультативна
Перестройка осморегуляторной системы	происходит у всех смолтов данной популяции	происходит у части смолтов данной популяции

282 тыс. трехлеток семги. Выпуск проведен 33 партиями, производственными и экспериментальными. Условия выпуска различались сроками, количеством и средним весом рыб, температурой воды в реке, расстоянием от устья. Некоторые партии выпускались прямо из живорыбной машины или вертолета, другие - через адаптационные садки, где молодь содержалась некоторе время после доставки. В устье Лувеньги на рыбоучетных заграждениях учитывалась практически вся уходящая в море молодь (40.2 тыс. заводских, уходящих в море в год выпуска, 8.6 тыс. перезимовавших, задержавшихся в реке на 1-2 года, и 59 тыс. диких рыб) и вся вернувшаяся из моря семга: 502 заводские и 2 242 дикие семги.

Из заводской молоди, выпускавшейся в 1978-1985 гг., вернулась в реку 0.1%. Это свидетельствует о неготовности молоди к жизни в природной среде. Основная часть рыб - 82%, гибнет в реке, и 18% - в море. В море выживание заводских рыб почти в 7 раз ниже, чем диких (табл. 5): причем для мигрантов в возрасте 2+ разница составила 18 раз, а для рыб 3+ и 4+ различия недостоверны. То есть заводская молодь, выжившая при зимовке в реке, выживает в море не хуже дикой. Именно молодь, прожившая в реке 1-2 года после выпуска, дает основную часть возврата произ-

водителей семги заводского происхождения.

Таблица 5.

Выживание в море,%, молоди генерации 1975-1980 гг.

Возраст молоди	Заводские			Дикие		
	Ушло в море, шт.	Вернулось шт.	Возврат %	Ушло в море, шт.	Вернулось шт.	Возврат %
2+	32125	19	0.06±0.01	1907	21	1.10±0.24
3+	4611	114	2.47±0.23	20334	522	2.57±0.11
4+	929	40	4.31±0.67	6564	336	5.12±0.27

У разных генераций показатели выживания сильно варьировали; выживание от выпуска до возврата - 0.02-0.43%; выживание в море - 0.09-2.16%; доля отхода в речной период - 32-93%. Для выяснения причин таких колебаний были проанализированы морфо-физиологические показатели молоди различных групп и влияние условий выпуска на выживание семги в реке и в море.

Заводская молодь оказалась крупнее дикой и перезимовавшей, хотя младше ее на 1.2-1.3 года, Эти различия проявляются не каждый год. Средняя многолетняя масса выпускаемой молоди равна 21 г, что на 1 г ниже средней массы диких смолтов. Масса молоди, мигрирующей в год выпуска, на 25% больше массы выпущенной ($p>0.95$), а масса рыб, оставшихся в реке - на 30% меньше ($p>0.95$). Масса перезимовавших смолтов выше массы выпущенных рыб. Масса семужат, мигрировавших в год выпуска, достоверно коррелирует со средней массой выпускаемой молоди ($r=+0.67$) и с количеством молоди, выпущеной через садок (+0.68). Масса перезимовавших смолтов, мигрирующих в возрасте 3+, положительно коррелирует с масой выпущенной молоди (+0.91), с массой рыб, оставшихся на зимовку (+0.92), и отрицательно - с количеством выпущенных рыб (-0.69).

У заводской молоди все плавники оказались короче, чем у диких и перезимовавших рыб. Кроме того, значительная часть заводских рыб поражена некрозом плавников. Чаще всего страдает спинной плавник. В разных партиях, даже выпускаемых в один и тот же год, частота заболевания не одинакова. Среди диких смолтов не найдено ни одной рыбы с некрозом, а среди перезимовавших рыб около половины составляли особи, у которых спинной плавник регенерировал после некроза. Парные и хвостовой плавники были целы у всех перезимовавших рыб.

Сравнение миграционного поведения выявило серьезные различия между заводскими и дикими рыбами. Календарные характеристики миграции за-

водской молоди во многом определяются особенностями выпуска. Первые заводские мигранты уходили из реки в день выпуска, если выпуск проводили в 1.3 км от устья. На этот же день приходился пик миграции. При выпуске в 14 и 23.5 км первые рыбы появлялись в устьи реки через несколько дней, а пик отмечался еще на несколько дней позже. Продолжительность миграции менялась от года к году, но не зависила от количества смолтов.

Корреляционный и тестовый анализ влияния условий выпуска на долю мигрировавшей молоди и ее выживание дал следующие результаты. На долю рыб, уходящих в море в год выпуска, влияют масса выпускаемой молоди, срок и расстояние выпуска. От средней массы выпускаемых рыб зависит соотношение пестряток и пресмолтов, от срока выпуска - попадание в миграционное окно, а от расстояния выпуска - условия расселения молоди, не готовой к переходу в море. При раннем выпуске вдали от устья доля мигрантов оказывается высокой у крупной молоди и низкой у мелкой, так как мелкие пестрятки остаются в реке, найдя себе пристанище ниже места выпуска, а крупные серебрянки уходят в море. При раннем выпуске вблизи устья доля мигрантов одинаково высока как у крупной, так и у мелкой молоди, так как возможности для задержки в низовьях реки ограничены. При позднем выпуске вдали от устья доля мигрантов невелика и не зависит от размера рыб. Это можно объяснить тем, что в условиях, неблагоприятных для миграции, в реке задерживается не только мелкая, но и крупная молодь.

В меньшей степени условия выпуска влияют на выживание оставшейся в реке молоди до возраста 3+. Положительно влияет средняя масса выпускаемых рыб, отрицательно - их количество. Условия выпуска не влияют на выживание оставшихся в реке семужат до возраста 4+.

На выживание в море отрицательно влияет объем выпускаемой в реку молоди. Очевидно, что при выпуске слишком большого количества рыб, ухудшается качество как молоди, мигрирующей в 2+, так и рыб, мигрирующих после зимовки в реке. Выпуск рыб через садки повышает качество семужат, мигрирующих в год выпуска, увеличивает их выживание в море и долю рыб с речным возрастом 2+ в возврате.

Анализ динамики миграции молоди различного происхождения в отдельные годы не позволил выявить закономерных различий, так как варьируют не только формы графиков миграции, но и их положение во времени. Для получения обобщенных показателей динамики миграции мы перешли от абсолютного времени ко времени относительному. За 100% принята продолжительность полного периода миграции рыб конкретной группы и рассчитаны доли относительного времени, за которые происходила миграция 5, 25, 50, 75 и 95% рыб этой группы. Такие показатели можно обрабатывать ста-

тистически. Подтверждено, что миграция происходит очень неравномерно. За первые 25% времени мигрировало 11% диких смолтов, за вторые - 67%, за третьи - 18% и за последние 25% времени мигрировало 4% смолтов. Соответственно и миграция равного количества смолтов в разные периоды миграции продолжается неодинаковое время. Миграция 3/4 всех смолтов занимает менее 1/2 полного периода миграции.

Усредненная динамика миграции перезимовавших семужат сходна с таковой диких смолтов. Заводская молодь, выпущенная вблизи устья (1.3-3.9 км), резко отличается от всех остальных интенсивной миграцией в короткое время после выпуска и вялой в весь оставшийся период (рис. 2).

Рис. 2 Усредненная динамика миграции молоди семги: дикой (D) и заводской, выпущенной на разном расстоянии от устья. (цифры - расстояние от места выпуска до устья, км)

Графики миграции молоди трех других групп: заводских, выпущенных в 14 и 23.5 км от устья, и диких, различаются лишь положением максимума интенсивности миграции на оси времени. Сама же форма графиков миграции молоди этих трех групп достаточно сходна. Следовательно, если считать динамику миграции дикой молоди нормой, то выпуск семужат в 14 и 23.5 км нормализует миграционное поведение молоди. Это может быть обусловлено отсевом пестряток и завершением смолтификации у серебрянок-пресмолтов. Отсев пестряток подтверждается результатами анализа влияния условий выпуска на долю мигрирующих рыб.

О неполноте смолтификации заводской молоди можно судить по активности СДГ. По этому показателю самые крупные серебрянки, находящиеся на заводе, занимают промежуточное положение между пестрятками и смолтами. У заводских серебрянок, пойманных в устье, активность СДГ оказалась выше, чем у исследованных на заводе. При этом у рыб, прошедших большой путь по реке, активность СДГ выше, чем у рыб, выпущенных вблизи устья. Таким образом, судя по активности СДГ и динамике миграции, у молоди, выпущенной в реку на значительном удалении от устья, степень смолтификации выше, чем у молоди, содержащейся на рыбоводных заводах или выпущенных вблизи устья. Для достижения максимально возможной степени смолтификации заводской молоди необходимо предоставить возможность совершать достаточно протяженную миграцию по реке после выпуска с завода.

При анализе отечественной и зарубежной литературы выделены 11 вариантов организации выпуска смолтов, проанализированы их достоинства и недостатки. Выбор биотехники выпуска должен определяться конкретными условиями не только каждого завода, но и каждой реки выпуска. Поэтому для 2 рек, куда выпускает свою продукцию Кандалакшский завод, нами были разработаны 2 различные технологии выпуска. До выпуска необходима размерная сортировка рыб для отсева заведомых пестряток, которых можно выращивать до возраста 3+. Выпуск четырехлетней молоди позволит не только улучшить выживание заводской молоди в естественных условиях, но и повысит долю рыб с речным возрастом 3+ в возврате, приблизив возрастную структуру производителей заводского происхождения к структуре дикой семги, у которой речной возраст 3+ является модальным.

Выпуск в Лувеньгу. Лувеньга - чистая река с большим количеством вырастных площадей и с сохранившейся естественной популяцией семги. Выпуск должен обеспечить хорошее выживание заводской молоди и не нанести ущерба диким рыбам. Выпуск в Лувеньгу требует перевозки молоди и семужата оказываются не в той воде, на которой росли. Поэтому, выпускаемой в Лувеньгу рыбе необходимы условия для снятия стресса, вызванного перевозкой, и для адаптации к новым условиям. Это достижимо при выпуске через адаптационные садки. В садках молодь находится до начала миграции диких смолтов, затем ее выпускают мелкими партиями. При таком варианте выпуска заводские пресмолты завершают смолтификацию в условиях естественного гидрологического режима и у них появляется инстинкт возвращения в Лувеньгу, а не в Ниву, на воде которой они росли на заводе. Пестрятки, попавшие в партию выпущенной молоди, после ухода из садка смогут найти себе пристанище на 14-километровом участке реки от места выпуска до устья. Мелкие стайки заводских серебрянок и пестряток не смогут вытеснить со своих территорий диких пестряток. Та-

кая организация выпуска уже положительно сказалась на качестве молоди и на ее выживании в реке и в море.

Выпуск в Ниву. Нива - грязная река, с неустойчивым, из-за работы ГЭС, гидрологическим режимом. Мест, пригодных для жизни выпущенной молоди, мало. Но выпуск в Ниву не требует перевозки рыбы, а смолтификация происходит на нивской воде непосредственно на заводе. Поэтому выпуск организован так, чтобы заводская молодь не задерживалась в Ниве надолго. Крупная молодь зимовала в пруду, откуда по мере физиологической готовности уходила вместе со сливаемым верхним слоем воды, попадала в старое русло и быстро покидала Ниву. Такой выпуск молоди дал в 1988 г. первый после постройки завода официально зарегистрированный возврат заводской семги в Ниву. Только тогда, через 30 лет после ввода в эксплуатацию Кандалакшского рыбоводного завода, можно говорить о выполнении той задачи, ради которой он был построен - о воспроизводстве семги р. Нива. Как показали первые уловы, возврат дают именно те рыбы, которые ушли в море в год выпуска, тогда как в возврате заводских рыб в Лувеньгу преобладают рыбы, задержавшиеся в реке после выпуска на год

Существующая биотехника заводского выращивания лососей предусматривает выпуск молоди в одном и том же возрасте. Такой упрощенный подход к определению срока окончания выращивания справедливо критикуетмя за небиологичность. Нормативный возраст заводских покатников, как правило, на 1 год ниже модального возраста диких смолтов соответствующего бассейна. Удлинение выращивания части молоди еще на 1 год может повысить долю пресмолтов, улучшить выживание заводской молоди в естественных условиях и разнообразить возрастную структуру взрослых рыб. Нами была выполнена оценка степени смолтификации молоди в экспериментах по удлинению сроков выращивания молоди балтийского лосося (Митанс и др., 1991) и терской кумжи (Тамарин и др., 1985).

Опытное выращивание до двухгодовалого возраста мелких годовиков балтийского лосося, среди которых было много карликовых самцов, проводилось в 1979-1980 гг. на рыбоводном заводе Салаца. Большинство рыб ушло в море за первые 6 дней после выпуска. У двухгодовиков, выловленных в реке вскоре после выпуска, активность СДГ достоверно выше, чем у рыб, исследованных на заводе. Мечением доказана смолтификация самцов, созревших предшествующей осенью. Этот эксперимент показал, что удлинение сроков выращивания молоди балтийского лосося, несмотря на созревание части самцов, позволяет получить крупных пресмолтов.

Молодь каспийской кумжи р. Терек выращивают на Майском заводе до возраста 1+. Весной среди годовиков терской кумжи внешние признаки смолтификации отмечались в разные годы у 22-60% рыб. Осенью внешние признаки смолтификации наблюдаются у небольшой части рыб, дорощенных

до двухлетков. Для увеличения доли серебрянок среди выпускаемой молоди на Майском рыбоводном заводе в 1981-1983 гг. были выполнены эксперименты по выращиванию двухгодовиков кумжи. Однако основная часть рыб, оставленных на доращивание в пресной воде, созревала (развитие по жилому типу), и лишь у немногих особей отмечены признаки смолтификации (развитие по типу проходных лососей).

Таким образом, удлинение срока заводского выращивания позволило увеличить долю пресмолтов у атлантического лосося, а для кумжи этот метод оказался неэффективным.

Выращиваемая в морской воде рыба попадает туда пассивно, не совершая миграции.

Молодь кумжи рек Кура и Терек доращивают в морских садках, установленных в прибрежье Каспийского моря (соленость 12-13‰). Прямой перевод в солоноватую морскую воду не вызывал гибели ни серебрянок, ни пестряток, но через месяц у рыб обнаружены различия уровня натрия в крови, свидетельствующие о разной степени их адаптационных возможностей. У серебрянок этот показатель близок к пресноводному, а у пестряток был достоверно выше - в среднем на 12%. Среди молоди, выращивавшейся в морских садках доля серебрянок выше, чем в контрольных группах, выращивавшихся в пресной воде. Однако принципиально неверно расценивать как смолтификацию изменения отдельных морфологических и физиологических показателей, происходящие после перевода молоди в морскую воду. Смолтификация предшествует переходу молоди лососей в море и заранее, еще в пресной воде, подготавливает организм к функционированию в новой среде. Поэтому те изменения, которые отмечаются у молоди, доращиваемой в морских садках, отражают переход рыб к развитию по типу проходной кумжи.а не "стадию смолтификации в морских условиях".

Семгу выращивают в морских садках в Баренцевом море (соленость 34‰). Из-за высокой солености воды и низкого качества заводской рыб прямой перевод молоди в садки вызывает массовую гибель. Необходима предварительная адаптация рыб к солености. Нами был предложен вариант, заставляющий семужат сразу переходить с гиперосмотического на гипоосмотический тип регуляции водно-солевого обмена. Рыб из пресной воды помещали в воду соленостью 15‰, где концентрация солей уже выше, чем в крови лососей. Затем соленость повышали на 2‰ в сутки до 34‰.

Этот режим использовали при адаптации трехлеток семги. Почти все рыбы были серебрянками, но как показал тест на солеустойчивость полноценных смолтов среди них не было - ни одна рыба не выдержала прямого перевода в 34‰-ную воду. При постепенной адаптации общий отход составил 11%. Средняя масса отхода меньше, чем средняя масса рыб до и после адаптации, то есть элиминации подверглись мелкие рыбы.

У лососей содержавшихся в морской воде возникли трудности в поддержании водно-солевого гомеостаза при зимнем снижении температуры. Отход рыб тесно связан с температурой воды. Коэффициент линейной корреляции этих показателей равен -0.53 (p>0.99). Зависимость гибели рыб от температуры воды выражается формулой Y=7.0/X-0.9, где y - отход в % от общего количества рыб в бассейне на данный момент, x - температура воды, °C. При охлаждении воды ниже +1°C, отход рыб резко возрастает.

Установлено, что при совместном влиянии низкой температуры и высокой солености гибель дососей происходит от нарушения осморегуляции. Температура влияет на все исследованные нами характеристики водного обмена. При падении температуры снижалась интенсивность питья морской воды, а доля воды, всосанной кишечником, росла. Абсолютное количество всасываемой воды и влажность тела уменьшались со снижением температуры. Осмолярность сыворотки крови у рыб, содержащихся при температуре 3-5.6 °C, находилась в пределах 313-330 мосм/л, а при падении температуры до 2-1°C осмолярность сыворотки превысила 400 мосм/л.

Наиболее резкие изменения показателей водного обмена происходят при температуре ниже 4°C. Интервал температуры 2-4 °C, по-видимому, является критическим для атлантического лосося, находящегося в морской воде. Хотя в экспериментальных условиях эти рыбы могут выдержать более низкую и даже отрицательную температуру (Fletcher et al., 1988; Skuladottir et al., 1990), в естественных условиях лососи предпочитают морскую воду с температурой 4-12 °C (Saunders, 1986).

Подогрев морскую воду можно предотвратить гибель рыб. Но даже при использовании рециркуляционных систем такое выращивание будет экономически неэффективным. Поскольку гибель рыб происходит из-за нарушения водно-солевого обмена, то нами были предложены два варианта проведения зимовки лососей, основанные на регулировании не температуры, а солености воды.

Голец и кумжа, ежегодно заходящие на зимовку из моря в реки и озера, послужили предпосылкой для эксперимента по переводу лососей из морской воды в пресную. В декабре семга была пересажена из морской воды соленостью 34‰ непосредственно в пресную воду такой же температур без какой-либо адаптации. Перевод прошел легко, все рыбы выжили и на 4-й день эксперимента начали питаться. Активность СДГ после пересадки рыб постепенно снизилась более чем вдвое, достигнув уровня, характерного для лососей с пресноводным типом осморегуляции. Осмолярность крови, вернулась к исходным значениям уже на 4-е сутки. Проведенный эксперимент показал возможность прямого переноса лососей из морской воды в пресную для зимовки.

При другом варианте зимовки лососи сохраняли гипоосмотический ти

регуляции, а нагрузку на осморегуляторную систему рыб снизили, дав возможность рыбам пить не морскую, а пресную воду. В этом случае уменьшается количество солей, попадающих в организм рыбы с выпитой морской водой. Для локального распреснения нами была разработана поилка (Авт. св. СССР N 1591901) - открытый снизу сосуд, устанавливаемый в бассейне с морской водой. В поилку подаается пресная вода, которая, как более легкая, вытесняет морскую воду. Из-за большой разницы в объемах поступающих в бассейн морской и пресной воды (2 л/с и 0.002 л/с соответственно) уменьшение солености морской воды за пределами поилки не превышает 1‰.

У 75% рыб, имевших доступ к поилке, концентрация в желудке сахарозы (маркера пресной воды) была достоверно выше, чем в контрольной группы. Эти данные свидетельствуют о том, что лососи пьют воду из поилки. Несмотря на то, что соотношение расходов пресной и морской воды составляет 1:1000, рыбы легко находили поилку, но не совершали попыток оказаться в пресной воде целиком.

Использование локального распреснения снизило зимний отход почти в 3 раза: в контрольном бассейне погибло 59% рыб, в бассейне, оборудованном поилкой, лишь 21%. При понижении температуры рост осмолярности крови наблюдался у семги в обоих бассейнах. Но у рыб, которые могли пользоваться поилкой, осмолярность была достоверно ниже, чем у контрольных, что, по-видимому, и обусловило лучшее выживание рыб в бассейне с поилкой.

Возможность каждой рыбе индивидуально решать вопрос о том, пить или не пить пресную воду, делает поилку перспективной для применения в рыбоводстве. Одно из противоречий массового рыборазведения - необходимость, с одной стороны, создания оптимальных условий для каждой рыбы, а с другой стороны, обусловленные экономическими реалиями высокие плотности посадки. Поэтому, любые однородные значения абиотических факторов все равно окажутся неоптимальными для части рыб. Из этого противоречия пытались выйти созданием градиента солености и другими способами. Но они технически сложны, требуют специального оборудования, тогда как поилку можно установить в стандартных бассейнах. В таких бассейнах каждая рыба сможет выбрать для себя оптимальный режим потребления пресной воды в зависимости от физиологического состояния.

Приведенные выше результаты свидетельствуют о реальности воздействия на переход молоди в миграционное состояние, ее адаптацию к соленой воде и даже выживание в море. При пастбищном лососеводстве возможность управления выживанием лососей после выпуска не велика. Эффект управляющих воздействий отсрочен и часто завуалирован другими, не учитываемыми, параметрами. При товарном выращивании возможность управ-

ления выше, а эффект управления проявляется быстро и прямо.

Но при любой форме лососеводства разработка методов управления невозможна без адекватных критериев оценки результатов. Если в товарном лососеводстве такая оценка проста и сводится в основном к анализу экономических показателей, то в пастбищном лососеводстве это сложный и достаточно запутанный вопрос. В настоящее время об эффективности работы лососевых заводов судят по нескольким величинам: количеству выпускаемой молоди, доле заводских рыб в стаде, величине промыслового возврата. Из анализа литературы видно, что последний показатель не имеет четкого определения. Недостатком коэффициента промвозврата является его относительный характер, позволяющий соотносить количество вернувшихся производителей с заводской продукцией на разных этапах и тем самым манипулировать величиной этого коэффициента. Сама по себе величина возврата не свидетельствует об эффективности рыбоводства, поскольку в ней не отражены потери производителей, икры, молоди на этапах, предшествующих тому, по которому ведется расчет.

В качестве показателя, отражающего вклад рыбоводных заводов в воспроизводство, предлагается коэффициент воспроизводства - соотношение производителей, использованных для получения рыб данной генерации, и производителей, полученных от этой генерации. Такой показатель позволяет оценить именно качество воспроизводства лососей и интегрально отражает эффективность всех этапов рыбоводства - от выживания производителей в садках заводов до выживания молоди в море. Р.В.Казаков (1990) считает оценку эффективности рыбоводных заводов по данному показателю абсурдной из-за "отсутствия биологического смысла и невозможности практического использования". Однако коэффициенты воспроизводства широко используются в эколого-популяционных исследованиях, в том числе при оценке естественного воспроизводства семги (Азбелев, 1960). Для рыбоводных заводов вычисление этого показателя проще, чем для естественных популяций.

Расчет коэффициентов воспроизводства семги на Кандалакшском заводе и в р. Лувеньга (табл. 6) показал, что естественное воспроизводство в 7 раз эффективнее заводского. Более того, для завода коэффициент оказался ниже 1, что указывает на отрицательный эффект работы завода, на то, что завод изымал из популяции больше рыб, чем производил.

Предлагаемый показатель требует учета количества вернувшихся производителей, что осложняется влиянием иностранного и браконьерского лова, разной интенсивностью промысла в различных районах и другими факторами. Однако эти же причины существенны и при любых методах оценки деятельности заводов, связанных с учетом промыслового возврата. Использование коэффициента воспроизводства позволит сравнить эффектив

ность заводского и естественного воспроизводства рыб в разных районах.

Таблица 6

Коэффициент воспроизводства лувеньгской семги на Кандалакшском заводе и в реке Лувеньга

Генерация	Завод П	Завод В	Завод В/П	Река П	Река В	Река В/П
1979	74	44	0.59	58	134	2.31
1980	83	44	0.53	29	168	5.97
1981	71	59	0.83	14	198	14.14
1982	88	52	0.59	44	206	4.68
1983	105	53	0.50	43	127	2.95
Всего	421	252	0.60	188	833	4.43

П - количество производителей, использованных Кандалакшским заводом или пропущенных на нерест в Лувеньгу. В - возврат.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Миграция и переход в морскую воду являются очень важными событиями в жизни лососей. В типичном случае лососи достигают товарных (дефинитивных) размеров попав в морскую воду. Необходимость миграции для перехода в море, смена среды обитания представляют серьезную опасность для отдельной особи. При естественном воспроизводстве миграция является результатом смолтификации, представляющей комплекс адаптивно=преадаптивных перестроек, инициируемых и координируемых изменениями внешних условий. Поэтому молодь мигрирует при оптимальных сочетаниях биотических и абиотических факторов среды и переходит в море имея уже сформированные механизмы гипоосмотической регуляции.

При товарном выращивании молодь пересаживают в морскую воду. В этом случае этап миграции из реки в море отсутствует. Адаптация к соленой воде происходит в защищенных условиях и может быть упрощена биотехническими приемами, то есть в товарном лососеводстве переход молоди в море и адаптация к солености облегчаются человеком, взявшим на себя контроль за всем жизненным циклом лосося.

При пастбищном воспроизводстве под контролем находится лишь часть онтогенеза. Молодь должна выпускаться на стадии смолта, уже готовая к миграции по реке и жизни в море. Однако существенные отличия условий

рыбоводного завода от природных приводят к нарушениям адаптациогенеза и нормального хода смолтификации у заводской молоди. Игнорирование этого факта ведет к тому, что под видом смолта выпускают молодь "близкую к покатной", являющуюся конгломератом из пестряток и недостаточно смолтифицированных покатников. Из-за отсутствия присущего смолтам миграционного поведения, такая рыба либо сносится в море (пассивная миграция), либо остается в реке. В море эта рыба гибнет, поскольку не имеет характерной для смолтов преадаптации осморегуляторной системы к функционированию в морской воде. Оставшаяся в реке молодь гибнет от хищников и голода, а ее неприспособленность к жизни в природной среде усугубляется выпуском больших количеств рыб в ограниченные участки реки, часто непригодные для жизни пестряток. Биотехнике выпуска не уделяли должного внимания, полагая, что "заводской смолт" быстро покинет реку.

Повышения эффективности пастбищного лососеводства реальнее добиться не стимуляцией одновременной и полной смолтификации всей молоди на заводе, а биотехническими приемами, облегчающими адаптацию молоди к природным условиям. Тогда недостаточно смолтифицированная рыба сможет выжить в реке и позже покинуть ее полноценным смолтом. В первую очередь необходима разработка биотехники выпуска, привязанной к конкретным условиям завода и приемного водоема.

С биологических позиций пастбищное лососеводство представляет более сложную задачу, чем товарное, поскольку в нем сочетается контролируемый и неконтролируемый периоды и возникает необходимость вхождения в естественную экосистему молоди, несколько лет выращивавшейся в искусственных условиях. Многие примеры высокой эффективности пастбищного лососеводства основаны на использовании неадекватных критериев оценки.

Низкая эффективность пастбищного лососеводства, отмечаемая и у нас в стране, и за рубежом, в какой-то мере обясняется попыткой решить выращиванием молоди сразу две задачи: сохранить определенные популяции (воспроизводство) и получить дополнительный улов (разведение). Необходимо разделить эти задачи и решать их принципиально различными способами, ориентируясь, соответственно, на биологическую или экономическую эффективность.

ВЫВОДЫ

1. Сравнительным анализом морфо-физиологического состояния и поведения смолтов атлантического лосося и кумжи доказано, что миграция молоди лососей в море обусловлена расширением адаптивных возможностей организма, а не потерей адаптированности рыб к жизни в реке.

2. Установлено, что у атлантического лосося географическое поло-

жение популяции закономерно влияет на возраст смолтификации и сезон миграции. Размер, при котором происходит смолтификация, близок у рыб разного возраста и разных бассейнов. Состояние осморегуляторной системы изменяется не только у типичной морской формы, но так же у пресноводного и балтийского лосося.

3. У кумжи сезон миграции смолтов различен в разных популяциях и определяется особенностями раскрытия миграционного окна в конкретных условиях. Смолты разных популяций внутри одного басейна могут сильно отличаться возрастом и размерами. В одной популяции смолты разного возраста значительно разнятся размерами. Перестройка осморегуляторной системы происходит лишь у части смолтов, тогда как другие смолты сохраняют гиперосмотический тип регуляции водно-солевого обмена. Рыбы первой группы уходят для нагула в соленую воду, второй - нагуливаются в солоноватой воде. Молодь обеих групп не различается возрастом, размерами, миграционным поведением в реке.

4. Установлено, что у смолтов атлантического лосося и кумжи из одной и той же реки, несмотря на значительные межвидовые различия в состоянии осморегуляторной системы, размере и возрасте рыб, характеристики миграции (сроки, интенсивность, ритмика) у этих видов сходны. Интенсивность миграции смолтов семги и кумжи в один и тот же год оказалась более сходной, чем у смолтов одного вида в разные годы.

5. Анализ собственных и литературных данных показал, что содержания термина "смолт" у атлантического лосося и кумжи различно. Смолты атлантического лосося "стандартны", а смолты кумжи более разнообразны. Эти различия, возможно, отражают независимость перехода к проходному образу жизни в филогенезе каждого вида и гомологию в появлении смолтификации.

6. Доказано, на примере Кандалакшского рыбоводного завода, что переход от выпуска годовалых пестряток семги к выпуску двухгодовалых покатников не привел к увеличению выживания заводских рыб в природных условиях. Возврат от выпусков в 1978-1985 гг. составил 0.1%. Подавляющая часть всей погибшей молоди - 82%, гибнет еще в реке. Потеря после выпуска практически всей заводской молоди привела к отрицательному вкладу Кандалакшского завода в воспроизводство семги: для получения молоди генераций 1979-1983 гг. использован 421 производитель, а возврат от этих генераций составил 252 производителя, т.е. 60% от количества использованных рыб.

7. Выявлена большая изменчивость выживания отдельных генераций заводской молоди семги в природных условиях: выживание от выпуска до возврата - 0.02-0.43%; выживание в море - 0.09-2.16%; доля отхода в речной период - 32-93%. Одним из факторов, влияющих на физиологическое

состояние, миграцию и выживание выпущенных рыб является сам выпуск, такие его параметры, как масса выпускаемой молоди, срок и расстояние выпуска, возможность щадящей адаптации к речным условиям.

8. Заводская молодь, мигрирующая в море после зимовки в реке, по морфо-физиологическим характеристикам и показателям миграции сходна с дикими смолтами. Пережившие зиму в реке заводские семужата выживают в море не хуже диких. Именно рыбы, прожившие в реке 1-2 года после выпуска, дают основную часть производителей семги заводского происхождения.

9. Выпуск с завода в реку является для молоди лососей более резкой сменой условий обитания, чем переход из реки в море. Для повышения эффективности пастбищного лососеводства необходимо применение биотехнических приемов, направленных на усиление способности рыб адаптироваться к природным условиям. Особенно важна биотехника выпуска, которую следует разрабатывать конкретно для каждого завода и приемного водоема.

10. Показано, что причиной гибели лососей, зимующих в морской воде, является нарушение осморегуляции. Для предотвращения гибели лососей можно регулировать не только температуру, но и соленость воды. Рыбы способны выдержать перевод из морской воды в пресную даже зимой, в сезон нехарактерный для анадромной миграции. Применение локального распреснения облегчает водно-солевой обмен и повышает выживание рыб, зимующих в морской воде.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации:

1) Состояние хлоридных клеток на различных этапах жизненного цикла балтийского лосося Salmo salar L. // Вопр. ихтиологии. 1979. Т.19. вып.6.-С.1114-1119.

2) Studies on some characteristics and destinity of hatchery young Atlantic salmon // ICES. 1979. F:13.-24p. (совместно с Бакштанским Э.Л.,Сафоновым Н.В., Рождественской В.И. и др.).

3) Физиологическое состояние молоди проходных рыб, выращиваемых в морских садках // Рыбное хозяйство. 1980. N 9.-С.64-65. (совместно с Дюбиным В.П., Тренклером И.В.).

4) Functial state of chloride cells of Baltic salmon (Salmo salar L.) at different stages of its life cycle // Comp. Biochem. Physiol. 1980. Vol.67A. N 3.-P.519-522.

5) Особенности миграционного поведения молоди семги после выпуска с Кандалакшского рыбоводного завода в реку Лувеньга. Л.: Редкол. ж. "Вестник ЛГУ. Биология", 1980.-16 с. /Рукопись деп. в ВИНИТИ 14 авг. 1980, N 3656-80 Деп/. (совместно с Лоенко А.А.).

6) Изменения концентрации натрия в крови в онтогенезе атлантического лосося Salmo salar L. // Журнал эволюц. биохимии и физиологии. 1980. Т.16. N 4.-С.398-401.

7) Pecularities in adaptation of hatchery and wild Atlantic salmon smolts to brackish water (13‰) // ICES. 1980. M:14.-14p. (совместно с Бакштанским Э.Л.,Сафоновым Н.В., Рождественской В.И. и др.).

8) Особенности осморегуляции мигрирующей молоди атлантического лосося Salmo salar L. // Вопр. ихтиологии. 1981. Т.21. вып.3.-С.498-503. (совместно с Штерман Л.Я.).

9) Рекомендации по выпуску молоди атлантического лосося и кумжи. М.: ВНИРО, 1981.-29 с. (совместно с Бакштанским Э.Л., Нестеровым В.Д.)

10) Соотношение размерных параметров молоди семги // Рыбное хозяйство. 1982. N 10.-С.35-36. (совместно с Лоенко А.А., Хузиным Р.Ш.).

11) Анализ процесса смолтификации у различных форм рода Salmo в связи с задачами лососевого хозяйства // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водемах СССР. М.: Наука, 1983.-С.32-55. (совместно с Баранниковой И.А., Баюновой Н.Н., Мурза И.Г. и др.)

12) Экологические пути повышения эффективности разведения атлантического лосося // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водемах СССР. М.: Наука, 1983.-С.156-170. (совместно с Бакштанским Э.Л.).

13) Состояние осморегуляторной системы и возможные пути дифференциации различных форм атлантического лосося // Вопр. ихтиологии. 1983. Т.23. N 6.-С.974-983. (совместно с Лоенко А.А.).

14) Адаптивное значение смолтификации атлантического лосося Salmo salar // Журнал эволюц. биохимии и физиологии. 1983. Т.19. N 2. -С.186-190.

15) Факторы, влияющие на переход в миграционное состояние молоди семги, выпущенной с рыбоводных заводов // Вопр. ихтиологии. 1984. Т.24. вып.2.-С.307-315. (совместно с Лоенко А.А.).

16) Сравнительный анализ смолтов семги и кумжи. 1. Пол, возраст и размер смолтов // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л.: Наука, 1985.-С.163-173. (совместно с Лоенко А.А.).

17) The smolt status of wild and hatchery young Atlantic salmon, Salmo salar L. // ICES. 1985. M:6.-15p.

18) Выращивание двухгодовиков каспийской кумжи р. Терек на рыбоводном заводе // Рыбное хозяйство. 1985. N 1.-С.33-35. (совместно с Тамариной Ю.А., Тамариным А.Е.).

19) Концентрация натрия в сыворотке крови молоди каспийской кумжи // Журнал эволюц. биохимии и физиологии. 1985. Т.21. N 2.-С.195-197.

(совместно с Тамариной Ю.А.).

20) Функциональное состояние хлоридных клеток семги на разных этапах жизненного цикла // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л.: Зоол. ин-т. 1985.-С. 26-37.

21) Миграционное поведение и состояние осморегуляторной системы смолтов атлантического лосося // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Зоол. ин-т. 1985. С.-110-118.

22) Эколого-физиологические причины полиморфизма производителей атлантического лосося Salmo salar L. // Вопросы ихтиологии. 1986. Т.26. вып.3.-С.524-526.

23) Сравнительный анализ миграции смолтов семги и кумжи // Вопросы ихтиологии. 1986. Т.26. вып.5.-С.795-801. (совместно с Лоенко А.А.).

24) Quantitative evaluation of the degree of parr-smolt transformation in wild smolts and hatchery juveniles of Atlantic salmon (Salmo salar L.) by SDH activity of chloride cells // Aquaculture. 1986. Vol.59. N 2.-P.287-297.

25) Проходные рыбы // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1986.-С.55-65. (совместно с Лоенко А.А., Мартыновым В.Г.).

26) Биологические проблемы выращивания семги в морской воде // Материалы совещания по атлантическому лососю. М.: Ихтиологическая комиссия, 1987.-С.120-128.

27) Результаты и перспективы исследований ММБИ в области полярной марикультуры. - Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1987.-20 с. (совместно с Федоровым А.Ф., Макаровым В.Н., Денисенко С.Г. и др.)

28) Показатели эффективности работы лососевых заводов // Экологофизиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. Л.: Наука, 1987.-С.75-79.

29) Прикладные аспекты изучения смолтификации лососей. - Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1988.-44 с.

30) Изменения морфометрических показателей при смолтификации кумжи. -Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1988.-6 с. (совместно с Тамариным А.Е.).

31) Смолты черноморской кумжи Salmo trutta labrax реки Кодори // Вопросы ихтиологии. 1988. Т.28. вып.4.-С.657-663.

32) Некоторые биологические проблемы создания управляемого лососевого хозяйства Мурманской области // Современные проблемы гидробиологии Баренцева моря. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1988. -С.82-87.

33) Осморегуляция лососей, переведенных в пресную воду // Рыбное хозяйство. 1989. N 4.-С.46-47. (совместно с Белковским Н.М., Легой

Ю.В.).

34) Адаптация заводской молоди семги к соленой воде Баренцева моря // Рыбное хозяйство. 1989. N 1.- С.58-60. (совместно с Легой Ю.В.).

35) Выпуск молоди семги в реку Нива: первые результаты. -Апатиты: Кольский научный центр АН СССР, 1989.-10 с.(совместно с Лоенко А.А., Поповым А.П.).

36) Смолтификация и миграция каспийской кумжи Salmo trutta в р. Терек // Вопр. ихтиологии. 1990. Т.30. вып.2.-С.264-273. (совместно с Айдемировой Ю.А., Тамариным А.Е.).

37) Кумжа эстуария р. Рында и условия ее существования // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. М.: Наука, 1990.-С.110- 118. (совместно с Забрусковым Г.В., Забрусковой М.М., Хлевной А.С., Шкурко Д.С.).

38) Биология заводской молоди семги после выпуска в реку. -Апатиты: Кольский научный центр АН СССР, 1990.-120 с.(совместно с Лоенко А.А.).

39) Способ проведения зимовки лососевых рыб: А.с. 1591901 СССР, МКИ А 01 К 61/00 Опубл. 15.09.90, Бюл. N 34.(совместно с Белковским Н.М., Легой Ю.В., Забрусковым Г.В.).

40) Нарушение водно-солевого обмена у форели Salmo gairdneri в морской воде при низких температурах // Вопр. ихтиологии. 1991. Т.31. вып.3.- С.511-515. (совместно с Белковским Н.М., Легой Ю.В.).

41) Физиологическое состояние находящихся в морской воде лососей при возможности выбора морской и пресной воды для питья // Ж. эволюц. биохимии и физиол. 1991. Т.27. N 3.-С.339-343. (совместно с Белковским Н.М., Легой Ю.В.).

42) Морфологическая и гистофизиологическая оценка двухгодовалых смолтов балтийского лосося // Аквакультура на Балтике. Рига: Авотс, 1991.- С.55-67. (совместно с Митансом А.Р., Баюновой Н.Н., Мурза И.Г.).

43) Улучшение условий содержания лососей в морской воде в зимний период // Рыбное хозяйство. 1991. N 12.-С.21-23. (совместно с Белковским Н.М., Легой Ю.В.).

44) Effect of ofshore feeding conditions on the fatty acid composition of Arctic char (Salvelinus alpinus) and brown trout (Salmo trutta) from the Barents Sea // Inst. of Freshwater Res. Drottningholm. ISACF Information Series. 1991. V. 5.-P.8-13. (совместно с Белковским Н.М., Шкурко Д.С.).

45) Effect of low sea water temperature on water balance in the Atlantic salmon, (Salmo salar) // Fish Physiol. Biochem. 1992. V. 10. N 2.- P.145-148 (совместно с Белковским Н.М., Легой Ю.В.)

Подп. к печати 25.03.93 г. Объем - 2.0 п.л. Тираж - 120. Заказ 66.

ТОО "Нерей". ВНИРО. 107140 Москва, В.Красносельская, 17