



Аквакультура

Оценка готовности к обитанию в морской воде молоди чавычи при её тепловодном подращивании на Малкинском рыбноводном заводе (Камчатка)

Е.В. Шульгина¹, В.Н. Леман¹, Е.В. Есин^{1,2}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ФГБНУ «ИПЭЭ РАН»), Ленинский пр-т, 33, 119071, Москва

E-mail: fleur-23@mail.ru

SPIN-коды: Есин Е.В. – 2527-7546; Леман В.Н. – 6278-8636; Шульгина Е.В. – 8756-5923

Цель: провести экспериментальную оценку готовности сеголеток чавычи, выращенных на тепловодном Малкинском лососевом рыбноводном заводе (п-ов Камчатка), к изменению водно-солевого обмена и скату в морские воды; определить быстрые и эффективные методы определения готовности молоди чавычи к скату.

Методы: исследовалась динамика показателей гемоглобина, глюкозы, гематокрита, осмолярности крови и изменения массы тела у разновозрастной молоди чавычи в зависимости от времени её пребывания в воде солёностью 30 и 40‰ (контролем служили эксперименты в пресной воде при тех же условиях содержания, все эксперименты проводили в трёх повторностях).

Новизна: описан метод экспресс-оценки готовности молоди лососевых с длительным пресноводным периодом жизни к скату в морские воды.

Результаты: стандартный «солёностный тест» не всегда отражает готовность молоди к скату, и для уточнения физиологического состояния следует измерять осмолярность крови при переводе молоди в воду солёностью 30‰ (критический показатель – 340 мосм/л через сутки эксперимента). Уровень глюкозы, гемоглобина и гематокрита крови, а также динамика массы тела не подходят для оценки солеустойчивости из-за излишней чувствительности этих показателей к температуре, плотности посадки, составу кормов и др. Показано, что молодь чавычи массой более 7 г, в основном, физиологически готова к скату, массой менее 5 г – не готова. Молодь массой 5–7 г в разные годы демонстрировала разные физиологические показатели.

Практическая значимость: определение минимального размера полноценных смолтов для выпуска и поиск способов повышения солеустойчивости молоди – путь к росту рентабельности завода.

Ключевые слова: смолтификация, осмолярность крови, солеустойчивость, заводское разведение, чавыча *Oncorhynchus tshawytscha*.

Assessment of osmotic adaptation and seawater readiness in juvenile Chinook salmon reared at the Malkinskiy salmon hatchery

Elena V. Shulgina¹, Vsevolod N. Leman¹, Evgeny V. Esin^{1,2}

¹ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okružnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS («SIEE RAS»), 33, Leninskii pr., Moscow, 119071, Russia

Aim: to assess the readiness of Chinook salmon fingerlings reared at the Malkinskiy salmon hatchery (Kamchatka region) to seawater run and to reverse water-salt transport; to develop a rapid and effective method to determine the readiness of juvenile Chinook salmon to seawater run.

Methods: the dynamics of haemoglobin, glucose, haematocrit, blood osmolarity and body weight were studied in juvenile of Chinook salmon of a different sizes exposed in water with salinities of 30 and 40‰ (experiments in fresh water under the same conditions served as a control, all experiments were carried out in three repetitions).

Novelty: a method is described to assess the readiness of juvenile salmonids with a prolonged freshwater period of life to sea water run.

Results: the standard “salinity test” does not always reflect the readiness of juveniles to run, and to clarify their physiological state, it is worth studying the dynamics of blood osmolarity during exposure to water with a salinity of 30‰ (the critical indicator is 340 mOsm l⁻¹ after a day of experiment). Blood levels of glucose, hemoglobin and hematocrit, as well as the dynamics of body weight are not suitable for assessing salt resistance because of the excessive sensitivity of these indicators. It was shown that juvenile Chinook weighing ≥ 7 g were physiologically ready for run, whereas juveniles weighing ≤ 5 g were not. The intermediate group (5–7 g) exhibited different physiological states in different years.

Practical importance: determining the minimum size of fully transformed smolts and finding ways to increase the salt tolerance of juveniles is the way to increase the profitability of the hatchery.

Keywords: Smoltification, blood osmolarity, salt resistance, hatchery, Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha*.

ВВЕДЕНИЕ

Тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* spp. относятся к ценным промысловым видам рыб. В XXI в. объёмы садковой продукции тихоокеанских лососей превысили вылов. Так, в 2020 г. общий коммерческий вылов составил 606,7 тыс. т,¹ а объём продукции только радужной форели *O. mykiss* (Walbaum, 1792) и кижуча *O. kisutch* (Walbaum, 1792) – более 1,2 млн т [ФАО, 2022]. Для восстановления популяций и расширения промысла по всему миру строятся лососевые рыболовные заводы (далее – ЛРЗ), выпускающие подрощенную молодь. По состоянию на 2021 г. на Дальнем Востоке России действуют 72 ЛРЗ, а общий выпуск тихоокеанских лососей составил 1,32 млрд экз. При этом 98% выпуска пришлось на кету *O. keta* (Walbaum, 1792) и горбушу *O. gorbuscha* (Walbaum, 1792), хотя рыбная продукция из этих видов дешевле, чем из других видов тихоокеанских лососей (нерки *O. nerka* (Walbaum, 1792), кижуча *O. kisutch*, сима *O. masou* (Brevoort, 1876) и чавычи *O. tshawytscha* (Walbaum, 1792)), имеющих длительный пресноводный период жизни. Масштабное разведение этих, более ценных, видов сдерживается из-за сложностей с получением физиологически полноценных смолтов. Смолтификация – это комплекс морфофизиологических и поведенческих изменений организма под контролем нейрогормональных каскадов для перехода к жизни в морской воде [Bern, 1978; Thorpe, 1989; McCormick, 2001, 2012; McCormick et al., 2019]. С заводов необходимо выпускать физиологически полноценную молодь, готовую в тот же сезон смолтифицироваться и мигрировать в морские воды, инвертировав водно-солевой обмен с пресноводного на морской тип без существенных потерь в жизнеспособности.

В России воспроизводством тихоокеанских лососей с продолжительным пресноводным периодом занимаются всего 11 ЛРЗ, а чавычу (самый крупный вид) разводят только на одном – Малкинском ЛРЗ, специализирующемся на тепловодном подращивании молоди. Благодаря использованию геотермального тепла на этом заводе удаётся получить молодь, по своим размерам соответствующую диким смолтам, всего за 5 месяцев после выклева [Басов, 1979; Вронский и др., 1979; Попова, 1985,² Попова и др., 2005]. Рекомендательный размер выпускаемых заводских се-

голеток чавычи принят равным 7 г.³ Дикие смолты чавычи на Камчатке скатываются в море, примерно при такой же массе (6,4–7,5 г), но достигают этого размера в возрасте 1+ – 2+ [Вронский, 1972; Карпенко, 1998]. При этом известно, что в отдельные годы часть молоди чавычи может массово мигрировать в море сеголетками при меньшей массе [Леман, Чебанова, 2000], однако в промысловом возврате доля таких рыб всегда составляет менее 10% [Вронский, 1972; Смирнов, Кляшторин, 1991]. Характерно, что скатившиеся сеголетки чавычи длительное время нагуливаются в сильно опреснённой прибрежной зоне и откочёвывают в море, лишь достигнув массы более 6 г [Карпенко, 1998]. По личным наблюдениям (неопубликованные данные), выпускаемые с Малкинского ЛРЗ сеголетки в некоторые годы не скатываются из реки, массово задерживаясь вблизи завода до конца сентября и, возможно, оставаясь на зимовку.

На сегодняшний день нет простых и надёжных критериев определения степени смолтификации лососевых рыб, что затрудняет дальнейшее совершенствование технологий разведения чавычи и других тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни. В разных работах состояние осморегуляторной системы определяли по динамике показателей крови, изменению активности ферментов, динамике массы тела [Blackburn, Clarke, 1987; Taylor, 1990; Григорьева, 2006], изменению внешних признаков [Robertson, 1948; Hoar, 1976; Langdon et al., 1984; Folmar, Dickhoff, 1980; Хованский, 1994; Варнавский, 2005 и др.], гормональным сдвигам [Folmar, Dickhoff, 1981; Thorpe, 1989; Peter et al., 1990; Lepage, 1998; Winberg, McCormick et al., 2001, 2019; Nisembaum et al., 2021 и др.], а также по так называемому «солёностному тесту», в котором критерием готовности к переходу в морскую воду является выживаемость в течение 1 суток более 50% особей в воде солёностью 40‰ [Clarke, Blackburn, 1977].

Так как вопрос качества заводских смолтов вызывает практический интерес, для оптимизации рыболовного процесса требуются быстрые и мало затратные методы определения готовности молоди к скату в море. Их поиску посвящена данная работа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

¹ Annual Report 2020. North Pacific Anadromous Fish Commission. <https://npafc.org/wp-content/uploads/Public-Documents/2020/AR2020.pdf>. 20.03.2023.

² Биологическое обоснование искусственного разведения красной и чавычи (нормативы по подращиванию красной и чавычи на заводах с различной температурой воды) // П.-Камчатский: Архив КоТИНРО, 52 с.

³ Приказ Минсельхоза России от 30 января 2015 г. № 25 «Об утверждении Методики расчёта объёма добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыболовных хозяйств, при осуществлении рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства)».

Исследования проводили на Малкинском ЛРЗ, расположенном в бассейне р. Большая (Западная Камчатка), в течение пяти лет, в период с 2003 по 2022 гг. Подращивание чавычи на подогретых водах с температурой до 15 °С обеспечивает получение меньше чем за год сеголеток массой более 7 г с внешними признаками смолта и выпуск их в период покатной миграции дикой молоди.

Непосредственно перед выпуском оценивали готовность чавычи к переходу в морскую воду. Для экспериментальных работ молодь разделяли на три группы: крупные особи с массой свыше 7 г, средние – 5–7 г и мелкие – менее 5 г. Общий объём выборки – 1800 экз. В экспериментах молодь выдерживали в течение одних суток в воде солёностью 40‰ («солёностный тест») или в течение трёх суток в воде солёностью 30‰. В опытах не использовали чавычу с видимыми нарушениями чешуйного покрова, поскольку такие особи отличаются сниженной выживаемостью [Wedemeyer et al., 1980; собственные наблюдения]. Контролем служили эксперименты в пресной воде при тех же условиях содержания (температура, аэрация, плотность посадки 1–2 экз./л). В ходе проведения опытов каждые 6–12 часов контролировалась динамика ряда гематологических показателей: концентрация гемоглобина и глюкозы, показатели осмолярности и гематокрита. Дополнительно оценивали изменение массы тела с точностью $\pm 0,1$ г. Все эксперименты проводили в трёх повторностях. Для приготовления солёной воды использовали искусственно сбалансированную морскую соль (Marine Life), разведённую водой, взятой из выростных бассейнов. Перед экспериментами растворы отстаивались с аэрированием в течение суток.

Кровь для биохимических анализов получали прижизненно из культы хвоста [Методические указания..., 1999,⁴ Амиров и др., 2020]. Концентрацию гемоглобина в цельной крови измеряли гемоглобинометром (гемоглобинометр Минигем-540), концентрацию глюкозы в крови – ферментативно-амперметрическим методом (глюкометр SmartScan), осмолярность крови – гигрометрическим методом (осмометр Варго, позволяющий работать с цельной кровью). При измерении осмолярности цельной крови и в плазме крови различия в показаниях не превышали 4%. Величину гематокрита рассчитывали после центрифугирования крови, отобранной в гематокритный капилляр (в течение 5 мин. при 7000 об./мин.) по

соотношению объёма красных клеток крови к общему объёму пробы.

Достоверность различий ($p \leq 0,05$) оценивали по критерию Стьюдента (t) и непараметрическому критерию Манна Уитни (U), для определения взаимосвязи параметров проводили корреляционный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средняя навеска выпускаемой молоди чавычи на Малкинском ЛРЗ в разные годы варьировала от 7,3 до 10,5 г, при этом в разные годы мелкой молоди массой менее 5 г было от 8 до 28%, средней молоди массой 5–7 г – 12,5–29,0%, а крупной более 7 г – от 55 до 82%.

Выживаемость у разноразмерной молоди чавычи при проведении «солёностного теста» существенно различалась: у крупной молоди была близка к 100%, мелкая молодь почти вся погибала (выживаемость ~5%), у средней молоди менялась от 30 до 100%. При этом при объединении всех размерных групп средняя выживаемость изменялась от 76 до 98%.

При выдерживании молоди в воде солёностью 30‰ в течение трёх суток установлено увеличение осмолярности крови (рис. 1), причём, достоверно более значимое (t -тест $p < 0,001$) у мелких особей массой < 5 г (более чем на 10%) по сравнению с крупной молодь массой > 7 г (на 2–10%; $p = 0,540$), в то время как в пресной воде показатели осмолярности крови у разноразмерной молоди достоверно не различались. По мере адаптации крупной молоди к повышенной солёности осмолярность в течение трёх суток снижалась вплоть до показателей пресноводного уровня (в среднем – 312,3 мосм/л). В то же время у некоторых крупных особей при переводе в морскую воду осмолярность крови повышалась совсем незначительно. Значительная часть молоди среднего размера массой 5–7 г (около 35%, в отдельные годы до 67%) также успешно изменяла тип солевого обмена с гипер- на гипоосмотический, понижая осмолярность крови до показателей ниже 340 мосм/л.

В дополнительном эксперименте крупная молодь после трёх суток в воде солёностью 30‰ была пересажена на двое суток в пресную воду, а затем опять на трое суток – в воду солёностью 30‰. Из графика (см. рис. 2) видно, что экспериментальные рыбы были способны эффективно и в сжатые сроки реверсировать солевой обмен на гипо- или гиперосмотический тип.

Потеря массы тела у крупной молоди после одних суток, проведённых в солёности 40‰, составляла, в среднем, 8,9%, а в трёхсуточных опытах при солёности 30‰ не превышала 3,4% (рис. 3). Причём, сни-

⁴ Методические указания по проведению гематологического обследования рыб / Минсельхозпрод России № 13-4-2-/1487 от 02.02.1999. 20 с.

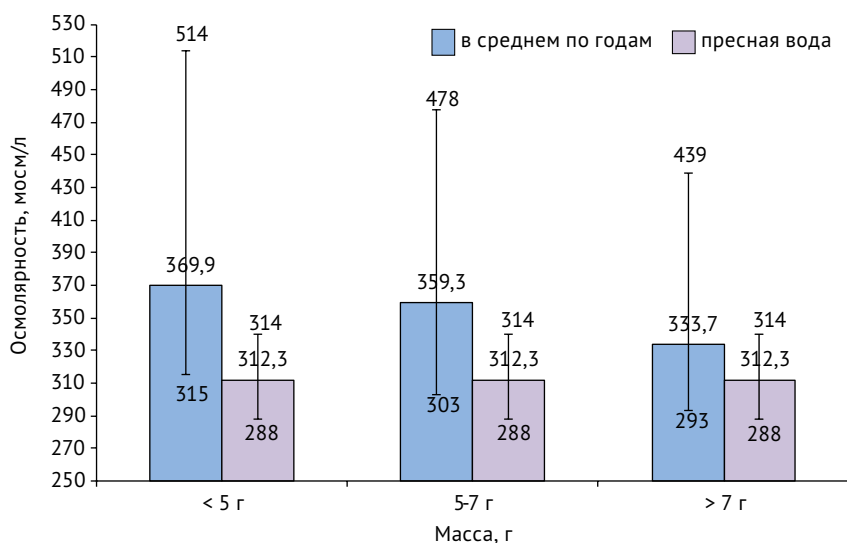


Рис. 1. Зависимость осмолярности крови (среднее и пределы варьирования) от массы тела у заводской молоди чавычи в эксперименте с пересадкой на трое суток в воду солёностью 30‰ в сопоставлении с контролем (пресная вода)

Fig. 1. Dependence of blood osmolality (mean and limits of variation) on body weight of juvenile Chinook salmon in the experiment with 3-day exposure in the 30‰ salinity water against the control (fresh water)

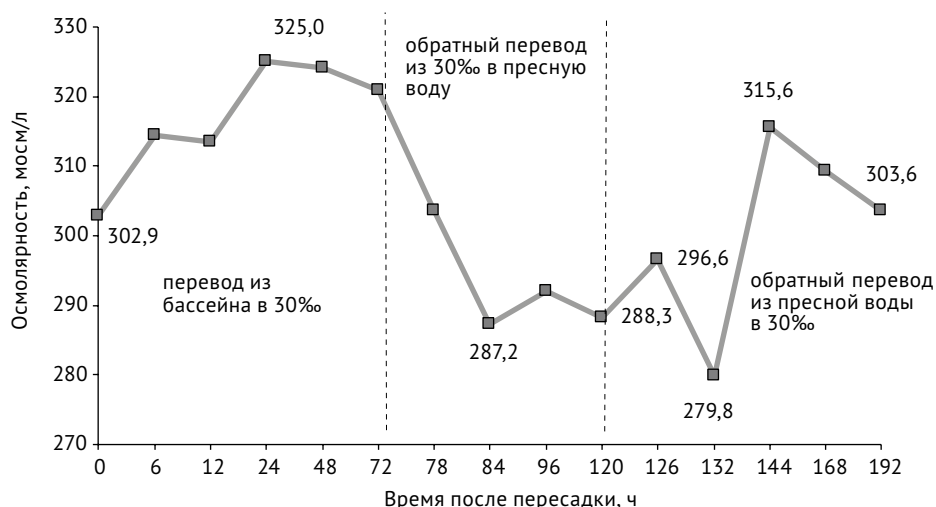


Рис. 2. Динамика осмолярности крови у молоди чавычи массой > 7 г при переводе из воды солёностью 30‰ в пресную воду и обратно

Fig. 2. Dynamics of blood osmolality in juvenile Chinook salmon weighing > 7 g during transferring from the 30‰ salinity water to fresh water and back

жение массы тела при солёности 30‰ прекращалось через 8–12 часов, чего не происходило при солёности 40‰. В отличие от крупной молоди мелкие рыбки в «солёностном тесте» теряли в среднем 13,5% массы тела. Экспериментальная рыба всех размеров, у которой был нарушен чешуйный покров, теряла в тестах более 15% массы тела и погибала (такие экземпляры не учитывались в анализе).

Пресноводный уровень содержания глюкозы в крови молоди чавычи в разные годы колебался от $3,2 \pm 0,01$ до $4,8 \pm 0,21$ ммоль/л и не коррелировал

с массой тела ($r < 0,5$), в целом, демонстрируя высокую изменчивость данного показателя. При попарном сравнении значений разных лет наблюдений установлено, что достоверная межгодовая разница наблюдалась почти во всех случаях (t -тест $p < 0,05$), кроме данных за 2004/2009 гг. ($p = 0,191$). При переводе в воду солёностью 40‰ регистрировалось как падение концентрации глюкозы (на 10–20%), так и её увеличение (в 1,7 раза) относительно пресноводного уровня. При переводе молоди в воду солёностью 30‰ уровень глюкозы в крови чаще незначительно поднимался, но

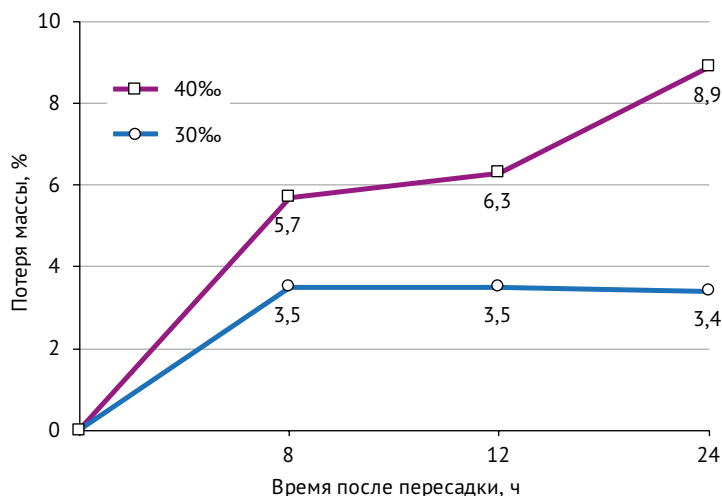


Рис. 3. Потеря массы тела молоди чавычи массой > 7 г при переводе в воду разной солёности

Fig. 3. Loss of body weight in juvenile Chinook salmon weighing > 7 g after transferring into the water of different salinity

достоверных отличий от контрольных групп из пресной воды не отмечалось.

В пресной воде средний уровень гемоглобина в крови чавычи в разные годы изменялся в пределах от $65,5 \pm 1,19$ до $73,4 \pm 1,87$ г/л, при отсутствии корреляции с массой тела ($r = 0,18$). При сравнении значений за разные годы наблюдений достоверная разница отмечена в парах 2003/2004 и 2003/2009 гг. (t-тест $p < 0,05$). После трёхсуточного выдерживания в воде солёностью 30‰ каких-либо закономерных изменений концентрации гемоглобина не отмечено, тогда как при солёности 40‰ уровень гемоглобина в крови через сутки достоверно повысился (t-тест $p = 0,009$).

В пресной воде средние показатели гематокрита в крови молоди чавычи в разные годы изменялись в пределах от $37,3 \pm 1,34$ до $44,6 \pm 0,74\%$ и не коррелировали с массой тела ($r = 0,11$). При попарном сравнении значений разных лет наблюдений установлено, что достоверная межгодовая разница наблюдалась почти во всех случаях (t-тест $p < 0,05$), кроме данных за 2003/2006 гг. ($p = 0,209$) и 2004/2009 ($p = 0,813$). При трёхсуточном выдерживании в воде солёностью 30‰ у молоди средней массой 8,4 г достоверных изменений по уровню гематокрита не отмечалось ($p = 0,150$).

Сезонные изменения гематологических показателей исследовали в весенний период (апрель – май), когда проявляются, как правило, их наиболее резкие изменения на фоне процесса смолтификации. От апреля к маю отмечено достоверное снижение уровня глюкозы в крови молоди от $5,1 \pm 0,1$ до $3,6 \pm 0,2$ ммоль/л (уровень достоверности $p = 0,006$). Так же происходило и с гематокритом, чей уровень в апреле

был достоверно выше – $59,2 \pm 1,7\%$, чем в мае – $44,1 \pm 1,8\%$ (U-тест $p < 0,05$). В отличие от этих показателей уровень гемоглобина в апреле ($70,4 \pm 3,0$ г/л) достоверно не отличался (t-тест $p = 0,404$) от майских значений ($73,4 \pm 1,9$ г/л).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для видов лососей с длительным пресноводным периодом жизни (кижуч, чавыча, сима, нерка) готовность к морскому образу жизни служит одним из основных критериев рыбоводного качества молоди. Выпуск полноценных смолтов, способствуя дружной покатной миграции в море, сокращает пресноводный период жизни заводских рыб, что помимо снижения смертности в пресных водах, в том числе в период зимовки, частично решает проблему взаимодействия заводской и дикой молоди, ослабляя их конкурентные отношения в реках.

Известно, что молодь тихоокеанских лососей в значительной мере погибает, если её выносит в море в период, когда она ещё не стала смолтом. Исключением является только горбуша, чьи мальки сразу при выходе из нерестовых бугров готовы к жизни в море. У тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом при задержке покатной миграции начинается процесс десмолтификации, что приводит к потере способности к адаптации к морской воде и задержке в реке на зимовку. Иными словами, в течение календарного года имеется только определённый период времени, когда молодь готова к переходу в морскую воду.

Кроме того, известно, что в разных популяциях одного и того же вида тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни смолтификация

происходит при различных размерно-возрастных показателях. Так, для нерки, несмотря на установленную корреляцию размера тела со степенью смолтификации (Heifets et al., 1989; Rice et al., 1994), пороговый размер смолта в разных популяциях существенно различается – 73–107 мм (Henderson, Cass, 1991), 50 мм (Heifets et al., 1989; Rice et al., 1994), 50–200 мм (Koenigsetal., 1993), что вызвано межпопуляционными отличиями биологии нерки, определяемыми местными условиями в речных бассейнах (Koenings et al., 1993).

Размер тела у смолтов – важный рыбоводный показатель, который следует учитывать при выпуске молоди и определении коэффициента возврата. Фактически выпускаемая с Малкинского ЛРЗ молодь чавычи в возрасте сеголетки при средней массе тела около 7 г имеет значительную амплитуду колебания индивидуальной массы тела – от 0,6 до 14,1 г. Доля мелкой рыбы в разные годы изменяется от 18 до 45% от общего объёма выпуска. Неоднородность заводских сеголеток чавычи по размерно-весовым показателям указывает на их физиологическую разнокачественность, которая обнаруживается перед выпуском молоди с завода в период перехода к смолтификации. Как показали наши исследования, большинство крупных особей заводских сеголеток чавычи готовы к переходу к морскому образу жизни. В отличие от них, мелкие особи (массой менее 5 г) не адаптируются к повышенной солёности 30‰, а значит – находятся в немиграционном состоянии. Промежуточная группа рыб массой от 5 до 7 г, доля которой составляет в разные годы от 12,5 до 29,0%, представлена разнокачественными по степени смолтификации особями. На Малкинском ЛРЗ особи с признаками начинающейся смолтификации регистрировались в разные годы при массе от 4 до 7 г.

У молоди, не готовой к миграции в море, осмолярность крови при попадании в морскую воду остаётся на высоком уровне, что подтверждается и литературными данными [Смирнов, Запорожец, 1992]. Такая молодь обнаруживается среди почти всех мелких рыб массой менее 5 г, а также у части средней по размерам молоди, доля которой в разные годы составляет от 30 до 72% от выпуска этой размерной группы. Отсутствие способности поддерживать водно-солевой гомеостаз проявляется в резком росте осмолярности крови сразу после перевода в солёную воду без тенденции к её снижению в дальнейшем. В то же время, остальная молодь этой же размерной группы способна регулировать водно-солевой обмен, что подтверждается динамикой уровня осмолярности крови – ростом в первые часы после пересадки в со-

лённость 30‰ и снижением к концу третьих суток до уровня, характерного для смолтов, у большей части сеголеток этой группы. Так, через сутки в воде солёностью 30‰ у 67% особей массой 5–7 г осмолярность крови опускается ниже 340 мосм/л, а через 72 часа – по мере адаптации к солёной воде – у 78% особей. В то же время у крупных особей массой более 7 г этот показатель почти у всех рыб опускается до уровня 340 мосм/л и ниже в течение суток (иногда дольше) выдерживания в солёной воде. Эти результаты говорят о том, что молодь чавычи массой даже меньше принятого «рыбоводного стандарта» (7 г) может успешно смолтифицироваться.

Сравнительный анализ разных методов оценки степени смолтификации молоди, проведённый нами, показал, что для экспресс-оценки готовности заводских сеголеток чавычи к миграции в море наиболее подходит контроль динамики осмолярности крови при выдерживании в течение трёх суток в воде солёностью 30‰. После подъёма уровня осмолярности крови в первый день, к третьим суткам этот показатель у смолтов должен падать вплоть до пресноводного уровня, что будет подтверждением готовности молоди к обитанию в морской воде. Судя по литературным данным, полученным на разных видах лососевых рыб [Houston, 1964; Thregold, Karnacky et al., 1977; Staurnes et al., 1994; Ewing et al., 2005; Манухов и др., 2012], в воде такой солёности у физиологически полноценной молоди в течение нескольких суток увеличивается число хлоридсекретирующих клеток в жаберном эпителии и возрастает активность жаберной Na-K-АТФазы, что свидетельствует об активно идущем процессе смолтификации.

Количественным критерием готовности заводских сеголеток чавычи к обитанию в морской воде служит уровень осмолярности плазмы крови при их переводе из пресной воды в солёную. У «истинных» смолтов осмолярность крови должна восстанавливаться до исходного уровня через одни-трие суток после перевода в 30‰-ную морскую воду и не превышать 340 мосм/л. Рыбы с более высокой осмолярностью крови в итоге погибают. Сходные выводы получены и на других видах лососей [Clarke, Blackbourn, 1977; Смирнов, Кляшторин, 1989; Кляшторин, Смирнов, 1990; Шульгина, Смирнов, 2015]. В то же время стандартный, так называемый «солёностный тест» с выдерживанием в течение одних суток в солёности 40‰ может давать ошибочный результат из-за повышенной смертности рыб с нарушенным чешуйным покровом или отсроченной гибели мелкой молоди.

Важнейшим практическим следствием из полученных результатов является актуальность задачи по

поиску способов стимуляции смолтификации у молоди чавычи с массой тела меньше 7 г, что позволит повысить эффективность ЛРЗ, занимающихся воспроизводством тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни.

Метод оценки степени смолтификации молоди по потере массы тела не является оптимальным. Вся молодь, попавшая в солёную воду, включая смолтов, теряет массу при выравнивании осмотического давления. Более того, смолты чавычи отличаются легко опадающей чешуёй, и манипуляции с ними при взвешивании приводят к нарушению целостности чешуйных покровов, что влечёт за собой увеличение проницаемости покровов и повышение концентрации электролитов в крови [Wedemeyer et al., 1980; Bouck, Smith, 1979]. Такая рыба погибает в экспериментах, что вызывает статистические смещения показателей выживаемости. Потеря чешуи отмечается как при индивидуальном, так и групповом взвешивании. Тем не менее, показано, что в воде солёностью 30‰ потеря массы тела у молоди чавычи массой более 7 г прекращалась через 8–12 часов и составляла в среднем 3,4%, что говорит о возможности регулирования гомеостаза у рыб > 7 г в воде солёностью 30‰.

Некоторыми авторами [Blackburn, Clarke, 1997] показано, что увеличение осмолярности плазмы крови может приводить к дегидратации клеток крови и снижению гематокрита. В наших опытах корреляция осмолярности крови с уровнем гематокрита ($r = 0,02$) не обнаружена. Но в одном из экспериментов уровень гематокрита в апреле после трёхсуточного выдерживания в солёности 30‰ снизился на 20,6%, хотя в мае, перед выпуском он не менялся при изменении солёности.

Таким образом, использование таких показателей крови как уровень глюкозы, гемоглобина и гематокрита для оценки готовности молоди чавычи к скату в море не подходит из-за чрезмерной лабильности этих показателей и чувствительности к разнообразным факторам. Уловить чёткие закономерности динамики этих показателей после перевода молоди в солёную воду не удаётся.

ВЫВОДЫ

1. Толерантность к морской воде заводских сеголеток чавычи, получаемых при тепловодном подращивании, повышается с увеличением массы тела. Первые признаки смолтификации проявляются при массе тела от 4 г. Молодь при массе более 7 г готова к обитанию в морской воде, часть молоди массой от 5 до 7 г находится на завершающих этапах смолтификации, меньше 5 г — как правило, не готова к смене среды обитания.

2. Сравнительный анализ методик оценки степени смолтификации показал, что на практике оптимально использовать двухступенчатый тест на солеустойчивость: тест на выживание молоди в течение суток при солёности 40‰ и, в случае выживаемости более 50%, — дальнейшее выдерживание в течение 3 суток при солёности 30‰ с контролем динамики осмолярности крови. Данный подход позволяет точнее разделить молодь по степени смолтификации.

3. Другие показатели (концентрация глюкозы и гемоглобина в крови, объём гематокрита, потеря массы тела при переводе в морскую воду разной солёности), используемые для оценки готовности молоди к покатной миграции, оказались методически не пригодны из-за их высокой лабильности и чувствительности, а также сложностей при проведении испытаний.

Благодарности

Мы глубоко признательны сотрудникам Малкинского ЛРЗ за помощь в работе.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Амиров Д.Р., Тамимдаров Б.Ф., Шагеева А.Р. 2020. Клиническая гематология животных. Казань: Центр информационных технологий КГАВМ. 134 с.
- Басов Ю.С. 1977. Первый опыт применения геотермальных вод для выращивания молоди лососей // Известия ТИНРО. Т. 101. С. 57–64.
- Варнавский В.С. 2005. Смолтификация тихоокеанских лососей // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Т. 1. С. 315–333.
- Вронский Б.Б. 1972. Материалы о размножении чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) р. Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т. 12. Вып. 2 (73). С. 293–308.
- Вронский Б.Б., Басов Ю.С., Куренное С.И. 1979. Состояние и перспективы развития аквакультуры лососей на Камчатке // Известия ТИНРО. Т. 103. С. 14–22.
- Григорьева Ю.Ф. 2006. Изменение метаболизма молоди дальневосточных лососей при смене среды обитания. Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. М.: МГУТиУ. 26 с.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО. 165 с.
- Кляшторин Л.Б., Смирнов Б.П. 1990. Оценка готовности к морской миграции у искусственно выращиваемой молоди нерки // Рыбное хозяйство. № 2. С. 42–45.

- Леман В.Н., Чебанова В.В. 2000. О факте массовых миграций сеголеток чавычи в эстуарии р. Большой (Западная Камчатка) // Вопросы рыболовства. № 2–3. С. 34–36.
- Манухов, А.И., Леман В.Н., Басевич Е.В. 2012. Сезонная динамика степени выраженности смолтификационных изменений и её зависимость от размера тела у заводской молоди нерки *Oncorhynchus nerka* из бассейна реки Большая (западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 50.
- Попова Т.А., Чебанов Н.А., Лашина Е.С. 2005. Искусственное воспроизводство чавычи на Камчатке // Рыбное хозяйство. № 1. С. 48–50.
- Смирнов Б.П., Запорожец О.М. 1992. Осморегуляторные способности у сеголеток и годовиков кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопросы ихтиологии. Т. 32. Вып. 2. С. 186–189.
- Смирнов Б.П., Кляшторин Л.Б. 1989. Осморегуляторные способности молоди кеты *Oncorhynchus keta* при длительном выращивании в пресной воде // Вопросы ихтиологии. Т. 29. Вып 4. С. 617–623.
- Смирнов Б.П., Кляшторин Л.Б. 1991. Ускоренное выращивание смолта-сеголетка чавычи // Рыбное хозяйство. № 5. С. 28–30.
- Хованский И.Е. 1994. Сравнительная морфофизиологическая характеристика молоди лососевых рыб, полученной при различных условиях содержания на рыбоводных заводах Магаданской области // Известия ТИНРО. Т. 113. С. 124–132.
- Шульгина Е.В., Смирнов Б.П. 2015. Определение готовности к покатной миграции заводской и дикой молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) // Труды ВНИРО. Т. 158. С. 41–47.
- Bern H.A., Gaillard H.H. 1978. Endocrinological studies on normal and abnormal salmon smoltification // Comparative endocrinology. Elsevier. North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, The Netherlands. P. 77–100.
- Blackburn J., Clarke W.C. 1987. Revised procedure for the 24 hour seawater challenge test to measure seawater adaptability of juvenile salmonids // Canadian technical report of fisheries and aquatic sciences. № 1515. 35 p.
- Bouck G.R., Smith S.D. 1979. Mortality of experimentally descaled smolts of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in fresh and salt water // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 108. P. 67–69.
- Clarke, W.C., Blackburn J. 1977. A seawater challenge test to measure smolting of juvenile salmon // Fish. Mar. Servo Tech. Rep. 705: 11 p.
- Ewing R.D., Ewing G.S., Satterthwaite T.D. 2005. Changes in gill Na⁺, K⁺-ATPase specific activity during seaward migration of wild juvenile Chinook salmon // J. of Fish Biology. V. 58. № 5. P. 1414–1426.
- FAO. 2022. The State of World Fisheries and Aquaculture 2022. Towards Blue Transformation. Rome, FAO. DOI: 10.4060/cc0461en
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids – a review of selected literature // Aquaculture. V. 21. P. 1–37.
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1981. Evaluation of some physiological parameters as predictive indices of smoltification // Aquaculture. V. 23. P. 309–324.
- Heifetz J., Johnson S.W., Koski K.V., Murphy M.L. 1989. Migration timing, size and salinity tolerance of sea_type sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in an Alaska estuary // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 46. № 4. P. 633–637.
- Henderson M.A., Cass A.J. 1991. Effect of smolt size on smolt_to_adult survival for Chilko lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. № 6. P. 988–994.
- Hoar W.S. 1976. Smolt transformation: evolution, behaviour, and physiology // J. Fish. Res. Bd Can. V. 33. P. 1233–1252.
- Karnacky Jr.K.J., Degnan K.J., Zadunaisky I.A. 1977. Chlorid transport across isolated opercular epithelium of killifish: a membrane rich in chlorid cells // Science. V. 195. P. 203–205.
- Koenings J.P., Geiger H.J., Hasbrouck J.J. 1993. Smolt-to-adult survival patterns of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): effects of smolt length and geographic latitude when entering the sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 3. P. 600–611.
- Langdon J.S., Thorpe J.E., Roberts R.J. 1984. Effects of cortisol and ACTH on gill Na⁺/K⁺-ATPase, SDH and chloride cells in juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Comp. Biochem. Physiol. V.77A. P. 9–12.
- McCormick, S.D. 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish. // Am. Zool. 41, 781–794.
- McCormick, S.D., Regish, A.M., Ardren, W.R., Björnsson, B.T., Bernier, N.J. 2019. The evolutionary consequences for seawater performance and its hormonal control when anadromous Atlantic salmon become landlocked // Sci. Rep. 9, 968.
- Nisembaum L.G., Martin P., Lecomte F., Falcón J. 2021. Melatonin and osmoregulation in fish: A focus on Atlantic salmon *Salmo salar* smoltification // J. Neuroendocrinol, 33 (3).
- Peter R.E., Yu K.L., Marchant T.A., Rosenblum, P.M. 1990. Direct neural regulation of the teleost adenohypophysis // J. Exp. Zool. 256, 84–89.
- Rice S.D., Thomas R.E., Moles A. 1994. Physiological and growth differences in three stocks of underyearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) on early entry into seawater // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. P. 974–980.
- Robertson O.H. 1948. Production of the silvery smolt stage in rainbow trout by intramuscular injection of mammalian thyroid extract and thyrotropic hormone // J.exp.Zool. V.110. P. 337–355.
- Staurnes M., Sigholt T., Gulseth O.A. 1994. Effects of seasonal changes in water temperature on the par-smolt transformation of Atlantic salmon and anadromous Arctic Char // Transaction of the American Fisheries Society. № 123. Iss. 3. P. 408–415.
- Taylor E.B. 1990. Variability in agonistic behaviour and salinity tolerance between and within two populations of juvenile Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, with contrasting life histories // Can.J.Fish. Aquatic.Sci. V.47. № 11. P. 2172–2180.
- Thorpe J.E. 1989. Developmental variation in salmonid populations // J. Fish Biol. V. 35. P. 295–303.
- Threadgold L.T., Houston A.H. 1964. An electron microscope study of the «chloride cell» of *Salmo salar* L. // Exp.Cell. Res. № 34. P. 1–25.

- Wedemeyer G.A., Saunders R.L., Clarke W.C. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids // Marine Fish Review. V. 42. № 6. P. 1–14.
- Winberg S., Lepage O. 1998. Elevation of brain 5-HT activity, POMC expression, and plasma cortisol in socially subordinate rainbow trout // Am.J. Physiol. 274. P. 645–654.
- REFERENCES**
- Amirov D.R., Tamimdarov B.F., Shageeva A.R. 2020. Clinical hematology of animals. Kazan: KGAVM Information Technology Center. 134 p. (in Russ.).
- Basov Y.S. 1977. The first experience of using geothermal waters for growing young salmon // Izvestia TINRO. V. 101. P. 57–64. (in Russ.).
- Varnavsky V.S. 2005. Pacific salmon smoltification // Population biology, genetics and systematics of hydrobionts. Coll. of scient. papers KamchatNIRO. V. 1. P. 315–333. (in Russ.).
- Vronsky B.B. 1972. Materials on the reproduction of chinook *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) of the Kamchatka river // J. of Ichthyology V. 12. Iss. 2 (73). P. 293–308. (in Russ.).
- Vronsky B.B., Basov Y.S., Kurennoe S.I. 1979. The state and prospects of salmon aquaculture development in Kamchatka // Izvestiya TINRO. V. 103. P. 14–22. (in Russ.).
- Grigorieva Y.F. 2006. Changes in the metabolism of juvenile Pacific salmon with a change of habitat. PhD Abstr. in biology. Moscow: MGUTM. 26 p. (in Russ.).
- Karpenko V.I. 1998. The early marine life of Pacific salmon. Moscow: VNIRO. 165 p. (in Russ.).
- Klyashtorin L.B., Smirnov B.P. 1990. Assessment of readiness for marine migration in artificially grown juvenile sockeye salmon // Fisheries. V. 2. P. 42–45. (in Russ.).
- Leman V.N., Chebanova V.V. 2000. On the fact of mass migrations of chinook fingerlings in the estuary of the Bolshoy River (Western Kamchatka) // Problems of Fisheries. V. 2–3. P. 34–36. (in Russ.).
- Manukhov, A.I., Leman V.N., Basevich E.V. 2012. Seasonal dynamics of degree of pronunciation of smoltification changes and its dependence on body size in hatchery reared juvenile sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* from the Bolshaya river basin (Western Kamchatka) // J. of Ichthyology. V. 52. № 1. P. 45–56. (in Russ.).
- Popova T.A., Chebanov H.A., Lashina E.S. 2005. Artificial reproduction of chinook salmon in Kamchatka // Fisheries. V. 1. P. 48–50. (in Russ.).
- Smirnov B.P., Zaporozhets O.M. 1992. Osmoregulatory abilities in fingerlings and yearlings of the coho *Oncorhynchus kisutch* // J. of Ichthyology. V. 32. Iss. 2. P. 186–189. (in Russ.).
- Smirnov B.P., Klyashtorin L.B. 1989. Osmoregulatory abilities of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* during long-term cultivation in fresh water // J. of Ichthyology. V. 29. Iss. 4. P. 617–623. (in Russ.).
- Smirnov B.P., Klyashtorin L.B. 1991. Accelerated cultivation of smolt-fingerling chinook // Fisheries. № 5. P. 28–30. (in Russ.).
- Khovansky, I.E. 1994. Comparative morphophysiological characteristics of juvenile salmonid fishes under different cultivation conditions at the hatcheries of Magadan Oblast // Izvestiya TINRO. V. 113. P. 124–132. (in Russ.).
- Shulgina E.V., Smirnov B.P. 2015. Determination of readiness of hatchery and wild coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) juveniles for seaward migration // Trudy VNIRO. V. 158. P. 41–47. (in Russ.).
- Bern H.A., Gaillard H.H. 1978. Endocrinological studies on normal and abnormal salmon smoltification // Comparative endocrinology. Elsevier. North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, The Netherlands. P. 77–100.
- Blackburn J., Clarke W.C. 1987. Revised procedure for the 24 hour seawater challenge test to measure seawater adaptability of juvenile salmonids // Canadian technical report of fisheries and aquatic sciences. № 1515. 35 p.
- Bouck G.R., Smith S.D. 1979. Mortality of experimentally descaled smolts of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in fresh and salt water // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 108. P. 67–69.
- Clarke, W.C., Blackburn J. 1977. A seawater challenge test to measure smolting of juvenile salmon // Fish. Mar. Servo Tech. Rep. 705: 11 p.
- Ewing R.D., Ewing G.S., Satterthwaite T.D. 2005. Changes in gill Na⁺, K⁺-ATPase specific activity during seaward migration of wild juvenile Chinook salmon // J. of Fish Biology. V. 58. № 5. P. 1414–1426.
- FAO. 2022. The State of World Fisheries and Aquaculture 2022. Towards Blue Transformation. Rome, FAO. DOI: 10.4060/cc0461en
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids – a review of selected literature // Aquaculture. V. 21. P. 1–37.
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1981. Evaluation of some physiological parameters as predictive indices of smoltification // Aquaculture. V. 23. P. 309–324.
- Heifetz J., Johnson S.W., Koski K.V., Murphy M.L. 1989. Migration timing, size and salinity tolerance of sea_type sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in an Alaska estuary // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 46. № 4. P. 633–637.
- Henderson M.A., Cass A.J. 1991. Effect of smolt size on smolt_to_adult survival for Chilko lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. № 6. P. 988–994.
- Hoar W.S. 1976. Smolt transformation: evolution, behaviour, and physiology // J. Fish. Res. Bd Can. V. 33. P. 1233–1252.
- Karnacky Jr.K.J., Degnan K.J., Zadunaisky I.A. 1977. Chlorid transport across isolated opercular epithelium of kilifish: a membrane rich in chlorid cells // Science. V. 195. P. 203–205.
- Koenings J.P., Geiger H.J., Hasbrouck J.J. 1993. Smolt-to-adult survival patterns of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): effects of smolt length and geographic latitude when entering the sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 3. P. 600–611.
- Langdon J.S., Thorpe J.E., Roberts R.J. 1984. Effects of cortisol and ACTH on gill Na⁺/K⁺-ATPase, SDH and chloride cells in juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Comp. Biochem. Physiol. V.77A. P. 9–12.

- McCormick, S.D. 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish. // *Am. Zool.* 41, 781–794.
- McCormick, S.D., Regish, A.M., Ardren, W.R., Björnsson, B.T., Bernier, N.J. 2019. The evolutionary consequences for seawater performance and its hormonal control when anadromous Atlantic salmon become landlocked // *Sci. Rep.* 9, 968.
- Nisembaum L.G, Martin P., Lecomte F., Falcón J. 2021. Melatonin and osmoregulation in fish: A focus on Atlantic salmon *Salmo salar* smoltification // *J. Neuroendocrinol.* 33 (3).
- Peter R.E., Yu K.L., Marchant T.A., Rosenblum, P.M. 1990. Direct neural regulation of the teleost adenohypophysis // *J. Exp. Zool.* 256, 84–89.
- Rice S.D., Thomas R.E., Moles A. 1994. Physiological and growth differences in three stocks of underyearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) on early entry into seawater // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 51. P. 974–980.
- Robertson O.H. 1948. Production of the silvery smolt stage in rainbow trout by intramuscular injection of mammalian thyroid extract and thyrotropic hormone // *J.exp.Zool.* V.110. P. 337–355.
- Staurnes M., Sigholt T., Gulseth O.A. 1994. Effects of seasonal changes in water temperature on the par-smolt transformation of Atlantic salmon and anadromous Arctic Char // *Transaction of the American Fisheries Society.* № 123. Iss. 3. P. 408–415.
- Taylor E.B. 1990. Variability in agonistic behaviour and salinity tolerance between and within two populations of juvenile Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, with contrasting life histories // *Can.J.Fish. Aquatic.Sci.* V.47. № 11. P. 2172–2180.
- Thorpe J.E. 1989. Developmental variation in salmonid populations // *J. Fish Biol.* V. 35. P. 295–303.
- Threadgold L.T., Houston A.H. 1964. An electron microscope study of the «chloride cell» of *Salmo salar* L. // *Exp.Cell. Res.* № 34. P. 1–25.
- Wedemeyer G.A., Saunders R.L., Clarke W.C. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids // *Marine Fish Review.* V. 42. № 6. P. 1–14.
- Winberg S., Lepage O. 1998. Elevation of brain 5-HT activity, POMC expression, and plasma cortisol in socially subordinate rainbow trout // *Am.J. Physiol.* 274. P. 645–654.

Поступила в редакцию: 09.04.2023 г.

Принята после рецензии 18.05.2023 г.