

УДК 639.3.001.5

ГОТОВНОСТЬ ВЫРАЩЕННОЙ МОЛОДИ ЛОСОСЕЙ К ЖИЗНИ В МОРЕ, ОПРЕДЕЛЯЕМАЯ ПО ФУНКЦИОНИРОВАНИЮ ОСМОРЕГУЛЯТОРНОЙ СИСТЕМЫ

Г. В. Запорожец, О. М. Запорожец



Дано описание осмотолерантного и осморезистивного тестов для оценки смолтификации у молоди тихоокеанских лососей в процессе их роста. Представлены результаты применения этих экспресс-методов в связи с различными задачами лососеводства. Комплексные тестирования молоди лососей с помощью осмотолерантного и осморезистивного методов позволяют с высокой надежностью определять готовность рыб к жизни в море, которая, в свою очередь, является важнейшей предпосылкой выживаемости в ранний морской период.

G. V. Zaporozhets, O. M. Zaporozhets. Readiness of juvenile hatchery salmon to life in the sea, determined from the functioning of the osmoregulatory system // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 7. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2004. P. 238–245.

Description of the osmotic resistance and tolerance tests for estimation of smoltification rate in growing juvenile Pacific Salmon has been made. Results of application of these express-tests for various purposes of salmon farming have been represented. Complex testing of juvenile Pacific Salmon with the osmotic resistance and tolerance tests provide highly reliable determination of readiness of the fish to life in the sea, what, in its' turn, is the most important prerequisites of survival in early marine period.

Биотехника лососеводства по мере её развития проходила через разные стадии. На начальных этапах рыбоводы лишь инкубировали икру и выпускали выклюнувшихся личинок в естественные условия. Затем перешли на кратковременную подкормку личинок. Много позже стали целенаправленно выращивать и выпускать на пастбищный нагул крупную жизнестойкую молодь.

Сущность пастбищного лососеводства заключается в том, что рыбы, выращенные в искусственных условиях, нагуливаются в океане от года до нескольких лет, а затем их отлавливают в процессе промысла. Значительным преимуществом этого метода перед товарным лососеводством является полноценное использование пищевых ресурсов океана без дополнительных энергетических и кормовых затрат (Шевцова, Казаков, 1986).

Исследования, проведенные в научных центрах разных стран, показали, что рентабельность пастбищного лососеводства во многом зависит как от размеров получаемой молоди, так и от сроков ее выпуска (Holtby et al., 1990; Skilbrel et al., 1994). Наиболее результативно выращивание молоди, сходной по ряду характеристик с дикими серебристыми лососами (Soivio, Virtanen, 1985; Mundie et al., 1990).

Эффективность искусственного воспроизводства связана не столько с самими размерами выпускаемой молоди, сколько с её физиологическим состоянием, а именно — со степенью смолтификации, коррелирующей в определённые периоды с массой и размерами рыб (Hopkins, Sadler, 1987; Смирнов, Кляшторин, 1989; Franklin et al., 1992; Смирнов, Запорожец, 1992; Запорожец, Запорожец, 1995, 2000).

При смолтификации лосось, находясь ещё в пресной воде, приобретает ряд черт, характерных для морских рыб (Черницкий, 1988). У молоди происходит глубокая перестройка осморегуляторных механизмов (Смит, 1986; Варнавский, 1990; Finstad,

Heggberget, 1995; Казаков, Веселов, 1998), меняется функционирование нейроэндокринной и эндокринной систем (Баранникова, 1979; Краюшкина и др., 1989; Варнавский, 1990) и т. д.

Как показали исследования, для завершения процесса смолтификации и необратимого переключения рыб на морской тип функционирования необходимо их попадание в солёную воду (Смирнов, Кляшторин, 1989, 1990). В случае более или менее длительной задержки смолтов в пресной воде происходит ослабление осморегуляторной функции (Lundqvist, Eriksson, 1985; Смирнов, Запорожец, 1992; Запорожец, Запорожец, 1995).

Выживаемость смолтов на этапе перехода из реки в море во многом зависит от того, насколько точно они попадут в так называемое «окно смолтификации» (Lundqvist, Eriksson, 1985; Кляшторин и др., 1990; Запорожец, Запорожец, 2000а). В регуляции этого процесса участвует множество факторов, важнейшими среди которых считаются фотопериод, температура и уровень воды (Thorpe, 1989; Варнавский, 1990; Gagnon, Quemener, 1992).

При переходе в морскую воду молодь лососей из-за осмотического стресса вначале слабо реагирует на хищников. Преждевременно скатившаяся молодь тем более оказывается не готовой к морской миграции и в первую очередь подвергается элиминации (Handeland et al., 1996; Никоноров, Витвицкая, 1997). Молодь же, имеющая статус смолта, после перехода в морскую воду начинает активно передвигаться, нормально питаться и быстро расти (Бирман, 1985; Варнавский, 1990; Stradmeyer, 1994).

Множество причин совокупно влияют на физиологическое состояние искусственно выращиваемой молоди, определяя, в частности, сроки достижения покнатного состояния и степень подготовленности молоди к жизни в море, а в конечном итоге и возврат производителей.

Отдавая себе отчет в невозможности одновременного тестирования всего многообразия признаков, характеризующих полноценных смолтгов, мы акцентировали внимание на тестировании осморегуляции, так как по мнению многих исследователей эта система является ключевой для всего комплекса признаков. Поэтому целью настоящей работы являлась экспресс-оценка состояния осморегуляторной системы у выращиваемой молоди разных видов лососей для определения степени их готовности к жизни в море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Функционирование осморегуляторной системы молоди оценивали, применяя два теста — осмотолерантный (Clarke, Blackburn, 1977) и осморезистивный (Watanabe et al., 1985; Смирнов, Запорожец, 1992). Первый тест заключается в определении концентрации ионов натрия ($[Na^+]$) в плазме крови рыб после прямой пересадки из пресной воды в 30‰ морскую через 24 ч и 48 ч.

Для проведения осмотолерантного теста заранее готовили 30‰ раствор искусственной морской воды. Раствор разливали в необходимое число одинаковых аквариумов, установленных в бассейне с проточной водой, при температуре общей для всех выращиваемых рыб. Воду в аквариумах аэрировали и отсаживали туда рыб, рендоминизированно отобранных из рыбоводных бассейнов в каждой из серий и не кормленных в течение нескольких часов.

Сначала измеряли $[Na^+]$ в плазме крови рыб, выловленных в пресной воде рыбоводных бассейнов. Этот тест выполняли для определения так называемого «пресноводного уровня» $[Na^+]$ (FL-0). Через 24 ч отбирали по очереди в каждой серии опытов половину рыб из аквариумов с морской водой и определяли у них «суточный» уровень $[Na^+]$ в плазме крови (SL-1). Вторую половину рыб тестировали через 48 ч, определяя двухсуточный уровень $[Na^+]$ (SL-2).

Кровь брали из хвостовой артерии в гепаризированные капилляры и центрифугировали 15 минут на скорости 4 тыс. об./мин. После чего отделяли плазму и разводили ее с помощью микропипетки в 100 раз. Осмолярность плазмы определяли электрокондуктометрическим методом (Смирнов, Кляшторин, 1990), модифицированным нами, на укомплектованной для этой задачи специальной измерительной установке (рис. 1).

В самом начале тестирований проводили калибровку системы для того, чтобы получить возможность расчета концентрации солей в плазме крови по показателю ее электропроводности. При этом определяли электропроводность растворов с точно известным содержанием Na^+ в ожидаемом рабочем диапазоне температур ($10 \pm 28^\circ C$) измерений концентраций ($1,0 \pm 3,5$ мМ/л), используя химически чистый хлористый натрий в качестве стандарта (Смирнов, Кляшторин, 1989).

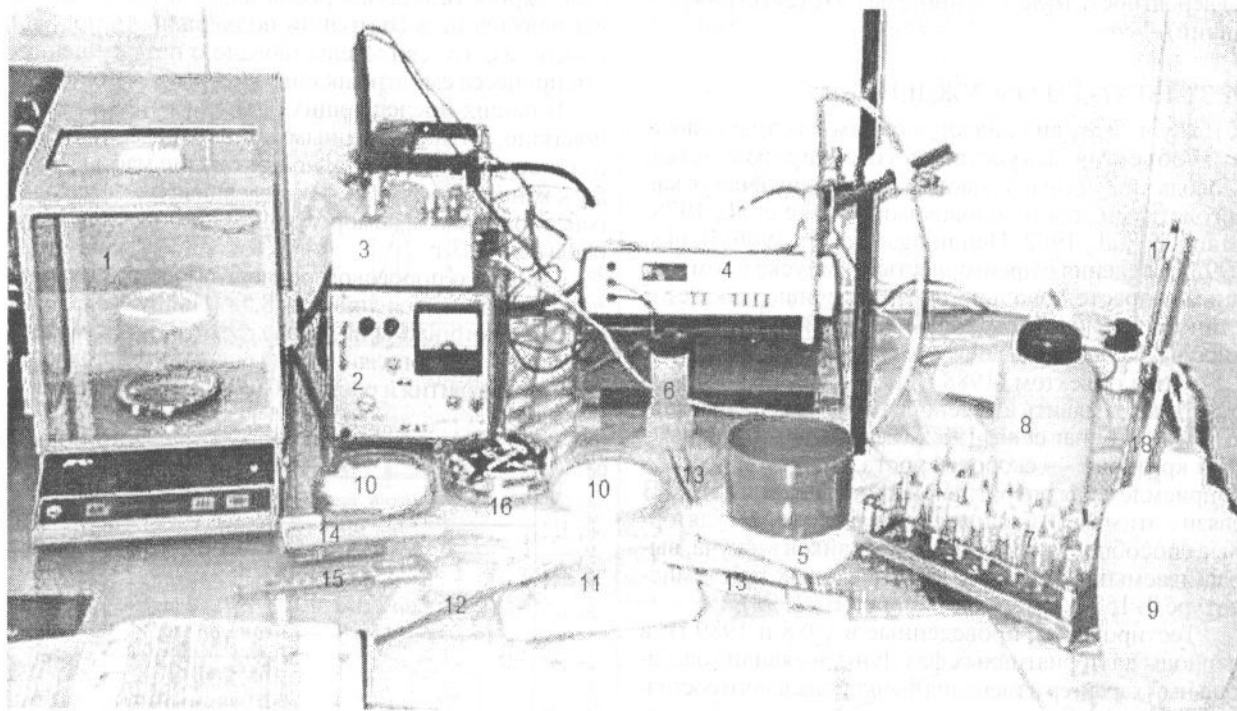


Рис. 1. Комплекс приборов и оборудования для определения концентрации ионов натрия в плазме крови рыб: аналитические весы (1), блок стабилизированного питания (2), кондуктометрический блок (3), цифровой микроамперметр (4), штатив с датчиком (5), сосуд с капиллярами в гепарине (6), штатив с ячейками для разведения плазмы крови (7), сосуд с дистиллятом (8), пластиковый сосуд с эрлифом, наполненный дистиллятом (9), чашки Петри пластиковые (10), пенополиуретановая пластина (11), скальпель хирургический (12), пинцет анатомический (13), линейка измерительная с упором (14), штатгенциркуль (15), резиновые кольца для герметизации капилляров (16), микропипетка для разведения плазмы (17), термометр (18)

По калибровочным данным с помощью нелинейного регрессионного анализа выводили уравнения аппроксимации, добиваясь минимальной остаточной дисперсии и максимального значения коэффициента множественной корреляции. Например:

$C = 100 (b_0 + b_1 t + b_2 I + b_3 t^2 + b_4 I^2 + b_5 t I)$, где C — $[Na^+]$, мМ/л; t — температура, °C; I — ток, мКА; $a, b_0 \div b_5$ — коэффициенты, используемые далее при аппроксимации эмпирических данных.

С помощью осморезистивного теста определяли время жизни в 40‰ морской воде — за пределами толерантного диапазона. Для этого рыб, рендоминированно отобранных из рыбоводных бассейнов и не кормленных в течение нескольких часов (для уменьшения количества фекалий в опыте), отсаживали в аквариумы, фиксируя время и температуру. Записывали время гибели каждой рыбы, измеряли ее длину и массу. Тест заканчивали через 24 ч, подсчитывая долю погибших рыб, среднее время продолжительности их жизни в 40‰ морской воде (для погибших) и размерные характеристики. Тест подтверждал готовность группы рыб к жизни в море в том случае, если выжили все 100% подопытных рыб.

Эти экспресс-методики были апробированы нами в течение пятнадцати лет на молоди (более 7 тыс. экз.) четырех видов тихоокеанских лососей.

Результаты обрабатывали на компьютере с помощью прикладных программ STATISTICA и Excel. При статистической оценке уровня достоверности различий параметров отдельных групп представлена вероятность нулевой гипотезы (об отсутствии различий) — p .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

К и ж у ч. Этот вид является одним из самых сложных объектов искусственного воспроизводства. Молодь кижуча выпускают на пастбищный нагул как сеголетками, так и годовиками (Clarke et al., 1978; Brannon et al., 1982; Hemmingsen et al., 1986; Banks, 1992). Сведения о преимуществах выпуска в том или ином возрасте довольно противоречивы, как нет и единого мнения о минимальном размере смолтов у кижуча. Кроме того, ко времени начала нашей работы с этим объектом (1988 г.) не было однозначного ответа, как выявить в пресной воде физиологических смолтов (Folmar et al., 1982). Единственный надежный критерий — скорость роста в морской воде — неприемлем для оперативной проверки на заводах. В связи с этим нами были исследованы осморегуляторные способности сеголеток и годовиков кижуча, выращиваемых в искусственных условиях при температуре 9–15°C (Смирнов, Запорожец, 1992).

Тестирования, проведенные в 1988 и 1989 гг. в периоды альтернативных фаз Луны, выявили колебательный характер изменения функционального состояния осморегуляторной системы рыб по мере их роста. Молодь кижуча в конце мая — начале июня 1988 г., достигнув массы ≈ 4 г, судя по тесту Кларка-Блекбурна (Clarke, Blackburn, 1977) была близка к смолтам (Смирнов, Запорожец, 1992). Затем последовало резкое снижение осморегуляторных способностей. Истинную смолтификацию этого поколения кижуча в возрасте 1+ мы наблюдали весной следующего года.

Эти годовики оставались смолтами как минимум до октября (времени окончания тестирования). Причем, в период так называемого «окна смолтификации», когда их организм был способен справиться с потоком ионов, поступающим из внешней среды (морской воды), и поддерживать постоянство своего состава на уровне близком к пресноводному, была отмечена и 100% выживаемость рыб в течение суток после прямого перевода в 40‰ морскую воду.

Весьма интересно, что корреляции между размерами особей и их осморегуляторными способностями были обнаружены только близ границ «окна смолтификации» — перед его открытием и перед предположительным закрытием. Это, в какой-то степени, объясняет противоречивые, на первый взгляд, результаты, полученные рядом авторов: наличие достоверной связи между скоростью смолтификации и размерами рыб весной (Powell, Mckeown, 1986), с одной стороны, и отсутствие корреляций между массой молоди и признаками, маркирующими смолтификацию в период миграции и далее (Johnson, Heifetz, 1988; Stradmeyer, 1994).

Функционально сеголетки от годовиков отличались по двум характерным особенностям. Во-первых, в 40‰ морской воде за сутки сеголеток погибло более 90%, а годовики выживали все. Во-вторых, даже если осмолярность плазмы крови сеголеток при тестировании в 30‰ морской воде через сутки опускалась до уровня, близкого к пресноводному, то к концу вторых суток пребывания в морской воде осмолярность плазмы росла далее и их организм оказывался не в состоянии поддерживать ионный гомеостаз, что свидетельствовало о незавершенности процесса смолтификации этих рыб.

В наших последующих опытах (в 1993 г.) было показано, что полноценными смолтами все же могут стать сеголетки кижуча, но достигшие массы около 5 г к концу мая (рис. 2). Минимальная же масса особей, способных к осморегуляции по морскому типу, была менее 3 г.

Данные о пороговом размере смолтов у кижуча довольно противоречивы: от 3,5 г (Holtby et al., 1990) до 35 г (Gorbman et al., 1981). Этот разброс можно объяснить как популяционной спецификой, так и условиями развития и роста рыб (температурой, химиз-



Рис. 2. Концентрация Na^+ (мМ/л) в плазме крови сеголеток кижуча, выращиваемого на Паратунской экспериментальной базе КамчатНИРО, после прямой пересадки из пресной воды (L-0) в 30‰ морскую через сутки (L-1) и через двое суток (L-2) 30 мая — 1 июня 1993 г.

мом воды, скоростью ее обмена, освещенностью, кормами и т. д.), и отчасти разнообразием методов оценки степени смолтификации.

В этом смысле предложенные нами критерии (30‰ двухсуточный тест и 40‰ суточный, вместе с тестом Кларка-Блекбурна) могут служить достаточно надежными ориентирами при определении готовности молоди лососей (особенно кижуча) к полноценной осморегуляции в морской воде.

К е т а. Осморегуляция этого самого массового объекта выращивания среди тихоокеанских лососей считается достаточно хорошо изученной (Iwata et al., 1985; Смирнов, Кляшторин, 1989, 1990; Краюшкина и др., 1989; Shikano, Fujio, 1998). Поэтому остановимся лишь на одном важном моменте, в выяснении которого авторы принимали непосредственное участие (Zaporozhec, Zaporozhec, 1993).

К числу «общих мест» принадлежит мысль о том, что у кеты очень рано после выклева возникает способность к осморегуляции по морскому типу (Shikano, Fujio, 1998). Однако, как оказалось, в условиях искусственного разведения так происходит не всегда. Тестирования осморегуляторной функции в 30‰ морской воде у молоди кеты, выращиваемой на Малкинском лососевом рыбоводном заводе (ЛРЗ) в 1991 и 1992 гг., показали, что выравнивание концентрации Na^+ в плазме крови этих рыб до уровня, близкого к пресноводному в течение суток и стабилизация после вторых суток начинались не ранее конца мая (рис. 3).

Лишь к концу июня молодь массой 4÷5 г хорошо переносила высокую соленость (40‰), соответствуя

по этим тестам статусу смолта (Смирнов, Запорожец, 1992). Характерно, что такие внешние признаки, обычно связанные со смолтификацией, как серебристость покровов и интенсивное круговое движение в бассейнах, появлялись задолго до достижения более или менее нормальной осморегуляции в соленой воде. Наиболее вероятно, что обнаруженный феномен связан как с особенностями химизма р. Ключевки, на которой стоит Малкинский ЛРЗ (в нее впадает множество термальных источников), так и со значительными (в тот период) суточными колебаниями температуры воды весной на заводе, нередко превышающими 6°C. Такие резкие перепады хорошо переносят смолты кеты с полностью сформированной осморегуляторной системой (Смирнов, Кляшторин, 1990). В то же время физиологически незрелая молодь не способна выравнять осмотический баланс в этой жесткой ситуации. Доказательством служат результаты опытов (рис. 4), из которых следует, что даже небольшое уменьшение размаха колебаний температуры позволяло подопытной молоди в течение суток практически полностью восстановить внутриклеточный баланс Na^+ до исходного пресноводного уровня.

Вышеизложенное показывает, что тестирование состояния осморегуляторной системы молоди кеты перед выпуском с ЛРЗ является весьма важной процедурой для оценки ее готовности к жизни в море с целью прогноза дальнейшей выживаемости и возврата.

Ч а в ы ч а. При интенсификации искусственного воспроизводства чавычи существует проблема получения смолтов за один рыбоводный сезон.

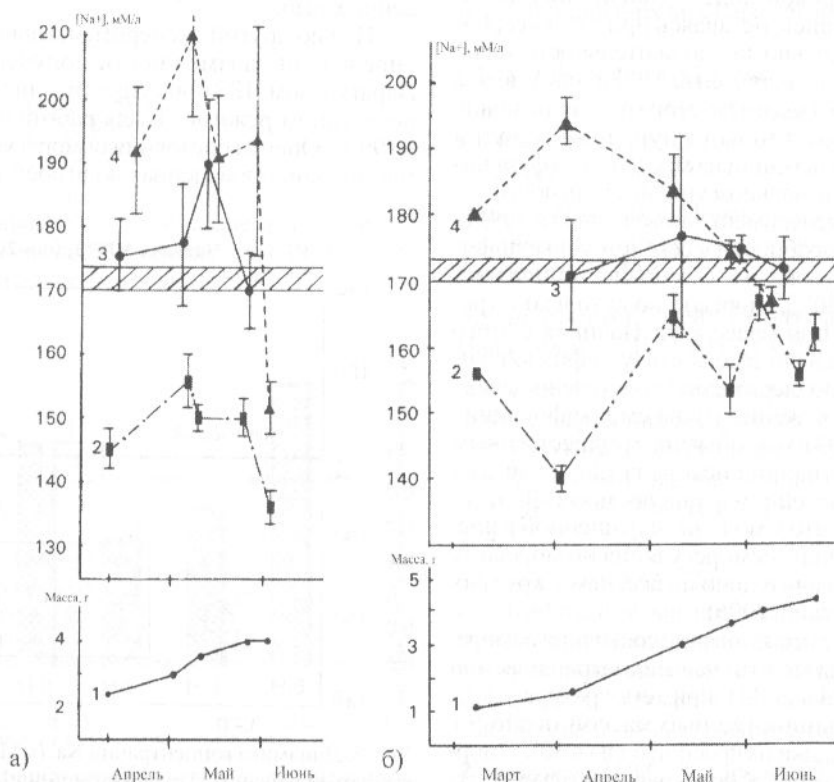


Рис. 3. Изменение массы (1) и концентрации Na^+ в плазме крови сеголеток кеты в пресной воде (2), а также после прямой пересадки в 30‰ морскую воду через сутки (3) и через двое суток (4) при выращивании на Малкинском ЛРЗ в 1991 г. (а) и в 1992 г. (б); p — среднее; $\pm 95\%$ — доверительный интервал

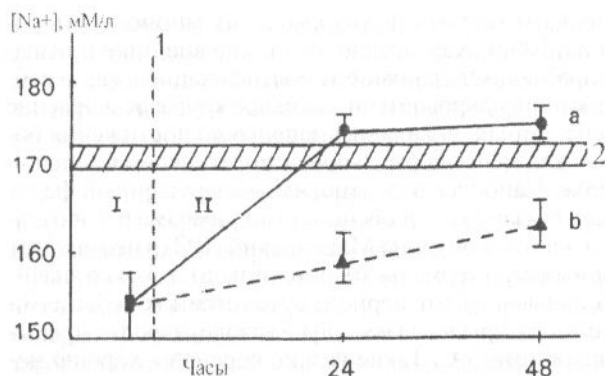


Рис. 4. Изменение концентрации Na^+ в плазме крови сеголеток кеты, выращиваемой на Малкинском ЛРЗ в 1992 г., после прямой пересадки из пресной воды в 30‰ морскую в двух сериях опытов: а — тестирование при суточном ходе температуры $4 \pm 12^\circ C$; б — тестирование при суточном ходе температуры $9 \pm 15^\circ C$; I — пресная вода, II — морская вода. 1 — момент пересадки рыб из пресной воды в морскую. 2 — «критический пресноводный уровень»

Так, оценка осморегуляторной функции чавычи массой 5–7 г, выращиваемой в круглых бассейнах при температуре около $8,5^\circ C$, показала готовность молоди к жизни в море в конце мая 1993 г., судя по результатам как осмотолерантного, так и осморезистивного тестов. Дальнейшие тестирования чавычи до массы 14–15 г дали результаты, совпадающие с данными Смирнова и Кляшторина (1991) — к началу августа сеголетки этого вида теряли способность к осморегуляции в морской воде — физиологически десмолтифицировались, оставаясь при этом «серебрянками». Следовательно, продолжительность «окна смолтификации» в эксперименте 1993 г. составляла около двух месяцев. Полагая, этого времени вполне достаточно для того, чтобы выпущенные смолты достигли эстуария и перешли на морской тип функционирования при минимальном уровне смертности.

Аналогичный эксперимент, проведенный в 1994 г., выявил наличие способности у сеголеток, выращенных при температуре около $8^\circ C$, к поддержанию ионного гомеостаза в 30‰ морской воде только с третьей декады июня при массе ≈ 7 г. Начиная с этого времени молодь чавычи имела статус «физиологических смолтов» и поддерживала его в течение двух–трех недель. Такое сужение «окна смолтификации» (по сравнению с 1993 г.) мы объясняем существенным снижением концентрации кислорода (до $4,5$ мг/л) в воде выростных бассейнов в апреле–мае 1994 г.

Надо отметить, что у молоди, выращенной в прямоугольных бассейнах, осморегуляция по морскому типу развивалась значительно позже, чем в круглых (Запорожец, Запорожец, 1995).

В другом случае исследование состояния осморегуляторной системы молоди чавычи, выращиваемой на Малкинском ЛРЗ в 2000 г. при температуре $\approx 8^\circ C$, показало, что большинство рыб массой около 9 г после прямой пересадки из пресной воды в 30‰ морскую в мае не было способно выравнивать концентрацию натрия в плазме крови до пресноводного уровня в течение суток и поддерживать его далее (рис. 5).

Связи между размерами чавычи и ее способностью к осморегуляции не наблюдалось. Одной из наиболее реальных причин такого результата был недоброкачественный корм, использованный в 2000 г. на камчатских ЛРЗ.

Следовательно, состояние осморегуляторной системы искусственно выращиваемой молоди чавычи может существенно зависеть от различных неблагоприятных факторов, влияющих на процесс смолтификации рыб.

Н е р к а. В 1991–2000 гг. нами были проведены разработки технологии промышленного подращивания молоди нерки до стадии смолта за один рыбо-водный сезон (Запорожец, Запорожец, 2000). В задачи работ входило, в частности, исследование влияния разных факторов на процесс смолтификации молоди, выращиваемой на камчатских ЛРЗ и Паратунской экспериментальной базе: время открытия и закрытия «окна смолтификации» и соответствующая этому масса рыб.

Исследования длительности периода готовности молоди к жизни в море, специально проведенные в 1993–1994 гг., показали физиологическую возможность перехода сеголеток в морскую воду, начиная с конца апреля (при массе 1,5–2 г) и до октября. То есть «окно смолтификации» было открыто в течение минимум пяти месяцев, что значительно превышает отмеченный другими авторами (Кляшторин, Смирнов, 1990) период высокой адаптационной способности нерки к переходу в море. Удлинение этого периода может способствовать выживаемости покати-ков в эстуарный и ранний морской периоды и, соответственно, повышению промыслового возврата этих ценных рыб.

Целью другой экспериментальной работы было определение возможности получения смолтов на Паратунском ЛРЗ при существующем там низкотемпературном режиме. Такая работа была выполнена в 1999 г. Оценка состояния осморегуляторной системы молоди, проведенная во второй половине июня,

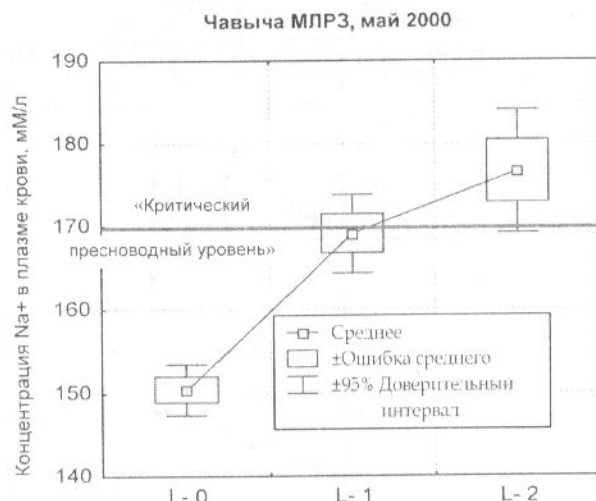


Рис. 5. Динамика концентрации Na^+ (мМ/л) в плазме крови сеголеток чавычи, выращиваемой на Малкинском ЛРЗ, после прямой пересадки из пресной воды (L-0) в 30‰ морскую, через сутки (L-1) и через двое суток (L-2)

показала, что сеголетки массой менее 1 г за сутки выравнивали концентрацию солей в плазме крови до пресноводного уровня в 30‰ морской воде.

В том же 1999 г. на Малкинском ЛРЗ во второй половине мая было проведено тестирование молоди, полученной от тех же родителей, как и на Паратунском ЛРЗ. В результате стало ясно, что большая часть нерки массой 2,4±4 г была неспособна к осморегуляции в морской воде (рис. 6). Одной из причин выявленных различий в осморегуляции сибсов могло быть нарушение ряда технологических параметров процесса выращивания молоди на Малкинском ЛРЗ.

В качестве одного из весьма удачных применений 40‰ осморезистивного теста можно привести результаты оценки состояния молоди нерки, выращиваемой в 1994 г. на Паратунской экспериментальной базе КамчатНИРО в нескольких круглых бассейнах, где различалась водоподача, и, соответственно, концентрация кислорода в воде в предшествующий период (рис. 7). Положительная корреляция между этими показателями, судя по ранговому тесту Спирме-

на, довольно высока: Spearman $R=0,9$, $p=0,037$. В бассейнах, где концентрацию кислорода поддерживали на нормальном уровне за счет интенсивного водообмена, выживаемость рыб в 40‰ воде после пересадки из пресной была близка к 100%. Там, где содержание кислорода опускалось ниже нормы, выживаемость значительно ухудшалась.

Весьма любопытно, что в этот период молодь нерки из всех бассейнов была способна к нормальной осморегуляции в 30‰ морской воде и по этим критериям соответствовала статусу смолта. Это свидетельствует как о важности соблюдения хорошего водообмена для становления и надежного поддержания осморегуляторной функции у молоди лососей, так и о полезности применения осморезистивного теста для углубленного анализа состояния выращиваемых рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексные тестирования молоди тихоокеанских лососей четырех видов (кижуча, кеты, чавычи и нерки) с помощью осмотолерантного и осморезистивного методов позволяют с высокой надежностью определять степень готовности этих рыб к жизни в море, которая, в свою очередь, является важнейшей предпосылкой выживаемости в ранний морской период.

Показано, что различные факторы (температура, водообмен, корма и т. д.) оказывают существенное влияние на процесс становления гипоосморегуляции. Выращиваемая молодь лососей разных видов может в течение длительного времени не терять способности к гипоосморегуляции при соблюдении оптимальных технологических параметров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранникова И.А. 1979. Гистофизиологические основы миграций и проходных рыб // Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: Наука. С. 67–74.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.
- Варнавский В.С. 1990. Смолтификация лососевых. Владивосток: ДВО АН СССР, 180 с.
- Запорожец Г.В., Запорожец О.М. 2000. Промышленное выращивание молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*) на Камчатке // Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов «ИН-РЫБПРОМ-2000». Тез. докл. СПб.: Гипрорыбпром. Т. 4. С. 122–123.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 1995. Рост и смолтификация чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) в разных условиях выращивания. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. научн. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 3. С. 73–77.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 2000а. Смолтификация искусственно выращиваемой молоди кеты в двух различных районах Камчатки // Сб. научн. докл. Междунар. конф. по сохранению лососевых:

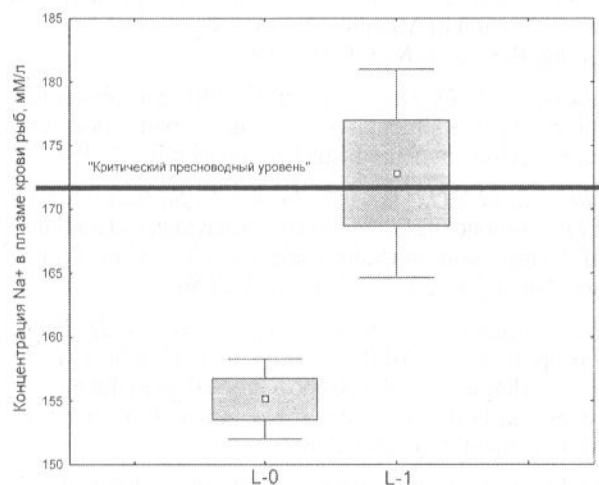


Рис. 6. Концентрация Na^+ (мм/л) в плазме крови сеголеток нерки, выращиваемой на Малкинском ЛРЗ в 1999 г., после прямой пересадки из пресной воды (L-0) в 30‰ морскую через сутки (L-1)

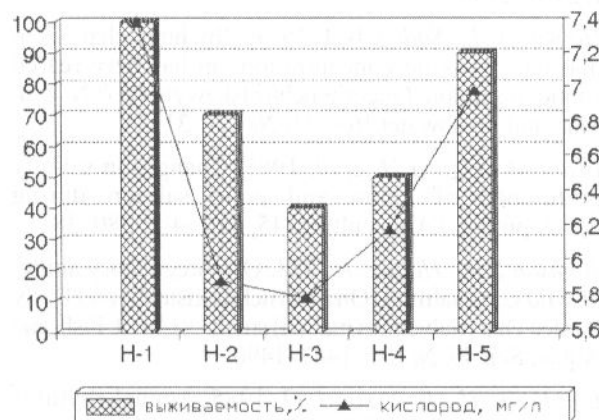


Рис. 7. Связь осморезистентности нерки (выращиваемой на Паратунской экспериментальной базе КамчатНИРО в 1994 г.) к 40‰ раствору соли в течение суток с концентрацией кислорода в воде выростных бассейнов (H1÷H5)

- «Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей» (Хабаровск. 4–8 октября 1999 г.). Хабаровск: Хабаров. отд. ТИНРО-центра. С. 66–67.
- Казаков Р.В., Веселов А.Е. 1998. Закономерности смолтификации атлантического лосося // Атлант. лосось. СПб.: Изд-во СПб. гос. ун-та. С. 195–241.
- Кляшторин Л.Б., Смирнов Б.П. 1990. Оценка готовности к морской миграции у искусственно выращенной молоди нерки // Рыб. хоз-во. № 2. С. 42–45.
- Кляшторин Л.Б., Смирнов Б.П., Толстяк Т.И. 1990. Получение полноценного смолта-сеголетка нерки при ускоренном подращивании // Рыб. хоз-во. № 11. С. 30–32.
- Краюшкина Л.С., Киселева С.Г., Русакова Л.И., Степанов Ю.И. 1989. Морфофункциональный анализ осморегуляторной системы молоди кеты двух популяций // Физиология и токсикология гидробионтов. Ярославль. С. 4–11.
- Никоноров С.И., Витвицкая Л.В. 1997. Проблема качества молоди искусственного воспроизводства: способы его оценки и повышения // Тез. докл. I Конгр. ихтиологов России (Астрахань, сентябрь, 1997). М.: ВНИРО, 319 с.
- Смирнов Б.П., Запорожец О.М. 1992. Динамика осморегуляторных способностей у сеголеток и годовиков кижуча // Вопр. 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 // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 4. С. 617–623.
- Смирнов Б.П., Кляшторин Л.Б. 1990. Осморегуляция у молоди кеты при изменениях температуры к солености. Эколого-физиологические и токсикологические аспекты и методы рыбохозяйственных исследований // Тр. Ввсес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М.: ВНИРО. С. 82–102.
- Смирнов Б.П., Кляшторин Л.Б. 1991. Ускоренное выращивание смолта-сеголетка чавычи // Рыб. хоз-во. № 5. С. 28–30.
- Смит Л.С. 1986. Введение в физиологию рыб. М.: Агропромиздат, 168 с.
- Черницкий А.Г. 1988. Прикладные аспекты изучения смолтификации лососей. Полярная марикультура. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 44 с.
- Шевцова Э.Е., Казаков Р.В. 1986. Биотехника повышения жизнестойкости молоди лососей // Обзор. информ. ЦНИИТЭИРХ. М. Вып. 2. 72 с.
- Banks J.L. 1992. Effects of Density and Loading on Coho Salmon during Hatchery Rearing and after Release. The Progressive Fish-Culturist. 54. P. 137–147.
- Brannon E., Feldmann C. and Donaldson L. 1982. University of Washington zero-age coho salmon smolt production // Aquaculture. 28. P. 195–200.
- Clarke W.C., Blackburn J. 1977. A seawater challenge test to measure smelting juvenile salmon // Canad. Fish. and Marine Serv. Techn. Report. 705. P. 1–11.
- Clarke W.C., Shelbourn J.E., Brett J.R. 1978. Growth and adaptation to sea water in “underyearling” sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon subjected to regimes of constant or changing temperature and day length // Can. J. Zool. 56. P. 2413–2421.
- Finstad B., Heggberget T.G. 1995. Seawater tolerance, migration, growth and recapture rates of wild and hatchery reared Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) // Freshwater Res. № 71. P. 229–236.
- Folmar L.C., Dickhoff W.W., Mahnken C.V.W., Waknitz F.W. 1982. Stunting and parr-reversion during smoltification of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Aquaculture. 28, N. 1–2. P. 91–104.
- Franklin C.E., Davison W., Forster M.E. 1992. Seawater adaptability of New Zealand's sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chinook salmon (*O. tshawytscha*): physiological correlates of smoltification and seawater survival // Aquaculture. 102, N. 1–2. P. 127–142.
- Gagnon J.-L., Quemener L. 1992. Influence of early thermic and photoperiodic control on growth and smoltification in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquat. Living Resour. 5, № 3. P. 185–195.
- Gorbman A., Dickhoff W.W. et al. 1981. Morphological indices of developmental progress in the parr-smolt coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // Aquaculture, 28. P. 1–19.
- Handeland S.O., Jarvi T., Ferno A., Stefansson S.O. 1996. Osmotic stress, antipredator behaviour, and mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 53, № 12. P. 2673–2680.
- Hemmingsen A.R., Sheldon R.G., Ewing R.D. 1986. Comparison of Adult Returns to a Hatchery from Subyearling and Yearling Coho Salmon Released at Similar Sizes and Different Times // No. Amer. J. of Fisheries Management. 6. P. 204–208.
- Holtby L.B., Andersen B.C., and Kadowaki R.K. 1990. Importance of smolt size and early ocean growth to interannually variability in marine survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47. P. 2181–2194.
- Hopkins C.L., Sadler W.A. 1987. Rhythmic changes in plasma thyroxine concentrations in hatchery-reared Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. 21, № 1, P. 31–34.
- Iwata M., Ogura H. et al. 1985. Changes in salinity preference of chum and coho salmon during development // Aquaculture. 45, № 1–4. P. 380–381.
- Johnson S.W., Heifetz J. 1988. Osmoregulatory ability of wild coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) smolts // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 45, № 8. P. 1487–1490.
- Lundqvist H., Eriksson L.O. 1985. Annual rhythms of swimming behaviour and seawater adaptation in young Baltic salmon, *Salmo salar*, associated with smolting // Environmental Biology of Fishes. Vol. 14. N. 4. P. 259–267.

Mundie J.H., Mounce D.E., Simpson K.S. 1990. Seminaturnal rearing of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum), smolts, with an assessment of survival to the catch and escapement // *Aquacult. and Fish. Manag.* 21, № 3, P. 327–345.

Powell J.F., Mckeown B.A. 1986. The influence of size on ion regulation and sea-water survival of acid-exposed coho salmon smolts (*Oncorhynchus kisutch*) // *Comp. Biochem. and Physiol.* 85, № 2. P. 369–373.

Shikano T., Fujio Y. 1998. Immunolocalization of Na⁺/K⁺-ATPase in branchial epithelium of chum salmon fry during seawater and freshwater acclimation // *J. Exp. Biol.* 201, № 22. P. 3031–3040.

Skilbrel O.T., Holm M., Jorstad K.E., Handeland S.A. 1994. Migration motivation of cultured Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts in relation to size, time of release and acclimatization period // *Aquacult. and Fish. Manag.* 25, Suppl. № 2. P. 65–77.

Soivio A., Virtanen E. 1985. The quality and condition of reared *Salmo salar* smolts in relation to their adult recapture rate // *Aquaculture*. 45, № 1–4. P. 335–343.

Stradmeyer L. 1994. Survival growth and feeding of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts after transfer to sea water in relation to the failed stant syndrome // *Aquacult. and Fish. Manag.* 25, № 1. P. 103–112.

Thorpe J.E. 1989. Developmental variation in salmonid populations // *J. Fish. Biol.* P. 295–303.

Watanabe W.O., Kuo C.-M., Huang M. 1985. The ontogeny of salinity tolerance in the tilapias *Oreochromis aureus*, *O. niloticus*, and an *O. mossambicus* *O. niloticus* hybrid, spawned and reared in freshwater // *Aquaculture*, 47:4. P. 353–367.

Zaporozhec O.M., Zaporozhec G.V. 1993. Preparation of hatchery-reared chum fry for life at sea: osmoregulation dynamics // *J. Fisheries Oceanography*. V2: № 2. P. 91–96.