УДК 597.552.511-135(282.257.21)

В.Ф. Бугаев, Д.П. Погорелова*Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18**ОБРАЗОВАНИЕ «ЛОЖНЫХ ГОДОВЫХ КОЛЕЦ» НА ЧЕШУЕ
МОЛОДИ КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH* В ОЗ. КУРСИН
(НИЖНЕЕ ТЕЧЕНИЕ Р. КАМЧАТКА)**

В оз. Курсин (низовья р. Камчатка), в котором отсутствует нерест аборигенного кижуча, в весенне-летний паводок (июнь-июль) мигрируют сеголетки транзитного кижуча без чешуи и с чешуей. У особей кижуча с чешуей в связи со сменой нагульного водоема возможно образование на чешуе дополнительных зон сближенных склеритов (ЗСС) — дополнительные ЗСС 1-го типа. Возобновление сезонного роста и образование годовых зон сближенных склеритов — годовых ЗСС (годовых колец) — на чешуе годовиков и более старшей молоди, зимовавших в озере, наблюдается в середине мая — начале июня. Несмотря на заключение Г.В. Базаркина [2003], что в оз. Курсин у годовиков кижуча на чешуе в летне-осенний период не формируются дополнительные ЗСС («ложные годовые кольца»), авторами при последующем анализе тех же самых исходных материалов было обнаружено, что формирование таких структур происходит. Результаты анализа структуры чешуи годовиков кижуча в оз. Курсин показали, что у особей в этом водоеме после хорошо дифференцируемого первого годового кольца в конце июля — августе возможно образование дополнительной ЗСС (дополнительной ЗСС 2-го типа). Вероятная причина недоучета числа дополнительных ЗСС предыдущим исследователем заключается в том, что он сразу просматривал и измерял чешую рыб при большом увеличении — 113 раз, а не проводил ее предварительный просмотр при более низких увеличениях — 35–50 раз, когда лучше определяются границы как четких, так и нечетких ЗСС. Повторное изучение скорости формирования склеритов у молоди кижуча возраста 1+ из оз. Курсин на сборах 2001 г. показало, что в период 09.06–01.07 один склерит формировался за 15,60 сут; 01–21.07 — за 7,52 сут, а 21.07–30.08 — за 7,94 сут (в среднем — за 10,35 сут). Полученные результаты имеют несколько большие значения продолжительности формирования одного склерита, чем это было получено ранее.

Ключевые слова: возраст, годовики кижуча, чешуя, склериты, годовые кольца, дополнительные структуры — ложные годовые кольца.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-61-76.

Bugaev V.F., Pogorelova D.P. Formation of «false annual rings» on scale of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in Lake Kursin (lower Kamchatka River) // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 198. — P. 61–76.

* Бугаев Виктор Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; Погорелова Диана Петровна, научный сотрудник, e-mail: pogorelova.diana@list.ru.

Bugaev Victor F., D.Biol., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18 Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; Pogorelova Diana P., researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18 Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: pogorelova.diana@list.ru.

During spring-summer flood (in June-July), transit underyearling of coho salmon, having or having no scales, migrate to Lake Kursin at the lower Kamchatka River, where resident coho salmon never spawn. In this case, additional zones of closely-spaced sclerites (ZCS) can be formed on their scale because of feeding change (additional ZCS of the 1st type). Seasonal growth restarts and annual zones of close sclerites (annual ring) form in middle May — early June on scales of yearlings and elder coho salmon wintered in Lake Kursin. These results contradict to the earlier conclusion of G.V. Bazarkin (2003) that the coho yearlings have no additional ZCSs in Lake Kursin, though the same collection of scale was analyzed. In late July — August, other additional ZCS can be formed on the scale of coho yearlings in the lake (additional ZCS of the 2nd type) that is next after the well-differentiated first annual ring. Possibly, the additional ZCSs were omitted by G.V. Bazarkin because of the scale measuring with high magnification — 113 times, without preliminary evaluation with lower magnification — 35–50 times, when the boundaries of certain or uncertain ZCSs are visible better. Rate of the sclerites forming was examined for coho juveniles of age 1+ by repeated observations in Lake Kursin in 2001 and evaluated as 15.60 days/sclerite between June 9 — July 1, 7.52 days/sclerite between July 1–21, and 7.94 days/sclerite between July 21 — August 30; on average one sclerite was formed in 10.35 days. The results demonstrate longer time of sclerites forming than reported earlier by G.V. Bazarkin (2003).

Key words: age, coho yearling, scale, sclerite, annual ring, false annual ring.

Введение

Для рыб, в том числе и тихоокеанских лососей, обитающих в северо-западной части Тихого океана, сезонные ритмы роста проявляются на чешуе особей образованием годовых зон сближенных склеритов (ЗСС) — годовых ЗСС (годовых колец). К их появлению ведет возобновление роста после его остановки в осенне-зимне-весеннее время года. ЗСС, образующиеся в течение сезона роста, считаются дополнительными [Никольский, 1974; Мина, 1976; Бугаев, 1995, 2011, 2018; Бугаев и др., 2007, 2018; Захарова, Бугаев, 2013; Бугаев, Ярош, 2014а, б; и др.].

Знание скорости формирования склеритов на чешуе позволяет оценивать сроки образования годовых колец по приростам краевой зоны чешуи — «плюсам» [Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007; Бугаев, Ярош, 2014а, б; и др.]. При изучении скорости формирования склеритов на чешуе молоди кижуча, нагуливающегося в оз. Курсин, Г.В. Базаркин [2003] подчеркивал, что у годовиков этого вида во второй половине лета дополнительные ЗСС здесь не образуются.

Спустя 15 лет, при анализе в архиве КамчатНИРО чешуйных материалов, собранных этим исследователем в 2001 г., авторами настоящей статьи было обнаружено, что у молоди кижуча из данного водоема в период сезона роста к концу августа сформировались ЗСС, не являющиеся годовыми кольцами. Формирование ЗСС, годовых колец, в 2001 г. произошло раньше — в середине мая — начале июня.

Причина, по которой Г.В. Базаркин [2003] «не заметил» дополнительных ЗСС на чешуе, окончательно не ясна, но существует большая вероятность, что все произошло из-за несоблюдения рекомендованных условий просмотра чешуи.

В связи с тем что результаты повторного просмотра чешуи, проведенного авторами настоящей статьи, по количеству зон роста и числа склеритов в них не всегда совпадали с зарисованными на карточках структурами чешуи, сделанными предыдущим исследователем, было решено пересмотреть чешуйные материалы по молоди кижуча оз. Курсин за 2001 г. (частично за 2002 г.) и по полученным результатам сделать новое заключение.

Материалы и методы

Авторы настоящего сообщения предполагают, что недоучет дополнительных образований на чешуе молоди кижуча [Базаркин, 2003] связан с тем, что этот исследователь при просмотре чешуи на микропроекторе при основном (рабочем) увеличении в 113 раз предварительно не просматривал чешую на наличие числа зон роста при меньшем увеличении (в 35–50 раз). Последнее иногда бывает просто необходимо делать при

установлении нечетких зон роста на чешуе. Конечно, просмотр чешуи на двух разных режимах увеличивает затраты времени на анализ чешуи, но он необходим.

Молодь тихоокеанских лососей в оз. Курсин в течение полевого сезона собирали в разных местах, что было связано с колебаниями уровней воды и миграциями рыб в пределах водоема [Г.В. Базаркин, устное сообщение].

В настоящей статье в первых трех выборках просмотрено несколько меньше препаратов чешуи рыб, чем было представлено в предыдущей работе [Базаркин, 2003], так как в архиве КамчатНИРО были найдены не все чешуйные препараты.

Чешуя у молоди кижуча из оз. Курсин была взята Г.В. Базаркиным по стандартной методике: выше боковой линии между спинным и жировым плавниками [Clutter, Whitesel, 1956]. Для просмотра выбирали чешую правильной формы с наиболее четко выраженными склеритами и максимальным числом склеритов в первой зоне роста. У молоди лососей отсутствуют достоверные половые различия в структуре чешуи, поэтому имеющиеся материалы исследователи не подразделяли на самцов и самок.

Чешую просматривали под микроскопом МБС-1 (объектив — 4–7, окуляр — 8), оборудованным для фотографирования видеокамерой фирмы «Levenhuk» Model C510.

Статистическая обработка материалов [Лакин, 1990] проведена в среде «Windows» в программе «Excel».

Результаты и их обсуждение

Озеро Курсин расположено в нижнем течении р. Камчатка (средняя глубина — 9 м, максимальная — 13 м, площадь водосбора — 21,10 км², площадь зеркала — 2,48 км², высота над уровнем моря — 1,5 м) и соединено с ней мелкой рекой-протокой (без названия, № 1825, средняя глубина 0,4 м) длиной около 1 км (рис. 1). За период исследований в 2001 г. средняя температура в озере составляла 15,3 °С. Каждый год в июне-июле в нижнем течении р. Камчатка наблюдается весенний паводок и уровни воды в протоке повышаются на 1,0–1,5 м и более [Ресурсы..., 1966; Базаркин, 2003; Бугаев, Кириченко, 2008].

Рис. 1. Озеро Курсин (слева — оз. Курсин-малое). С левой стороны (вверху) — протока Азабачья впадает в р. Камчатка, с правой — р. Радуга (35 км от устья р. Камчатка) [по: Бугаев, Кириченко, 2008]

Fig. 1. Lake Kursin (Lake Kursin-maloye to the left) with the channel Azabachya entering to Kamchatka River and the tributary Raduga River (35 km from the Kamchatka River mouth) [from: Бугаев, Кириченко, 2008]

По данным А.Г. Остроумова [1982], в оз. Курсин происходит нерест ранней и поздней сезонных рас нерки, а нерест кижуча полностью отсутствует, хотя его молодь присутствует в уловах даже чаще, чем молодь нерки.

Не исключено, что отсутствие нереста кижуча в оз. Курсин может быть связано с очень низкими уровнями воды в осенний период на каких-то участках протоки, соединяющей озеро с р. Камчатка, а также с промерзанием некоторых ее участков (рис. 1). Во всяком случае, было бы желательно посетить озеро в октябре-ноябре и наземным методом обследовать некоторые участки его бассейна на наличие нереста кижуча.

В связи с отсутствием нереста кижуча в оз. Курсин [Остроумов, 1982], можно предполагать, что молодь кижуча в озеро заходит на нагул в период паводка. Этой миграции никто не наблюдал, так как вопрос о том, откуда в оз. Курсин появляется молодь кижуча, до настоящего времени никого не интересовал.

Пока можно только предполагать, что в оз. Курсин в июне-июле (в период весеннего паводка в р. Камчатка) мигрируют сеголетки кижуча с чешуей и без. В бассейне р. Камчатка в первое лето жизни наблюдается расселение молоди лососей (чавычи, нерки, кижуча) по выростным водоемам, где она проводит первую зиму и живет до ската в море [Бугаев и др., 2007].

Современные знания о закономерностях сезонного роста у молоди тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни (чавыча, сима, нерка, кижуч) свидетельствуют [Бугаев, 1995; Базаркин, 2003; Захарова, Бугаев, 2013; Бугаев, Ярош, 2014а, б; Бугаев и др., 2018; и др.], что любая особь с одной ЗСС на чешуе (имеющая первую зону роста и краевую зону роста — «плюс»), пойманная в июне — середине июля, является годовиком, т.е. она имеет возраст 1+. Знание этого факта позволяет в некоторых водоемах проследивать рост данной возрастной группы дальше — в августе, сентябре, октябре и т.д., а также рассчитать сроки возобновления сезонного роста и образование годовых ЗСС на ее чешуе.

Анализ чешуи рыб (подсчет числа склеритов в имеющихся зонах роста из последовательно взятых проб через 7–10 сут и более) позволяет рассчитать продолжительность (скорость) формирования одного склерита в сутках. Далее по приросту в краевой зоне чешуи и знанию скорости формирования склеритов можно вычислить дату, когда образовалось годовое кольцо, и сравнивать по этому признаку рыб разных популяций или лет вылова и т.д.

По данным Г.В. Базаркина [2003] на чешуе молоди кижуча из оз. Курсин в разных пробах присутствовали рыбы с одной-тремя ЗСС. По результатам просмотра авторами настоящей статьи число ЗСС в различных выборках колебалось от одной до пяти (табл. 1). Особенно большие различия в результатах двух просмотров отмечены в самой поздней пробе — 30.08.2001 г., когда особи с одной ЗСС по данным Г.В. Базаркина [2003] составляли около 95 %, а с двумя — 5 %. В нашем случае наблюдается противоположная ситуация (табл. 1): встречаемость рыб с двумя ЗСС (63,6 %) значительно преобладает над встречаемостью с одной ЗСС (9,1 %).

Таблица 1
Число ЗСС (четкие + нечеткие) на чешуе молоди кижуча оз. Курсин в 2001 г., %

Table 1
Percentage of scales with certain number of the zones of closely-spaced sclerites (certain + uncertain) for coho juveniles from Lake Kursin in 2001

Дата лова	Число ЗСС, %					Число рыб
	1	2	3	4	5	
09.06	48,9	10,7	25,5	12,8	2,1	47
01.07	66,7	19,0	11,9	2,4	—	42
21.07	95,1	4,9	—	—	—	41
30.08	9,1	63,6	22,7	4,6	—	22

Следует отметить, что в пробе за 21.07.2001 г. в 95,1 % случаев присутствовали рыбы с одной ЗСС (табл. 1). По данным Г.В. Базаркина [2003] такие рыбы составляли

100 %. Это можно объяснить скатом более крупных рыб (старших возрастов) в море. Обычно в первой декаде июля в р. Камчатка в районе оз. Курсин наблюдается пик весенне-летнего паводка. В этот же период, вероятно, в озеро мигрируют и сеголетки кижуча, а со снижением уровней их миграция заканчивается.

Можно предполагать, что в одни годы в оз. Курсин мигрируют сеголетки кижуча преимущественно без чешуи, а в другие — в значительном количестве с несколькими склеритами на чешуе. Этот факт подтверждает то, что в уловах Г.В. Базаркина [2003] в ранних июньских пробах в 2001 г. преобладали особи с одной ЗСС, а в 2002 г. рыбы с одной ЗСС встречались реже и преобладали рыбы с двумя ЗСС. Последнее подтверждено и выборочным просмотром авторами настоящей статьи архивных материалов Г.В. Базаркина за 2002 г.

При миграциях сеголеток лососей с достаточно большим числом (4–7 и более) склеритов из одного выростного водоема в другой на их чешуе могут формироваться дополнительные ЗСС; но в случае миграции сеголеток без чешуи дополнительные ЗСС не откладываются [Бугаев и др., 2007]. По наблюдениям авторов, в случае миграции сеголеток с 1–3 склеритами в другой водоем может происходить полное или частичное разрушение центра чешуи. В данной ситуации оперативно отмечают, что чешуя «без центра», и таких рыб исключают из анализа.

В табл. 2 по результатам сборов представлены длина тела и число склеритов в зонах пресноводного роста чешуи молоди кижуча оз. Курсин в 2001 г. Как можно видеть, у молоди кижуча с одной ЗСС (годовиков) на чешуе в краевой зоне («плюсе») в период 09.06–21.07 происходит последовательное увеличение числа склеритов в каждой последующей пробе. Одновременно наблюдается увеличение размеров тела особей.

Таблица 2

Длина тела и число склеритов в зонах пресноводного роста чешуи годовиков кижуча оз. Курсин в 2001 г.

Table 2

Body length and number of sclerites in the zones of freshwater growth on scale of coho yearlings in Lake Kursin in 2001

Дата вылова, температура воды	Число рыб	Длина тела, мм		Первая зона роста чешуи (первый год)		Краевая зона роста чешуи («плюс»)	
		Пределы	Средняя ± ошибка	Пределы	Средняя ± ошибка	Пределы	Средняя ± ошибка
09.06, 10,6 °C	23	64–94	74,52 ± 2,05	4–13	7,96 ± 0,46	Б.к — 3	1,26 ± 0,24
01.07, 14,6 °C	28	64–98	76,68 ± 1,84	4–11	7,71 ± 0,26	0–4	2,39 ± 0,23
21.07, 19,0 °C	39	79–99	89,72 ± 1,03	5–11	8,03 ± 0,21	3–8	5,33 ± 0,23
30.08, 16,9 °C	16	90–122	111,19 ± 2,02	5–14	7,81 ± 0,28	6–14	10,37 ± 0,54

Примечание. Б.к — без годового кольца (при статистической обработке число склеритов в таких случаях принимали равным «–1») [Бугаев, 1995].

В пробе за 30.08.2001 г. (табл. 2) подавляющее число рыб имело на чешуе две ЗСС, но все эти рыбы были в возрасте 1+ (в этот «плюс» входили и особи с дополнительной ЗСС, так как все склериты после годового кольца сформировались после возобновления сезонного роста в 2001 г.). Вышеизложенное свидетельствует о наличии сезонного роста у рассмотренной группы рыб, которые, без сомнения, являются годовиками.

На рис. 2, 3 представлено распределение количества склеритов у молоди кижуча с одной ЗСС (годовиков) из оз. Курсин, собранной в разные даты сезона роста: 09.06.2001 г. (23 экз.), 01.07 (28 экз.), 21.07 (39 экз.) и 30.08.2001 г. (16 экз.). В первый год вряд ли можно говорить о каких-то закономерностях в распределениях (рис. 2, табл. 2). Но в распределениях краевой зоны роста — «плюса» (рис. 3, табл. 2) в каждой последующей пробе явно прослеживается увеличение среднего числа склеритов. Гораздо более редкая встречаемость рыб с двумя-пятью ЗСС по сравнению с одной ЗСС (см. табл. 1) не позволяет достаточно репрезентативно рассмотреть число склеритов в зонах роста у этой группы рыб. Поэтому ниже авторы будут комментировать только отдельные случаи, сопровождающиеся наличием фотографий.

Рис. 2. Число склеритов в первой зоне роста у молоди кижуча с одной ЗСС на чешуе из оз. Курсин в 2001 г. (в разные даты сборов)

Fig. 2. Number of sclerites in the first zone of growth for coho juveniles with one zone of closely-spaced sclerites from Lake Kursin in 2001, by dates of sampling

Рис. 3. Число склеритов в краевой зоне роста у молоди кижуча с одной ЗСС на чешуе из оз. Курсин в 2001 г. (в разные даты сборов)

Fig. 3. Number of sclerites in the edge zone of growth for coho juveniles with one zone of closely-spaced sclerites from Lake Kursin in 2001, by dates of sampling

По данным Г.В. Базаркина [2003], у годовиков кижуча из оз. Курсин в период 09.06–01.07.2001 г. один склерит формировался за 13,40 сут; 01–21.07 — за 5,89 сут, а 21.07–30.08.2001 г. — за 6,98 сут (в среднем — за 8,76 сут).

По данным авторов настоящей статьи, изучение скорости формирования склеритов у молоди кижуча возраста 1+ из оз. Курсин на сборах 2001 г. показало (см. табл. 2), что в период 09.06–01.07.2001 г. один склерит формировался за 15,60 сут; 01–21.07 — за 7,52 сут, а 21.07–30.08.2001 г. — за 7,94 сут (в среднем — за 10,35 сут).

Как видно, во втором случае средняя продолжительность формирования одного склерита у годовиков кижуча из оз. Курсин получилась несколько больше, чем в первом. Имеющиеся различия в известной мере можно объяснить как индивидуальными ошибками просмотров, так и тем, что не все чешуйные материалы за 2001 г. были использованы при вторичном просмотре. Но в целом результаты двух просмотров довольно сравнимы и их, до появления новых данных, можно применять в практических расчетах дат образования первого годового кольца на чешуе молоди кижуча оз. Курсин.

Основные различия в результатах двух просмотров наблюдаются в период 09.06–01.07.2001 г., который пришелся на то время, когда еще не во всех случаях произошло формирование годовых колец (табл. 2). На самые большие ошибки индивидуальных просмотров в этот период исследователи указывали и ранее при изучении чешуи молоди нерки, симы, кижуча и чавычи [Бугаев, 1995; Захарова, Бугаев, 2013; Бугаев, Ярош, 2014а, б]. Если исключить названный период, то средние результаты двух просмотров будут следующие: Г.В. Базаркин [2003] — 6,43 сут, авторы статьи — 7,65 сут.

Изучение скорости формирования склеритов у молоди кижуча возраста 1+ из оз. Куражечного на сборах 2001 г. показало [Бугаев и др., наст. том], что в период 13.06–05.07.2001 г. один склерит формировался за 9,18 сут, а 05–23.07.2001 г. — за 7,86 сут (в среднем — за 8,52 сут).

В нижнем течении р. Большой один склерит у особей кижуча разных возрастов в среднем формируется в довольно сходные сроки: у сеголеток (в июле — первой половине сентября) — за 11,3 сут, у годовиков (в июне — первой половине сентября) — за 10,10 сут, у двухгодовиков (в июне-июле) — за 11,20 сут [Бугаев, Ярош, 2014а].

Это среднее значение — 10,10 сут — для годовиков кижуча р. Большой [Бугаев, Ярош, 2014а] достаточно близко к полученному среднему значению для годовиков оз. Курсин в настоящей работе — 10,35 сут.

У особей кижуча из оз. Курсин с одной ЗСС на чешуе (табл. 2) по приросту склеритов в краевой зоне чешуи (в «плюсе»), равному 1,26 склерита (09.06.2001 г.), было определено, что годовое кольцо у данных особей сформировалось 20 сут назад (при скорости формирования за период 09.06–01.07.2001 г. 15,60 сут), что соответствует концу второй декады мая — 20.05.2001 г. Если для расчетов использовать средний показатель скорости за 09.06–30.08.2001 г. 10,35 сут, то получается, что «плюс» сформировался за 13 сут — 27.05.2001 г. Несмотря на имеющиеся различия в продолжительности формирования одного склерита (15,60 и 10,35 сут), из-за небольшого прироста «плюса» — 1,26 склерита — полученные значения даты образования годового кольца различаются всего на 5 сут. Последнее вполне допустимо при таких исследованиях (при сравнении с другими районами можно привести две даты формирования годового кольца).

О влиянии температуры воды на скорость формирования склеритов у молоди кижуча из оз. Курсин, как это показано для молоди нерки р. Камчатка [Бугаев, 1995], пока говорить преждевременно — нужны новые материалы [Базаркин, 2003], и авторы здесь согласны с предыдущим исследователем.

Дополнительные ЗСС на чешуе в среднем менее четкие, чем годовые ЗСС [Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007], но у авторов нет больше достаточно аргументированных критериев, чтобы выделять дополнительные ЗСС на чешуе, появившиеся в результате миграции сеголеток кижуча из р. Камчатка в оз. Курсин.

Совершенно ясно, что особи с одной ЗСС, пойманные в первой половине лета, являются годовиками, но особи с таким же числом ЗСС, пойманные в конце лета — осенью, могут быть сеголетками с дополнительной ЗСС. Поэтому в сборах первой половины лета большую помощь оказывает определение ЗСС на чешуе, происхождение которой явно связано с возобновлением сезонного роста (независимо от общего числа ЗСС).

Но в случае если на чешуе имеется две ЗСС (с достаточно большим числом склеритов между ними — 7–9 склеритов и более), из которых вторая (от центра) является годовой ЗСС, то настаивать на том, что первая ЗСС является дополнительной, можно только если эта первая ЗСС нечеткая и явно уступает по четкости годовой второй ЗСС.

Как видно на рис. 4, 5, на 09.06.2001 г. в краевой зоне чешуи (в «плюсе») у особей с различным числом ЗСС уже сформировались 2 широких склерита. У особей с одной ЗСС, пойманных в более поздние сроки — 21.07.2001 г. (рис. 6, 7), в краевой зоне чешуи уже наблюдалось 6–7 склеритов, что наглядно свидетельствует о продолжающемся сезонном росте особи по сравнению с чешуей рыб, представленной на рис. 4, 5.

Рис. 4. Озеро Курсин, кижуч, 09.06.2001, АС — 94 мм, самец, возраст 1+. ЗСС — годовое кольцо, после него наблюдается прирост двух широких склеритов

Fig. 4. Coho salmon caught in Lake Kursin on June 9, 2001: AC — 94 mm, male, age 1+. The zone of closely-spaced sclerites represents the annual ring; 2 wide sclerites are formed in the edge zone

Рис. 5. Озеро Курсин, кижуч, 09.06.2001, АС — 103 мм, самец, вероятный возраст 2+ (первая ЗСС четкая). Первая и вторая ЗСС — годовые кольца, после второй ЗСС наблюдается прирост двух широких склеритов

Fig. 5. Coho salmon caught in Lake Kursin on June 9, 2001: AC — 103 mm, male, approximate age 2+ (1st zone of closely-spaced sclerites is clear). The first and second zones of closely-spaced sclerites represent the annual rings; 2 wide sclerites are formed in the edge zone

Рис. 6. Озеро Курсин, кижуч, 21.07.2001, АС — 89 мм, самец, возраст 1+. ЗСС — годовое кольцо, после него наблюдается прирост 6 широких склеритов

Fig. 6. Coho salmon caught in Lake Kursin on July 21, 2001: AC — 89 mm, male, age 1+. The zone of closely-related sclerites represents the annual ring; 6 wide sclerites are formed in the edge zone

Рис. 7. Озеро Курсин, кижуч, 21.07.2001, АС — 98 мм, самец, возраст 1+, ЗСС — годовое кольцо, после него наблюдается прирост 7 широких склеритов

Fig. 7. Coho salmon caught in Lake Kursin on July 21, 2001: AC — 98 mm, male, age 1+. The zone of closely-related sclerites represents the annual ring; 7 wide sclerites are formed in the edge zone

Далее, в пробе от 24.08.2001 г. начинают появляться особи с двумя ЗСС, у которых в «плюсе» имеется всего лишь два склерита (рис. 8). В еще более поздней пробе от 30.08.2001 г. появляется много особей с двумя ЗСС, у которых в «плюсе» имеется два-три склерита (рис. 9, 10). В связи с тем что формирование второй ЗСС происходит в августе, когда уже давно начался сезонный рост, появляющиеся в это время новые ЗСС следует считать дополнительными, т.е. «ложными годовыми кольцами».

Рис. 8. Озеро Курсин, кижуч, 24.08.2001, АС — 109 мм, самец, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — дополнительная зона, после нее наблюдается прирост двух широких склеритов

Fig. 8. Coho salmon caught in Lake Kursin on August 24, 2001: AC — 109 mm, male, age 1+. The 1st from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring, the 2nd from the center zone of closely-spaced sclerites is the additional ring; 2 wide sclerites are formed in the edge zone

На рис. 4–7 точно известно, какая ЗСС является годовым кольцом (для особей с двумя ЗСС это относится ко второй ЗСС от центра — рис. 5), а на рис. 8–10 — какая ЗСС является дополнительным образованием, что позволяет точно определить возраст этих особей. Но в случае рыб, чешуя которых представлена на рис. 11, 12, такие сомнения уже появляются.

Но формирование дополнительной ЗСС у молоди кижуча может происходить и в более поздние сроки — в конце августа — сентябре (рис. 13, 14) — по сравнению со сформировавшимися в конце июля — августе (см. рис. 8–10). В обоих случаях эти ЗСС будем именовать дополнительные ЗСС 2-го типа.

Как видно на рис. 13, после второй ЗСС наблюдаются два широких склерита, а на рис. 14 после третьей ЗСС — 3–4 широких склерита. Исходя из того, что годовые ЗСС у молоди кижуча в оз. Курсин формируются в середине мая — начале июня (см.

Рис. 9. Озеро Курсин, кижуч, 30.08.2001, АС — 118 мм, самец, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — дополнительная зона, после нее наблюдается прирост двух широких склеритов

Fig. 9. Coho salmon caught in Lake Kursin on August 30, 2001: АС — 118 mm, male, age 1+. The 1st from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring, the 2nd zone of closely-spaced sclerites is the additional ring; 2 wide sclerites are formed in the edge zone

Рис. 10. Озеро Курсин, кижуч, 30.08.2001, АС — 107 мм, самец, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — дополнительная зона, после нее наблюдается прирост трех широких склеритов

Fig. 10. Coho salmon caught in Lake Kursin on August 30, 2001: АС — 107 mm, male, age 1+. The 1st from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring, the 2nd zone of closely-spaced sclerites is the additional ring; 3 wide sclerites are formed in the edge zone

Рис. 11. Озеро Курсин, кижуч, 09.06.2001, АС — 138 мм, самка, возраст 2+, вероятный возраст 2+ (пояснения см. в тексте). Четвертая (от центра) ЗСС — годовое кольцо, после него наблюдается прирост двух широких склеритов

Fig. 11. Coho salmon caught in Lake Kursin on June 9, 2001: АС — 138 mm, female, approximate age 2+ (see explanations in the text). The 4th from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring; 2 wide sclerites are formed in the edge zone

Рис. 12. Озеро Курсин, кижуч, 09.06.2001, АС — 165 мм, самка, вероятный возраст 2+ (пояснения см. в тексте). Четвертая (от центра) ЗСС — годовое кольцо, после него наблюдается прирост трех широких склеритов

Fig. 12. Coho salmon caught in Lake Kursin on June 9, 2001: АС — 165 mm, female, approximate age 2+ (see explanations in the text). The 4th from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring; 3 wide sclerites are formed in the edge zone

Рис. 13. Озеро Курсин, кижуч, 29.09.2002, АС — 135 мм, самец, возраст 1+ (пояснения см. в тексте). Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — дополнительная зона

Fig. 13. Coho salmon caught in Lake Kursin on September 29, 2002: АС — 135 mm, male, age 1+ (see explanations in the text). The 1st from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring, the 2nd zone of closely-spaced sclerites is the additional ring

Рис. 14. Озеро Курсин, кижуч, 29.09.2002, АС — 153 мм, самец, возраст 1+ (пояснения см. в тексте). Первая ЗСС (от центра) — дополнительная зона, вторая ЗСС — годовое кольцо, третья ЗСС — дополнительная

Fig. 14. Coho salmon caught in Lake Kursin on September 29, 2002: АС — 153 mm, male, age 1+ (see explanations in the text). The 1st from the center zone of closely-spaced sclerites is the additional ring, the 2nd zone of closely-spaced sclerites is annual ring, the 3rd zone of closely-spaced sclerites is the additional ring

рис. 4–7 и 11, 12), имеющиеся крайние ЗСС (рис. 13, 14) следует признать дополнительными ЗСС 2-го типа.

В обоих случаях на чешуе (см. рис. 11, 12) имеются четыре ЗСС, и крайние из них (четвертые от центра), исходя из даты вылова 09.06.2001 г., являются годовыми кольцами. Имея информацию, что у молоди кижуча в оз. Курсин в августе могут формироваться дополнительные ЗСС, третью ЗСС (четкую) на рис. 11, 12 следует признать дополнительной ЗСС, сформировавшейся в августе 2000 г.

Далее, зная, что в летний период у молоди кижуча может формироваться одна дополнительная ЗСС (пока о формировании за один сезон роста двух дополнительных ЗСС говорить не будем), предыдущую вторую ЗСС (рис. 11, 12) следует признать первым годовым кольцом, сформировавшимся в конце мая — начале июня 2000 г.

Оставшуюся первую ЗСС (рис. 11, 12), вероятнее всего, следует признать дополнительной ЗСС, сформировавшейся в 1999 г. в результате миграции в оз. Курсин сеголеток кижуча с 5–6 склеритами (ниже будем именовать — дополнительная ЗСС 1-го типа). Таким образом, рыб следует считать двухгодовиками — возраста 2+. Крупные размеры особей — 135 и 165 мм (рис. 11, 12) — подтверждают это предположение.

Таким образом, на рис. 13 первую ЗСС следует признать годовым кольцом (будучи сеголеткой, эта особь в 2001 г. мигрировала в озеро без чешуи), а на рис. 14 годовым кольцом следует считать вторую ЗСС (первая ЗСС — дополнительная, образовавшаяся после миграции этой особи в 2001 г. в озеро). Признание первой ЗСС дополнительной (рис. 14), образовавшейся в оз. Курсин после миграции сеголетки кижуча в озеро без чешуи, — менее вероятно, так как ЗСС 2-го типа формируются во второй половине сезона роста, а ЗСС 1-го типа — в первой половине сезона роста.

Среди просмотренных препаратов чешуи авторам статьи в пробе 29.09.2002 г. встретилась одна особь, которую можно классифицировать как представителя рыб с двумя дополнительными ЗСС 2-го типа. Исходя из того что с двумя дополнительными ЗСС 2-го типа встретилась всего одна особь (рис. 15), можно предположить, что такие типы чешуи у молоди кижуча из этого водоема встречаются исключительно редко.

Рис. 15. Озеро Курсин, кижуч, 29.09.2002, АС — 119 мм, самка, возраст 1+ (пояснения см. в тексте). Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая и третья ЗСС — дополнительные зоны 2-го типа

Fig. 15. Coho salmon caught in Lake Kursin on September 29, 2002: AC — 119 mm, female, age 1+ (see explanations in the text). The 1st from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring, the 2nd and 3rd zones of closely-spaced sclerites are the additional rings of 2nd type

В заключение авторы приводят фотографии чешуи молоди кижуча из оз. Курсин, возрастной статус которых пока окончательно не ясен (рис. 16, 17), но эти материалы позволяют привлечь внимание последующих исследователей к интересной проблеме. О возрасте представленных особей существуют две версии: 1) особи — сеголетки; 2) особи — годовики, зимовавшие в оз. Курсин без чешуи — с одним-двумя склеритами (ее образование произошло в период возобновления весенне-летнего роста).

Рис. 16. Озеро Курсин, кижуч, 24.08.2002, АС — 89 мм, самец, вероятный возраст 0+ (пояснения см. в тексте). ЗСС в краевой зоне чешуи — дополнительная зона 2-го типа

Fig. 16. Coho salmon caught in Lake Kursin on August 24, 2002: AC — 89 mm, male, approximate age 0+ (see explanations in the text). The zone of closely-spaced sclerites in the edge zone of scale is the additional ring of 2nd type

Рис. 17. Озеро Курсин, кижуч, 29.09.2002, АС — 124 мм, самец, вероятный возраст 1+ (пояснения см. в тексте). Первая ЗСС (от центра) — зачатки годового кольца (зимовка без чешуи), вторая ЗСС — дополнительная зона 2-го типа

Fig. 17. Coho salmon caught in Lake Kursin on September 29, 2002: AC — 124 mm, male, approximate age 1+ (see explanations in the text). The 1st from the center zone of closely-spaced sclerites is the beginning of the annual ring (wintering without scales), the 2nd zone of closely-spaced sclerites is the additional ring of 2nd type

Если отдать предпочтение первой версии, то кижуча, пойманного 24.08.2002 г. (рис. 16), можно классифицировать как сеголетку — возраст 0+ с дополнительной ЗСС 2-го типа. Судя по центру с разрушенным первым склеритом, сеголетка мигрировала в озеро в период формирования у нее чешуи. Вторая особь (рис. 17) мигрировала в озеро со сформировавшимися двумя склеритами в период образования третьего склерита (отмечен 1-й стрелкой). В этом случае молодь кижуча на рис. 16, 17 следует признать сеголетками с дополнительной ЗСС 2-го типа. Если предпочесть вторую версию, то рассмотренные особи кижуча являются годовиками, перезимовавшими в озере без чешуи или практически без чешуи.

Учитывая крупные размеры молоди — 124 мм (рис. 17), авторы склоняются к тому, что данная особь — годовик; а молодь с меньшими размерами — 89 мм (см. рис. 16) — сеголетка. Дальнейшие исследования позволят уточнить сделанные предположения.

Выводы

В оз. Курсин (низовья р. Камчатка), где нерест аборигенного кижуча отсутствует, в период весенне-летнего паводка (в июне-июле) мигрируют сеголетки транзитного

кижуча без чешуи и с чешуей. У особой кижуча с чешуей в связи со сменой нагульного водоема возможно образование на ней дополнительных зон сближенных склеритов (ЗСС) — дополнительные ЗСС 1-го типа.

Возобновление сезонного роста и образование годовых зон сближенных склеритов — годовых ЗСС (годовых колец) — на чешуе годовиков и более старшей молодежи кижуча, зимовавших в оз. Курсин, наблюдается в середине мая — начале июня [Базаркин, 2003; настоящее исследование].

Несмотря на заключение Г.В. Базаркина [2003], что в оз. Курсин у годовиков кижуча на чешуе в летне-осенний период не формируются дополнительные ЗСС («ложные годовые кольца»), авторами настоящей статьи при последующем анализе тех же самых исходных материалов было обнаружено, что формирование таких структур происходит.

Результаты анализа структуры чешуи годовиков кижуча в оз. Курсин показали, что у особой в этом водоеме после хорошо дифференцируемого первого годового кольца в конце июля — августе возможно образование дополнительной ЗСС (дополнительная ЗСС 2-го типа).

Вероятная причина недоучета числа дополнительных ЗСС предыдущим исследователем [Базаркин, 2003] заключается в том, что он просматривал и измерял чешую рыб при большом увеличении — 113 раз, а не при более низких увеличениях — 35–50 раз, когда лучше определяются границы как четких, так и нечетких ЗСС.

Повторное изучение скорости формирования склеритов у молодежи кижуча возраста 1+ из оз. Курсин на сборах 2001 г. показало, что в период 09.06–01.07 один склерит формировался за 15,60 сут; 01–21.07 — за 7,52 сут, а 21.07–30.08 — за 7,94 сут (в среднем — за 10,35 сут). Полученные результаты имеют несколько большие значения продолжительности формирования одного склерита, чем это было получено ранее [Базаркин, 2003].

Благодарности

Авторы выражают благодарность Г.В. Базаркину, собравшему пробы молодежи кижуча в оз. Курсин в 2001–2002 гг., хранящиеся в архиве КамчатНИРО.

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

Авторы отлавливали минимально необходимое количество молодежи кижуча для биологического анализа. Ни одна лишняя рыба не была поймана. Информация о всех пойманных рыбах была включена в статью.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

В.Ф. Бугаев провел просмотр всех препаратов чешуи, разработал концепцию исследования, осуществил написание первой версии статьи и дальнейший ее критический пересмотр и редакцию. Кроме того, осуществил фотографирование чешуи и совместно с Д.П. Погореловой статистическую обработку материалов.

Д.П. Погорелова, кроме того, на фотографиях чешуи определяла границы зон роста и маркировала их стрелками, что значительно улучшило информативность иллюстраций.

Список литературы

Базаркин Г.В. Сезонные ритмы роста молодежи кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в оз. Курсин (Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 506–510.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.) : моногр. — Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2011. — 380 с.

Бугаев В.Ф. О влиянии размеров смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* на продолжительность формирования склеритов на чешуе при реализации компенсационного роста в год ската в море в оз. Азабачьем (бассейн р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 193. — С. 88–98. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-88-98.

Бугаев В.Ф., Базаркин Г.В., Погорелова Д.П. Образование «ложных годовых колец» на чешуе молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в оз. Куражечном (Камаковская низменность — бассейн р. Камчатка) // Наст. том. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-77-92.

Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др. Рыбы реки Камчатка : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 494 с.

Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала) : моногр. — Петропавловск Камчатский : Камчатпресс, 2008. — 280 с.

Бугаев В.Ф., Растягаева Н.А., Травина Т.Н. Вопросы сезонного роста молоди нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 17–18 междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2018. — С. 42–56.

Бугаев В.Ф., Ярош Н.В. Рост чешуи молоди кижуча р. Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2014а. — Т. 176. — С. 62–84.

Бугаев В.Ф., Ярош Н.В. Рост чешуи молоди чавычи р. Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2014б. — Т. 177. — С. 139–151.

Захарова О.А., Бугаев В.Ф. О продолжительности пресноводного периода жизни западнокамчатской симы *Oncorhynchus masou* // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 110–126.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Мина М.В. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследований продуктивности рыб в пределах их ареалов. — Вильнюс : Мокслас, 1976. — Ч. 2. — С. 31–37.

Никольский Г.В. Экология рыб : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1974. — 367 с.

Остроумов А.Г. Нерестовый фонд лососей р. Камчатки. Ч. 1. От устья р. Камчатки до устья р. Козыревки : промежуточный отчет / Архив КамчатНИРО. № 4461. — Петропавловск-Камчатский, 1982. — 71 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность / под ред. В.Ч. Здановича. — Л. : Гидрометеиздат, 1966. — Т. 20 : Камчатка. — 257 с.

Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales : Intern. Pac. Salmon Fish. Comm. — 1956. — Bull. 9. — 159 p.

References

Bazarkin, G.V., Seasonal growth rhythms in the juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) in Lake Kursin (Kamchatka), in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Yakovlevich Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2003, vol. 2, pp. 506–510.

Bugaev, V.F., *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* (Asian Sockeye Salmon (Freshwater Life History, Structure of Local Stocks, and Population Dynamics)), Moscow: Kolos, 1995.

Bugaev, V.F., *Aziatskaya nerka-2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX — nachale XXI vv.)* (Asian Sockeye Salmon-2 (Biological Structure and Abundance Dynamics of Local Stocks in the Late 20th and the Early 21st Century)), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011.

Bugaev, V.F., On effect of the size of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* smolts on time of the scale sclerite forming during implementing of their compensatory growth in the year of migration to the sea from Lake Azabachye (Kamchatka River basin), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 193, pp. 88–98. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-88-98

Bugaev, V.F., Bazarkin, G.V., and Pogorelova, D.P., Formation of «false annual rings» on scales of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in Lake Kurazhechnoye (Kamakovskaya lowland — Kamchatka River basin), present issue. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-77-92

Bugaev, V.F., Vronsky, B.B., Zavarina, L.O., Zorbidi, Zh.Kh., Ostroumov, A.G., and Tiller, I.V., *Ryby reki Kamchatka* (Fish of the Kamchatka River), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007.

Bugaev, V.F. and Kirichenko, V.E., *Nagul'no-nerestovyye ozera aziatskoy nerki (vklyuchaya nekotoryye drugiye vodoyemy areala)* (Feeding and Spawning Lakes for Asian Sockeye Salmon Stocks (Including Several Additional Water Bodies in the Range), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008.

Bugaev, V.F., Rastyagaeva, N.A., and Travina, T.N., Issues of seasonal growth of juvenile sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the Bolshaya River (western Kamchatka), in *Dokl. 17–18 mezhdunar. nauchn. konf. "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 17–18th Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, pp. 42–56.

Bugaev, V.F. and Yarosh, N.V., Growth of scale for juvenile coho salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014a, vol. 176, pp. 62–84.

Bugaev, V.F. and Yarosh, N.V., Growth of scale for juvenile chinook salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014b, vol. 177, pp. 139–151.

Zakharova, O.A. and Bugaev, V.F., On duration of freshwater period of West Kamchatka masu salmon *Oncorhynchus masou*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 175, pp. 110–126.

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), 4th ed., Moscow: Vysshaya Shkola, 1990.

Mina, M.V., On the method of determining the age of fish in population studies, in *Tipovye metodiki issledovaniy produktivnosti ryb v predelakh ikh arealov* (Typical Methods for the Study of Productivity of Fishes within Their Ranges), Vilnius: Mokslas, 1976, part 2, pp. 31–37.

Nikol'skii, G.V., *Ekologiya ryb* (Fish Ecology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1974.

Ostroumov, A.G., *Nerestovyi fond lososei r. Kamchatki. Ch. 1. Ot ust'ya r. Kamchatki do ust'ya r. Kozyrevki: promezhutochnyi otchet* (The spawning pool of salmon in the Kamchatka River, part 1: From the mouth of the Kamchatka River to the mouth of the Kozyrevka River: interim report), Available from KamchatNIRO, 1982, Petropavlovsk-Kamchatsky, no. 4461.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 20: Kamchatka (Surface Water Resources of the USSR, Hydrological study, vol. 20: Kamchatka), Zdanovich, V.Ch., Ed., Leningrad: Gidrometizdat, 1966.

Clutter, R.I. and Whitesel, L.E., Collection and interpretation of sockeye salmon scales, *Bull. Int. Pac. Salmon Fish. Comm.*, 1956, vol. 9.

Поступила в редакцию 29.04.2019 г.

После доработки 23.05.2019 г.

Принята к публикации 26.07.2019 г.