

УДК 597.552.51–113.4(282.257.21)

В.Ф. Бугаев*

Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

**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
(БАСЕЙН Р. КАМЧАТКА)**

Более 90–95 % всех смолтов нерки, скатывающихся из оз. Азабачье в море, на чешуе имеют две зоны сближенных склеритов, несмотря на то что часть из них имеет возраст 2+ (аборигенное стадо «А»), а другая — 1+ (транзитная группировка «Е») из притоков р. Камчатка). В 1979–1987 гг. у смолтов нерки (стадо «А» + группировка «Е») с двумя зонами сближенных склеритов на чешуе в бассейне оз. Азабачье в год ската в море (в «плюсе») один склерит формировался в среднем за 6,61 сут, а у остающейся на дальнейший нагул молоди с одной зоной сближенных склеритов — за 12,0 сут. Увеличение скорости формирования склеритов у рыб первой группы сопровождалось увеличением расстояния между склеритами (4–5 мм) по сравнению с таковыми у второй (2,0–2,5 мм — в обоих случаях при увеличении в 150 раз). У быстрорастущих рыб в год ската в этом водоеме возникает эффект истинного компенсационного роста. На материалах 1987–2016 гг. продемонстрировано, что у особей аборигенного стада нерки оз. Азабачье возраста 2+ с компенсационным ростом наблюдается достоверная зависимость: в годы, когда смолты крупнее, продолжительность формирования одного нового склерита возрастает (скорость ниже), а в годы, когда смолты более мелкие, склериты формируются быстрее (скорость выше). В год ската, когда склериты у особей стада «А» формируются быстрее, образуются и более широкие межсклеритные расстояния. Все сказанное в комплексе свидетельствует, что в группе рыб стада «А» с компенсационным ростом происходит дополнительная «настройка роста» к условиям среды, вероятно, чтобы повысить адаптационную способность смолтов к увеличению их выживаемости.

Ключевые слова: возраст, смолты нерки, структура чешуи, формирование склеритов, сезонный рост.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-88-98.

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. TINRO. — 2018. — Vol. 193. — P. 88–98.

The Kamchatka River basin is the reproduction area for the secondary large Asian stock of sockeye salmon, one of the most valuable species of pacific salmon. Several major

* Бугаев Виктор Фёдорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru.

Bugaev Victor F., D.Sc., leading scientist, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru.

local stocks and groups of minor stocks occupy the basin, the main of them are: i) A — the aboriginal stock in Lake Azabachye (in the lower Kamchatka basin) which juveniles stay two winters in the lake and migrate to sea in the age 2+; ii) E — the transit group of local stocks spawning in the middle and lower tributaries of the Kamchatka which juveniles enter to Lake Azabachye for feeding and wintering and migrate to the sea after the wintering in the age 1+. The latter underyearlings get an additional mark on the scale (less than typical annuli) entering the Lake because of the feeding conditions change. That's why almost all (90–95 %) juveniles have two zones of dense sclerites (ZDS) when leave Lake Azabachye, no matter of their 2+ or 1+ age. By the measurements in 1979–1987 of the smolts with two ZDS (A + E) in the year of their migration from Lake Azabachye to the sea, each sclerite on scale had formed in 6.61 days, on average, while the smolts staying in the lake for freshwater feeding (with one ZDS) formed each sclerite in 12.00 days, on average. Correspondingly, the migrants had wider distance between the sclerites (4–5 mm), as compared with those of non-migrants (2.0–2.5 mm) (with 150 times magnification). The aboriginal migrants demonstrate the effect of real compensatory growth in the year of emigration that is reflected in the scale structure as wider intersclerite distances. Negative dependence between the size of smolts and rate of their sclerites forming is observed on the data of 1987–2016 for the aboriginal stock A: the bigger the smolts at age 2+, the lower the rate, the longer the time of new sclerite forming, and the narrower the distance between sclerites, and vice versa. This dependence is interpreted as additional environment-dependent adjustment of the growth rate for the smolts with compensatory growth for their better adaptation and survival.

Key words: fish age, smolt, sockeye salmon, scale structure, sclerite forming, seasonal growth.

Введение

Сезонные ритмы роста проявляются на чешуе рыб умеренных широт (в том числе и тихоокеанских лососей) в образовании годовых зон сближенных склеритов (ЗСС) или годовых колец. К их появлению ведет возобновление роста после его остановки в определенное время года. ЗСС, образующиеся на чешуе рыб в течение сезона роста, считаются дополнительными (Никольский, 1974; Мина, 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Ваганов, 1978; Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007; и др.).

Изучение особенностей межгодового и сезонного роста молоди тихоокеанских лососей очень удобно проводить, анализируя структуру их чешуи. По изменениям структуры чешуи молоди лососей можно оперативно судить об изменениях темпа роста особей (Бугаев, 1984, 1995; Бугаев и др., 2007; Захарова, Бугаев, 2013; Бугаев, Ярош, 2014а, б; и др.).

В бассейне р. Камчатка воспроизводится второе по численности стадо азиатской нерки — одного из наиболее ценных видов тихоокеанских лососей. В результате комплексных чешуе-паразитологических исследований производителей и молоди нерки р. Камчатка был выделен ряд локальных стад и группировок локальных стад 2-го порядка (Бугаев, 1983а, б, 1995; Bugayev, 1987; и др.).

Среди наиболее значимых по численности у нерки р. Камчатка можно обозначить две группы структурных компонентов ее популяционной структуры.

1. Аборигенное локальное стадо нерки оз. Азабачье (расположено в нижнем течении р. Камчатка), молодь которого проводит в озере преимущественно две зимы и скатывается в море в возрасте 2+ — стадо «А» (рис. 1, А).

2. Транзитная группировка локальных стад нерки из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатка, молодь которых сеголетками мигрирует в оз. Азабачье, где нагуливается, зимует и скатывается в море после зимовки преимущественно в возрасте 1+ — группировка «Е» (рис. 1, Б). После миграции сеголеток группировки «Е» из р. Камчатка в озеро у них на чешуе формируется дополнительная чешуйная метка (имеет меньшую четкость, чем типичное годовое кольцо), образование которой связано со сменой условий нагула (Бугаев, 1983а, б, 1995; Bugayev, 1987; и др.).

В итоге более 90–95 % всей молоди нерки, скатывающейся из оз. Азабачье в море, на чешуе имеют две зоны сближенных склеритов, несмотря на то что часть из них имеет возраст 2+ (рис. 1, А), а другая — 1+ (рис. 1, Б).

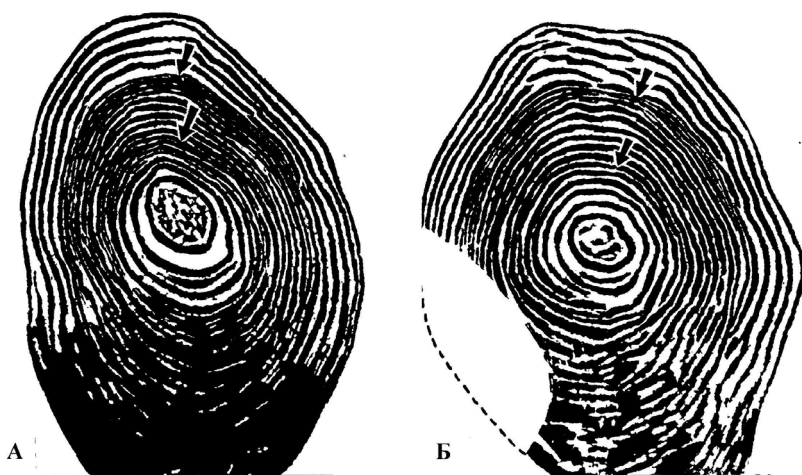


Рис. 1. Структура чешуи мигрирующих из оз. Азабачьего смолтов нерки с наличием 5 крайних склеритов «компенсационного роста» (с широкими межсклеритными расстояниями) (Бугаев, 1995): А — стадо «А» 4.08.79 г., АС — 108 мм, возраст 2+, стрелками обозначены ЗСС — годовые кольца; Б — группировка «Е» 4.08.79 г., АС — 112 мм, возраст 1+, стрелками обозначены ЗСС (первая от центра — дополнительная, вторая от центра — годовое кольцо)

Fig. 1. Scale structure for sockeye smolts in the age 2+ with the sclerites of compensatory growth (5 latter ones with wider intersclerital distances) and in the age 1+ observed on August 4, 1979 (from: Бугаев, 1995): А — specimen of the stock A with AC 108 mm, age 2+, the arrows mark two annual zones of dense sclerites; Б — specimen of the group E with AC 112 mm, age 1+, the arrows mark the annual and additional zones of dense sclerites

На материалах за 1979–1987 гг. установили (Бугаев, 1995), что один склерит у мигрирующих в море смолтов (объединенные данные по стаду «А» и группировке «Е») из истока протоки Азабачьей с двумя ЗСС на чешуе в среднем формируется за $6,61 \pm 0,40$ сут ($n = 11$, где n — число сравниваемых пар выборок). В свою очередь, у рыб, остающихся еще на одну зимовку в озере (годовиков стада «А» с одной ЗСС на чешуе), один склерит на всей акватории озера формировался в среднем за $12,0 \pm 0,8$ сут ($n = 19$). Увеличение скорости формирования склеритов у рыб первой группы в год ската сопровождалось увеличением расстояний между склеритами в год ската (4–5 мм) по сравнению с таковыми у второй (2,0–2,5 мм — в обоих случаях при увеличении в 150 раз) (Бугаев, 1995).

Но одновременно на акватории озера с годовиками стада «А» (с одной ЗСС) в тех же пробах какой-то период встречались и смолты с двумя ЗСС (двухгодовики стада «А» и годовики группировки «Е»), которые в тот момент еще не скатывались в протоку из озера и продолжали нагуливаться в пелагиали. Их скат в протоку должен был произойти позже. У задерживающихся смолтов с двумя ЗСС на чешуе скорость роста была высокой — один склерит формировался в среднем за $6,50 \pm 0,10$ сут ($n = 5$). Эти данные близки к скорости роста чешуи смолтов из истока протоки (Бугаев, 1995).

Изучение скорости формирования склеритов у нерки стада «А» и группировки «Е» с двумя ЗСС на чешуе, нагуливающих в оз. Азабачьем, проводили и отдельно по каждой группе особей, но достоверных различий на имеющихся материалах с помощью t -критерия Стьюдента обнаружено не было (Бугаев, 1995).

У нерки в бассейне оз. Азабачьего создается ситуация, когда молодь более позднего ската в море за счет ускоренного роста несколько догоняет по длине скатившихся более крупных покатников, растущих в этот период в море. Проявления роста особей, так или иначе связанные с ситуацией, когда на протяжении некоторого периода в процессе роста уменьшаются различия в размерах особей одного возраста, относятся к разряду компенсационного роста (Мина, Клевезаль, 1976).

М.В. Мина и Г.А. Клевезаль (1976) все случаи компенсационного роста у животных делят на две категории: 1 — рост в более высоком темпе, чем характерный (в

среднем) для нормально растущих особей данного возраста, но соответствующий для нормально растущих особей не только данного возраста, но и данного размера (массы); 2 — истинный компенсационный рост, идущий в темпе, превышающем средний рост нормально растущих особей не только данного возраста, но и данного размера (массы).

Исследования показали (Бугаев, 1984, 1995), что в период катадромной миграции смолты нерки стада «А» и группировки «Е» наиболее крупных размеров скатываются из оз. Азабачьего в протоку (далее в р. Камчатка и море) в основном до возобновления роста или вскоре после его возобновления. При этом темп роста смолтов меньших размеров (судя по структуре чешуи) превышает тот темп роста скатившихся крупных смолтов, который они имели в предыдущий год, т.е. средний темп роста нормально росших особей более крупного размера (Бугаев, 1984, 1995), что является основным признаком истинного компенсационного роста (Мина, Клевезаль, 1976).

Ранее считали (Бугаев, 1983а), что большие приросты склеритов на чешуе нерки в год ската однозначно связаны с сезонной задержкой рыб в озерах: чем позже особи скатятся, тем больше прирост склеритов на чешуе. Позже, с обнаружением феномена компенсационного роста (Бугаев, 1984, 1995), стало ясно, что приросты в год ската помимо задержки в озере могут увеличиваться и включением механизмов компенсационного роста.

Настоящее исследование в истоке протоки Азабачьей смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (по группировке «Е» возраста 1+ материалы оказались недостаточными) демонстрирует, что скорость роста склеритов в год ската закономерно изменяется в зависимости от размеров смолтов, т.е. параметры приростов внутри границ истинного компенсационного роста не являются постоянными и имеют свои закономерности. Поэтому цель работы — определение параметров истинного компенсационного роста в зависимости от размеров смолтов стада «А» возраста 2+ (с двумя ЗСС).

Материалы и методы

В бассейне оз. Азабачьего молодь нерки отлавливали путем близнецовых тралений в поверхностном слое воды в темное время суток с двух катеров типа «Прогресс», оборудованных моторами 30–40 л.с. Трал из мелкочаеистой дели имел входное отверстие 1,3 x 1,0 м и длину 3,5 м (Бугаев, 1995).

Близнецовые траления — довольно трудоемкий процесс. Они выполняются только в темное время суток и часто зависят от погодных условий (температуры воды в озере, ветра, высоты волны, наличия осадков и других факторов). Более того, траловые сборы смолтов нерки в протоке оз. Азабачьего в дополнение ко всему осложняются еще сезонным падением уровня воды в протоке и ее зарастанием водорослями. В итоге (с какого-то периода) проведение траловых работ становится здесь просто невозможным, хотя из оз. Азабачьего смолты нерки (в основном группировки «Е») еще продолжают скатываться.

С учетом существующей ситуации исследования на акватории оз. Азабачьего с конца 1990-х гг. и по настоящее время практически полностью прекратили, а те, что проводятся в истоке протоки Азабачьей, существенно сократили и заканчивали сразу после массового ската особей стада «А». Последние являются наиболее важным сегментом изучения экосистемы оз. Азабачьего с целью разработки метода прогнозирования численности подходов нерки этого озерного стада (Бугаев, 1995, 2011). В работе использованы материалы по смолтам нерки стада «А», собранным в истоке протоки Азабачьей в 1987–2016 гг., пригодные для расчета скорости формирования склеритов.

Траления молодежи рекомендуется проводить в течение 3–5 мин, так как при большей продолжительности этого процесса почти все рыбы теряют чешую. В зависимости от уловов в истоке протоки Азабачьей в каждую дату выезда совершали от 1 до 5 тралений, что в совокупности позволяло отловить 100–200 экз. молодежи. После выборки трала всю молодежь фиксировали в 10 %-ном формалине. Уже в условиях лаборатории через несколько часов выбраковывали всю молодежь нерки «без чешуи» и для анализа оставляли только рыб, у которых можно взять чешую по методике Клаттера и Уайтсела (Clutter, Whitesel, 1956) — выше боковой линии между спинным и жировым плавниками.

Траловые уловы в протоке Азабачьей в целом не отражают динамики ската молоди нерки из озера. Можно только отметить, что в первой декаде июля уловы на одну минуту траления в среднем несколько выше (Бугаев, 1995).

Чешую молоди нерки просматривали под микроскопом МБС-1 (окуляр 4–7, объектив — 8). При анализе чешуи если в пробах начала ската у большей части особей еще не произошло возобновление сезонного роста, то такие пробы не рассматривали из-за наличия значительной субъективной ошибки в визуальной оценке: возобновился рост или нет. В таких случаях сразу переходили к последующим пробам, в которых новый рост уже хорошо наблюдался в присутствии новых склеритов после годового кольца и не мог оспариваться. При просмотре чешуи на предмет формирования годовых колец следует пользоваться сложившимся из практики правилом (Бугаев, 1995): в самом начале исследований просматриваем пробы более поздних дат сбора, а затем — более ранних.

Все количественные данные в статье обработаны методом вариационной статистики (Лакин, 1990) в среде «Windows» в программе «STATGRAPHICS PLUS» Version 5.0 (Subset Analysis).

Результаты и их обсуждение

Анализ сборов чешуи смолтов нерки из протоки Азабачьей за 1987–2016 гг. показал, что имеющиеся материалы позволяют оценить скорость формирования склеритов у молоди стада «А» (табл. 1). Что касается особей группировки «Е» из тех же самых тралений, то объем их сборов был явно недостаточен для проведения подобной работы. Последнее связано с тем, что эта группа рыб в массе скатывается из озера несколько позже особей стада «А», поэтому они хуже облавливаются мальковым тралом в сильно обмельвшей протоке.

В табл. 1 представлены расчеты продолжительности формирования одного склерита у молоди стада «А» возраста 2+ за период 1987–2016 гг. Ранее для этой цели рассматривали совместно рыб стада «А» и группировки «Е» (Бугаев, 1995).

Как показали расчеты (табл. 1), у молоди стада «А» возраста 2+ за период 1987–2016 гг. один склерит в среднем формировался за $6,76 \pm 0,25$ сут ($n = 13$), что близко к тем значениям, которые получили ранее за 1979–1987 гг. по смешанным пробам стада «А» и группировки «Е» (Бугаев, 1995) — $6,61 \pm 0,40$ сут ($n = 11$)*.

В табл. 2 приведена межгодовая изменчивость средней длины тела в период максимальных траловых уловов (за серию тралений) и числа склеритов за два года пресноводного роста у смолтов нерки возраста 2+ в истоке протоки Азабачьей в 1987–2016 гг.

По нашему мнению (Бугаев, 1995, 2011), из-за высокой положительной корреляции размеров тела и характеристик чешуи у молоди нерки в пресноводный период жизни (Clutter, Whitesel, 1956; Бугаев и др., 1989; Бугаев, 1995; Бугаев, Бугаев, 2000; и др.) исследования структуры чешуи (с учетом оперативности и информативности) следует признать в определенных ситуациях даже более перспективными, чем изучение линейных характеристик и обратных расчислений темпа роста.

Например, при проведении межгодовых исследований темпа роста нет необходимости проведения процедуры расчетов темпа роста, достаточно только оперативно просчитать число склеритов в годовых зонах (сумма общего числа склеритов в зонах хорошо коррелирует с годовыми приростами и общими размерами тела).

В пользу вышесказанного свидетельствуют и данные рис. 2, иллюстрирующего (по материалам табл. 2) наличие высокой достоверной корреляции между средней длиной тела смолтов стада «А» возраста 2+ (табл. 1) и средним числом склеритов на их чешуе за два года роста.

С использованием данных о размерных характеристиках смолтов стада «А» возраста 2+ в 1979–2016 гг. (табл. 1) мы провели анализ влияния размеров смолтов на скорость формирования склеритов в те же самые годы ската. Как видно на рис. 3, наблюдается достоверная положительная связь $r = 0,689$ ($P < 0,01$, $n = 13$) между длиной

* Сравнение по t-критерию Стьюдента показало, что имеющиеся различия недостоверны.

Таблица 1
 Расчет продолжительности формирования одного склерита (в год ската) на чешуе смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (с двумя ЗСС) в истоке протоки Азабачьей в 1987–2016 гг., сут

Table 1
 Calculation of the time of sclerite forming (days) in the year of migration for the sockeye smolts of the stock A at age 2+ caught in the upper stream of the Azabachya channel in 1987–2016

Дата	Первая выборка			Вторая выборка			Интервал между выборками	Продолжительность формирования одного склерита	
	Пределы числа склеритов	Средняя числа склеритов, ошибка средней	Число рыб, экз.	Дата	Пределы числа склеритов	Средняя числа склеритов, ошибка средней			Число рыб, экз.
03.08.1987	0–4	1,44 ± 0,28	18	09.07.1987	0–4	2,48 ± 0,21	21	6	5,77
05.07.1988	2–4	2,71 ± 0,17	21	17.07.1988	4–7	4,74 ± 0,15	27	12	5,91
12.07.1991	0–2	0,53 ± 0,17	15	17.07.1991	1–3	1,36 ± 0,11	25	5	6,02
05.07.1992	0–3	1,49 ± 0,10	41	21.07.1992	2–5	3,60 ± 0,11	30	16	7,58
09.07.1993	1–4	2,43 ± 0,10	40	22.07.1993	3–6	4,49 ± 0,08	55	13	6,31
08.07.1994	0–2	1,23 ± 0,10	40	13.07.1994	1–3	1,84 ± 0,09	50	5	8,20
10.07.1999	0–2	1,26 ± 0,09	35	16.07.1999	1–3	2,08 ± 0,10	36	6	7,32
05.07.2003	–1–2*	0,79 ± 0,16	33	14.07.2003	0–3	2,07 ± 0,22	14	9	7,03
05.07.2005	–1–2	0,70 ± 0,11	78	14.07.2005	1–4	2,26 ± 0,09	65	9	5,77
10.07.2006	1–4	2,54 ± 0,10	52	23.07.2006	3–7	4,66 ± 0,14	44	13	6,13
25.06.2008	–1–2	1,13 ± 0,17	23	06.07.2008	2–4	2,47 ± 0,15	17	11	8,21
05.07.2011	–1–3	0,95 ± 0,12	63	11.07.2011	–1–3	1,91 ± 0,13	54	6	6,25
21.06.2016	1–5	2,58 ± 0,13	74	04.07.2016	2–7	4,34 ± 0,16	44	13	7,39
Средняя продолжительность формирования одного склерита									6,76 ± 0,25

* При статистической обработке, как это рекомендовано (Бугаев, 1995), если на чешуе годовое кольцо только сформировалось и не наблюдалось следующего прироста «новых» склеритов, считали прирост равным «0»; если годовое кольцо еще не сформировалось, прирост считали равным «–1».

Таблица 2

Межгодовая изменчивость средней длины тела в период наибольших уловов и числа склеритов за два года пресноводного роста у смолтов нерки возраста 2+ (с двумя ЗСС) в истоке протоки Азабачьей в 1987–2016 гг.

Table 2

Interannual variations of average body length and number of sclerites in two years of freshwater growth for the sockeye smolts of the stock A at age 2+ caught in the upper stream of the Azabachya channel in 1987–2016

Дата	Длина тела, мм*		Число рыб, экз.	Суммарное число склеритов за два года**			Число рыб, экз.
	Пределы	Средняя, ошибка средней		Дата	Пределы	Средняя, ошибка средней	
03.08.1987	73–99	79,28 ± 1,44	18	8–12	9,50 ± 0,33	18	
10.07.1988	87–109	98,08 ± 0,55	91	9–15	11,33 ± 0,37	21	
12.07.1991	81–123	105,86 ± 1,25	43	14–20	16,80 ± 0,49	15	
05.07.1992	97–112	106,22 ± 0,38	60	14–20	16,71 ± 0,23	41	
09.07.1993	105–125	113,77 ± 0,45	82	13–21	17,05 ± 0,26	40	
08.07.1994	93–131	117,95 ± 0,85	83	15–25	19,90 ± 0,32	40	
14.07.1999	78–121	105,93 ± 0,69	80	11–19	15,00 ± 0,26	35	
09.07.2003	78–105	89,44 ± 1,28	34	10–17	12,91 ± 0,42	22	
14.07.2005	81–97	88,79 ± 0,31	126	10–15	11,83 ± 0,20	40	
10.07.2006	76–109	97,71 ± 0,83	51	11–18	14,50 ± 0,27	40	
06.07.2008	100–137	117,43 ± 0,52	132	16–23	19,74 ± 0,48	23	
05.07.2011	73–119	96,46 ± 1,04	126	10–17	12,55 ± 0,23	40	
21.06.2016	95–118	105,25 ± 0,51	72	12–17	14,97 ± 0,18	40	

* Для характеристики длины тела смолтов нерки выбрали пробу, собранную в дату наибольших уловов, что в известной мере соответствовало периоду массового ската.

** Расчет числа склеритов за два года пресноводного роста выполнен на чешуе особей из первой выборки (табл. 1).

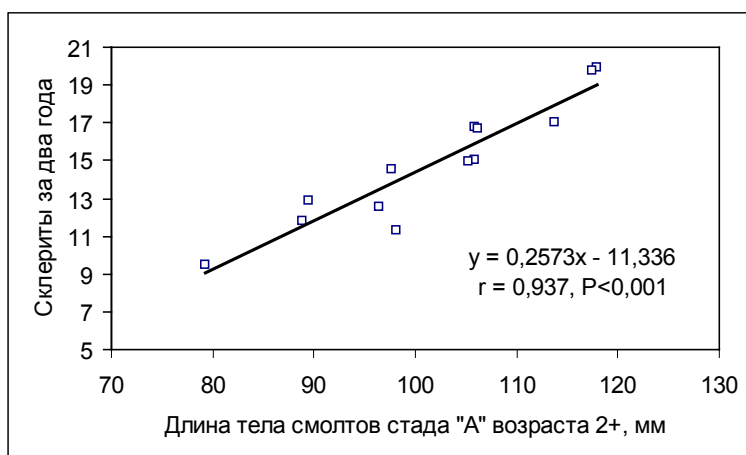


Рис. 2. Соотношение между средней длиной тела и суммарным числом склеритов на чешуе за два года роста у смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (с двумя ЗСС)

Fig. 2. Ratio between the average body length and the total number of sclerites on scale of sockeye smolts from the stock A at age 2+

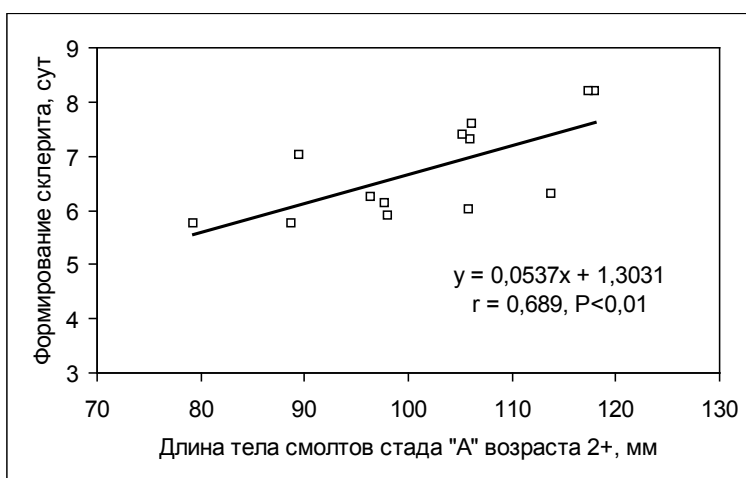


Рис. 3. Продолжительность формирования одного склерита на чешуе смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (с двумя ЗСС) в зависимости от длины тела скатывающихся особей в 1987–2016 гг.

Fig. 3. Time of sclerite forming on scale of sockeye smolts from the stock A at age 2+ migrated to the sea in 1987–2016 in dependence on their body length

тела смолтов и продолжительностью формирования одного склерита — чем крупнее молодь, тем большее число суток необходимо для формирования нового склерита.

Затем мы оценили продолжительность формирования одного склерита на чешуе смолтов нерки стада «А» возраста 2+ в зависимости от суммарного числа склеритов за два года роста в 1987–2016 гг. (рис. 4). Как видно на рис. 4, связь при использовании числа склеритов на чешуе заметно выше ($r = 0,752$, $P < 0,001$), чем при сравнении с длиной тела смолтов (см. рис. 3).

Обзор научной литературы (Ваганов, 1978) свидетельствует, что улучшение кормовых условий сильнее отражается на увеличении числа склеритов на чешуе рыб, а температурные условия — в первую очередь на увеличении межсклеритных расстояний на чешуе. Но эти процессы в известной мере связаны между собой. Годы, когда склериты формируются быстрее, отражаются на чешуе рыб и более широкими межсклеритными расстояниями, а более широкие межсклеритные расстояния, в свою очередь, свидетельствуют о повышенной скорости роста новых склеритов (Ваганов, 1978; Бугаев, 1984, 1995).

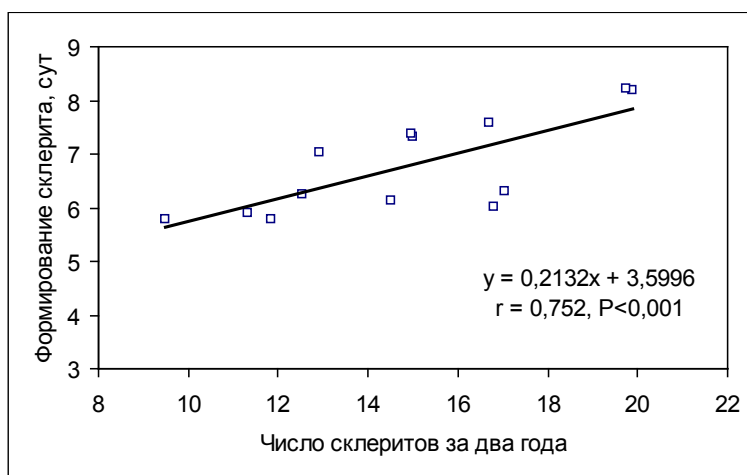


Рис. 4. Продолжительность формирования одного склерита на чешуе смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (с двумя ЗСС) в зависимости от суммарного прироста числа склеритов за два года роста в 1987–2016 гг.

Fig. 4. Time of sclerite forming on scale of sockeye smolts from the stock A at age 2+ in 1987–2016 in dependence on summary increase of sclerites number per scale in 2 years of growth

Как было показано и подробно описано ранее (Бугаев, 1984, 1995), у молоди нерки стада «А» возраста 2+ (с двумя ЗСС) и группировки «Е» возраста 1+ (с двумя ЗСС) в год ската в море наблюдается истинный компенсационный рост, визуально сопровождающийся широкими межсклеритными расстояниями.

Ранее было сделано предположение (Бугаев, 1984, 1995), что наблюдающиеся различия в нормах роста регулируются наследственными факторами, так как смолты нерки (стада «А» возраста 2+ и группировки «Е» возраста 1+) и годовики нерки стада «А», скатывающиеся на следующий год, находились в момент поимки в пелагиали озера в одних и тех же условиях обитания, но имели в течение нескольких лет значительные устойчивые различия в скорости роста.

Настоящее исследование продемонстрировало, что у рыб стада «А» возраста 2+ с компенсационным ростом наблюдается еще одна важная закономерность: в годы, когда смолты крупнее, продолжительность формирования одного нового склерита возрастает (скорость меньше), а в годы, когда смолты более мелкие — склериты формируются быстрее (скорость выше). В годы, когда склериты прирастают быстрее, образуются и более широкие межсклеритные расстояния (Ваганов, 1978; Бугаев, 1984, 1995).

Все сказанное позволяет предположить, что в год смолтификации у мигрирующих из оз. Азабачьего особей нерки не только включается механизм компенсационного роста, проявляющийся в увеличении общей скорости формирования склеритов, но и происходит дополнительная «настройка» к условиям среды. Этот процесс проявляется в изменении скорости формирования склеритов (в пределах границ компенсационного роста) в зависимости от размеров смолтов, чтобы повысить адаптационную способность особей к увеличению выживаемости.

Компенсационный рост, обнаруженный в год ската у смолтов нерки в бассейне оз. Азабачьего (Бугаев, 1984, 1995), позволяет по-другому взглянуть на так называемые морские переходные («эстуарные») зоны, занимающие на чешуе тихоокеанских лососей промежуточное положение между межсклеритными расстояниями типичных «пресноводных» и типичных «морских» склеритов (Бирман, 1968; Зорбиди, 1974, 2010; Зорбиди, Полынцев, 2000; Бугаев и др., 2007; и др.).

Есть предположение (Бугаев, 1984, 1995), что у тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом морские переходные («эстуарные») зоны в значительном числе случаев могли иметь пресноводное происхождение, а их формирование обусловлено компенсационным ростом в пресной воде в год ската в море.

Доля рыб с «эстуарной» зоной на чешуе у поздней нерки оз. Азабачьего выше, чем у ранней (Бугаев, 1984, 1995). Можно предположить, что эти различия обусловлены более мелкими размерами молоди поздней нерки в озере (за счет позднего, по сравнению с ранней неркой, нереста производителей, что, в свою очередь, могло повлиять на сроки ее выхода из грунта). Установлено (Мина, Клевезаль, 1976), что более интенсивный компенсационный рост более характерен для относительно мелких рыб, это наглядно демонстрирует увеличение скорости формирования склеритов у более мелких рыб и в настоящем исследовании (рис. 3, 4).

Помимо этого, в оз. Азабачьем отмечена некоторая совокупность рыб, сеголетки которых выходят из грунта очень поздно — только после того, когда производители нового поколения при нересте раскопают грунт и освободят их из-под толщи материалов гнезда, из-под которого они не могли выбраться самостоятельно (Кузнецов, 1928; Шевляков, 2001).

Как рабочее предположение можно использовать версию, что на каком-то этапе развития для закопанных глубоко в грунт особей в дальнейшем, с выходом из грунта и последующим нагулом, возможно возникновение эффекта компенсационного роста. Он может возникнуть из-за отставания в развитии от крупных сеголеток, которые мигрировали в озеро с нерестилищ раньше, пока «удерживаемые» слоем грунта на нерестилищах сеголетки находились внутри на глубине нерестовой кладки икры в нерестовом гнезде.

Кроме бассейна оз. Азабачьего, наличие компенсационного роста предполагается и у молоди нерки из некоторых других водоемов бассейна р. Камчатка (Бугаев, 1984, 1995). К какой категории (первой или второй) по классификации М.В. Мины и Г.А. Клевезаль (1976) он относится, пока неизвестно.

Так, наиболее часто «эстуарные» зоны встречаются у поздней нерки верхнего течения р. Камчатка, молодь которой первый год жизни живет в районе нерестилищ (р. Камчатка у с. Пушино, реки Андриановка, Кирганик, Николка и др.), хотя в отдельные годы могут и отсутствовать (Бугаев, 1984, 1995).

Снятие угнетающего фактора, в данном случае пониженной температуры, в некоторых случаях может быть причиной реализации компенсационного роста (Мина, Клевезаль, 1976). Такой эффект наблюдается при миграции зимовавших в верховьях р. Камчатка смолтов нерки в море, когда температура воды в реке в летний период возрастает по мере приближения к устью.

Заключение

У молоди нерки стада «А» возраста 2+ (с двумя ЗСС) и группировки «Е» возраста 1+ (с двумя ЗСС) в год ската в море наблюдается истинный компенсационный рост, визуально сопровождающийся формированием склеритов с увеличенными межсклеритными расстояниями (Бугаев, 1984, 1995).

В период 1987–2016 гг. у молоди нерки стада «А» возраста 2+ с двумя ЗСС на чешуе в год ската в бассейне оз. Азабачьего один склерит формировался в среднем за $6,76 \pm 0,25$ сут ($n = 13$). Это близко к тем значениям, которые получали ранее на объединенных данных за 1979–1981 гг. для смолтов стада «А» (2+) и группировки «Е» (1+) (Бугаев, 1984, 1995) — $6,61 \pm 0,40$ ($n = 11$). Имеющиеся различия были недостоверны. Остающаяся на следующий год в озере на зимовку молодь нерки стада «А» возраста 1+ показала скорость формирования склеритов почти в два раза ниже ($12,00 \pm 0,80$ сут), чем у смолтов, пойманных как на акватории оз. Азабачьего, так и в истоке протоки Азабачьей.

Настоящее исследование продемонстрировало, что у рыб стада «А» возраста 2+ с компенсационным ростом наблюдается еще одна важная закономерность: в пределах границ компенсационного роста в годы, когда смолты крупнее, продолжительность формирования одного нового склерита возрастает (скорость ниже), а в годы, когда смолты более мелкие, склериты формируются быстрее (скорость выше).

Так как размеры смолтов в известной мере определяют скорость формирования склеритов в год ската, можно предположить, что в группе рыб стада «А» с компенсационным ростом происходит дополнительная «настройка роста» к условиям среды, чтобы повысить адаптационную способность смолтов к увеличению их выживаемости.

Список литературы

- Бирман И.Б.** Некоторые особенности линейного роста и структура чешуи тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 15–34.
- 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.** Некоторые вопросы формирования чешуи нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) озера Азабачье (Камчатка) в пресноводный период жизни // Вопр. ихтиол. — 1983а. — Т. 23, вып. 3. — С. 412–418.
- Бугаев В.Ф.** Пространственная структура популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1983б. — 22 с.
- Бугаев В.Ф.** О скорости формирования склеритов и особенностях роста молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в бассейне р. Камчатка в год скага в море // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, вып. 6. — С. 991–1002.
- Бугаев В.Ф., Бугаев А.В.** Восстановление длины и массы тела смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) стада оз. Азабачье по структуре чешуи половозрелых рыб // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2000. — Вып. 5. — С. 68–73.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др.** Рыбы реки Камчатка : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 459 с.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Носова И.А.** Межгодовая изменчивость структуры центральной части чешуи производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Курильское // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 3. — С. 387–398.
- 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.
- Ваганов Е.А.** Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб : моногр. — Новосибирск : Наука, 1978. — 128 с.
- Захарова О.А., Бугаев В.Ф.** О продолжительности пресноводного периода жизни западнокамчатской симы *Oncorhynchus masou* // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 110–126.
- Зорбиди Ж.Х.** Динамика численности камчатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) и экология его молоди в пресных водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1974. — 35 с.
- Зорбиди Ж.Х.** Кижуч азиатских стад : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2010. — 308 с.
- Зорбиди Ж.Х., Польшцев Я.В.** Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2000. — Вып. 5. — С. 80–93.
- Кузнецов И.И.** Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей : Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 2, вып. 3. — 196 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов — 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.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных : моногр. — М. : Наука, 1976. — 292 с.
- Никольский Г.В.** Экология рыб : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1974. — 367 с.
- Шевляков Е.А.** Динамика численности, возрастного и полового состава нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачьего : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ, 2001. — 25 с.
- Bugayev V.F.** Scale patterns and biology of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Kamchatka River // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management : Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1987. — Vol. 96. — P. 36–43.
- Clutter R.I., Whitesel L.E.** Collection and interpretation of sockeye salmon scales : Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. — 1956. — Vol. 9. — 159 p.

Поступила в редакцию 25.01.18 г.

Принята в печать 12.04.18 г.