

УДК 639.371.12 : 639.32

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЫРАЩИВАНИЯ ЛОСОСЕВЫХ РОДА *SALMO* В МОРСКОЙ ВОДЕ

Л. И. Спешилов

Одно из наиболее перспективных направлений марикультуры — промышленное выращивание форели, лосося и других ценных видов проходных рыб в морских заливах и лиманах. Главной предпосылкой к этому является активизация обмена веществ и роста у проходных рыб в морской воде, отмеченная многими советскими и зарубежными исследователями (Никифоров, 1959; Строганов, 1963; Акулин и др., 1964; Canagaratnam, 1959; Mahnken, Novotny, Joynes, 1973 и др.). Интенсификация белкового обмена у лососевых в морской воде представляет не только теоретический, но и практический интерес, так как обуславливает быстрый рост рыб, культивируемых в морской воде, сокращая сроки выращивания и затраты на единицу получаемой продукции. Интересны также закономерности жироаккумуляции лососевых в морской воде, обеспечивающие получение ценной пищевой продукции — лососей с розовым жирным мясом, богатым каротиноидами. Интенсивное жироаккумуляция обуславливается переходом молоди проходных лососей в соленую воду, сопряженным со сменой придонного образа жизни в пресной воде на более активный, связанный с большими миграциями в морской пелагиали (Никольский, 1961), требующий высоких энергетических затрат. Это и предопределяет концентрацию наиболее калорийного «топлива» в мышечной ткани многих пелагических рыб (Шульман, 1971). Все это делает необычайно привлекательным культивирование лососевых рыб в морской воде, которое успешно развивается в США, Японии, Норвегии, СССР и других странах (Спешилов, 1976). Предпочтение при этом отдается таким наиболее «технологичным» видам, как радужная форель и кижуч, а также более «капризным», но в то же время, более ценным — атлантическому лососю и чавыче (Норвегия, США).

Культивирование форели и лососей в море часто осложняется такими проблемами, как солеустойчивость молоди на разных этапах развития, влияние морской среды на различные стороны физиологии рыб, подверженность их заболеваниям в новой среде. Поэтому возникает потребность во всестороннем изучении влияния солёности среды на организмы разновозрастных и разноразмерных рыб. Она дополняется еще и тем, что становится все более очевидной необходимость экономного, рационального использования пресноводных источников водоснабжения и пока не лимитируемой морской воды для выращивания молоди и товарной продукции. Это обуславливается способностью молоди переносить те или иные осмотические нагрузки и расти в солоноватой воде заливов и лиманов задолго до естественного ската в море. Поэтому знания о допустимых, предпочитаемых и оптимальных для развития со-

леностях среды позволят не только форсировать перевод молоди лососевых на выращивание в соленую воду, но и сократить время достижения покатного или товарного веса, снизить отходы посадочного материала и затраты, увеличить мощность проектируемых рыбопитомников без повышения расходов пресной воды.

В связи с этим основная цель данной работы — выяснение возможности более раннего, чем в природных условиях и на рыбоводных хозяйствах, перевода молоди лососевых в морскую воду разной солености для выращивания и выяснение некоторых физиологических аспектов воздействия новой среды на организм рыб.

Эксперименты осуществлялись в 1969—1972 гг. в опорной лаборатории ВНИРО при Чернореченском форелевом хозяйстве (ЧФХ) и в 1972—1975 гг. на Пярнуском опорном пункте ВНИРО. Материалом исследований на ЧФХ служил стальноголовый лосось, полученный из икры от местного стада производителей и из икры, привезенной из США, на Пярнуском опорном пункте — радужная форель из рыбхоза «Пылула».

Работа включала следующие аспекты.

1. Определение солеустойчивости молоди стальноголового лосося разного возраста и средней массы при прямом переводе рыб из пресной воды в соленую. Критериями ее служили выживание личинок и сеголетков в средах соленостью 0 (контроль), 6, 8, 9, 12, 16, 17‰ и осморегуляция сеголетков, годовиков и двухлетков в средах 0 (контроль), 8, 12, 16, 17, 20, 25‰.

2. Выяснение степени предпочтения сред с разной соленостью разной размерной и разновозрастной молодью стальноголового лосося в условиях свободного выбора (от 0 до 16‰).

3. Выращивание молоди стальноголового лосося и радужной форели в средах с безопасными солевыми концентрациями и выяснение влияния солености воды на энергетический обмен (интенсивность дыхания, гематологические показатели) и пластический обмен (темп роста и скорость смолтификации).

Количество обработанного материала по каждому разделу работы представлено в таблице.

Материалы, использованные в работе (молодь стальноголового лосося и радужной форели)

Показатели	Число	Личинки	Сеголетки	Годовики	Двухлетки	Трехлетки
Выживание	Лососей	30	850	76	—	—
	Опытов	3	29	4	—	—
	Лососей	—	247	35	122	—
Осморегуляция	Определений	—	76	165	488	—
	температур					
Поведение в условиях солевого градиента	Лососей	16	55	20	8	—
	Наблюдений	13	12	12	13	—
Энергетический обмен	Лососей	—	308	132	49	—
	респирометрия	Проб	154	66	49	—
	частота дыхания	Наблюдений	—	98	—	—
	гематологические показатели	Лососей	34	47	—	—
		Форелей	—	—	44	142
Пластический обмен	Лососей	—	480	102	—	—
	весовой анализ	Форелей	—	100	150	800
	показатели	Лососей	221	76	—	—
	смолтификации	Форелей	—	100	—	—

Технические условия экспериментов были следующими.

1. При изучении выживания и осморегуляции рыб (3—5 суток) использовали непроточные аквариумы с термостатированием (9,5—10,9°C) емкостью 5,5—60 л с интенсивной аэрацией воды, обеспечивающей почти 100%-ное насыщение ее кислородом.

2. Поведение рыб в условиях свободного выбора сред с разной соленостью исследовали в градиентном лотке, представляющем собой прямоугольный ящик, разделенный на три отсека, в которые подавалась пресная, солоноватая (8‰) и неразбавленная черноморская вода (16‰). В связи с неполной изоляцией отсеков, позволяющей рыбам свободно передвигаться в них, соленость среды колебалась в пределах 0—3‰ (первый отсек), 6—9‰ (второй отсек) и 14—16‰ (третий отсек).

3. Сеголетков стальноголового лосося выращивали в трех вариантах: 1) четыре группы рыб средней массой от 0,37 до 0,48 г содержали в четырех термостатируемых (10—8,2°C) непроточных заводских лотках емкостью 90 л в среде соленостью 0, 4, 8, 12‰ при интенсивной аэрации, очистке воды сифоном и угольно-гравийным фильтром в течение 37 дней; 2) в аналогичных условиях культивировали четыре группы рыб средней массой от 2,13 до 2,36 г; 3) четыре группы рыб средней массой от 1,60 до 2,17 г содержали в четырех выстланных полиэтиленом прудах размером 3,5×0,6 м при снижении температуры воды от начала к концу выращивания от 19,7 до 13°C и при проточности, обеспечивающей насыщение воды кислородом около 90%; солености среды те же, срок выращивания — 31 сутки.

4. Годовиков стальноголового лосося средней массой 43,7—45,6 г культивировали в тех же прудах весной при повышении температуры воды в течение 32 суток выращивания с 14 до 25,3°C в средах соленостью 0, 8, 12 и 15‰.

5. Радужную форель (1+, 2+) выращивали в плавающих садках конструкции ВНИРО в бухте Тыстамаа Рижского залива при естественных колебаниях температур в течение 150-суточного периода от 6 до 25°C и соленостях среды 5—7‰ при благоприятном кислородном режиме.

Различия в температурах воды между аквариумами и лотками при термостатировании были не выше 0,3°C, колебания солености в каждой емкости не превышали 0,2‰. При выращивании рыб в прудах разница в температуре воды между ними не превышала 1, изредка 2°C, солености воды поддерживалась с точностью до 1,0‰.

При лотковом выращивании рыб кормили дафниями, при прудовом — свежей рыбой до полного насыщения. Радужная форель получала пастообразный корм, состоящий из малоценной рыбы (50%), рыбной муки (10%), крилевой муки (10%), порошка снятого молока (5%), отрубей (14%), свежих пивных дрожжей (10%) и витаминного премикса (1%) по нормам, предложенным для форели, выращиваемой в пресной воде и нормам, превышающим пресноводный рацион в 1,25 и 1,5 раза.

Выживание личинок и сеголетков изучали после перевода без предварительной акклимации рыб в запланированные среды или после солевой адаптации в средах с промежуточной соленостью. При этом в течение соответственно 3—5 и 12—37 суток регистрировали отходы и время гибели рыб.

Осморегуляцию рыб изучали в течение 3—5 суток после прямого перевода рыб в среды с разной соленостью методом криоскопирования, т. е. определения температуры замерзания (депрессии — $\Delta^\circ\text{C}$) плазмы крови рыб (Гинецинский и др., 1962; Привольнев, 1962) через определенные промежутки времени.

Поведение рыб в условиях солевого градиента исследовали посредством наблюдений за двигательной активностью рыб, их перемещения-

ми между отсеками и регистрации числа заходов в среды с той или иной соленостью через каждые 10—15 мин в течение 2 ч после прямого перевода или после 20-часовой акклимации к условиям градиентного лотка.

Респирационные опыты проводили с использованием метода замкнутых сосудов (Карпевич, 1960) и йодометрическим титрованием проб по Винклеру. При этом получали данные по стандартному обмену у молоди стальноголового лосося, одновременно выращиваемой в средах соленостью 0, 4, 8, 12‰ (сеголетки) и 0, 8, 12, 15‰ (годовики). Данные получали по четыре раза за каждый период культивирования рыб: в начале, середине (2 раза) и конце его. Интенсивность потребления количества кислорода рыбами (ИПК) выражалась в абсолютных (мл O_2 г·ч) и относительных величинах, когда ИПК рыбами в пресной воде принималась за 100%. Перед сопоставлением контрольных и опытных величин ИПК значение их приводили к единой температуре 20°C по Г. В. Винбергу (1956).

Гематологический анализ рыб при выращивании стальноголового лосося в прудах и форели в садках состоял из определения концентрации гемоглобина (в г %) при помощи гемометра Сали, подсчета числа эритроцитов в 1 мм³ крови в камере Горяева, определения соотношения юных и зрелых форм эритроцитов (Канидьеv, 1970). Мазки крови обрабатывали методом Гимза-Романовского.

Контролировали рост молоди стальноголового лосося путем тотальных взвешиваний рыб из каждой выростной емкости в начале, середине и конце выращивания (по 25—60 экз.). Рост радужной форели в садках оценивали путем ежемесячных индивидуальных взвешиваний рыб (размер проб из каждого садка — 25—100 экз.). О темпе роста судили по показателям относительного (процентного) прироста рыб за определенные промежутки времени. Относительный прирост вычисляли по формуле:

$$\Delta Q = \frac{(Q_2 - Q_1) \cdot 100}{Q_1},$$

где ΔQ — прирост средней массы рыб за определенный промежуток времени;

Q_1 и Q_2 — средняя масса рыб в начале и в конце указанного промежутка.

Скорость смолтификации в средах разной солености визуально оценивали по процентному соотношению рыб с разной степенью серебрения от начала к концу их выращивания.

Данные по осморегуляции, респирометрии и гематологии обработаны статистически (Плохинский, 1961).

Выживание молоди стальноголового лосося в воде разной солености

При прямом переводе рыб в солевые среды установлено, что отход личинок с нерассосавшимся желточным мешком (0,15 г) в средах соленостью 8 и 12‰ составил соответственно 40 и 80% через 3 суток. Таким образом, обе солевые концентрации оказались для них летальными (рис. 1); сеголетки выживали без отхода в течение 5 суток в следующих солевых средах в зависимости от массы рыб: 0,5—0,7 г — 0, 6, 9‰; 1,5 г — 0, 9, 12‰; 2,5 г — 0, 9, 12, 16‰. Солености сред выше указанных для каждого размера вызывали отходы, которые резко возрастали при дальнейшем повышении концентрации солей — до 80% 0,7-граммовых рыб в среде соленостью 17‰ (см. рис. 1).

Трехсуточная акклимация сеголетков (0,4—0,7 г) в воде соленостью 6 или 8‰ повышала соленость безопасной для них среды до 12‰, т. е. на 3‰. Отход сеголетков (0,4 г) в течение 37 суток в этой среде составил всего 6,6%, в пресноводном контроле отхода не было.

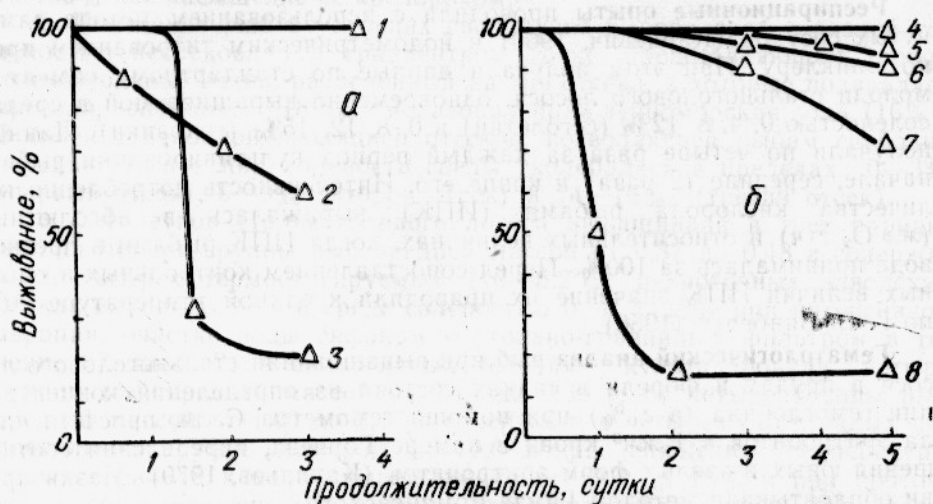


Рис. 1. Выживание молоди стальноголового лосося (а — личинки; б — сеголетки) в средах разной солености: (Δ — процент выживших рыб):

Позиция	Соленость сред, ‰	Средняя масса рыб, г	Позиция	Соленость сред, ‰	Средняя масса рыб, г
1	0	0,15	5	16	1,5
2	8	0,15	6	12	0,5
3	12	0,15	7	16	0,5
4	0, 6, 9	0,5—0,7	8	17	0,7
	0, 9, 12	1,5			
	0, 9, 12, 16	2,5			

Осморегуляция молоди стальноголового лосося в воде разной солености

Изучение осморегуляции различающихся по средней массе групп сеголетков показало, что во всех средах, признанных ранее безопасными, эффективно поддерживался гомеостаз рыб, за исключением среды соленостью 16 и 12‰ (только для сеголетков 0,5 г). У сеголетков 0,7—2,5 г в средах 9 и 12‰ осмотическое давление плазмы крови повысилось не более, чем на 24%, и возвращалось к уровню, близкому к исходному, через 1—4 суток ($-0,57$ — $-0,59^{\circ}\text{C}$ в пресной воде, $-0,61$ — $-0,64^{\circ}\text{C}$ — в опытных средах) (рис. 2).



Рис. 2. Динамика депрессии ($-\Delta^{\circ}\text{C}$) плазмы крови сеголетков стальноголового лосося разной средней массы (а — 0,5; б — 1,5; в — 2,5 г) в средах разной солености (1 — 0; 2 — 9; 3 — 12; 4 — 16‰) (вертикальные линии — доверительные интервалы при $P = 0,95$)

В средах соленостью 12‰ (0,5-граммовые рыбы) и 16‰ (все группы сеголетков) организм не справляется с предложенной солевой нагрузкой. Депрессия плазмы крови повысилась от $-0,58$ — $-0,59^{\circ}\text{C}$ в пресной воде (контроль) до $-0,75$ — $-0,83^{\circ}\text{C}$ в среде соленостью 16‰, т. е. на 29—44 %. Отходы 0,5—1,5-граммовых рыб в этой среде достигли на пятые сутки соответственно 30 и 6 % с тенденцией к дальнейшему росту. Несмотря на отсутствие отходов 2,5-граммовых рыб в среде соленостью 16‰ она была признана потенциально опасной, что проявилось в сохранении точки замерзания плазмы на высоком уровне до конца опыта ($-0,72^{\circ}\text{C}$), вялости рыб, потемнения окраски тела, свидетельствующих о скором появлении отходов.

Способность годовиков средней массой 5 г к осморегуляции была высокой, они не давали отхода в черноморской воде соленостью 16‰ в течение пяти суток. Через 12 ч после прямого перевода депрессия плазмы крови возрастала до $-0,82^{\circ}\text{C}$ (превышение пресноводного уровня составляло 34 %), на вторые сутки она снизилась до $-0,68^{\circ}\text{C}$, на четвертые — до $-0,64^{\circ}\text{C}$ (рис. 3).

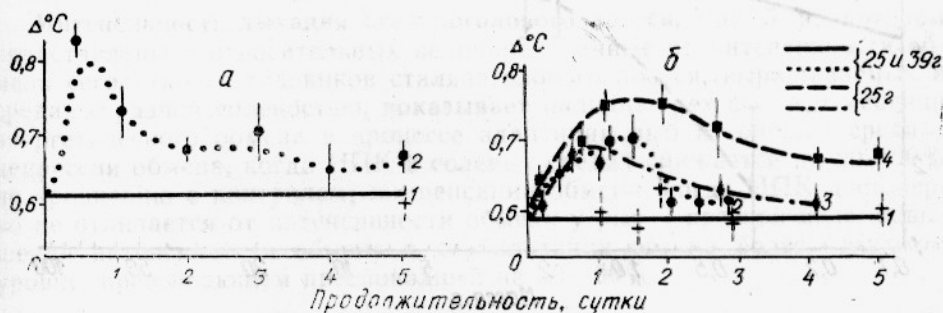


Рис. 3. Динамика депрессии ($-\Delta^{\circ}\text{C}$) плазмы крови годовиков средней массой 5 г (а) и двухлетков средней массой 25 и 39 г (б) стальноголового лосося в средах разной солености (1—0; 2—16—17; 3—20; 4—25‰) (вертикальные линии — доверительные интервалы при $P=0,95$)

Двухлетки средней массой 25 и 39 г за двое суток снизили осмотическое давление плазмы крови в солевых средах 17 и 20‰ до безопасного уровня $-0,61$ — $-0,63^{\circ}\text{C}$. В среде соленостью 25‰ после двухсуточного повышения депрессии плазмы крови до $-0,76^{\circ}\text{C}$ (повышение — 29 %) наблюдается та же тенденция — снижение осмотического давления плазмы крови, однако его нормализация наметилась лишь на пятые сутки. В этой среде 25-граммовые двухлетки продемонстрировали предел своих осморегуляторных возможностей (см. рис. 3).

Изучение осморегуляции молоди стальноголового лосося подтвердило четкую положительную взаимосвязь между выживаемостью рыб и способностью снижать осмотическое давление крови в тех или иных солевых средах. Осморегуляция наблюдается у сеголетков пестряток средней массой 0, 5 г задолго до срока естественной поклатной миграции. С увеличением массы подопытных рыб возрастают солевые нагрузки, с которыми они справляются.

По собственным и литературным данным (рис. 4), была определена зависимость предельно допустимых соленостей среды при переводе рыб из пресной воды в соленую от их массы. Критерием допустимости той или иной среды для рыб каждой весовой категории служили или 95 %-ная выживаемость этих рыб в течение пяти и более суток, или снижение депрессии плазмы крови до безопасного уровня в течение пяти суток пребывания в солевых средах.

Закономерное повышение солевой резистентности молоди при увеличении рыб хорошо аппроксимируется степенной зависимостью, вычисленной по методу наименьших квадратов (Спешиллов, 1977). После обработки данных на ЭВМ зависимость приняла следующий вид:

$$S = 10,83 \cdot W^{0,24},$$

где S — предельно допустимая соленость среды при прямом переводе рыб из пресной воды в соленую, в ‰;

W — средняя масса рыб, г.

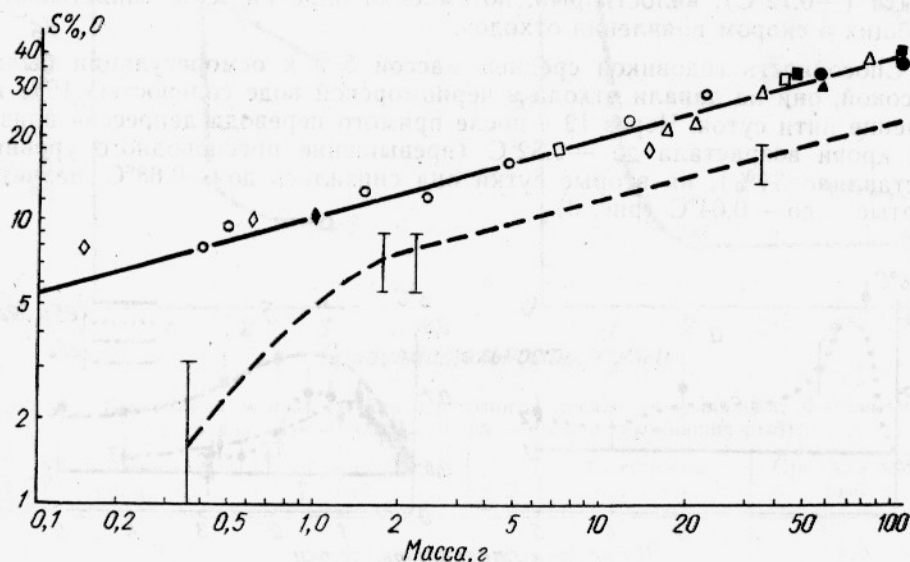


Рис. 4. Предпочитаемые (— — —) и предельно допустимые (—) солености среды при прямом переносе разноразмерной молоди стальноголового лосося и радужной форели. По экспериментальным (□ — Parry, 1960; ○ — Holmes, 1960; ◇ — Landein, 1973; I ○ — данные автора, 1970—1972; △ — Lendless, 1976) и по данным товарного выращивания (■ — Jensen, 1967; ● — Михеев, 1971; ▲ — Takeshi and Andrews, 1972; ◆ — Sanders, 1973).

На рис. 3 в логарифмическом масштабе она выглядит как прямая линия в диапазоне соленостей среды 6—35‰ и диапазоне средней массы рыб 0,15—100 г.

Нанесенные на график данные свидетельствуют об отсутствии существенных различий между солеустойчивостью стальноголового лосося и радужной форели (обозначена светлыми ромбами и черными значками). Данные товарного выращивания форели не всегда дополнялись сведениями о режиме перевода рыб из пресной воды в морскую. Тем не менее, высокая солеустойчивость форели очевидна.

Полученную зависимость можно применять только в марте — мае и сентябре — ноябре, когда в организме рыб повышена активность тиреоидной железы, а также, видимо, остальных звеньев комплекса водно-солевого обмена, а температура воды равна 5—15°C. Известно, что осморегуляторный процесс резко нарушается при температуре ниже плюс 1 и выше плюс 20°C, что вызывает массовую гибель рыб.

При переводе рыб из пресной воды в морскую соответствующей солености следует тщательно сортировать рыб по размерам, использовать рыб нормальной упитанности (коэффициент упитанности по Фульто-ну 0,9—1,2) и выдерживать молодь без кормлений 1—2 суток до перевода.

Поведение молоди стальноголового лосося в условиях солевого градиента

Распределение разноразмерной молоди стальноголового лосося в условиях свободного выбора пресной, солоноватой или черноморской воды после 20-часовой акклимации к условиям градиентного лотка свидетельствует о положительной коррелятивной связи между средней массой рыб и предпочитаемой соленостью среды. На рис. 3 предпочитаемые солености среды для разных по массе групп рыб соединены условно прямой пунктирной линией в пределах от 1,8 до 35 г, которая параллельна линии предельно допустимых соленостей среды при прямом переводе.

Молодь перед пересадкой в среды с высокой соленостью желательно акклимировать в среде с предпочитаемой соленостью.

Энергетический обмен молоди стальноголового лосося и радужной форели в воде разной солености

Интенсивность дыхания стальноголового лосося. Рис. 5, на котором представлены в относительных величинах данные по интенсивности обмена сеголетков и годовиков стальноголового лосося, выращиваемых в средах с разной соленостью, показывает наличие трех фаз в изменении энергетического обмена в процессе адаптации рыб к солевым средам: депрессии обмена, когда ИПК в солевых средах снижается на 20—30% по сравнению с контролем; компенсации обмена, когда ИПК достоверно не отличается от интенсивности обмена у рыб в пресной воде; повышения интенсивности обмена и стабилизации его на более высоком уровне, превышающем пресноводный на 20—30%.

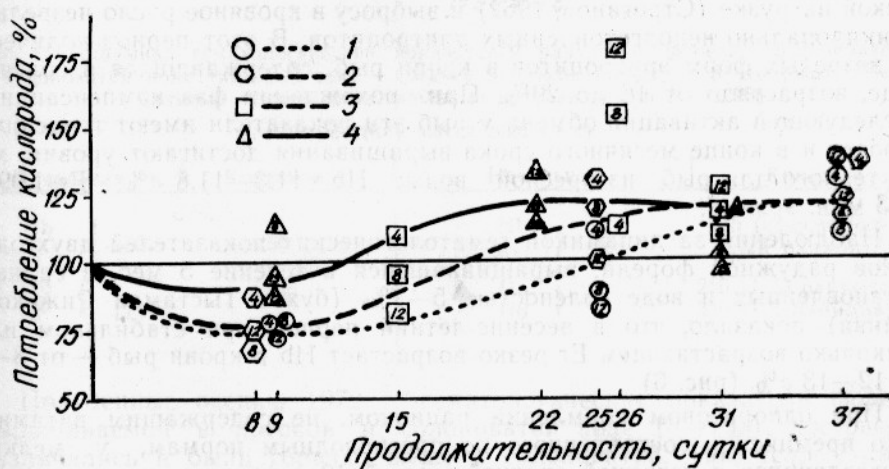


Рис. 5. Относительное потребление кислорода молодью стальноголового лосося в средах разной солености (цифры внутри знаков); интенсивность потребления кислорода (ИПК) в пресной воде принята за 100%:

1 и 2 — сеголетков в лотках массой соответственно 0,25—1,27 и 1,03—6,30 г; 3 — сеголетков массой 2,00—5,25 г в прудах; 4 — годовиков массой 34,7—74,5 г в прудах, каждый знак — среднее значение из 3—8 опытов.

Ход кривых ИПК свидетельствует о том, что период депрессии и компенсации обмена у мелких сеголетков (0,25—1,27 г) — около 20 суток, у крупных сеголетков (1,03—6,30 г) — более двух недель и у годовиков (34,7—74,5 г) — до 10—14 дней. При стабильном оптимальном

температурном режиме (12—15°C) эти фазы, по-видимому, короче. Снижение обмена менее значительно и менее длительно в слабосоленых средах: у сеголетков в среде соленостью 4‰, у годовиков — 8‰.

Отмечено, что при снижении температур воды ИПК у рыб в пресной воде падает резче, чем в соленой (см. показатели ИПК в средах 8 и 12‰ на 26 суток выращивания на рис. 5).

Абсолютные значения ИПК (в мл $O_2/g \cdot ч$) в пресной воде мало отличались от данных, приведенных для лососей и форели Г. В. Винбергом (1956). В зависимости от температуры воды ИПК сеголетков колебалась в течение опытов от 0,180 до 0,453 мл $O_2/g \cdot ч$, у годовиков от 0,142 до 0,280 мл $O_2/g \cdot ч$.

Гематологические показатели молоди стальноголового лосося и радужной форели. Изменения энергетического обмена у молоди в процессе солевой адаптации обусловлены как лабильными приспособлениями, например изменением частоты дыхания, так и глубокой перестройкой морфологических характеристик крови. Частота дыхания годовиков стальноголового лосося при выращивании оказалась более высокой в соленой воде. Если число движений жаберной крышки у рыб в пресной воде повышалось в процессе выращивания от 100 до 116 раз в минуту по мере постепенного повышения температуры среды, то в солевых средах при том же режиме повышения температуры — от 112 до 134 раз в минуту, различия между начальной и конечной частотой дыхания в контроле и опыте (в пресной и соленой воде) оказались достоверными ($P=0,99$).

У годовиков стальноголового лосося в пресной воде концентрация гемоглобина (Hb) и содержание эритроцитов в 1 мм³ крови (Er) начинали повышаться сразу после начала опыта, а в солевых средах в период депрессии обмена — снижались (Hb — с 9,9 до 9,2—9,6 г%) вследствие гемолиза части старых эритроцитов, подвергшихся осмотической нагрузке (Строганов, 1962) и выбросу в кровяное русло незрелых, функционально неподготовленных эритроцитов. В этот период количество незрелых форм эритроцитов в крови рыб, содержащихся в соленой воде, возрастало от 16 до 29%. При прохождении фаз компенсации и последующей активации обмена у рыб эти показатели имеют тенденцию к росту и в конце месячного срока выращивания достигают уровня, характерного для рыб из пресной воды: Hb 11,3—11,8 г%, Er 1,09—1,13 млн. эр./мм³.

Наблюдения за динамикой гематологических показателей двухгодовиков радужной форели, выращивавшейся в течение 5 мес. в садках, установленных в воде соленостью 5—7‰ (бухта Тыстамаа Рижского залива) показало, что в весенне-летний период при стабильном или несколько возрастающем Er резко возрастает Hb в крови рыб — от 8—9 до 12—13 г% (рис. 6).

При одноразовом кормлении рационом, не содержащим витаминного премикса и составленного по пресноводным нормам, у мелких двухгодовиков с исходной средней массой 40 г осенью при температурах 6—7°C Hb достоверно снижается с $10,8 \pm 0,28$ до $9,5 \pm 0,42$ г%. Наоборот, у крупных двухгодовиков с исходной массой 185 г на том же рационе и у мелких годовиков (51 г), получавших при двухразовом кормлении витаминный премикс, Hb сохранилось на высоком «летнем» уровне — 11,1 г%. У мелких двухгодовиков (51 г), получавших 1,25 и 1,5 пресноводной нормы корма с премиксом, Hb в середине октября 1975 г. было соответственно 12,9 и 11,9 г%.

Следовательно, при улучшении кормления осенью концентрация гемоглобина рыб, выращиваемых в солоноватой воде, сохраняется высокой, несмотря на значительное охлаждение воды. В пресной воде у лососевых при понижении температуры этот показатель снижается.

Высокая насыщенность крови гемоглобином поддерживает высокий жизненный тонус и обеспечивает удовлетворительный темп роста даже после резкого осеннего похолодания.

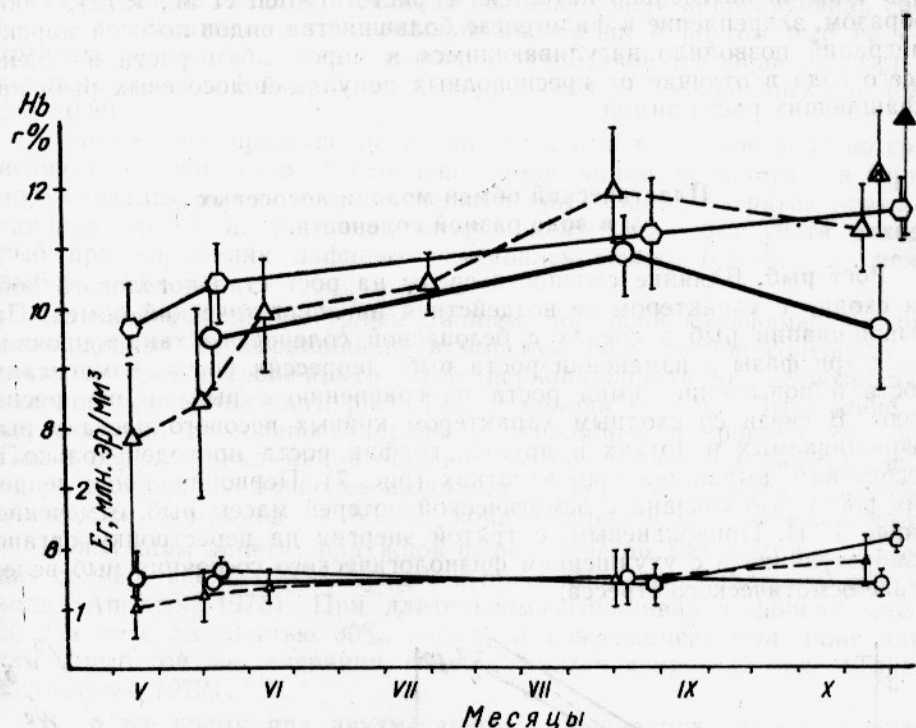


Рис. 6. Динамика гематологических показателей радужной форели, выращиваемой в солоноватой воде (каждый знак — среднее значение пробы из 8—10 рыб). (Вертикальные линии — доверительные интервалы при $P = 0,95$).

Средняя масса рыб (в г)

Начальная		Конечная		Начальная		Конечная	
○	Hb	185	450	△	Hb	51	215 (пресноводный рацион)
○	Eг	175	175	△	Eг	51	216 (1,25 рациона)
○	Hb			▲	Hb	51	350 (1,5 рациона)
○	Eг			△	Hd		

Полученные осенью 1972 г. гематологические показатели форели, выращиваемой в пресной и солоноватой воде (5—7‰), достоверно различались и были гораздо выше в солоноватой. Так, если у двухлетков форели в пресной воде Hb было $7,4 \pm 0,7$ г%, то у форели из садков в солоноватой воде — $8,8 \pm 0,3$ г%; у трехлетков эти цифры были соответственно $9,1 \pm 0,5$ и $10,0 \pm 0,15$ г%. $Eг$ также было осенью достоверно выше у рыб из солоноватой воды (1,1—1,2 млн. эр./мм³ по сравнению с 1,0 млн. эр./мм³ у пресноводных рыб). Статистическая значимость различий по Hb — $P = 0,99$, по $Eг$ для трехлетков — $P = 0,95$, так же, как и для большей части двухлетков.

Данные по динамике красной крови в солоноватой воде в значительной степени способствует пониманию феноменального роста проходных лососевых рыб в морской воде при низких температурах. Это обусловлено тем, что закрепленный в филогенезе проходных лососевых рыб переход в морскую среду обитания связан с адаптацией к

более суровым термическим условиям по сравнению с пресноводной средой в вегетационный период. Так, атлантический лосось летом и зимой нагуливается в интервале поверхностных температур 2,3—9,6°C, при этом он интенсивно питается и растет (Allen et al., 1972). Таким образом, закрепление в филогенезе большинства видов лососей морских миграций позволило нагуливающимся в море рыбам расти в течение всего года в отличие от пресноводных популяций лососевых рыб, прекращающих расти зимой.

Пластический обмен молоди лососевых в воде разной солености

Рост рыб. Влияние солености среды на рост стальноголового лосося сходно с характером ее воздействия на энергетический обмен. При выращивании рыб в средах с безопасной соленостью также проявляются три фазы в изменении роста рыб: депрессия роста; компенсация роста и повышение темпа роста по сравнению с рыбами из пресной воды. В связи со сходным характером кривых весового роста у рыб, выращиваемых в лотках и прудах, график роста приведен только по сеголеткам, выращиваемым в лотках (рис. 7). Первоначальная депрессия роста рыб связана с осмотической потерей массы рыб, отмеченной ранее Т. И. Привольным, с тратой энергии на перестройку органов осморегуляции и с ухудшением физиологического состояния рыб вследствие осмотического стресса.

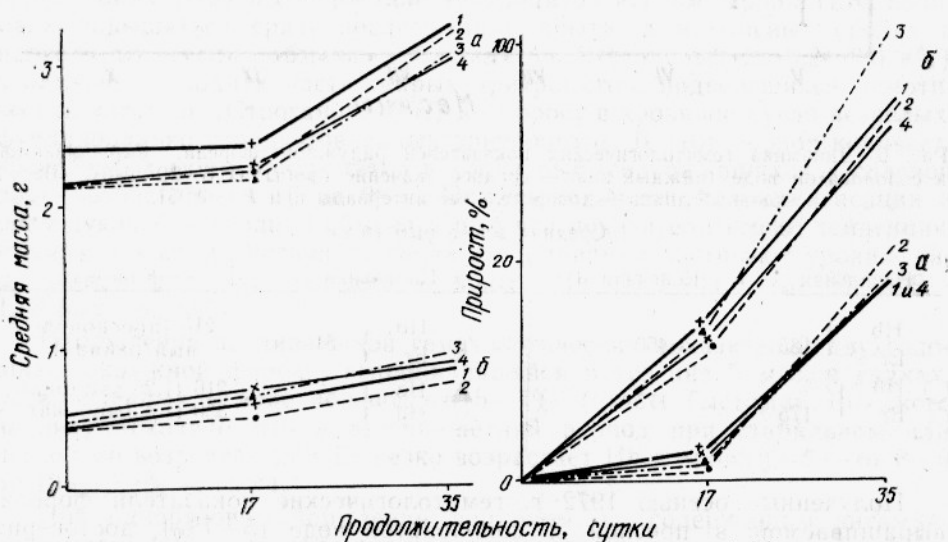


Рис. 7. Рост сеголетков стальноголового лосося в воде разной солености (1—0; 2—4; 3—8; 4—12‰) осенью 1970 г.:
а — крупные; б — мелкие сеголетки

Последующие фазы компенсации и активизации пластического обмена на более высоком, чем в пресной воде, уровне, свидетельствуют о завершении адаптивной перестройки органов осморегуляции. Компенсация роста в соленой воде наблюдалась уже через одну (годовики) или две (сеголетки) недели после перевода в нее рыб из пресной воды.

В средах соленостью 4 и 8‰ у сеголетков стальноголового лосося прирост в конце выращивания оказался на 10—18% выше, чем в пресной воде, у годовиков из сред соленостью 12 и 15‰ — соответственно

на 12 и 22%. В ряде солевых сред к концу сроков выращивания рыбы в связи с существенным снижением темпа роста в период депрессии лишь догоняли в росте контрольных рыб.

Установлена средняя и сильная положительная коррелятивная связь между интенсивностью потребления кислорода и ростом рыб во всех трех экспериментах по выращиванию сеголетков и годовиков стальноголового лосося. Коэффициенты корреляции (r) колебались от +0,67 до +0,89.

Значительное превышение темпа роста рыб в соленой воде по сравнению с пресной было обусловлено возрастанием их аппетита в период нормализации обмена и в дальнейшем при сходных затратах корма на единицу прироста. Кормовой коэффициент (КК) без учета отходов рыб при кормлении дафниями колебался между 8,4—9,1, а свежей рыбой — 4,6—5,0.

По нашим и литературным данным, кормовой коэффициент у рыб, переведенных на выращивание в морскую воду разной солености, зависит от срока, прошедшего после периода адаптации, от возраста и видовой принадлежности рыб. Так, у молоди кижуча потребление пищи зависело от солености среды и изменялось в процессе ее роста. После периода акклимации пищевая активность и использование пищи на рост оказались наиболее высокими в средах соленостью 5 и 10‰ и снижались в пресной и более концентрированных солевых средах.

Наилучшим аппетит радужной форели массой 100—150 г был в средах соленостью 15—28‰, хуже — в пресной и неразбавленной морской воде (Анопин, 1975). При длительном выращивании форели массой 60 г в воде соленостью 30‰ кормовой коэффициент был даже ниже, чем у рыб той же генерации, содержащихся в пресной воде (Takeshi & Andrews, 1972).

В то же время при двухмесячном выращивании годовиков атлантического лосося массой 20—30 г в морской неразбавленной воде эффективность использования пищи на рост была почти такой же, как в пресной, или слегка повышенной (Shaw et al., 1975). Это свидетельствует о том, что у рыб с ярко выраженной смолтификацией (атлантический лосось, кижуч) полная адаптация к морской воде зависит от оптимизации многих абиотических факторов среды (температуры, длительности светового дня и др.) и слаженности работы нейро-эндокринной и осморегуляторной систем и т. д. Поэтому эффективность усвоения пищи у них, видимо, повышается в морской воде несколько позже. Во всяком случае, то что по истечении месячного срока после ската молоди лососей (кеты) тиреотропная функция гипофиза снижалась, а самототропная доминировала не только у неполовозрелых, но и у созревающих рыб (Nagahama, 1973), может косвенно свидетельствовать об активизации пластического обмена и улучшения использования пищи на рост в морской воде.

Это обуславливает необходимость улучшения кормления рыб, выращиваемых в морской воде. Опыт, проведенный в бухте Тыстамаа показал, что увеличение пресноводной нормы в полтора раза обеспечивает прирост в 1,8 раза больший, чем при скармливании одинарной нормы. Так, если контрольные рыбы за лето выросли от 51 до 215 г, то получавшие полуторную норму — до 350 г. Отходы составили соответственно 23 и 6%.

Скорость смолтификации. Соленость среды оказалась одним из действенных факторов, влияющих на ускорение процесса серебрения рыб как свойства, способствующего повышению выживаемости их (за счет маскировки) в морской среде. Установлено, что в средах разной солености серебрение рыб проходит активнее, чем в пресной воде: если в контроле (пресная вода) оно наблюдалось у 47,3 сеголетков и 64,7%

годовиков стальноголового лосося, то в соленой воде соответственно 93—96 у сеголетков и 90—100% — у годовиков (Спешилов, 1974).

Годовики радужной форели в бухте Тыстамаа также серебрились в течение месяца, после чего рыб с заметными крупными пятнами по бокам тела осталось всего шесть (6%).

ВЫВОДЫ

1. Молодь стальноголового лосося и радужной форели можно переводить на выращивание в соленую воду задолго до завершения процесса смолтификации. Использовать морскую воду в качестве природного стимулятора и энергетического обмена и роста следует с учетом адаптационных возможностей разных размерно-возрастных групп рыб.

2. Закономерное повышение солеустойчивости молоди стальноголового лосося и радужной форели при увеличении массы рыб хорошо аппроксимируется степенной зависимостью:

$$S = 10,83 \cdot W^{0,24},$$

где S — предельно допустимая соленость среды при прямом переводе рыб из пресной воды в соленую, ‰;

W — средняя масса рыб, г.

Зависимость применима для температурного диапазона 5—15°C (весна и осень).

3. Существует положительная взаимосвязь между средней массой молоди стальноголового лосося и предпочитаемой соленостью среды, которая ниже предельно допустимой для той или иной массы рыб на 3—6‰.

4. Оптимальны для выращивания рыб, по-видимому, предельно допустимые солености среды при прямом переводе рыб. Поэтому по мере роста рыб ее необходимо повышать, применяя приведенную зависимость. Желательно, однако, акклиматизировать рыб в среде с предпочитаемой соленостью 7—10 ‰, после чего переводить их в среду с предельно допустимой солевой концентрацией и в дальнейшем повышать ее по мере роста рыб.

5. После перевода рыб в среды с соленостями, не превышающими предельно допустимые, акклиматизация проходит через фазы депрессии энергетического и пластического обмена, адаптивной компенсации обмена и стабилизации на более высоком, чем в пресной воде, уровне. Энергетический и пластический обмен понижены в течение 1—3 недель после перевода в зависимости от солености и навески рыб. Отклонения интенсивности потребления кислорода составляли 20—30% как при снижении, так и при повышении обмена.

6. Прирост к концу 31—35-суточного выращивания в средах соленостью 4 и 8‰ у сеголетков стальноголового лосося был выше, чем у рыб из пресной воды на 10 и 18%, и в средах 12 и 15‰ у годовиков соответственно на 12 и 22%. Установлена положительная связь между интенсивностью потребления кислорода и темпом роста рыб.

7. Изменения энергетического обмена у молоди стальноголового лосося при солевой акклиматизации обусловлены возрастанием частоты дыхательных движений (жаберной крышки) и изменениями картины красной крови, нормализующейся при прохождении фаз компенсации и активации обмена.

8. Достоверные различия в темпе роста и физиологическом состоянии радужной форели, выращиваемой в пресной и морской воде, а также на обычных пресноводных и обогащенных рационах свидетельствуют о выгоде высокоинтенсивной культуры лососевых рыб, выращиваемых в морских садках.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Акулин В., Бакштанский Э. Л., Яржомбек А. А. Изменение обмена веществ у лососей при изменении солености воды. Сб. научн.-техн. инф. ВНИРО, 1963, вып. 14, с.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Бел. ГУ, Минск, 1956, 253 с.
- Гинецинский А. Г., Васильева В. Ф., Закс М. Г., Наточкин Ю. В., Соколова М. Методы исследования осморегуляции системы рыб. Руководство по метод. исслед. физиологии рыб. М., Изд. АН СССР, 1962, 204—215 с.
- Канидеев А. Н. Методы качественной оценки молоди рыб по составу крови. Сб. ВНИИПРХ, № 5, 1970, с. 236—267.
- Карпевич А. Ф. Выносливость рыб и беспозвоночных при изменении солености среды и методики ее определения. Тр. Карадаг. биол. ст. АН УССР, 1960, вып. 16, с.
- Кичагов А. Выращивание ручьевой форели в море. «Рыбн. хоз-во», 1934, № 4, с. 35—36.
- Никифоров Н. Д. Влияние солености среды на газовый обмен и выживаемость молодой семги. Труды ВНИОРХ, 1959, т. XLVIII; с. 108—121.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Изд. Сиб. отд. АН ССР. Новосибирск, 1961.
- Привольнев Т. И. Определение температуры замерзания сыворотки крови микроэлектротермометром. Рук. по метод. исслед. физиол. рыб. Изд. АН СССР, М., 1962, с. 216—221.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. Изд. МГУ, 1962, 443 с.
- Спешиллов Л. И. Морское товарное выращивание рыб. Современное сост. и зарубежный опыт в области марикультуры. Гл. 5. ЦНИИТЭИРХ, М., 1976, с. 26—42.
- Спешиллов Л. И. Условия перевода молоди лососевых из пресной воды в соленую. «Рыбн. хоз-во», 1977, № 8, с. 22—26.
- Аноним. Pan-size salmon. A romantic beginning. Pas. North Sea, 1972, v. 5, N 1, 3—8, 12, 13 pp.
- Allen, K. R., Saunders P. F., Elson P. P. Marine growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Northwest Atlantic. J. Fish. Res. Bd. Can., 1972, v. 29, N 10, p. 1373—1380.
- Nagahama, Y. Histo-physiological studies on the pituitary gland of some teleost fishes, with special reference to the classification of hormone-producing cells in the adenohypophysis. Mem Fac. Fish. Hok. Univ., 1973, v 21, N 1, p. 1—63.
- Canagaratnam, P. Growth of fishes in different salinities. J. Fish. Res. Bd. Can. 1959, 16, (1).
- Mahnken, T. Novotny, A. S., Joyner, T. Salmon mariculture potential assessed. Amer. Fish. Farm., 1970, 2 (1), 12—15 pp.
- Shaw, H. M., Saunders, R. L., Hall, H. C. Environmental salinity: its failure to influence growth of Atlantic salmon *Salmo salar* L. J. Fish. Res. Bd. Can. 1975, v. 32, N 10.
- Takeshi Murai, Games W. Andrews. Growth and food conversion of rainbow trout reared in brackish and fresh water. Fish. Bull., 1972, v. N 4, 1293—1295 pp.

The physiological aspects of salmonids reared in marine water

Speshilov L. I.

SUMMARY

The osmoregulation, energy and plastic metabolism were studied when the young of steelhead and rainbow trout were transferred from fresh water to marine water. They may be transferred there much earlier before they are developed into smolts. A positive relationship between the mean weight of fish and a preferable salinity is ascertained.

The acclimation of the young to marine water passes through several phases: depression of the energy and plastic metabolism, adaptive compensation of metabolism and stabilization of the metabolic rate on a higher level than in fresh water. Deviations in the intensity of oxygen consumption were 20—30% both at a lower and higher metabolic rates.

The increments of one-summer-olds reared in the waters with the salinity of 4 and 8‰ for 31—35 days were higher by 10 and 18%, respectively. The increments of yearlings reared at the salinities of 12 and 15‰ were higher by 12 and 22%.