

УДК 597.553.2:597-11:697-14

ПРЕДНЕРЕСТОВЫЕ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ У ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ ПРИ СМЕНЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

А.Е. Микулин (МГТА), О.Ф. Гриценко, Б.П. Смирнов, Е.В. Микодина (ВНИРО),
В.Я. Любаев (ООО «Салмо»), Т.Н. Любаева (Сахалинрыбвод),
О.Н. Зайченко (Охотский ЛРЗ)

Известно, что в реках у ряда видов лососевых рыб появляются преднерестовые изменения, такие как возникновение брачной окраски [Крашенинников, 1755 — цит. по Абрамову, 1953], утолщение кожных покровов, появление горба [Jordan, Everman, 1896], а также искривление челюстей и увеличение на них зубов [Чернавин, 1918, 1921; Davidson, Shostrom, 1936; Берг, 1948; Соин, 1954а, б; Смирнов, 1959, 1975].

Существуют различные взгляды на целесообразность таких преобразований. По мнению одних авторов, искривление челюстей не носит приспособительного характера [Чернавин, 1921], является атавизмом, патологией или возникает в процессе прекращения питания лососей. Известно, что такой процесс прекращения питания характерен в основном для представителей рода Дальневосточных лососей — *Oncorhynchus*, размножающихся один раз в жизни. Следует, однако, отметить, что в преднерестовый период многие рыбы других систематических групп прекращают питаться, тем не менее это не приводит к искривлению их челюстей [Никольский, 1971, 1974а, б]. По мнению других исследователей, такие преобразования челюстей носят приспособительный характер и вкупе с формированием «горба» обеспечивают лососям определенные гидродинамические характеристики [Алеев, 1963а, б, 1968; Кудряшов, 1969; Матюхин, 1973].

Распространено мнение, что утолщение кожи лососей является преднерестовым изменением, необходимым для расчистки нерестового участка и копания галечникового грунта при строительстве нерестового бугра [Абрамов, 1953]. В.В. Абрамов указывает на то обстоятельство, что лососевые рыбы со слабо выраженным таким брачным нарядом, хотя и достигают нерестилищ, гибнут, не оставляя потомства. Можно предположить, что искривление челюстей и увеличение на них зубов (кожного происхождения) являются признаками, генетически сцепленными с утолщением кожных покровов, а само искривление челюстей — турнирное вооружение в период нереста [Никольский, 1974а; Pacific Salmon..., 1991]. Однако искривление челюстей характерно далеко не для всех лососевых рыб, строящих нерестовые бугры. Как известно, у самцов тихоокеанских лососей наиболее выражены утолщение кожи и мощное искривление челюстей, в то время как гнезда строят самки. Более того, остается не доказанной генетическая сцепленность утолщения кожи и увеличения зубов на челюстях, а также искривление последних. Нет достоверных данных и о преимуществе искривленных челюстей в турнирных боях не только для большинства видов лососевых рыб, но и для представителей рода *Oncorhynchus*.

Что касается способности лососей выпрыгивать из воды, то Р.С. Семко [1954] считал, что при небольшой глубине нерестовых рек и избыточном заполнении их производителями дальневосточных лососей, в воде возникает дефицит

кислорода, что и вынуждает этих рыб выпрыгивать из воды для захвата кислорода из атмосферы.

В настоящей статье рассматривается значение прыжков из воды и искривления челюстей у лососей рода *Oncorhynchus* в связи с особенностями их жизненного цикла, т.е. с необходимостью перехода этих рыб в преднерестовый период из морской воды в пресную.

Результаты и обсуждение. У дальневосточных лососей преднерестовые изменения появляются постепенно. Например, кета и кижуч появляются в прибрежных водах, имея пелагическую окраску с начальными признаками ее изменения в виде нечетко выраженных поперечных полос сероватого цвета. Форма тела и челюстей нормальная (рис. 1, А, В).

Изучение особенностей поведения кеты в период ее нерестового хода из залива Мордвинова в реки, впадающие в озеро Тунайча острова Сахалин, показало, что в морской воде (33‰) залива Мордвинова среди производителей кеты совершают прыжки единичные экземпляры, не более 0,05% от числа рыб в косяке в минуту. В это время их челюсти еще не искривлены и имеют нормальную форму, кожа не утолщена, чешуя снимается довольно легко.

Известно, что наполнение плавательного пузыря газами у лососей происходит путем заглатывания воздуха [Аминева, Яржомбек, 1984]. Мы считаем, что подъем рыб к поверхности воды позволяет лососям облегчить захват воздуха для заполнения им плавательного пузыря, что обеспечивает большую плавучесть рыб в менее плотной пресноводной или опресненной среде. При этом, собственно выпрыгивание из воды облегчает им не только захватывание воздуха, но и заполнение им плавательного пузыря.

При заходе из моря в солоноватые воды пролива Красноармейский озера Тунайча частота выпрыгиваний кеты из воды существенно увеличивается. Так, на отрезке пролива в 25 м из 11–12 тыс. экз., прошедших через этот участок пролива в час, совершают прыжки 1,5 тыс. экз. То есть, за время прохода через подверженный приливно-отливным течениям пролив длиной в 3 км каждый производитель совершает не менее 15 прыжков из воды. При этом над поверхностью воды появляется верхняя часть головы или вся верхняя часть тела со спинным плавником. Это характерно в основном для тех рыб, у которых начался процесс искривления челюстей. Броски над поверхностью воды отмечаются реже и более характерны для рыб с еще не искривленными челюстями.

В удаленной от моря части пролива, в зоне слабого влияния приливно-отливных течений или его отсутствия, поднимаются к поверхности не более 25–30 экз. кеты в минуту из 300–400 экз. косяка, т.е. 6–10%. В это время у самцов кеты заметно искривлены челюсти.

На участке озера Тунайча с соленостью 3 ‰, через которое кета проходит до устьев рек расстояние длиной в 5–25 км, она уже почти не совершает прыжков. Однако рыбы периодически поднимаются к поверхности, выставляя над водой перпендикулярно вверх только сильно искривленную верхнюю челюсть.

Перед устьями рек в зоне распреснения озера и в их нижних течениях кета держится у самой поверхности воды, выставляя над поверхностью верхнюю часть головы и всю верхнюю часть тела со спинным плавником, реже совершая при испуге прыжки из воды.

Таким образом, наиболее интенсивно кета выпрыгивает из воды на участках миграции с резким изменением солености.

Следует отметить, что на протяжении всего наблюдаемого нами миграционного пути из моря в речку Ударница через озеро Тунайча кета не сталкивалась с какими-либо препятствиями на своем пути, однако прыжки совершала. Следовательно, у дальневосточных лососей одной из первых физиологических адаптаций при переходе из морской среды обитания в пресную является выпрыгивание из воды, представляющее собой приспособление, связанное главным образом с необходимостью приобретения положительной плавучести при переходе их из более плотной среды в менее плотную. Параллельно с этим происходит искривление челюстей, что облегчает захват воздуха. Таким образом, преодоление препятствий в реках за счет прыжков, видимо, возникло вторично и развилось в ре-

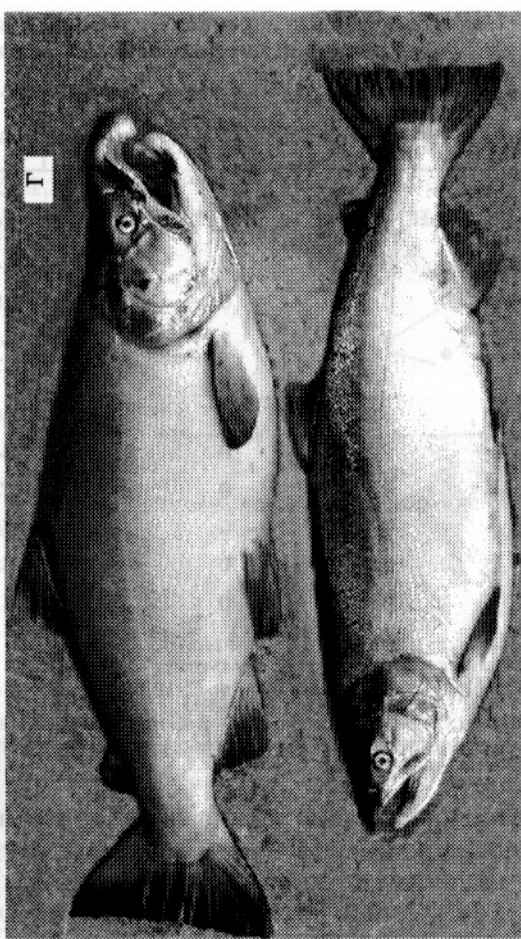
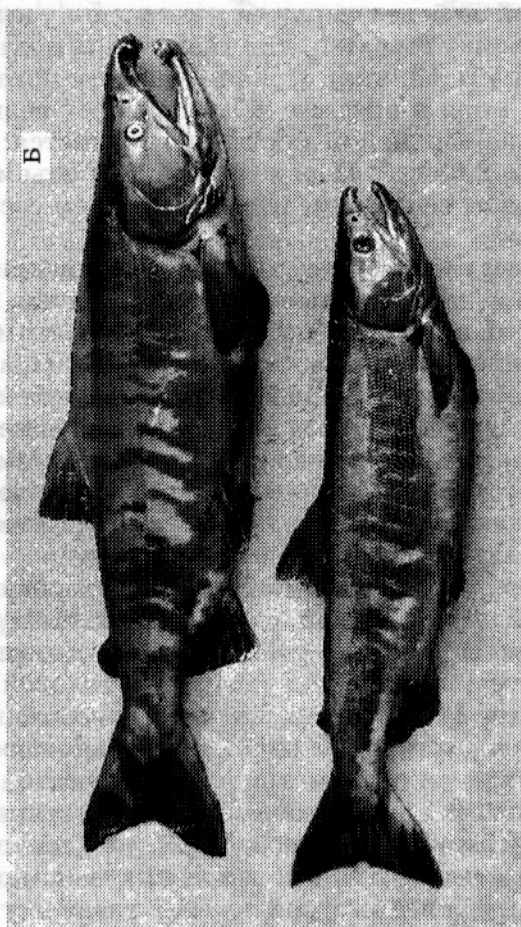
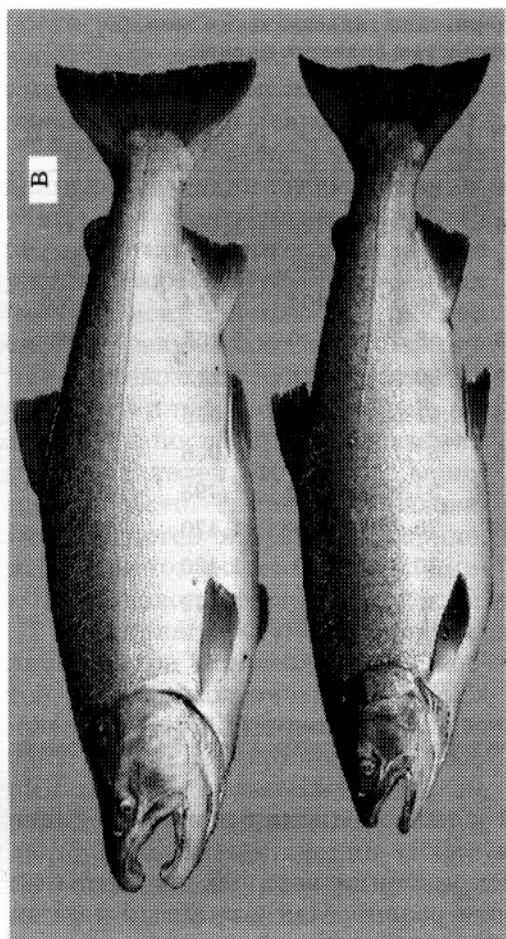
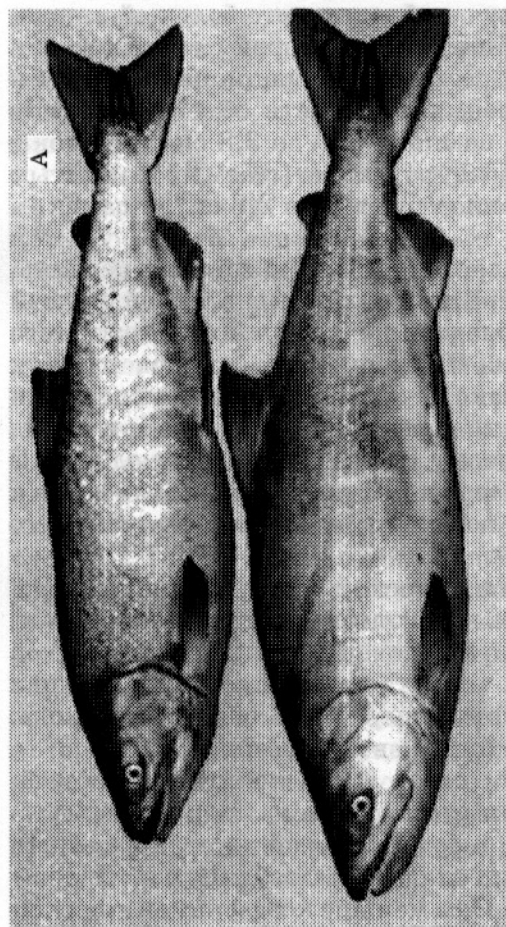


Рис. 1. Изменение формы челюстей у кеты (А, Б) и кижуча (В, Г) в начале (А, В) и в конце (Б, Г) анадромной миграции

**Размерно-весовые и физиологические характеристики тихоокеанских лососей
с различной морфологической выраженностью брачного наряда**

Вид	Искривление челюстей, баллы	Горбатость, баллы	Пол	L _с , см	l, см	Q, г	K _Ф *	Жирность мышц, %**
Кета	4	1	♂	73,1	68,2	4305	1,102	3,9
Кета	1	0	♀	69,6	64,7	3728	1,106	4,4
Горбуша	3	2	♂	54,4	50,9	1838	1,142	3,6–7,1
Горбуша	0	0	♀	49,7	46,6	1404	1,144	4,0–5,3
Нерка	3	2	♂	61,5	58,3	2710	1,165	до 9
Нерка	0	0	♀	61,9	58,0	2875	1,212	до 9
Кижуч	5	0	♂	66,3	61,5	3194	1,096	6–9
Кижуч	2	0	♀	64,6	57,7	2712	1,006	6–9
Чавыча	2	0	♂	72	54,0	5200	1,393	10–13
Чавыча	0	0	♀	100,3	75,2	14833	1,470	10–13
Сима	2	0	♂	38,7	36,5	820	1,420	13,6
Сима	0	0	♀	41,5	39,1	1031	1,442	13,6

* Коэффициент упитанности по Фультону.

** — по Быкову и др. [Справочник по..., 1998].

Примечания: Степень искривления челюстей на момент нереста: 0 — нет искривления; 1–5 различная степень искривления. Степень выраженности горба на момент нереста: 0 — нет горба; 1 — горб слабо выражен; 2 — горб сильно выражен.

зультате морфофизиологических адаптаций у тихоокеанских лососей к смене плотностных характеристик среды обитания.

У дальневосточных лососей, помимо искривления верхней челюсти (см. рис. 1,Б, Г), в передней части ротовой полости развивается кожистый карман (см. рис. 1,Б). Он более развит у самцов, чем у самок. Среди дальневосточных лососей он более выражен у кеты, чем у кижуча, обладающего большей жирностью, или у горбуши, для увеличения подъемной силы которой у самцов возникает горб (таблица). Причем, вначале преднерестового миграционного пути кеты из моря в пресные воды по мере увеличения лошалости объем кожистого кармана верхней челюсти увеличивается: у самцов с 2,0 до 3,8 см³, у самок с 1,48 до 2,03 см³. Перед устьями рек объем воздуха, захватываемый кожистым карманом верхней челюсти, в среднем составляет у самцов 2,8 см³, у самок — 1,76 см³.

Следует отметить, что у лососей искривляется не только верхняя челюсть, но и, в меньшей степени, нижняя. Причем, передний край искривленной нижней челюсти при закрытой ротовой полости попадает на поверхность кожистого мешка верхней челюсти, при этом оставшаяся внутренняя полость поверхности верхней челюсти полностью заполняется языком, что обеспечивает выдавливание захваченного воздуха из кожистого мешка через глотку в пищевод и далее, в плавательный пузырь. Подтверждением этому служат наши наблюдения: в слабо текучей воде пролива и стоячей воде озера кета, постоянно поднимаясь к поверхности воды, захватывает и прогоняет воздух через жабры, выпуская его пузырьки из-под жаберных крышек.

При пересадке производителей горбуши из морской воды в бассейны с проточной пресной водой, в которых поверхность воды отделена от рыб сеткой, самцы в течение нескольких дней пытались достичь поверхности. Через 5–7 дней они стали плавать под углом в 45° головой к поверхности, далее легли на дно и погибли. У некоторых из них в плавательном пузыре была обнаружена вода. Самки же остались живы и нормально перемещались по бассейну.

Более сильное искривление челюстей у самцов дальневосточных лососей, видимо, связано с их большими энергетическими затратами в процессе нерестовой миграции [Строганов, 1962], чем у самок, и более быстрой потерей жирности в силу меньшего запаса жира в их мышцах и гонадах (см. таблицу), а, следовательно, и более быстрой потерей плавучести. Чем меньше коэффициент упитан-

ности у различных видов дальневосточных лососей, тем сильнее выражены брачные изменения челюстей, особенно у самцов (рис. 2).

Следует отметить, что по мере дальнейшего удлинения и искривления челюстей (см. рис. 1, Б, Г) размеры кожного кармана не увеличиваются. Зубы на передних концах искривленных челюстей сильно увеличиваются, что приводит к невозможности смыкания челюстей и питания этих рыб, а в итоге — к посленерестовой гибели производителей, то есть к моноцикличности. Такие преобразования челюстей в брачном наряде, несомненно, должны иметь какой-то биологический смысл.

Мы полагаем, что именно усиливающееся искривление челюстей у дальневосточных лососей в преднерестовый период обеспечивает однонаправленность движения их против течения вверх по реке к местам нереста. Вероятно, дальнейшее искривление челюстей и увеличение размера зубов на них у лососей вызывает затруднение дыхания, приводя к необходимости постоянного движения в стоячей воде или к расположению тела головой против течения и, в конечном счете, — движению против течения.

Нами отмечено, что в устье реки Ударница при концентрации кеты у берега отцеживающими орудиями лова, когда ее подвижность резко ограничена, рыба вскоре гибнет. Ее окраска быстро блекнет вследствие контракции меланофоров кожи при гибели от асфиксии [Микулин, 2000]. Эти наблюдения подтверждают высокую чувствительность дальневосточных лососей к недостатку кислорода при ограничении их двигательной активности.

Более выраженные искривление челюстей и увеличение размеров зубов на них наблюдаются у самцов дальневосточных лососей, чем у самок, что объясняет их более быстрое перемещение к местам нереста и более раннее достижение последних. Так, мечение производителей кеты в проливе Красноармейский озера Тунайча показало, что при соотношении самцов и самок в проливе на 2 сентября 51 и 49% соответственно (9 сентября обоих полов по 50%) через озеро к устью реки Ударница (путь в 25 км) первые самцы подошли через 6 сут, а самки — только через 16 дней.

Конечно, сложно представить с позиций дарвинизма, основной принцип которого: «выживает сильнейший», что происходит отбор на угнетение функций дыхания. С другой стороны, у дальневосточных лососей в процессе нерестовой миграции происходят редукция функции пищеварительного тракта, необратимые изменения в жаберно-челюстном аппарате, а в конечном счете — посленерестовая гибель. Все эти преобразования выгодны для процветания популяции в целом.

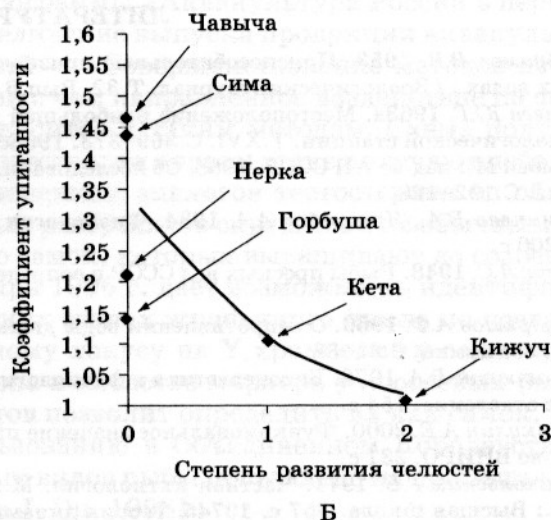
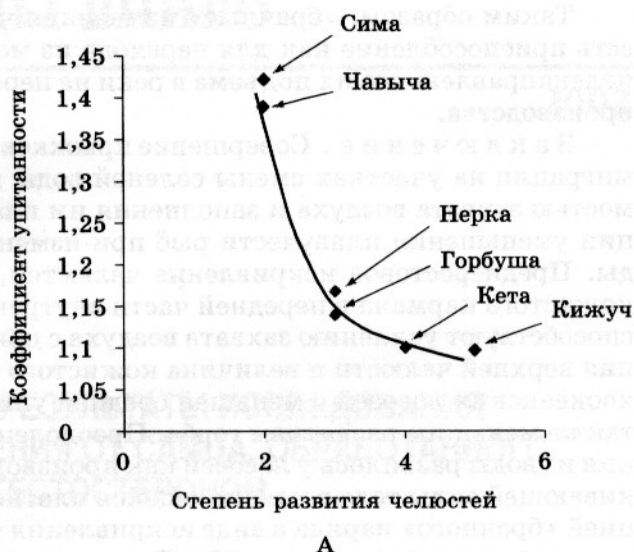


Рис. 2. Связь между степенью развития челюстей и коэффициентом упитанности у самцов (А) и самок (Б) разных видов лососевых рыб

Таким образом, «брачные» изменения челюстей дальневосточных лососей есть приспособление как для перехода из морской среды в пресную, так и для целенаправленного их подъема в реки на нерестилища с целью обеспечения воспроизводства.

З а к л ю ч е н и е . Совершение прыжков из воды в процессе преднерестовой миграции на участках смены соленой воды на пресную обусловлено необходимостью захвата воздуха и заполнения им плавательного пузыря для компенсации уменьшения плавучести рыб при изменении плотности окружающей среды. Преднерестовое искривление челюстей, особенно верхней, и образование кожного кармана в передней части внутренней поверхности верхней челюсти способствуют усилению захвата воздуха с поверхности воды. Степень искривления верхней челюсти и величина кожного кармана на ней больше у видов тихоокеанских лососей с меньшей средней упитанностью и жирностью тканей, а также меньшим развитием горба. Преодоление препятствий путем выпрыгивания из воды развилось у лососей как производное механизма увеличения выталкивающей силы тела в изменяющейся плотности среды. Дополнительной функцией «брачного» наряда в виде искривления челюстей является целенаправленное перемещение производителей в верховья рек к местам нереста.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов В.В. 1953. Приспособительные признаки взрослых лососей рода *Oncorhynchus* в пресных водах // Зоологический журнал. Т.32. Вып.6. С.1198–1210.
- Алеев Ю.Г. 1963а. Местоположение наибольшей высоты тела у рыб // Труды Севастопольской биологической станции. Т.ХVI. С.369–373. 1963б. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: изд-во АН СССР. 1968. Об исследованиях по функциональной морфологии рыб // Бионика. С.192–198.
- Аминева В.А., Яржомбек А.А. 1984. Физиология рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 200 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т.1. М.-Л.: изд-во АН СССР. 466 с.
- Кудряшов А.Ф. 1969. О сопротивлении воды движению рыб // Биология моря. Вып.16. Киев: Наукова думка. С.21–38.
- Матюхин В.А. 1973. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 154 с.
- Микулин А.Е. 2000. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. М.: изд-во ВНИРО. 231 с.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высшая школа. 471 с. 1974а. Экология рыб. М.: Высшая школа. 357 с. 1974б. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность. 447 с.
- Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение // Известия ТИНРО. Т.41. С.3–109.
- Смирнов А.И. 1959. Функциональное значение преднерестовых изменений покровов лососей // Зоологический журнал. Т.38. Вып.5. С.734–744. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во Московского университета. 335 с.
- Соин С.Г. 1954а. Закономерности развития летней кеты, горбуши, симы // Труды совещания по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. Вып.4. М.: Изд-во АН СССР. С.144–155. 1954б. Изучение дальневосточных лососевых рыб // Вестник МГУ. Сер. Физико-математические и естественные науки. №2. С.143–145.
- Справочник по химическому составу и технологическим свойствам морских и океанических рыб. 1998. Составители: Быков В.П., Ионас Г.П., Головова Г.Н. и др. М.: изд-во ВНИРО. С.137–138.
- Строганов Н.С. 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во Московского университета. Т.1. 444 с.
- Чернавин В.В. 1918. Брачные изменения скелета у лососей // Известия отделения рыбоводства и научно-промысловых исследований. Вып.1. 1921. Происхождение брачного наряда у лососей // Журнал Петроградского агрономического института. С.3–4.
- Pacific salmon life history, 1991 // UBC Press, Vancouver, Ed. C. Groot, L. Margolis. 564 p.
- Davidson F., Shostrom O. 1936. Physical and chemical changes in the pink salmon during the spawning migration // Bur. Fisher. Rep. N.33.
- Jordan D.S., Evermann B.W. 1896–1900. The fishes of North and Middle America: descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the water of North America north of the isthmus of Panama // Smithsonian Inst. U.S.Nat.Mus. Bull. U. S. Nat. Mus. N.47. V.1–4.