

УДК 597.553.2.591.1.639.3

АДАПТАЦИЯ К ЕСТЕСТВЕННЫМ УСЛОВИЯМ ИСКУССТВЕННО ВЫРАЩЕННЫХ ГОДОВИКОВ СЁМГИ *SALMO SALAR* (SALMONIDAE)

© 2017 г. М. Ю. Алексеев*, А. М. Николаев, А. В. Зубченко

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии — ПИНРО, Мурманск

*E-mail: mal@pinro.ru

Поступила в редакцию 15.02.2016 г.

Исследован процесс адаптации к естественным условиям годовиков атлантического лосося (сёмги) *Salmo salar*, выращенных в условиях Умбского рыбоводного завода, в течение одного года после выпуска в реку. Существенные отличия заводской молоди от диких сверстников, выявленные по ряду морфофизиологических показателей непосредственно перед выпуском в реку и спустя 1 мес., постепенно сокращаются. Через 4 мес. нормализуются показатели упитанности, индекса печени и содержания полостного жира; через 13 мес. — остальные исследованные показатели (концентрация гемоглобина, индексы сердца, жабр и грудных плавников). Поведенческие реакции заводской и дикой молоди в течение всего периода наблюдений различаются, т.е. приобретённые в заводских условиях навыки поведения в большей степени влияют на выживание молоди в естественной среде, чем недостатки физического развития.

Ключевые слова: атлантический лосось *Salmo salar*, адаптация, domestикация, индексы органов, искусственное воспроизводство, питание, поведение, р. Умба.

DOI: 10.7868/S0042875217050010

Адаптация выращенной в условиях рыбоводного завода молоди атлантического лосося (сёмги) *Salmo salar* к естественным условиям — многофакторный процесс, включающий изменения морфологических и физиологических характеристик, распределение по выростному участку, формирование территориального и пищевого поведения, становление плавательных способностей, адекватных речным условиям. В период выращивания молоди в условиях рыбоводного завода у неё вырабатываются и закрепляются специфические отклонения в развитии, а также поведенческие реакции, существенно, а с определённого момента необратимо отличающие её от диких сверстников. К сожалению, исследования адаптации заводской молоди сёмги к естественной среде малочисленны. Поиск зарубежных источников, освещающих этот вопрос, не дал результата. В отечественной литературе те или иные проявления domestикации описаны применительно к молоди атлантического лосося, выпускаемой в 3-летнем возрасте (Шустов, 1983; Черницкий, Лоевко, 1990; Алексеев и др., 2007; Орлов, 2007). В то же время в 2006 г. рыбноводные заводы Мурманской области перешли на выпуск молоди в возрасте годовика, пытаясь минимизировать заметные недостатки развития, наблюдаемые при выращивании молоди до 3-летнего возраста. Кроме этого, ранний выпуск, осуществляемый в апреле под лёд, делает доступными уда-

лённые выростные участки, где естественное воспроизводство сёмги подорвано.

Переход на выпуск годовалой молоди потребовал изучения процесса её адаптации к естественным условиям. Исследования, проведённые в рамках мониторинга состояния воспроизводства лосося в реках Кольского п-ова, позволили выявить ряд важных аспектов адаптации заводской молоди и в какой-то мере понять, в каком возрасте её следует выпускать, чтобы к началу катадромной миграции по своим физиологическим показателям и поведенческим реакциям она была близка к дикой молоди.

Цель работы — провести сравнительный анализ молоди сёмги одной генерации естественного и искусственного происхождения по ряду показателей (морфофизиологическим индексам, интенсивности питания, поведенческим реакциям) и изучить их динамику в процессе адаптации молоди к естественным условиям.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служила молодь сёмги генерации 2012 г., полученная от икры производителей, которых отловили в р. Умба (Мурманская область, бассейн Белого моря), и выращенная в условиях Умбского рыбоводного завода (УРЗ), а также молодь естественного происхож-

дения той же генерации из р. Умба. Заводскую молодь выпустили на нерестово-выростные участки реки под лёд в апреле 2014 г. в возрасте годовика, т.е. на стадии пестрятки. Для анализа заводскую молодь отбирали из рыбоводных бассейнов перед выпуском в реку, затем на стандартных станциях р. Умба с помощью электролова через 1, 4 и 13 мес. после выпуска. В эти же сроки тем же способом отлавливали дикую молодь, которую принимали за контроль. Заводских рыб идентифицировали по ампутированному жировому плавнику.

Сравнительный биологический анализ заводской и дикой молоди включал определение длины по Смитту (*FL*) и массы, упитанности по Фультону, индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‰), оценку жирности по 5-балльной шкале (Правдин, 1966). Коэффициент упитанности по Фультону, по мнению Правдина (1966) и Никольского (1974), имеет определённые, иногда даже серьёзные, погрешности, связанные, например, с различной массой гонад, наполненностью пищей желудочно-кишечного тракта и т.д. Однако эти же авторы считают его использование вполне приемлемым для оценки сезонной динамики состояния рыб, если последние относятся к одному виду и одного возраста, как в нашем случае.

Возраст определяли по чешуе (Мартынов, 1987). Для выявления различий между заводской и дикой молодь использовали метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968; Смирнов и др., 1972; Оценка качества ..., 1975). Определяли индексы внутренних органов (печени, сердца, жабр) и грудных плавников, концентрацию гемоглобина. Печень взвешивали без желчного пузыря. Органы перед взвешиванием обсушивали на фильтровальной бумаге. Кровь для анализа отбирали из хвостовой артерии у живой рыбы сразу же после отлова; концентрацию гемоглобина определяли колориметрическим методом Сали (Глаголева, 1985; Глаголева, Бодрова, 1988). Желудки фиксировали 70%-ным этанолом и обрабатывали в течение месяца (Методическое пособие ..., 1974). Кроме этого, отмечали различия в распределении молоди по выростным участкам, в её поведении и окраске.

Достоверность различий определяли по *t*-критерию Стьюдента для малых выборок на 99% доверительном уровне (Лакин, 1968). Число сравниваемых пар во всех случаях равно 20.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительные данные, характеризующие молодь сёмги разного происхождения, приведены в таблице.

Первые две пробы относятся к периоду выращивания заводской молоди на искусственных кормах в бассейнах: в сентябре 2013 г. — перед зи-

мовкой сеголеток, в апреле 2014 г. — непосредственно перед выпуском на выростные участки реки. По всем сравниваемым показателям наблюдали статистически достоверные (величина *t*-критерия в разы превышала табличные значения), а порой и заметные на глаз различия. Прежде всего, заводская молодь была крупнейшей речной и более прогонистой, но при этом отличалась от неё меньшей упитанностью. Это обстоятельство мы объясняем чрезвычайно большим содержанием полостного жира (4.9 балла), который обладает меньшей, чем мышцы, плотностью. У большинства заводских сеголеток его объём был равен объёму всех внутренностей. У дикой молоди, выловленной в это же время в реке, полостной жир почти отсутствовал.

Уровень гемоглобина в крови является интегральным показателем, позволяющим судить о физиологических кондициях организма. Этот показатель используется в диагностике различных заболеваний (алиментарных (не связанных с инфекциями) и инфекционных), отравлений, гиподинамии, нарушений кроветворения обменных процессов различной этиологии. У заводских сеголеток концентрация гемоглобина в крови была достоверно ниже, чем у речных сверстников, но практически у всех исследованных особей укладывалась в границах 90–140 г/л, указанных для этого вида (Справочник ..., 1986). Следовательно, по данному признаку серьёзные различия не зарегистрированы, и результаты представляют интерес только в сравнительном аспекте.

Индексы печени, сердца и жабр у заводских пестряток достоверно превышали соответствующие индексы у речной молоди. Печень характеризовалась светлой песочной окраской и рыхлой консистенцией, что обычно наблюдается при использовании несбалансированных кормов с повышенным содержанием липидов, постепенно ведущих к жировому перерождению печени. Ранее неоднократно упоминали о частой встречаемости у выращиваемой молоди патологий алиментарного характера (Карасева, 2003; Алексеев и др., 2007), связанных с нарушением жирового обмена. На избыток в корме жиров и нарушение оптимального соотношения незаменимых жирных кислот, в первую очередь, указывают внешние клинические признаки различных стадий липоидной дегенерации печени (Валова, Крупянко, 1987), в том числе нарушение её окраски, вызванной накоплением в ткани липопигментов (Пирс, 1962). Неестественно светлую, песочную, мраморную, желтоватую или сероватую окраску печени мы отмечали практически у каждой заводской пестрятки. Нередко встречали неестественно раздутые желчные пузыри с прозрачной жёлтой или непрозрачной тёмной желчью. У таких рыб печень отличалась выраженной гиперемией. Несмотря на обнаруженные отклонения в

Динамика показателей ($M \pm m$) заводской и речной молоди сёмги *Salmo salar*

Показатель	Время отбора проб (год, месяц)				
	2013	2014			2015
	сентябрь	апрель	май	август	май
Длина (FL), см	$6.9 \pm 0.4^*$	$7.4 \pm 0.4^*$	$7.4 \pm 0.3^*$	$9.8 \pm 0.4^*$	11.0 ± 1.01
	5.7 ± 0.1	6.3 ± 0.3	6.5 ± 0.3	9.3 ± 0.2	1.0 ± 1.0
Масса, г	$3.2 \pm 0.6^*$	$3.1 \pm 0.6^*$	$2.4 \pm 0.3^*$	$10.0 \pm 2.0^*$	12.0 ± 2.01
	1.9 ± 0.2	2.1 ± 0.2	2.2 ± 0.3	9.0 ± 1.0	2.0 ± 2.0
Упитанность по Фультону	$1.2 \pm 0.1^*$	$0.9 \pm 0.1^*$	$0.8 \pm 0.1^*$	1.3 ± 0.1	1.2 ± 0.1
	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.2 ± 0.1
Концентрация гемоглобина, г/л	$90 \pm 9^*$	$93 \pm 6^*$	$88 \pm 3^*$	$84 \pm 4^*$	103 ± 4
	98 ± 3	97 ± 2	95 ± 3	100 ± 10	104 ± 6
Индексы, ‰ массы:					
– печени	$11.0 \pm 2.0^*$	$13.0 \pm 1.0^*$	11.0 ± 1.0	7.5 ± 0.6	10.4 ± 0.5
	8.0 ± 1.0	10.0 ± 1.0	11.0 ± 1.0	7.8 ± 0.6	10.7 ± 0.8
– сердца	$2.4 \pm 0.4^*$	$2.2 \pm 0.3^*$	$2.3 \pm 0.2^*$	1.2 ± 0.1	2.0 ± 0.2
	1.9 ± 0.2	1.7 ± 0.1	1.8 ± 0.1	1.2 ± 0.1	2.0 ± 0.1
– грудных плавников	$10 \pm 1^*$	$14 \pm 1^*$	$14 \pm 1^*$	8 ± 1	11 ± 1
	14 ± 2	15 ± 1	15 ± 1	8 ± 1	12 ± 1
– жабр	$29 \pm 3^*$	$37 \pm 2^*$	$38 \pm 3^*$	$23 \pm 1^*$	26 ± 2
	25 ± 1	30 ± 3	33 ± 2	21 ± 1	27 ± 2
Жирность, баллы	$4.9 \pm 0.1^*$	$2.9 \pm 0.6^*$	$2.6 \pm 0.3^*$	2.4 ± 0.4	0.9 ± 0.4
	2.3 ± 0.5	1.2 ± 0.4	1.8 ± 0.2	2.2 ± 0.5	1.1 ± 0.4
ИНЖ, ‰	$29 \pm 2^*$	38 ± 2	30 ± 3	$75 \pm 3^*$	26 ± 2
	25 ± 1	36 ± 4	32 ± 3	54 ± 4	27 ± 2

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка; над чертой – заводская молодь, под чертой – речная; * отличия от речной молоди достоверны при $p < 0.01$.

развитии того или иного органа, повышенной гибели молоди на УРЗ не наблюдалось, что может указывать на нелетальный, обратимый характер этих отклонений.

Особенно настораживает слабое развитие грудных плавников заводских пестряток. Эту разницу отмечали многие авторы (Шустов и др., 1980; Казаков, Семенова, 1986). Следует отметить, что низкие индексы плавников в нашем случае обусловлены именно слабым развитием плавников, а не являлись следствием некроза. Известно, что большое функциональное значение грудных плавников как локомоторных органов связано с особенностями экологии молоди атлантического лосося (Смирнов, 1979; Шуров, Шустов, 1989). Недостаточное развитие этого парного органа может привести к снижению возможности противостоять потоку и сносу молоди в плёсовые участки, что почти наверняка повлечёт её гибель.

Все выявленные различия можно объяснить малой подвижностью молоди, обусловленной

низкой скоростью воды, и обильным кормлением в условиях содержания на рыбоводных заводах.

Через месяц после выпуска молодь для исследования отловили на одном из участков, представляющем собой небурный порог длиной около 1 км, шириной 50 м, с глубинами от 0.3 до 2.0 м, скоростью течения 0.3–1.5 м/с и дном, выложенным галечником разных фракций, мелкими и средними валунами в несколько слоёв. Изучаемые показатели у заводских и речных годовиков имели достоверные различия, за исключением относительной массы печени (таблица). У адаптируемой молоди нормализовались цвет и консистенция печени, пришли в норму размер и цвет желчных пузырей. Эти благоприятные изменения следует связывать с нормализацией питания. За месяц жизни в реке адаптируемая молодь не прибавила в длине, но несколько потеряла в массе, получая энергию из-за невысокой пищевой активности в основном за счёт полостного жира, количество которого значительно уменьшилось (до 2.6 балла).

Через 4 мес. после выпуска, в августе, заводская молодь всё ещё была достоверно крупнее речной по длине и массе (таблица). Показатели упитанности и индексов печени, сердца и грудных плавников не имели достоверных различий. Несколько снизились показатели гемоглобина и индекса жабр. В то же время содержание полостного жира у заводской и дикой молоди было почти одинаковое — соответственно 2.4 и 2.2 балла.

Через 13 мес. после выпуска, в мае 2015 г., адаптируемая молодь по всем изучаемым показателям достоверно не отличалась от речных сверстников. В августе попытки отловить достаточное для статистически надёжного сравнения число заводских пестряток изучаемой генерации оказались безуспешными. Вероятно, к этому времени часть молоди погибла, часть — скатилась в море в возрасте 2+, а часть ушла на глубокие участки русла, где её невозможно поймать с помощью электролова.

Достоверные различия в экстерьере и по ряду морфологических индексов между естественной и заводской молодью отмечали многие авторы. В частности, в р. Лувеньга достоверные различия у молоди разного происхождения выявлены по 13 из 20 сравненных морфометрических показателей (Салманов, 1986, 1989). Подобные различия были найдены и у молоди в р. Умба (Казаков, Семенова, 1986). По данным Ермолаева (1982), у заводской молоди сёмги по сравнению с дикой ниже индексы жабр, сердца, печени, парных плавников, она также отличается по некоторым морфометрическим параметрам. Таким образом, полученные нами данные укладываются в сложившиеся представления о существенных отличиях от нормы морфофизиологических показателей выращиваемых лососей.

Во все сроки наблюдений, через 1, 4 и 13 мес. после выпуска, поведенческие реакции естественной и адаптируемой молоди несколько различались. Во-первых, заводская молодь избегает быстрого течения: подавляющее большинство поимок было сделано в прибрежной зоне, среди выступающих на поверхность валунов. Скорость течения на этих участках не превышала 0.1 м/с, а глубина — 20 см. Вероятно, в заводских условиях содержания при малой проточности молодь не приобретает навыка удерживаться в потоке. Естественные пестрятки попадались обязательно на течении со скоростью от 0.3 м/с и выше, на глубинах от 0.4 м до предельных, где можно было применить электролов. Вторая интересная закономерность — относительно большая плотность, создаваемая молодью заводского происхождения, по сравнению с естественной: нередко при одном ударе током на поверхность всплывали одновременно по 2–4 особи. Дикие пестрятки не образовывали такие скопления. Это может означать, что

даже через год после выпуска заводская молодь не вырабатывает навыков территориального поведения в той степени, в которой это свойственно её речным сверстникам.

Кроме того, отмечена относительно меньшая подвижность адаптируемых рыб и их более выраженная реакция на электрический ток: заводские пестрятки при электроударе быстро всплывали, даже не делая попыток уплыть (как это свойственно естественной молоди), и им требовалось больше времени для того, чтобы “отойти” от электрошока.

Разница в экстерьере и окраске очень заметна при сравнении выращиваемых и естественных сеголеток. Первые — более светлые, с неярко выраженной “пестряточной” окраской. По всей вероятности, окраска определяется цветом дна, а не освещённостью (уровень которой гораздо выше, чем в цехе рыбоводного завода): дно и стенки бассейнов имеют светло-серый цвет, а дно камней в реке преимущественно тёмных тонов и не монотонное, как бетон, из которого изготовлены бассейны. В процессе адаптации окраска довольно быстро выравнивается: уже через полгода выпущенных пестряток сложно отличить от речных. Стираются и отличия в экстерьере. Митанс (1970), проводя аналогичные сравнения молоди балтийского лосося в р. Салаца, наоборот, отмечал менее яркую окраску заводских рыб, связывая этот факт с тёмным цветом внутренней поверхности аппаратов, в которых содержалась молодь. Внешние проявления процесса адаптации, по мнению этого автора, занимают в зависимости от сроков выпуска от 2 недель до 1 мес.

Через 4 мес. после выпуска значение ИНЖ у адаптирующейся к естественным условиям молоди было выше, чем у дикой — 75 против 54‰ ($p < 0.01$); при этом наблюдались отчётливо выраженные качественные различия спектров их питания (рис. 1). Анализ состава пищи выявил разную избирательность у адаптирующейся и естественной молоди. Дикие пестрятки (рис. 1а) предпочитали ручейников (Trichoptera), кроме которых в желудках присутствовали моллюски (Mollusca) и веснянки (Plecoptera), а также небольшое количество подёнок (Ephemeroptera). Адаптирующаяся молодь (рис. 1б) предпочитала моллюсков, которые составляли более половины общего числа кормовых организмов, вторую позицию занимали ручейники, третью — подёнки; в пищевых комках отдельных особей присутствовали жуки (Coleoptera) и веснянки. Редко обнаруживались мелкие тёмные камушки, которые так же, как и моллюски, внешне напоминают гранулы искусственного корма.

Судя по составу корма, дикая молодь сёмги избирательно поедает наиболее ценные в пищевом отношении организмы, предпочитая хирономи-

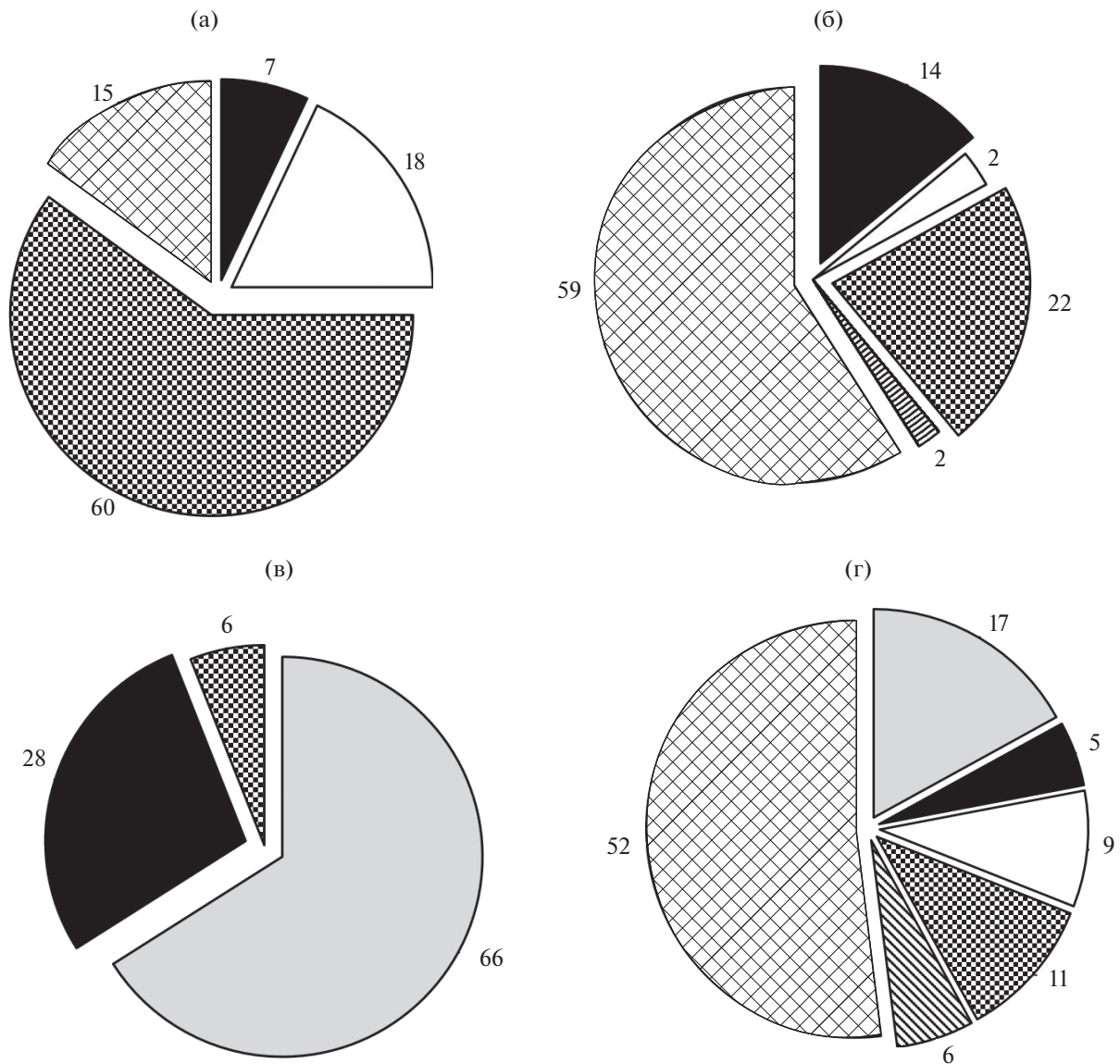


Рис. 1. Спектры питания речной (а) и заводской (б) молоди сёмги *Salmo salar* через 4 мес. после выпуска в р. Умба и качественный состав дрефта (в) и бентоса (г), % в августе 2014 г.: (▨) – Trichoptera, (▩) – Mollusca, (■) – Ephemeroptera, (□) – Plecoptera, (▤) – Coleoptera, (▥) – Chironomidae, (▧) – Oligochaeta.

дам (Chironomidae), которые доминировали в дрефте, ручейников, доля которых в дрефте составляла всего 6% (рис. 1в). Адаптирующиеся к естественным условиям пестрятки питались в основном моллюсками, которые составляли основу бентоса (рис. 1б, 1в) и напоминают гранулы искусственного корма, применяемого на рыбноводном заводе. Сходство спектра питания молоди заводского происхождения и качественного состава зообентоса свидетельствует о том, что адаптирующиеся пестрятки в полной мере не выработали пищевое поведение, свойственное естественной молоди сёмги, предпочитая собирать весь подряд корм как со дна реки, так и с поверхности и толщи воды, а не совершать избирательные пищевые

броски на сносимые течением наиболее ценные в пищевом отношении организмы. Спустя 13 мес. после выпуска спектры питания дикой (рис. 2а) и адаптирующейся молоди (рис. 2б) стали очень похожими: половина пищевого комка у той и другой молоди состояла из веснянок, которые составляли в это время основу дрефта (рис. 2в).

Обзор литературы, посвящённой питанию пестряток сёмги, позволяет сделать вывод о приспособительном характере пищевого поведения, выражающемся в стремлении молоди получить как можно больше качественного корма при минимуме энергозатрат на его поимку (Смирнов, 1979; Щуров, Шустов, 1989). В реофильных условиях это достигается использованием энергии

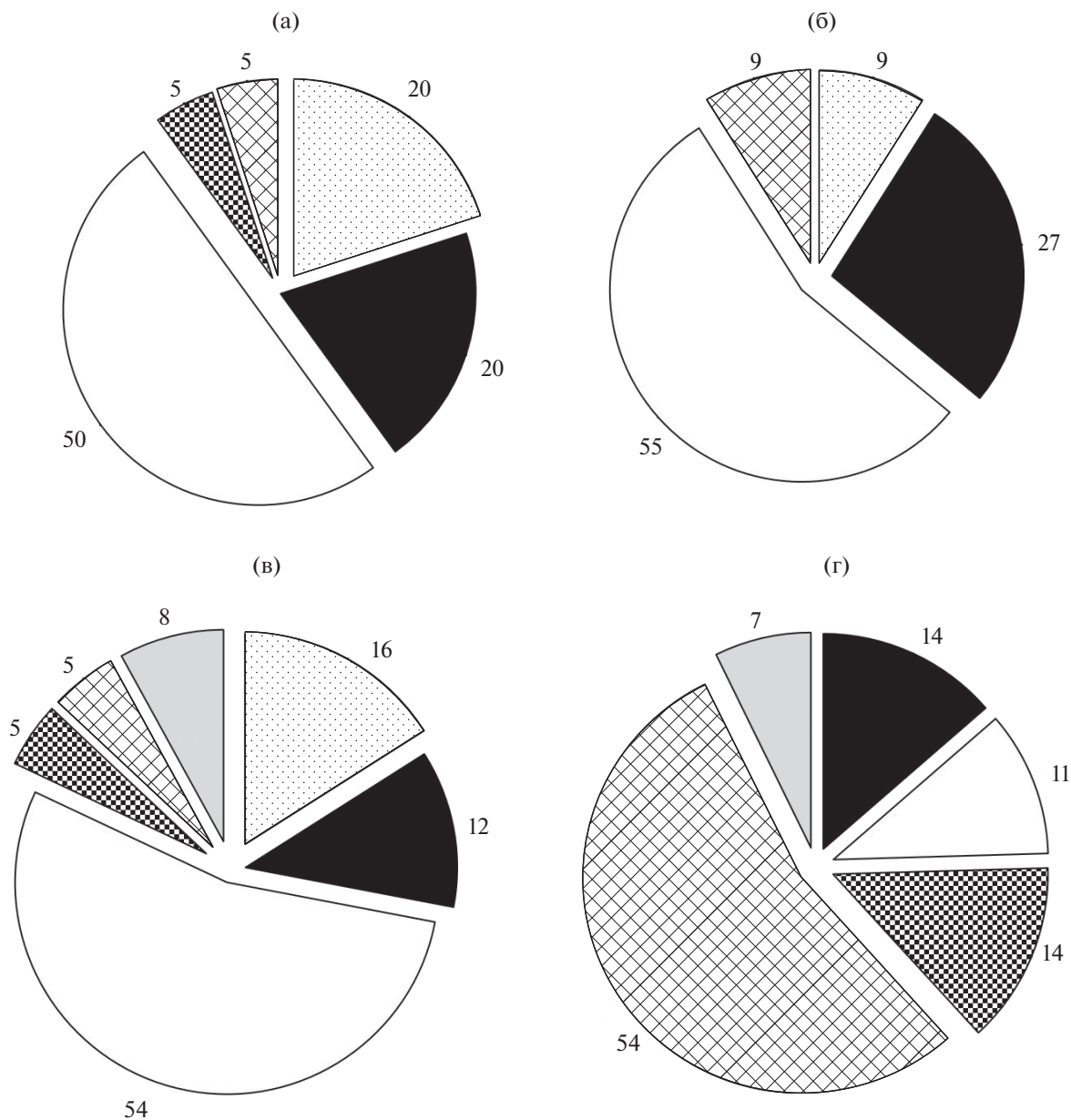


Рис. 2. Питание речной (а) и заводской (б) молоди сёмги *Salmo salar* через 13 мес. после выпуска в р. Умба и качественный состав дрефта (в) и бентоса (г), % в мае 2015 г.: (▨) — Simuliidae; остальные обозначения см. на рис. 1.

потока, которым корм транспортируется по реке, что минимизирует движения рыбы. Пестрятка занимает индивидуальный участок, на котором имеются несколько охотничьих точек (микро-станций), с которых открывается хороший обзор и откуда легко совершить бросок на кормовой объект и вернуться на прежнее место, используя энергию потока (Веселов, Калюжин, 2001). Совокупность этих факторов обеспечивает наибольшее накопление вещества и энергии, затрачиваемых на метаболизм и рост (Шустов и др., 1980), что обычно происходит в условиях конкурентной борьбы пест-

ряток между собой, так и с молодь кумжи и других реофильных видов (Веселов и др., 2016).

По всей видимости, заводская молодь после выпуска начинает активно и разнообразно питаться, стараясь восполнить потребности организма в тех веществах, которые долгое время недополучала, потребляя искусственный корм. Подобное явление наблюдал Митанс (1970), указывающий на разницу в качественном составе пищи двухлеток балтийского лосося. В частности, дикая молодь потребляет в два раза больше имагинальных форм летающих насекомых, тогда как заводские рыбы отдают предпочтение личинкам ручейника с до-

миками и моллюскам, которые имеют большую массу, но плохо перевариваются. Пищевое поведение адаптирующихся к жизни в реке заводских двухлеток, выработанное в условиях рыбоводного завода, сохраняется по крайней мере в течение 4 мес. после выпуска в реку и отличается от нормального пищевого поведения.

Логично предположить, что если адаптируемая молодь демонстрирует ненормальное территориальное и пищевое поведение, то у неё отсутствуют или слабо развиты и оборонительные навыки, что делает её уязвимой для хищников, например кумжи *Salmo trutta* и налима *Lota lota*, которые присутствовали в уловах в процессе исследований.

В целом неадекватные речным условиям поведенческие реакции, унаследованные пестрятками лосося с заводского периода жизни, могут являться лимитирующим фактором её выживания в естественной среде (Орлов, 2007). Поведенческий фактор может играть большую роль в процессе адаптации, чем недостатки физического развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанные недостатки развития выпускаемой рыбоводными заводами молоди семги могут являться одной из причин низкой эффективности лососеводства. Ранее проведёнными исследованиями показано (Алексеев и др., 2007), что при существовавшей десятилетиями биотехнике выращивания молоди атлантического лосося до 3-летнего возраста она приобретает нежелательные, не свойственные пестряткам в норме признаки. Эти признаки закрепляются по мере увеличения продолжительности содержания молоди в заводских условиях и с определённого момента становятся необратимыми.

Проведённые исследования показали, что мальки, выпускаемые в возрасте одного года, также отличаются от диких сверстников по ряду жизненно важных показателей, которые в процессе адаптации к естественным условиям постепенно приходят в норму. Быстрее всего, уже через 4 мес., нормализуются уровни упитанности, индекса печени, содержания полостного жира. Через год у заводской и естественной молоди не отмечается различий в индексах органов, концентрации гемоглобина и в окраске тела. Таким образом, процесс физиологической адаптации к естественным условиям у выращенной молоди атлантического лосося в условиях Заполярья завершается в течение одного года. За это время молодь полностью компенсирует недостатки физического развития, приобретённые за время выращивания в заводских условиях.

Хуже обстоит дело с нормализацией поведенческих реакций. Доместикация, развивающаяся

при длительном содержании молоди в условиях рыбоводного завода, даже при условии выпуска мальков в возрасте годовика приводит к стойким изменениям в поведении. Это, в частности, выражается в стремлении выпущенной молоди расселяться в основном на прибрежном мелководье с почти стоячей водой, а также в закреплении особого пищевого поведения, не свойственного естественной молоди.

Все отклонения от нормы в развитии молоди семги заводского происхождения проявляются повышенной смертностью после выпуска независимо от возраста, в котором выпускается молодь. Минимизировать смертность можно посредством модернизации существующих рыбоводных заводов, внедрения методик тренировки молоди (в том числе увеличения скорости течения воды в рыбоводных ёмкостях), разработки рецептур и норм кормления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев М.Ю., Донецков В.В., Зубченко А.В. 2007. Физиологическое состояние молоди семги *Salmo salar* (Salmonidae, Clupeiformes) от естественного нереста и выращенной в условиях рыбоводного завода // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 399–405.
- Валова В.Н., Крупяно Н.И. 1987. Оценка качества комбикормов для молоди кижуча (*Oncorhynchus kisutch*, Walbaum) по данным гистологического анализа // Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып. 52. М.: Изд-во ВНИИПРХ. С. 94–105.
- Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2001. Экология, поведение и распространение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 160 с.
- Веселов А.Е., Ефремов Д.А., Ручьев М.А., Барышев И.А. 2016. Атлантический лосось рек Варзуга, Индера и Ольховка (Кольский полуостров, бассейн Белого моря) // Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря / Под ред. Немовой Н.Н. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН. С. 9–59.
- Глаголева Т.П. 1985. Инструкция по клиническому анализу крови молоди лососевых рыб в условиях рыбоводных хозяйств с целью оценки их физиологического состояния и дифференциальной диагностики заболеваний. Рига: Изд-во БалтНИИРХ, 48 с.
- Глаголева Т.П., Бодрова Т.И. 1988. Диагностическое значение гематологического анализа у лососевых видов рыб // Корма и методы кормления в марикультуре. М.: Изд-во ВНИРО. С. 121–127.
- Ермолаев Г.И. 1982. Выживаемость заводской молоди семги в речной период // Тр. ГосНИОРХ. Вып. 190. С. 70–76.
- Казаков Р.В., Семенова О.В. 1986. Морфологическая характеристика заводской и природной молоди семги // Морфология и экология рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 75–86.
- Карасева Т.А. 2003. Проблемы здоровья рыб в аквакультуре Севера России (на примере Кольского полу-

острова): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ, 22 с.

Лакин Г.Ф. 1968. Биометрия. М.: Высш. шк., 288 с.

Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УРО АН СССР, 36 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.

Митанс А.Р. 1970. Поведение, питание и рост заводской молоди лосося после ее выпуска в реку // Сб. науч. тр. БалтНИИРХ. Вып. 7. Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. С. 102–123.

Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк., 357 с.

Орлов А.В. 2007. Формирование адаптивного поведения у молоди лососевых рыб при искусственном разведении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 26 с.

Оценка качества молоди лосося, выращиваемой на рыбоводных заводах, по некоторым морфофизиологическим показателям (методические указания). 1975. Петрозаводск: Изд-во СевНИОРХ, 18 с.

Пирс Э. 1962. Гистохимия. М.: Иностран. лит-ра, 962 с.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.

Салманов А.В. 1986. Остеологические особенности заводской и природной молоди семги из р. Лувеньга //

Морфология и экология рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 87–98.

Салманов А.В. 1989. Анализ изменчивости морфометрических показателей у заводской и природной молоди атлантического лосося // Экологические и физиологические исследования беломорских гидробионтов. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 126–144.

Смирнов А.И. 1979. Пресноводный лосось: экология, воспроизводство, использование. Л.: Наука, 156 с.

Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков Л.П., Добринская Л.А. 1972. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб // Тр. СевНИОРХ. Т. 7. 168 с.

Справочник по физиологии рыб. 1986. М.: Агропромиздат, 192 с.

Черницкий А.Г., Лоевко А.А. 1990. Биология заводской молоди семги после выпуска в реку. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 118 с.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. ИЭРиЖ Урал. филиала АН СССР. Вып. 58. 387 с.

Шустов Ю.А. 1983. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 150 с.

Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А. 1980. О сроках адаптации заводской молоди семги к речным условиям // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 4. С. 758–761.

Щуров И.Л., Шустов Ю.А. 1989. Сравнительное изучение физических способностей молоди атлантического лосося и кумжи в речных условиях // Там же. Т. 29. Вып. 2. С. 340–342.