

МИНОБРНАУКИ РОССИИ
ФГБНУ ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ИРРИГАЦИОННОГО РЫБОВОДСТВА
АССОЦИАЦИЯ «ОБЩЕРОССИЙСКОЕ ОТРАСЛЕВОЕ ОБЪЕДИНЕНИЕ
РАБОТОДАТЕЛЕЙ В СФЕРЕ АКВАКУЛЬТУРЫ (РЫБОВОДСТВА)»
«ГОСУДАРСТВЕННО-КООПЕРАТИВНОЕ ОБЪЕДИНЕНИЕ РЫБНОГО
ХОЗЯЙСТВА (РОСРЫБХОЗ)»
ФГБОУ ВО «РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ СОЦИАЛЬНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»
ФГБОУ ВО «АСТРАХАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ»
ФГБОУ ВО «МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ИНСТИТУТ
МЕЖДУНАРОДНЫХ ОТНОШЕНИЙ (УНИВЕРСИТЕТ) МИД РОССИИ»
(Факультет прикладной экономики и коммерции. Кафедра международных
комплексных проблем природопользования и экологии)

ИННОВАЦИОННЫЕ РЕШЕНИЯ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ АКВАКУЛЬТУРЫ

Всероссийская научно-практическая конференция с
международным участием

Москва, 2019

УДК 639
ББК 47.2
И66

И66 Инновационные решения для повышения эффективности аквакультуры: Материалы Всероссийской научно-практической конференции (Москва, ВВЦ, 5 февраля 2019 г). Том 1. – М.: Издательство «Перо», 2019. – 452 с. 1 CD-ROM

На конференции рассмотрены проблемы государственной поддержки, правовые аспекты и общие вопросы развития аквакультуры, направления развития пастбищного, прудового, индустриального рыбоводства, кормопроизводства и кормления рыб, сохранения биоразнообразия и генетических ресурсов, селекции и воспроизводства гидробионтов, пути повышения эффективности использования водных ресурсов: агрозооакватехнологии, поликультура гидробионтов, рекреационное рыболовство и др. Представлены достижения в области охраны здоровья гидробионтов, воспитания экологической культуры и подготовки кадров для рыбного хозяйства.

Публикация тезисов докладов конференции осуществлена в электронной форме. Все материалы представлены на CD-ROM, имеющим все необходимые библиографические данные, включая Международный стандартный книжный индекс (ISBN), УДК и пр. Этот вид публикаций абсолютно идентичен печатной форме, что обеспечивает полную правомерность библиографических ссылок.

Все статьи представлены в авторской редакции

ISBN 978-5-00122-889-9

© Авторы статей, 2019
© ФГБНУ ВНИИР, 2019



**К СОВЕРШЕНСТВОВАНИЮ БИОТЕХНИКИ ИСКУССТВЕННОГО
ВОСПРОИЗВОДСТВА БАЛТИЙСКОГО ЛАСОСЯ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ
(ИННОВАЦИОННЫЙ АСПЕКТ)**

Гарлов П.Е.

*ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный аграрный университет»
(СПбГАУ), МСХ РФ, г. Санкт-Петербург, garlov@mail.ru*

**TO IMPROVE THE ARTIFICIAL REPRODUCTION OF THE BALTIC
SALMON BIO-TECHNIQUE IN THE NORTH-WEST (THE INNOVATIVE
ASPECT)**

Garlov P.E.

***Резюме:** В новом эффективном способе воспроизводства популяций севрюги и балтийского лосося предложено содержать маточные стада в морской воде в диапазоне критической солености, затем от естественно созревших производителей получают зрелые половые продукты. Оплодотворенную икру инкубируют в речной воде, выращивают личинок и молодь. При появлении у молоди признаков готовности к миграции ее помещают в морскую воду соленостью близкой к критическому диапазону и доращивают до жизнестойких стадий. Обсуждаются результаты производственных испытаний эффективности новой и стандартной биотехники воспроизводства.*

***Ключевые слова:** искусственное заводское воспроизводство рыб, биотехника разведения осетровых и лососевых рыб, солоноватоводное рыбоводство.*

***Summary.** The fish brood stocks content in the critical range of seawater salinity until puberty producers is proposed by the new effective method of reproducing populations of sevruga and Baltic salmon. Then from naturally matured breeders in the seawater salinity below the threshold specified range get mature sex products. Fertilized eggs are incubated in river water, then grow larvae and juveniles. When recruits sign of readiness to migrate they are placed in seawater salinity close to critical range and grow to viable stages. Comparative tests of the innovative and standard bio-technique effectiveness were produced. Piscicultural and biological results of production tests are discussed.*

***Key words:** fish farming, fish artificial reproduction, factory sturgeon and salmonids tech breeding, fish farming in brackish sea water.*

Проведена работа по разработке и производственному использованию нового метода искусственного воспроизводства Балтийской популяции атлантического лосося (Тема 2 НИР СПбГАУ, раздел 2.10: «Разработка эффективной биотехники искусственного воспроизводства Балтийского лосося на основе использования потенций размножения, роста и выживаемости в солоноватой морской среде»). Новый метод биотехники искусственного воспроизводства Балтийской популяции атлантического лосося (далее – лосося), защищенный кафедрой водных биоресурсов и аквакультуры (ВБР) СПбГАУ как изобретение [1], осуществляется путем массовой заготовки производителей в море, содержания ремонтно-маточных стад (РМС) в морских садках в солоноватой морской воде, получения здесь потомства и, после заводского выращивания в реке личинок и молоди, последующего доращивания (смолтов) в морских садках (рис. 1 А, Б).

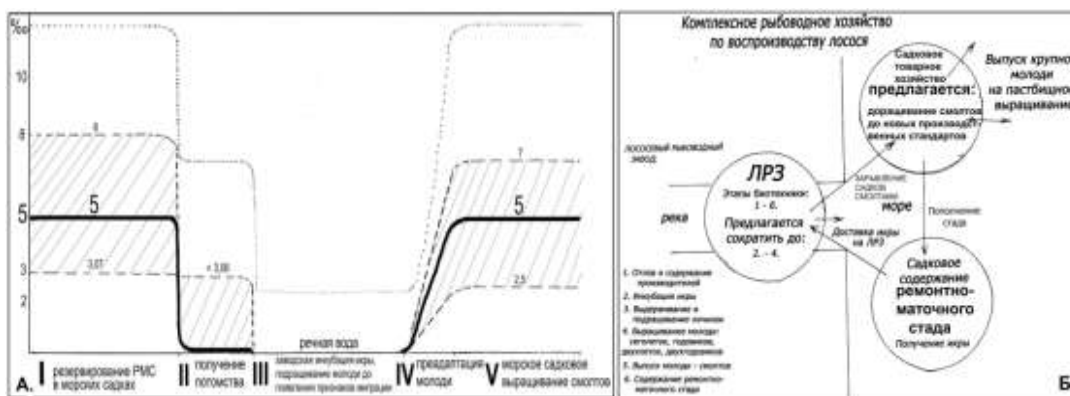


Рисунок 1 – А. Биотехнологическая схема метода (режимы солености на разных этапах биотехники). Обозначения: сплошная кривая – оптимальное значение солености, прерывистая кривая - заявленные допустимые значения (их диапазон - заштрихованный сектор), точечная кривая - ожидаемые верхние значения

Б. Организационно-хозяйственная рабочая схема предлагаемого комбинированного рыбного хозяйства (на основе метода), включающего лососевый рыбный завод и морской садково-выростной участок

Сравнительные результаты производственных испытаний метода воспроизводства популяции лосося в морских садках рыбного хозяйства «Прибылово» и на Невском лососевом рыбном заводе (ЛРЗ) приведены в сводной таблице 1:

Таблица 1. Сравнительные рыбоводно-биологические показатели бонитировок производителей и молоди лосося в морских садках Выборгского залива и на Невском ЛРЗ

| Показатели (средние величины) | Сравнительная характеристика производителей (средние величины за трехлетний срок) | | | | | |
|--|---|------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------------|-----------------------|
| | Общие характеристики | | Из них самок: | | Из них самцов: | |
| | Морские садки | Невский ЛРЗ | Морские садки | Невский ЛРЗ | Морские садки | Невский ЛРЗ |
| Количество отсаженных особей | 82 | 163 | 44 | 88 | 32 | 75 |
| Длина тела до хвостового стебля (см, пределы) | 71,6±0,28 (62,5-78,1) | 74,9±0,71 (45-100) | 74,3±0,25 (68,0-78,1) | 82±0,53 (70-100) | 63,2±0,04 (62,5-64,0) | 66,1±0,9 (45-92) |
| Средняя масса (кг, пределы) | 4,17±0,07 (1,5-5,7) | 5,0±0,12 (0,9-10,6) | 3,6±0,05 (3,1-5,1) | 6,3±0,13 (3,2-10,6) | 4,4±0,12 (1,5-5,7) | 2,1±0,14 (0,9-8,6) |
| Сигма по длине (σ) | 2,6 | 9,166 | 1,683 | 5 | 0,25 | 7,833 |
| Сигма по массе (σ) | 0,7 | 1,616 | 0,333 | 1,233 | 0,7 | 1,283 |
| Коэффициент упитанности по Фультону - Q (пределы) | 1,02 (0,6-1,4) | 1,2 (0,8-3,02) | 1,09 (0,9-1,4) | 2,6 (2,3-3,02) | 0,77 (0,6-0,9) | 1,20 (0,8-1,7) |
| Сравнительная характеристика производителей по качеству созревания | | | | | | |
| Рабочая плодовитость ♀ (тыс.шт.) | - | - | 2,4 | 4,5 | - | - |
| Степень рыбоводного использования (%) | 92 | 84 | 95 | 82 | 97 | 96 |
| Показатели (средние величины) | Морские садки | | | Невский ЛРЗ | | |
| | Икра | | | | | |
| Процент оплодотворения икры (%) | 92,0 | | | 93,4 | | |
| Заложено на инкубацию от 1 партии (тыс. шт) | 90-95 | | | 475,8 | | |
| Показатели (средние величины) | Сперма | | | | | |
| | Предличинки | | | | | |
| Процент выклева предличинок (от икры) | 81,7 | | | 89,7 | | |
| Показатели массы молоди различных возрастных групп в садках Выборгского залива, на Невском ЛРЗ и согласно нормативам (г.). | | | | | | |
| | Садки, Выборгский залив | | Невский ЛРЗ | | Норма по Лен. области | |
| Сеголетки 0+ | 15 | | 11,3 | | 5-7 | |
| Годовики 1 | 160 | | 26 (10-35) | | 9-18 | |
| Двухлетки 1+ | 280 | | 41,6 | | 20-25 | |
| Трехлетки 2+ | 694,97 (500-910) | | - | | - | |

Важно, что заводские самки (с нерестилиц, в отличие от самцов) по размерно-весовым показателям, коэффициенту упитанности и, главное, по рабочей плодовитости значительно превышают «морских садковых» с нагульных пастбищ. Именно они составляют группу генетически перспективных «лидеров», выдержавших жесточайший и длительный естественный миграционный отбор [6]. Такое нарушение равновесия требует адекватных компенсационных мер, как минимум в виде выпуска производителей (всех самок) после рыбоводного использования обратно на

нерестилища, что общепринято в мировой рыбоводной практике. Новый метод может исключить такой «природный» ущерб. Очевидно, что на этом этапе особо необходимы постоянные мониторинг состояния производителей, предотвращение их выхода из садков и освежение состава РМС [7, 8]. Получение потомства от производителей из РМС в морской солоноватой воде на местах нагула и промысла имеет следующие основные преимущества [1]:

1. Снятие промысловой зависимости с ЛРЗ и промысловой нагрузки с нерестилищ, что может исключить все виды речного браконьерства,
2. Объединение интересов всех видов воспроизводства и промысла с промышленным использованием производителей,
3. Снижение производственных потерь при содержании РМС в оптимальной среде резервирования.

В итоге, преимущества вышерассмотренного первого этапа предложенного метода – формирование и эксплуатация РМС, получение потомства в солоноватоводной морской среде в природоохранном и рыбохозяйственном аспектах не нашли серьезных обоснованных противопоказаний в литературе и не вызвали возражений опрошенных нами специалистов.

Дорашивание молоди в солоноватой морской воде на местах нагула (пастбищах) с момента начала смолтификации также имеет ряд преимуществ [1, 6]:

1. Многократное усиление темпов роста при прочих равных условиях, особенно значительное с годовалого возраста (табл. 1),

2. Снижение производственных отходов в процессе смолтификации, приобретающем массовый синхронный характер, соответствующий природному, а также за счет исключения «речных» карликовых самцов,

3. Снижение основных производственных потерь в результате повышения степеней выживаемости смолтов, адаптированных к среде нагула, и, соответственно, возврата «заводских» производителей.

Результаты статистической обработки рыбоводно-биологических бонитировочных показателей садкового выращивания молоди приведены в таблице 2:

Сравнение показателей роста и развития подопытной молоди в возрасте 1+ и 2+ показывает, что ее рост происходит преимущественно за счет головы, длина которой увеличилась на 170%, а тела - всего на 36%. Показатели высоты тела и, главное, коэффициент упитанности молоди увеличиваются сходно и незначительно: 35-57%. Анализ степени неоднородности индивидуальных показателей молоди показывает наибольшее разнообразие их у двухлеток (1+). Степень разнообразия коэффициентов вариации у них достигает 23%, в то время как у трехлеток (2+) этот показатель ниже и составляет от 4,5% до 17%. Это свидетельствует о возрастном снижении интенсивности процессов

Таблица 2. Средние величины морфометрических показателей двухлеток (1+) и трехлеток (2+) лосося по всем партиям, выращенным в морских садках

| Показатели, | Средняя величина и ошибка средней ($X_{cp.±m}$) | | Сигма (σ) | | Коэффициент вариации (Cv), % | |
|--------------------------------|---|-------------|--------------------|-------|----------------------------------|-------|
| | 1+ | 2+ | 1+ | 2+ | 1+ | 2+ |
| Длина головы (ao) | 4,6±0,04 | 7,4±0,04 | 0,19 | 0,31 | 4,20 | 4,28 |
| Длина рыла (an) | 1,8±0,01 | 2,2±0,02 | 0,08 | 0,17 | 4,77 | 7,87 |
| Заглазничный отдел головы (po) | 2,88±0,03 | 4,2±0,01 | 0,14 | 0,09 | 4,99 | 2,36 |
| Длина тела (L) | 28,7±0,75 | 39,1±0,22 | 3,35 | 1,54 | 11,66 | 3,96 |
| Длина тела (l) | 26,2±0,43 | 35,06±0,21 | 1,93 | 1,50 | 7,37 | 4,29 |
| Максимальная высота тела (gh) | 6,42±0,06 | 8,7±0,04 | 0,31 | 0,32 | 4,87 | 3,76 |
| Минимальная высота тела (ik) | 2,19±0,03 | 3,32±0,03 | 0,17 | 0,26 | 7,89 | 7,94 |
| Масса тела (m) | 280,1±20,08 | 694,9±14,08 | - | 96,58 | - | 13,91 |
| Возраст | 1+ | | 2+ | | | |
| Коэффициент упитанности (Q) | 1,55 | | | | 1,61 (1,39-1,66) | |
| Относительный прирост (R) | 0,409±0,01 | | | | 0,49±0,02 | |

развития особей. Напротив, масса тела у трехлеток увеличивается почти на 250%, что свидетельствует о преобладании процессов роста. Таким образом, развитие молоди с наступлением смолтификации сменяется интенсивным ростом, особенно значительно с годовалого возраста (см. табл. 1, 2), который соответствует естественному морскому нагулу [6-8]. Очевидно, что и ее выживаемость будет прогрессивно возрастать по достижении критической солености 4-8‰ [1, 5]. Важно, что предлагаемый метод исключает и массовое появление карликовых самцов.

Сокращение наполовину этапов биотехники непосредственно на заводе (рис. 1Б) высвободит дополнительные производственные мощности для достижения необходимой эффективности воспроизводства и в целом позволит сочетать искусственное воспроизводство с естественным в единый природно-промышленный комплекс воспроизводства.

Однако новый метод вносит радикальное (природоохранное) изменение в систему воспроизводства лосося уже на первом его этапе – исключение речного промысла, особенно нерегулируемого. Поэтому для реализации основного компенсационного механизма обратной связи в этой системе природопользования и учитывая ее основной интеграционный принцип «триады равновесной системы» [5: с.162] предложено использовать инновации в области рекреационной аквакультуры – «системы ведения рыбоводства с целью удовлетворения социально-культурных потребностей населения, включая организацию любительского и спортивного рыболовства» как новое

компенсаторное (и альтернативное) решение. Для этого кафедрой ВБР СПбГАУ разработано устройство «Стационарная рыбная ловушка для рекреационной аквакультуры» (рис. 2).

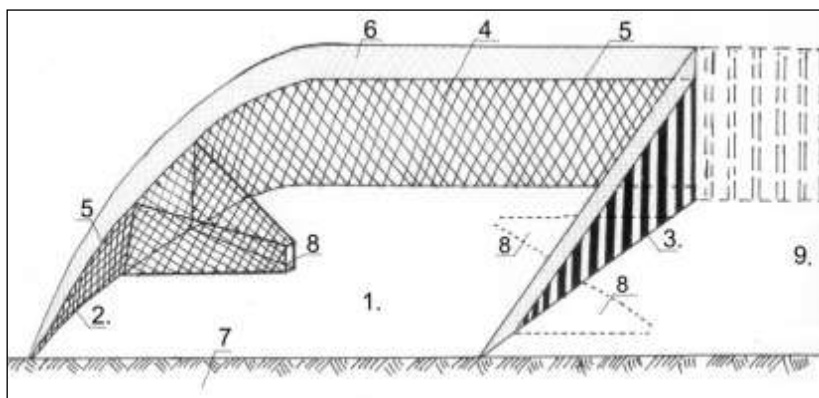


Рисунок 2 – Устройство содержит образованный в прибрежной акватории водоема канал (1), включающий дно водоема и боковые стенки (2-5), в которой одной из сторон канала является береговая линия (7), вдоль берега установлена поперечная стенка (4), вершина нижней части боковых и поперечной стенок находится на линии уреза воды (5), а верхняя часть боковых и поперечной стенок (6) по всему их периметру от уровня уреза воды либо загнута во внутрь садка на расстояние 10-100 см от вершины нижней части боковых и поперечной стенок над поверхностью воды, либо установлена вертикально на высоту 50-150 см. [по: 2]

Такое техническое решение (по устройству – ловушка, а по назначению – скрытый садок-огорожок) позволяет снизить либо даже исключить промысловую нагрузку на водоем (при эффективной рыбоохране ограничивая браконьерство), способствует мониторингу, охранно-профилактическим мероприятиям и, наконец, позволяет максимально-эффективно использовать водные акватории, имеющие природно-ландшафтную ценность для рекреационной аквакультуры любого вида. Наибольший положительный эффект (пропорциональный площади устройства) ожидается при совмещении в едином многофункциональном сооружении узлов аквакультурного (узлы 1, 9: рыбоводно-рекреационного) и рыбопромыслового (узел 8) назначения [2].

В результате длительных анализа и обсуждений нового метода воспроизводства популяций лосося со специалистами выяснился ряд серьезных возражений против его конечного этапа в виде доращивания заводской молоди в морской воде на местах нагула (пастбищах) с момента начала смолтификации [7, 8]:

1. По зарубежным источникам заводская молодь, сбежавшая из морских садков, нарушает экологическое состояние и генетическую структуру местных

природных популяций, что отражено в решениях организации ФАО. Поэтому Европейская комиссия по атлантическому лососю предложила прекратить компенсационные выпуски смолтов в Балтийское море, допуская только выпуски ранних стадий развития (до ранней молоди), при отсутствии естественного нереста. Однако для увеличения промысловых уловов путем пастбищного рыбоводства допускается выпуск смолтов или пост-смолтов (Sea ranched salmon) в море, учитывая и их общеизвестную разнокачественность.

2. Возможно нарушение хоминга у годовалых заводских смолтов после доращивания в морских садках. Однако перевод конечного заводского цикла биотехники в море для усиления роста и выживаемости молоди вполне возможен, поскольку хоминг лососей генетически не закреплен, а импринтинг формируется уже в первое лето заводского выращивания личинок и ранней молоди с момента перехода на активное питание [4, 6]. Это доказано для тихоокеанских лососей, в частности опытами на сеголетках кижуча, выращенных в течение 1 месяца в бассейнах с добавлением N-гидроксиэтилморфолина, либо в другом варианте опыта – фенетилового спирта. После выпуска и 18-месячного нагула в море у подопытной молоди был получен яркий эффект управляемого («облигатного») хоминга – возвращение в реки с содержанием этих растворенных химикатов (соответственно: 95 и 92% возврата в обработанные каждым препаратом «чужие» реки) [4].

С целью разработки методов управления миграциями (промысловым возвратом) основателем отечественной школы эколого-гистофизиологического направления ихтиологических и рыбохозяйственных исследований проф. Н.Л. Гербильским была поставлена задача выяснения природы пускового механизма - «миграционного импульса» [3]. Ведущая роль в детерминации миграционного поведения исходно отводилась гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системе (ГНС), которая выполняет специализированные (водно-солевой обмен, тонус гладкой мускулатуры, нерестовое поведение) и генерализованные функции (метаболический гомеостаз) организма. Важно, что активация ГНС выражена в двух альтернативных формах: 1 – накопление в заднем нейрогипофизе (ЗНГ) нейросекреторных продуктов (аккумуляция их в ЗНГ) с активацией их синтеза в преоптическом ядре (ПЯ) и транспорта из него в ЗНГ, т.е. опустошения ПЯ от них – *состояние «мобилизации» ГНС* (как латентное) и 2 – выведение нейрогормональных продуктов из ЗНГ в общий кровоток, т.е. опустошение ЗНГ от нейросекреторного материала – *состояние активации ГНС на уровне организма* [5].

Проведенный нами эколого-гистофизиологический морфометрический анализ участия ГНС в осуществлении нерестовых миграций и нереста позволил установить, что ее нонапептидные нейрогормоны (аргинин-8-вазотоцин и изотоцин) инициируют нерестовое поведение и соматические

перестройки, затем способствуют овуляции и спермации, стимулируя сокращения гладких мышц гонад. К завершению нереста оба нейрогормона, особенно вазотоцин, наиболее активно участвуют в защитно-приспособительных реакциях организма, направленных на преодоление состояния естественного физиологического стресса, возникающего при нересте рыб, особенно на поддержание метаболического равновесия организма. Состояние физиологического стресса мы рассматриваем как конечное звено в последовательных этапных процессах, обеспечивающих явление прогрессирующего снижения степени эврибионтности проходных рыб в процессе полового созревания, миграции и нереста. Прежде всего нонапептидные нейрогормоны ГГНС в комплексе с половыми и кортикоидными стероидными гормонами играют важную роль в детерминации нерестового миграционного поведения, создавая в ЦНС половую доминанту. Анализ собственных материалов с применением современных морфометрических методов оценки функционального состояния ГГНС у основных изученных ценных видов проходных рыб в процессе миграций и нереста (и сопоставление их с данными литературы) позволяет впервые установить, что ***детерминирующим звеном, общим для различных форм миграций разных видов ценных промысловых рыб является состояние функциональной мобилизации ГГНС.*** Это состояние нарушает (вплоть до выключения) участие ГГНС в обеспечении водно-солевого гомеостаза организма, одновременно воздействуя на центры регуляции поведения в ЦНС (в лимбической, гиппокампальной и амигдаларной областях). Оно в принципе сходно с уже известными состояниями нижних звеньев гипоталамо-гипофизарно-висцеральных осей нейро-эндокринных взаимоотношений и, по-видимому, является общим и для всего нейроэндокринного комплекса. Их общая активация наступает уже после перехода в новую среду обитания и при нересте – как результат стресса, необратимого (дисстресса) у моноциклических рыб.

Для разработки и внедрения современной эффективной биотехники воспроизводства непосредственно на рыбоводных заводах, круглогодичного рыборазведения, наконец для защиты продукции от загрязнений среды разработана отечественная крупномасштабная система замкнутого водоснабжения рыбоводных хозяйств (УЗВ) путем внесезонного подземного гидрокондиционирования среды (патент РФ № 2400975). Поэтому первостепенной задачей НИОКР является разработка оптимальной (модифицированной) среды для эффективного выращивания заводской молоди в УЗВ, аналогичная разработанной для производителей (авт. свид. СССР № 965409).

Список литературы

1. Гарлов П.Е., Бугримов Б.С., Рыбалова Н.Б. и др. Способ воспроизводства популяций севрюги и Балтийского лосося. Патент на изобретение № 2582347. (Патентообладатель – ФГБОУ ВО СПбГАУ (RU). Срок действия патента: по 05 августа 2034г. Оpubл.: 27.04.2016. Бюл. № 12).
2. Гарлов П.Е., Рыбалова Н.Б., Нечаева Т.А., и др. «Стационарная рыбная ловушка для рекреационной аквакультуры». Заявка на изобретение № 2017120877/13 (036138). Зарегистрирована 14.06.2017.
3. Гербильский Н.Л. Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб. В кн.: «Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных» – М.-Л.: Наука, 1965. С. 23-32.
4. Хаслер (Hasler A.D.). Восстановление запаса лосося в реке Амур. // I Советско-Американская Научная конференция по охране и воспроизводству Атлантического лосося (М., 27-29 сентября 1988 г.). М.: Союз охотников, рыболовов. Американская ассоциация “Trout Unlimited”. 1988. С. 45-47.
5. Garlov P.E. Plasticity of Nonapeptidergic Neurosecretory Cells in Fish Hypothalamus and Neurohypophysis. International Review of Cytology. 2005, 245. p. 123-170.
6. Hasler A.D., Scholz A.T. Olfactory imprinting and homing in salmon. Investigations into the mechanism of the imprinting process. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo; Springer Verlag. 1983. 134p.
7. Palmé A., Wennerström L., Guban P. et al. Compromising Baltic salmon genetic diversity – conservation genetic risks associated with compensatory releases of salmon in the Baltic Sea. Havs- och vattenmyndighetens rapport, 2012, 18, 115 pp.
8. Thorstad E.B., Fleming I.A., McGinnity P. et al. Incidence and impacts of escaped farmed Atlantic salmon *Salmo salar* in nature. NINA Special Report. 2008, 36. 110 pp.
8. Ueda H. Physiological mechanisms of imprinting and homing migration in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. J Fish Biol. 2012, 81(2). p. 543-558.