

УДК 639.371.12

Л.Л. Хованская
(МагаданНИРО, г. Магадан)

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК И МОЛОДИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ НА ЛРЗ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Установлено, что существующая в настоящее время на ЛРЗ Магаданской области технология воспроизводства лососей, основанная на использовании водоемисточников с низкой температурой в период смешанного и внешнего экзогенного питания молоди, малоэффективна. Определены благоприятные температурные параметры содержания тихоокеанских лососей (кеты, горбуши и нерки) на разных этапах их раннего развития. Выявлены некоторые биологические особенности развития и роста различных видов тихоокеанских лососей на ЛРЗ Магаданской области.

Khovanskaya L.L. Water temperature influence on growth and development of young pacific salmons at the salmon hatcheries of Magadan Region // *Izv. TINRO*. — 2007. — Vol. 150. — P. 328–351.

Present technology of salmons (pink, chum, and sockeye) reproduction at the hatcheries of Magadan Region is low effective because of too low temperature of natural water used during the period of mixed and exogenous feeding of juveniles. To enhance the technology, favorable temperature parameters for keeping the juveniles at different stages of their development are determined. Some distinctive biological features of these species development and growth at the hatcheries are revealed.

Изучению влияния температуры среды на рост и развитие личинок и молоди тихоокеанских лососей уделяется большое внимание, что отражено в многочисленных публикациях (Brett, 1971; Смирнов, 1975; Wedemeyer et al., 1980; Elliott, 1982; Бретт, 1983; Варнавский, 1984, 1990; Канидьев, 1984; Бугров, 1985; Гриценко и др., 1987; Маркевич, Виленская, 1991а, б; Бушуев, 1994; Хованский, 1994, 2000; и др.). Из анализа данных работ следует, что температура воды является фактором, с помощью которого можно управлять процессом раннего развития лососей. Наиболее полно раскрыто значение температуры воды в раннем развитии тихоокеанских лососей в работах отечественных ихтиологов А.И. Смирнова (1975) и А.Н. Канидьева (1984), в которых сопоставлены условия и характер развития лососей в природных водоемах и на ЛРЗ Сахалина и Камчатки. В.П. Бушуевым (1994) на примере кеты Приморья и Сахалина отмечено, что с помощью регулирования температуры воды можно управлять этапами раннего развития лососей и в конечном итоге проводить выпуск молоди с ЛРЗ в оптимальные сроки.

Изучению влияния температуры воды на рост и развитие лососей в раннем онтогенезе (на этапе свободных эмбрионов и в личиночный период) в условиях ЛРЗ Магаданской области до настоящего времени не уделялось достаточного внимания, хотя не вызывало сомнения то, что температура воды на ЛРЗ должна соответствовать биологическим особенностям разводимого вида лососей.

Исследования проводили в производственных условиях Ольской ЭПАБ (холодноводном ЛРЗ Магаданской области) в 1997–1998 гг. на рыбах основных периодов и этапов развития (выклев свободных эмбрионов, личиночный период и этап смешанного питания, мальковый период). Объектами изучения служили кета, горбуша и нерка. Наблюдения за ростом и развитием кеты проводили на трех партиях от икры разных сроков оплодотворения: 27 июля, 6 и 27 сентября 1997 г. — соответственно 7,8 тыс. экз. (партия № 1), 404,0 тыс. экз. (партия № 2) и 120,0 тыс. экз. (партия № 3). Развитие горбуши изучали на двух партиях от икры, оплодотворенной 31 июля и 10 августа 1997 г., в количестве соответственно 621 тыс. экз. (партия № 1) и 598 тыс. экз. (партия № 2). В связи с разными сроками закладки оплодотворенной икры на ЛРЗ все партии кеты и горбуши содержали в условиях различной температуры воды. Развитие нерки наблюдали у одной партии (167 тыс. экз.), полученной от оплодотворенной икры 28 августа 1997 г.

Кету на всех этапах раннего развития (от выклева свободных эмбрионов до выпуска молоди) содержали при следующей плотности посадки: 3,9 тыс. экз./м² (партия № 1), 12,2 тыс. экз./м² (партия № 2) и 10,0 тыс. экз./м² (партия № 3). Горбушу 1-й и 2-й партий содержали почти при одинаковой плотности посадки — 18,8 и 18,1 тыс. экз./м²; нерку — при плотности 7,0 тыс. экз./м².

В личиночный и мальковый периоды развития лососей кормили пастообразной смесью из фарша лососевых рыб, печени морзверя и икры минтая.

Наступление очередного этапа и периода у разных партий кеты и других видов лососей проходило в различные сроки и при различной температуре воды (табл. 1). Развитие лосососей на Ольской ЭПАБ проходило в условиях постепенного понижения температуры. Кету и горбушу из партии № 1 содержали при повышенной температуре воды. Средняя температура воды за весь период выдерживания различных партий свободных эмбрионов и личинок кеты составила 6,5 °C — партия № 1; 2,5 °C — партия № 2 и 1,3 °C — партия № 3. Мальковый период развития кеты этих партий проходил при средней температуре соответственно 1,0; 2,6 и 1,2 °C. Развитие горбуши с начала выклева эмбрионов до выпуска молоди проходило при средней температуре воды 2,9 (партия № 1) и 2,1 °C (партия № 2), при этом до окончания личиночного периода горбушу из партии № 1 содержали при температуре воды 3,5 °C, из партии № 2 — при температуре 2,7 °C, а в мальковый период — соответственно при 1,4 и 0,9 °C. Нерка развивалась при средней температуре воды 5,1 °C, в личиночный и мальковый периоды соответственно при 6,8 и 4,3 °C.

Как показали ранее проведенные исследования (Смирнов, 1975; Медников, 1977; Канидьев, 1984; Хованская, 1994; и др.), прослеживается четкая обратная связь — с повышением температуры увеличивается сумма набранного тепла (в градусо-днях) и сокращается длительность прохождения каждого этапа развития (в сутках).

Так, у кеты из партии № 1, содержащейся в условиях более теплой воды (9,1 °C), вылупление началось 20 сентября 1997 г. на 60-е сут от даты оплодотворения при 545 градусо-днях. При снижении температуры воды до 6,7 °C вылупление кеты из партии № 3 отмечено только на 72-е сут при 481 градусо-дне (табл. 1 и рис. 1). Подобным образом у горбуши, развивающейся при более высокой температуре (9 °C), вылупление началось на 71-е сут (9 октября 1997 г.) при 636 градусо-днях, а при более низкой (7,5 °C) только на 79-е сут (28 октября 1997 г.) при сумме набранного тепла всего 592 градусо-дня.

Нерка, развивающаяся при температуре воды 8,1 °C, начала вылупляться только на 84-е сут (19 ноября 1997 г.) при 678 градусо-днях (табл. 1).

Масса желточного мешка (по отношению к массе тела) вылупившихся одноклассовых свободных эмбрионов кеты оказалась больше, чем у эмбрионов горбуши и нерки. У кеты желток составлял от 65 до 71 % массы тела, у горбуши и нерки — соответственно 58,8–60,2 и 61,5 %.

Таблица 1
Даты и возраст наступления очередных этапов развития разных партий лососей
на Ольской ЭПАБ в 1997–1998 гг.

Table 1

Dates and age of the next stages of different salmon portions
at the Ola River Salmon Hatchery in 1997–1998

Наименование периода, этапа	Кета			Горбуша		Нерка
Оплодотворение	23.07.97	06.09.97	27.09.97	31.07.97	10.08.97	28.08.97
Начало вылупления	20.09.97	06.11.97	07.12.97	09.10.97	28.10.97	19.11.97
	<u>60</u> 545	<u>62</u> 510	<u>72</u> 481	<u>71</u> 636	<u>79</u> 592	<u>84</u> 678
Массовое вылупление	23.09.97	09.11.97	13.12.97	14.10.97	30.10.97	25.11.97
	<u>63</u> 571	<u>65</u> 531	<u>79</u> 499	<u>76</u> 676	<u>82</u> 614	<u>90</u> 718
Окончание вылупления	26.09.97	14.11.97	31.12.97	25.10.97	05.11.97	04.12.97
	<u>66</u> 596	<u>70</u> 563	<u>96</u> 531	<u>87</u> 6759	<u>89</u> 664	<u>99</u> 791
Личиночный период, подъем на плав и начало кормления	30.11.97	05.02.98	12.03.98	30.11.97	05.02.98	30.12.97
	<u>112</u> 1009	<u>153</u> 771	<u>168</u> 615	<u>123</u> 1030	<u>179</u> 918	<u>124</u> 948
Мальковый период, активное кормление	05.02.98	14.05.98	—	12.04.98	12.04.98	30.01.98
	<u>199</u> 1252	<u>244</u> 944		<u>256</u> 1216	<u>245</u> 981	<u>156</u> 1125
Мальковый период, выпуск	06.05.98	19.06.98	19.06.98	12.05.98	12.05.98	12.03.98*
	<u>289</u> 1345	<u>280</u> 1054	<u>236</u> 687	<u>286</u> 1268	<u>275</u> 1009	<u>197</u> 1338

Примечание. Над чертой — возраст, сут; под чертой — сумма набранного тепла, градусо-дни. * содержание продолжено.



Рис. 1. Возрастная структура кеты на основных периодах и этапах ее раннего развития в условиях различной температуры воды

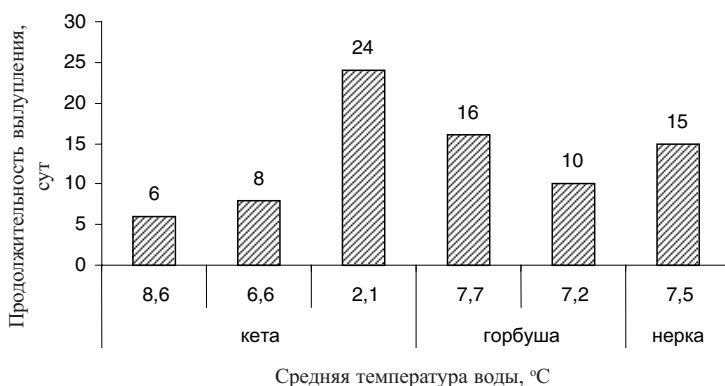
Fig. 1. Chum salmon age structure during the basic periods and stages of their early development in different water temperature

Температура повлияла и на продолжительность периода вылупления свободных эмбрионов (рис. 2).

Так, у кеты, развивающейся при температуре воды 6,6 °С, он оказался довольно продолжительным (24 сут). При температуре воды 8,6 °С вылупление прошло “дружно” и уже завершилось на 6-е сут.

Рис. 2. Продолжительность вылупления свободных эмбрионов разных партий кеты, горбуши, нерки и температура воды на Ольской ЭПАБ

Fig. 2. Duration of free embryos exclusion of different portions of chum salmon, pink salmon, sockeye salmon and water temperature at the Ola River Salmon Hatchery



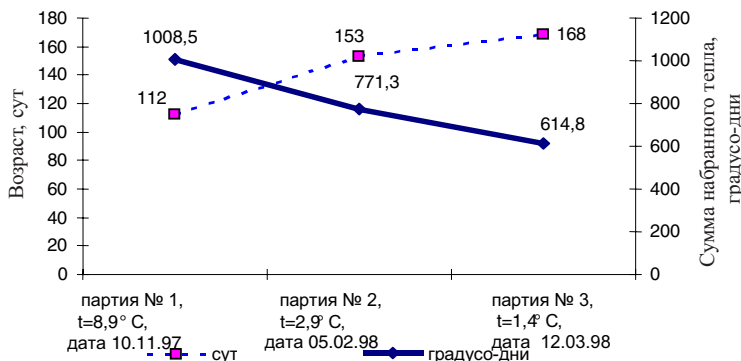
Вылупление нерки, содержащейся при температуре воды 7,5 °C, проходило в течение 15 сут.

По результатам наблюдений, возраст начала вылупления и его продолжительность у каждого вида лососей различались (табл. 1, рис. 2). Кета характеризовалась более ранним возрастом начала вылупления и относительно непродолжительным по сравнению с горбушей и неркой периодом вылупления при сходной температуре воды. Нерка, очевидно, на самых ранних этапах развивается более медленно, чем кета и горбуша. Все это свидетельствует о существовании видовых специфических особенностей развития лососей, обусловленных характером их эволюции, проходившей в различных условиях среды.

В процессе исследований было установлено, что у кеты с повышением температуры воды сроки наступления очередного этапа развития сокращаются. Так, например, личинки кеты из партии № 1, развивающиеся при более высокой температуре воды (8,9 °C), поднялись на плав и перешли на смешанное питание на 112-е сут (10 ноября 1997 г.), тогда как у личинок из партии № 2 при температуре воды 2,9 °C и из партии № 3 при 1,4 °C этот же этап наступил соответственно на 153- (5 февраля 1998 г.) и 168-е сут (12 марта 1998 г.) (рис. 3).

Рис. 3. Возраст личинок кеты при подъеме на плав и переходе на смешанное питание в условиях разной температуры воды

Fig. 3. Chum salmon larvae age during the rise and change to mixed feeding in the conditions of different water temperature



Рост и развитие кеты при повышенной и пониженной температуре воды отличались от роста и развития горбуши при аналогичных условиях. У кеты с понижением температуры воды с 6,5 до 1,3 °C медленнее рассасывался желточный мешок (рис. 4). Такая молодь хуже росла и характеризовалась более низкими размерно-весовыми показателями (рис. 5, табл. 2–4).

Выявлено, что при подъеме личинок кеты на плав с повышением температуры остаток желтка у них уменьшался. Так, у молоди, содержащейся при температуре воды 8,9 и 2,9 °C, остаток желтка составил соответственно 22,8 и 25,3 %, а при температуре воды 1,4 °C он увеличился до 29,2 % (рис. 6).

Наиболее полно характеризует влияние температуры воды на развитие личинок кеты, содержащихся при разной температуре воды, график степенной

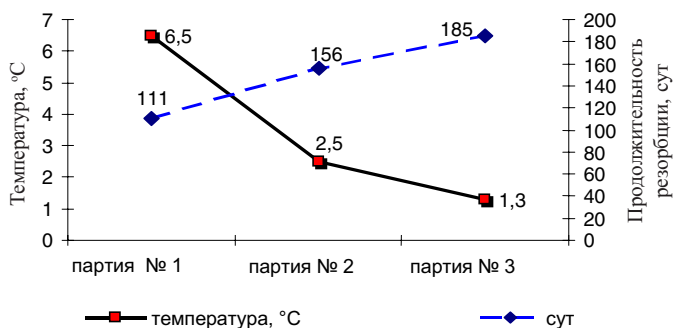


Рис. 4. Продолжительность резорбции желточного мешка у свободных эмбрионов и личинок кеты различных партий при разной температуре воды на Ольской ЭПАБ

Fig. 4. Duration of resorption of yolk-sac of free embryos and larvae of chum salmon of different portions under the conditions of different water temperature at the Ola River Salmon Hatchery

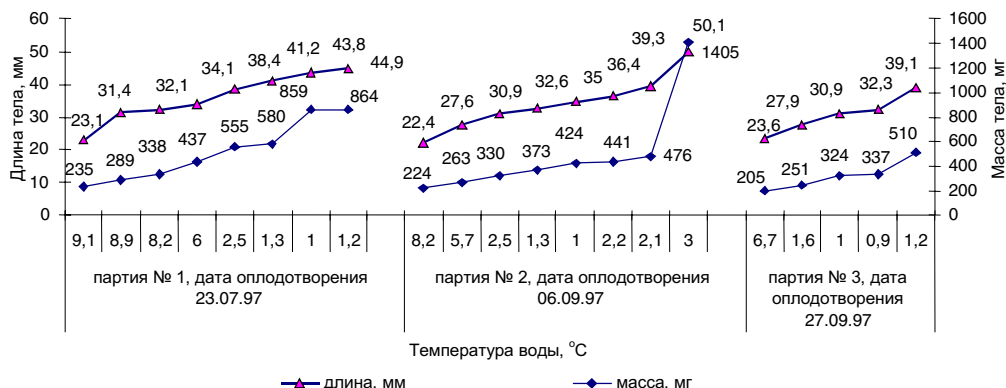


Рис. 5. Динамика роста кеты различных партий от начала вылупления свободных эмбрионов до выпуска молоди в условиях разной температуры воды. Временной шаг наблюдений см. в табл. 2–4

Fig. 5. Chum salmon growth dynamics of different portions starting from free embryos exclusion till young salmon release in the condition of different water temperature. Time step of study is shown in the table 2–4

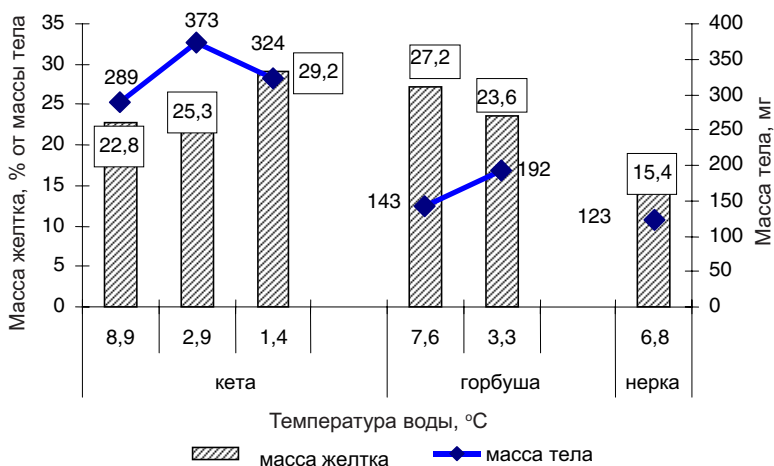


Рис. 6. Масса желтка (% от массы тела) и масса тела личинок лососей при подъеме на плав и переходе на смешанное питание, развивающихся при разной температуре воды

Fig. 6. Yolk weight (% from body weight) and body weight of salmon larvae during the rise and change to mixed feeding developing under the conditions of different water temperature

зависимости остатка желточного мешка и продолжительности его резорбции (рис. 7): при понижении температуры воды продолжительность резорбции желтка увеличивается. С помощью этого графика можно рассчитать ориентировочное время завершения личиночного периода развития при определенной температуре воды, что может быть полезно рыбоведам. Температура воды повлияла и на продолжительность личиночного периода кеты. Так, у кеты из

Размерно-весовые показатели кеты, партия № 1, дата оплодотворения 23 июля 1997 г.

Таблица 2

Table 2

Chum salmon, portion № 1, the date of insemination July, 23, 1997											
Период и этап развития	Дата	Возраст, сутки	Возраст, градусо- дни	Длина (ас), мм	Длина (ад), мм	Масса, мг	Масса желтка, %	Коэффи- циент упитан- ности	Температура за очередной период, °С	Средняя температура за весь период выдержива- ния, °С	Удельная скорость роста
Вылупление эмбрионов	20.09.97	60	544,5	22,4±0,2 20,3–25,0	20,4±0,2 19,0–22,0	224,0±5,9 131–277	71,0±1,2 57,9–87,1	–	9,1	9,1	–
	10.11.97	112	1008,5	31,4±0,3 28,0–34,5	27,8±0,3 25,0–30,5	288,5±7,5 213–367	22,8±1,0 10,8–33,6	–	8,9	8,9	0,005
Подъем на плав и начало кормления	30.11.97	132	1128,7	34,2±0,4 29,0–40,0	30,5±0,4 26,5–35,7	337,7±13,0 198–486	9,5±1,3 0–27,4	–	6,0	8,1	0,008
	30.12.97	162	1203,2	38,4±0,5 34,0–44,0	34,1±0,4 30,3–39,0	436,5±17,6 271–640	2,2±0,6 0–13,2	–	2,5	6,5	0,009
Мальковый период	5.02.98	199	1252,9	41,2±0,5 35,0–45,5	37,3±0,5 31,0–41,5	555,3±25,5 300–800	–	0,78±0,02 0,57–1,11	1,3	5,1	0,007
	12.03.98	234	1288,1	40,4±0,6 34,0–46,0	35,9±0,6 30,0–41,0	580,3±28,3 295–836	–	0,86±0,01 0,69–0,99	1,0	4,3	0,001
	6.04.98	259	1311,1	43,8±0,7 36,0–48,0	38,8±0,7 32,0–43,0	859,0±30,7 530–1090	–	1,0±0,03 0,82–1,59	0,9	3,8	0,015
	6.05.98	289	1347,4	44,9±0,5 39,0–48,0	40,0±0,5 35,0–43,0	864,4±26,3 405–1057	–	1,0±0,02 0,68–1,24	1,2	3,5	0,0002

Примечание. Здесь и далее над чертой — среднее, под чертой — min—max.

Размерно-весовые показатели кеты, партия № 2, дата оплодотворения 6 сентября 1997 г.

Таблица 3

Table 3

Shum salmon, portion № 2, the date of insemination September, 6, 1997

Период и этап развития	Дата	Возраст, сутки	Возраст, градусо- дни	Длина (ас), мм	Длина (ад), мм	Масса, мг	Масса желтка, %	Коэффи- циент упитан- ности	Температура за очередной период, °C	Средняя температура за весь период выдержива- ния, °C	Удельная скорость роста
Выгуливание эмбрионов	6.11.97	62	510,2	$\frac{22,5\pm0,2}{20,2-25,0}$	$\frac{20,4\pm0,2}{20,0-22,0}$	$\frac{224,0\pm5,7}{132-274}$	$\frac{71,5\pm1,2}{57,2-84,1}$	—	8,2	8,2	—
	30.11.97	86	647,3	$\frac{27,6\pm0,2}{26,0-30,0}$	$\frac{24,8\pm0,2}{23,0-27,0}$	$\frac{263,2\pm5,8}{217-354}$	$\frac{46,4\pm1,5}{32,7-64,8}$	—	5,7	5,7	0,007
	30.12.97	116	721,6	$\frac{30,9\pm0,2}{28,0-32,0}$	$\frac{27,6\pm0,2}{24,5-29,0}$	$\frac{329,6\pm5,5}{256-392}$	$\frac{35,2\pm0,9}{26,3-54,4}$	—	2,5	3,9	0,008
Подъем на плав и начало кормления	5.02.98	153	771,3	$\frac{32,6\pm0,3}{29,5-35,0}$	$\frac{28,6\pm0,4}{25,0-31,8}$	$\frac{372,7\pm6,2}{310-432}$	$\frac{25,3\pm0,5}{21,4-32,6}$	—	1,3	2,9	0,003
	12.03.98	188	806,5	$\frac{35,0\pm0,2}{32,0-37,0}$	$\frac{30,9\pm0,2}{28,0-32,5}$	$\frac{424,4\pm5,6}{354-490}$	$\frac{14,0\pm0,5}{7,1-19,4}$	—	1,0	2,4	0,004
Смешанное кормление	7.04.98	206	863,7	$\frac{36,4\pm0,3}{34,0-39,0}$	$\frac{32,3\pm0,2}{30,0-35,0}$	$\frac{440,9\pm12,7}{329-600}$	$\frac{5,8\pm0,3}{2,0-9,5}$	—	2,2	2,5	0,002
	14.05.98	244	944,3	$\frac{39,3\pm0,3}{34,0-42,0}$	$\frac{35,2\pm0,3}{30,0-38,0}$	$\frac{476,3\pm16,6}{285-660}$	—	$\frac{0,80\pm0,02}{0,61-0,99}$	2,1	2,4	0,002
Мальковый период	19.06.98	280	1053,5	$\frac{50,1\pm0,5}{45,0-55,0}$	$\frac{45,2\pm0,5}{40,0-50,0}$	$\frac{1404,8\pm43,7}{935-1808}$	—	$\frac{1,1\pm0,02}{0,90-1,35}$	3,0	2,5	0,030

партии № 1, развивающейся при средней температуре воды 6,5 °С, личиночный период завершился через 111 сут, а у кеты, содержание которой проходило в условиях более низкой температуры воды (2,5 °С — партия № 2 и 1,3 °С — партия № 3), личиночный период удлинился соответственно до 156 и 185 сут.

Температура воды оказывает стимулирующее влияние на рост личинок и молоди кеты, что показано на графике степенной зависимости удельной скорости роста (рис. 8). Детерминации ($R^2 = 1$) обусловлены тем, что уравнения аппроксимированы по 2–3 точкам.

С повышением температуры воды удельная скорость роста личинок и молоди из партии № 1, содержащейся при температуре воды от 9,1 до 1,2 °С, была несколько выше — 0,005–0,009 на этапе свободных эмбрионов и в личиночный период, а в мальковый период она составила 0,0002–0,015 (рис. 9, а, см. табл. 2). У кеты из партии № 2, содержащейся при температуре воды от 8,2 до 1,0 °С, удельная скорость роста находилась в пределах 0,002–0,008, в мальковый период она составила 0,002–0,03 (рис. 9, б, табл. 3). Кета из партии № 3 развивалась при температуре воды от 6,7 до 0,9 °С, при этом удельная скорость роста на этапе свободных эмбрионов и в личиночный период составила 0,007–0,001, а в мальковый период увеличилась до 0,011 (см. табл. 4). Характерно, что к окончанию личиночного периода и началу малькового у кеты произошло снижение темпа роста — с

Таблица 4

Размерно-весовые показатели кеты, партия № 3, дата оплодотворения 27 сентября 1997 г.

Table 4

Shum salmon, portion № 3, the date of insemination September, 27, 1997

Период и этап развития	Дата	Возраст, сутки	Возраст, градусо-дни	Длина (ас), мм	Длина (ад), мм	Масса, мг	Масса желтка, %	Коэффициент упитанности	Температура за очередной период, °С	Средняя температура за весь период выдерживания, °С	Удельная скорость роста
Выупление эмбрионов	7.12.97	72	481,1	23,6±0,3 19,0–28,0	21,5±0,3 17–25	204,5±9,1 121–358	65,2±2,1 45,7–83,9	–	6,7	6,7	–
Свободные эмбрионы	5.02.98	132	579,5	27,9±0,1 26,5–29,0	24,9±0,1 24–26	251,2±5,0 222–318	46,2±0,9 34,9–52,9	–	1,6	1,6	0,003
Подъем на плав и начало кормления	12.03.98	168	614,8	30,9±0,2 27,0–33,0	27,8±0,2 24–30	323,9±8,0 220–405	29,2±0,8 17,0±38,7	–	1,0	1,4	0,007
Смешанное кормление	12.04.98	199	642,7	32,3±0,4 25,0–37,0	28,1±0,3 21–30	336,9±8,2 256–454	23,8±1,0 15,1–44,9	–	0,9	1,3	0,001
Мальковый период	19.06.98	236	687,1	39,1±0,4 34,0–44,0	34,6±0,3 30,0–39,5	509,5±17,1 363–767	–	0,8±0,02 0,72–1,21	1,2	1,3	0,011

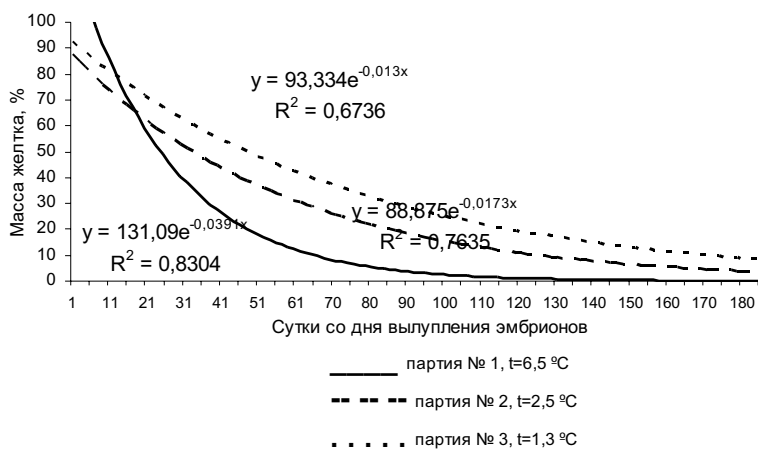


Рис. 7. Масса желтка и продолжительность его резорбции у свободных эмбрионов и личинок кеты при разной температуре воды на Ольской ЭПАБ

Fig. 7. Yolk weight and duration of resorption of free embryos and larvae of chum salmon under the conditions of different water temperature at the Ola River Salmon Hatchery

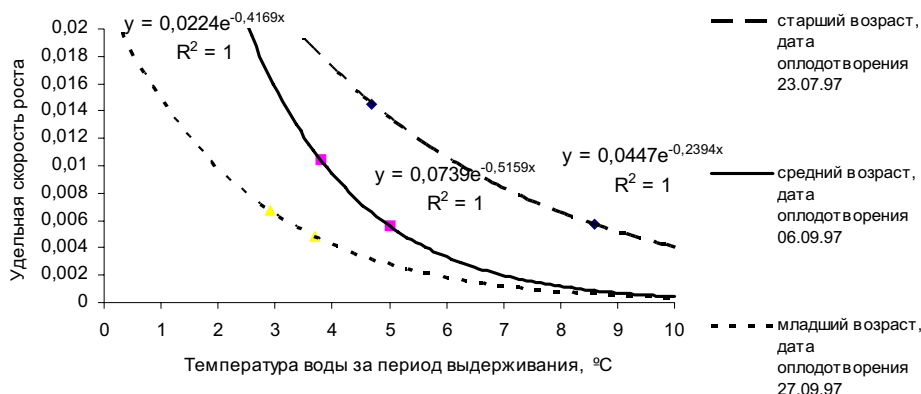


Рис. 8. Удельная скорость роста свободных эмбрионов, личинок и молоди кеты разных партий в зависимости от температуры воды на Ольской ЭПАБ

Fig. 8. Specific growth rate of free embryos, larvae and young chim salmon of different portions depending on the temperature of water at the Ola River Salmon Hatchery

0,007 до 0,001 (партия № 1) и с 0,004 до 0,002 (партия № 2) (рис. 9; табл. 2, 3). Это по-видимому, было связано с адаптацией рыб при переходе на другой тип питания. Через 35–40 сут после резорбции желточного мешка молодь снова начала расти даже в условиях низкой температуры воды (0,9 °C), как это произошло у кеты из партии № 1 — удельная скорость роста составила 0,015.

Установлено, что в мальковый период скорость роста кеты из партии № 2 была в 2 раза выше, чем у кеты из партии № 1 (0,03 против 0,015). Это явилось следствием выращивания первой в условиях повышения температуры воды (в течение 36 сут) до 3 °C (кета из партии № 1 развивалась при температуре воды 0,9 °C) и отразилось на общих результатах выращивания. Так, у молоди кеты из партии № 2 оказались наибольшими линейно-весовые показатели.

Температура воды на протяжении всего периода содержания горбуши понижалась — с 9,0 до 1,1 °C (партия № 1) и с 7,5 до 0,9 °C (партия № 2). У горбуши из партии № 1, инкубация которой проходила при более высокой температуре воды (до 9 °C), вылупление эмбрионов происходило в течение 16 сут и оказалось более продолжительным, чем у горбуши из партии № 2, содержащейся при температуре воды 7,5 °C. Вылупление этой партии закончилось уже на 10-е сут (см. рис. 2). Однако в условиях более высокой температуры (7,6 °C) горбуша из партии № 1 быстрее поднялась на плав и перешла на смешанное питание раньше, чем горбуша из партии № 2, которую содержали при температуре воды 3,3 °C. Подъем на плав горбуши из партии № 1 произошел 30 ноября 1997 г. на 52-е сут со дня вылупления в возрасте 123 сут

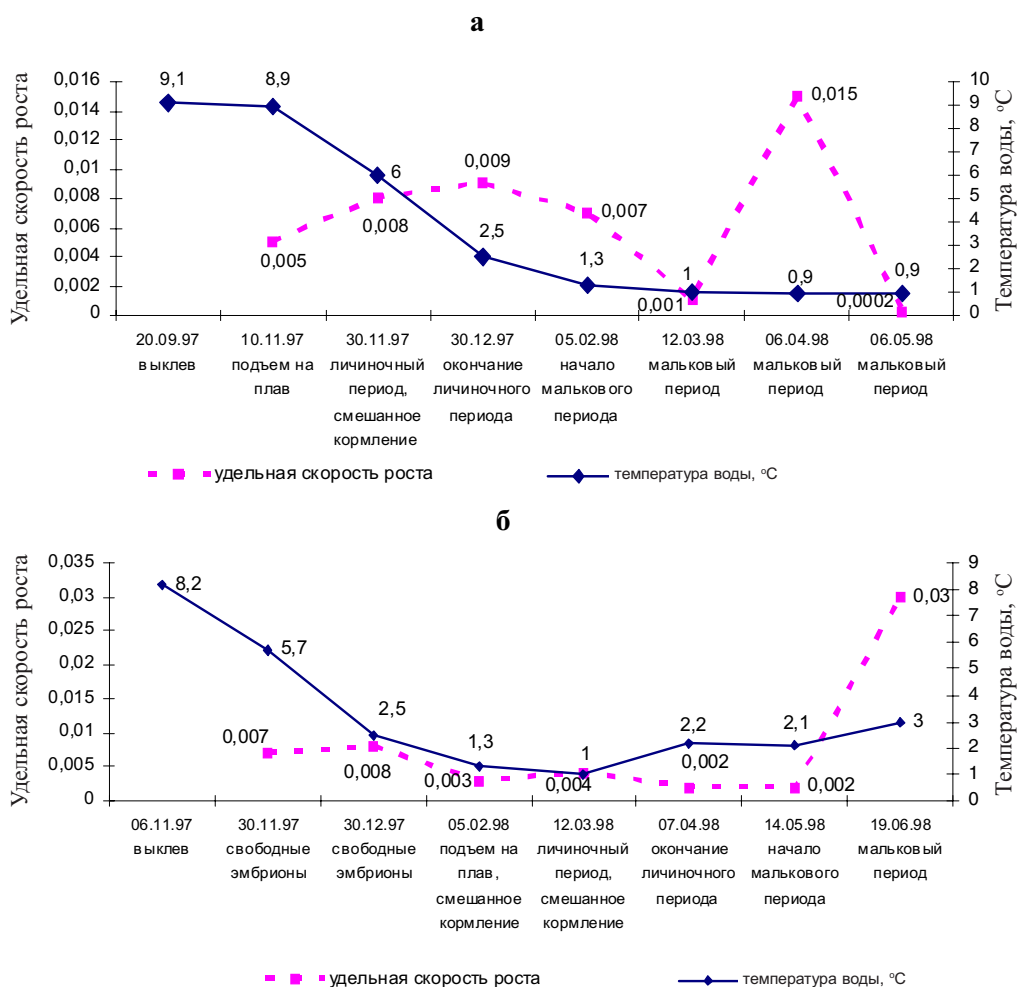


Рис. 9. Динамика удельной скорости роста кеты в раннем онтогенезе и изменение температуры воды на Ольской ЭПАБ: **а** — партия № 1; **б** — партия № 2

Fig. 9. Dynamics of specific rate of chum salmon growth during the early ontogenesis and water temperature change at the Ola River Salmon Hatchery: **а** — portion № 1; **б** — portion № 2

при 1029,9 градусо-дня. Горбуша из партии № 2 поднялась на плав только 5 февраля 1998 г., на 100-е сут со дня вылупления в возрасте 179 сут при 917,9 градусо-дня (см. табл. 1). И хотя желточный мешок у горбуши из партии № 1 оказался достоверно больше (при $t_{st} = 4,615$) — 27,2 % против 23,6 % (рис. 6), — все же интенсивность его резорбции у этой же партии горбуши была выше. Тенденция к сокращению длительности резорбции желточного мешка в условиях повышенной температуры сохранялась до 145 сут со дня вылупления (рис. 10, 11). После этого периода наблюдалась обратная тенденция: процесс резорбции желточного мешка у горбуши из партии № 1 затянулся. Желточный мешок у горбуши из партии № 2, содержащейся в тот же период, но при более низкой температуре воды (до 0,9 °C), рассасывался быстрее, чем у личинок из партии № 1, развивавшейся при температуре воды от 1,1 до 1,7 °C. Полная резорбция желточного мешка произошла у горбуши из партии № 1 на 196-е сут со дня вылупления в возрасте 267 сут при 1228,0 градусо-дня к 23 апреля 1998 г., а у горбуши из партии № 2 — на 163-е сут со дня вылупления в возрасте 241 сут при 977,5 градусо-дня к 8 апреля 1998 г. (рис. 11, 12).

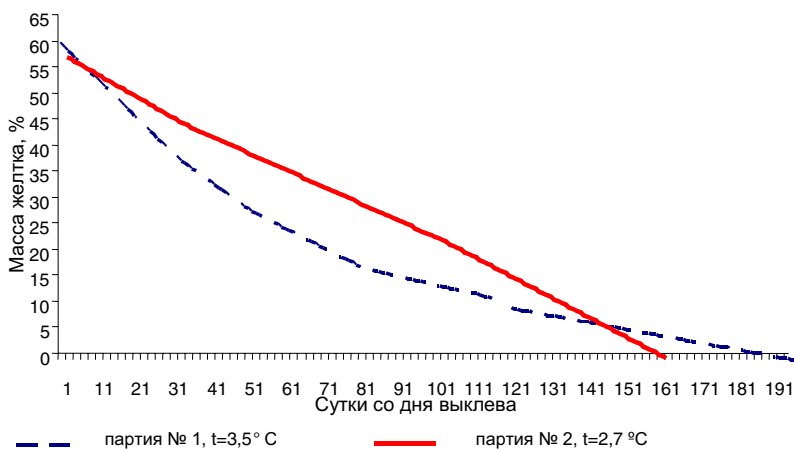


Рис. 10. Динамика резорбции желточного мешка у свободных эмбрионов и личинок горбуши, содержащихся при разной температуре воды

Fig. 10. Resorption dynamics of the yolk-sac of free embryos and pink salmon larvae which are kept in waters with different temperature

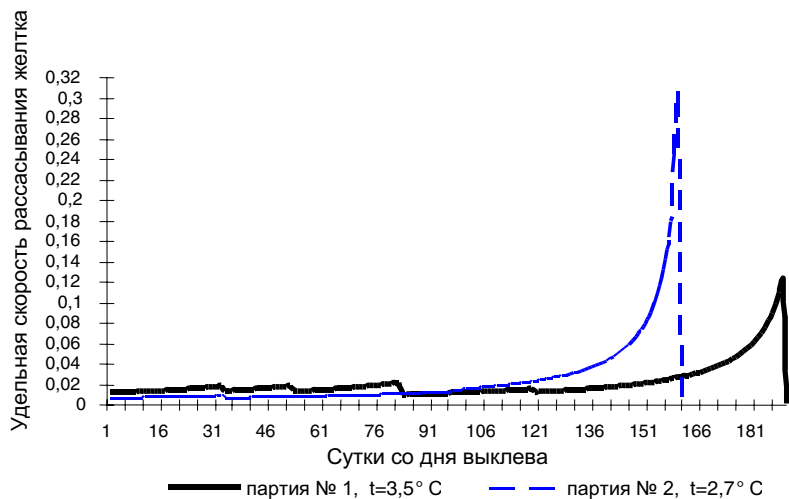


Рис. 11. Удельная скорость резорбции желтка у горбуши, содержащейся при разной температуре воды

Fig. 11. Specific rate of yolk-sac resorption of pink salmon which are kept in waters with different temperature

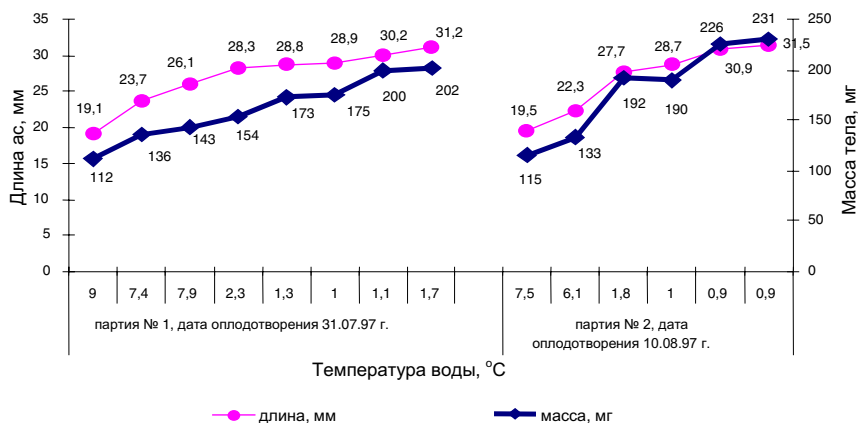


Рис. 12. Динамика длины и массы горбуши разных возрастов в условиях различной температуры воды. Временной шаг наблюдений см. в табл. 5, 6

Fig. 12. Dynamics of length and weight of pink salmon of different age under the conditions of different water temperature. Time step of study is shown in the table 5, 6

На протяжении всего периода развития горбуша в условиях более холодной температуры воды (партия № 2) лучше росла и имела большие размерно-весовые показатели, чем горбуша из партии № 1, содержащаяся при повышенной

температуре воды. Уже к моменту подъема на плав личинки этой группы имели длину и массу $27,7 \pm 0,2$ мм и $192,9 \pm 2,9$ мг, тогда как у личинок горбуши партии № 1 эти же показатели составляли $26,1 \pm 0,2$ мм и $143,3 \pm 2,3$ мг (рис. 12, 13; табл. 5, 6).

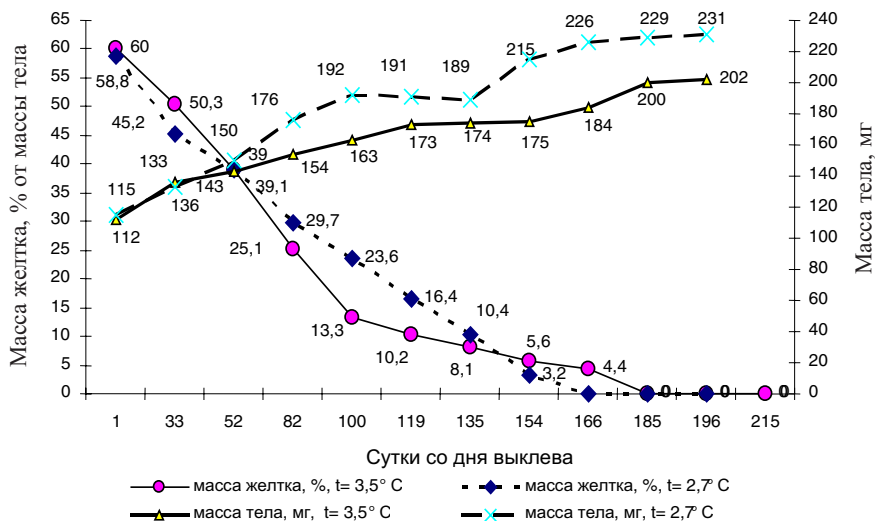


Рис. 13. Масса желтка и масса тела молоди горбуши, выращиваемой при разной температуре воды на Ольской ЭПАБ

Fig. 13. Yolk weight and body weight of pink salmon raised in different water temperature at the Ola River Salmon Hatchery

Удельная скорость роста горбуши за период выдерживания личинок и подращивания молоди из партии № 1 колебалась от 0,006 до 0,0003, из партии № 2 — от 0,0004 до 0,006 (рис. 14; табл. 5, 6). По итогам расчета средней удельной скорости роста горбуша из партии № 2, развивающаяся при более низкой температуре воды, превзошла в росте горбушу из партии № 1.

Темп роста горбуши из партий № 1 и № 2 на протяжении всего периода развития изменялся по-разному. Хотя у обеих групп наблюдались более высокие показатели удельной скорости роста в начале выдерживания свободных эмбрионов, но потом произошло их снижение к окончанию личиночного периода, вновь увеличение в мальковом периоде и затем снижение в мальковый период по истечении одного месяца содержания.

У горбуши партии № 1 происходило снижение скорости роста при подъеме личинок на плав и переходе на смешанное питание, окончании личиночного периода (при остатке желтка до 5,6 % от массы тела), в мальковый период (по истечении 1 мес содержания при температуре воды 1 °C), а также перед выпуском. Снижение скорости роста у горбуши из партии № 2 происходило всего 2 раза — в процессе завершения личиночного периода (при остатке желточного мешка 10,4 %) и в мальковый период по истечении 1 мес содержания в условиях низкой температуры воды (0,9 °C) (рис. 14). Все эти изменения определили размеры молоди горбуши. К 12 мая 1998 г. молодь, выращенная в условиях более низкой температуры воды, на 195-е сут со дня вылупления имела большие показатели массы и длины ($230,7 \pm 4,0$ мг и $31,5 \pm 0,2$ мм), тогда как в этом же возрасте у горбуши, содержание которой проходило при более высокой температуре воды, масса и длина оказались меньше и составили $202,0 \pm 5,8$ мг и $31,2 \pm 0,2$ мм (см. рис. 12, 13, табл. 5, 6).

Рост и развитие нерки проходили в условиях более высокой температуры воды, чем кеты и горбуши. Температура воды за весь период наблюдений понизилась с 8,3 до 3,7 °C. До начала малькового периода нерку содержали при средней

Размерно-весовые показатели горбуши, партия № 1, дата оплодотворения 31 июля 1997 г.

Table 5

Pink salmon, portion № 1, the date of insemination July, 31, 1997

Период и этап развития	Дата	Возраст, сутки	Возраст, градусо- дни	Длина (ас), мм	Длина (ад), мм	Масса, мг	Масса желтка, %	Коэффи- циент упитан- ности	Температура за очередной период, °С	Средняя температура за весь период выдержива- ния, °С	Удельная скорость роста
Выупление эмбрионов	9.10.97	71	636,0	19,1±0,2 16,9–21,0	17,0±0,2 15,3–18,7	112,3±2,1 79–143	60,2±1,2 49,6–80,7	–	9,0	9,0	
Свободные эмбрионы	11.11.97	104	880,2	23,7±0,2 22,0–26,0	20,6±0,2 19,0–22,5	135,7±2,7 102–167	37,0±0,6 29,6–45,7	–	7,4	7,4	0,006
Подъем на плав и начало кормления	30.11.97	123	1029,9	26,1±0,2 24,0–31,0	23,2±0,3 21,5–29,0	143,3±2,3 116–170	27,2±0,5 22,8–32,8	–	7,9	7,6	0,003
Смешанное кормление	30.12.97	153	1097,9	28,3±0,2 25,5–30,0	24,8±0,2 22,0–26,0	154,1±3,2 110–179	16,3±0,4 12,5–20,7	–	2,3	5,6	0,007
	5.02.98	190	1147,6	28,8±0,4 26,0–36,0	25,0±0,2 23,0–27,5	172,7±4,1 139–220	10,2±0,4 6,2–15,0	–	1,3	4,2	0,002
	12.03.98	225	1181,9	28,9±0,2 27,0–31,0	25,9±0,2 24,0–28,0	174,5±3,2 135–207	5,6±0,5 0,0–12,1	–	1,0	3,5	0,0003
Мальковый период	12.04.98	256	1215,9	30,2±0,2 28,0–32,0	26,6±0,2 25,0–29,0	200,3±5,0 149–246	–	0,70±0,02 0,56–0,93	1,1	3,1	0,004
	12.05.98	286	1267,6	31,2±0,2 29,0–34,0	27,4±0,2 26,0–30,0	202,0±5,8 154–286	–	0,70±0,01 0,56–0,96	1,7	2,9	0,0003

температуре воды 6,8 °С, при этом продолжительность резорбции желточного мешка составила не более 52-х сут со дня вылупления (рис. 15), тогда как у рыб, развивающихся при температуре воды 1,3–6,4 °С (кета) и 2,7–3,5 °С (горбуша), она оказалась более длительной и составила соответственно 185–111 и 196–163 сут.

Хотя по полученным данным видно, что температура воды оказывает существенное влияние на длительность резорбции желточного мешка, нельзя не заметить видовые особенности в развитии нерки (табл. 7). После вылупления кета и горбуша развивались при высокой температуре воды в течение 72 (кета при 8,1 °С) и 52 сут (горбуша при 7,6 °С).

Однако у этих видов ко времени подъема на плав и перехода на смешанное питание желток не рассосался, был довольно крупным и составил у кеты $22,8 \pm 1,0$ и у горбуши $27,2 \pm 0,5$ % массы тела. Нерка же поднялась на плав через 40 сут с начала выклева при остатке желточного мешка $15,4 \pm 0,7$ % массы тела (см. рис. 6). Личиночный период до подъема на плав и начала смешанного питания у нее оказался очень коротким и не превышал 30 сут. Скорость резорбции желтка у нерки оказалась

Таблица 6
Table 6
Размерно-весовые показатели горбуши, партия № 2, дата оплодотворения 10 августа 1997 г.
Pink salmon, portion № 2, the date of insemination August, 10, 1997

Период и этап развития	Дата	Возраст, сутки	Возраст, градусодни	Длина (ас), мм	Длина (ад), мм	Масса, мг	Масса желтка, %	Коэффициент упитанности	Температура за очередной период, °С	Средняя температура за весь период выдерживания, °С	Удельная скорость роста
Вылупление эмбрионов	28.10.97	79	591,9	$19,5 \pm 0,2$ $17,5-21,0$	$17,4 \pm 0,2$ $15,5-29,0$	$114,9 \pm 2,2$ $85-146$	$58,8 \pm 1,4$ $45,9-75,7$	-	7,5	7,5	
Свободные эмбрионы	30.11.97	112	794,3	$22,3 \pm 0,2$ $20-24$	$19,1 \pm 0,2$ $17,5-20,5$	$133,1 \pm 2,3$ $111-159$	$45,2 \pm 0,9$ $37,1-55,6$	-	6,1	6,1	0,004
Подъем на плав и начало кормления	5.02.98	179	917,9	$27,7 \pm 0,2$ $25,0-30,0$	$24,6 \pm 0,2$ $21,5-27,0$	$192,0 \pm 2,9$ $167-221$	$23,6 \pm 0,6$ $13,2-28,5$	-	1,8	3,3	0,005
Смешанное кормление	12.03.98	214	953,5	$28,7 \pm 0,2$ $27,0-31,0$	$25,3 \pm 0,1$ $24,0-27,0$	$189,6 \pm 3,1$ $165-240$	$10,4 \pm 0,4$ $4,7-15,8$	-	1,1	2,7	0,0004
Мальковый период	12.04.98	245	981,1	$30,9 \pm 0,2$ $29,0-33,0$	$27,6 \pm 0,1$ $26,0-29,0$	$225,9 \pm 4,1$ $170-267$	-	$0,80 \pm 0,01$ $0,65-0,90$	0,9	2,3	0,006
	12.05.98	275	1009,3	$31,5 \pm 0,2$ $29,0-33,0$	$27,7 \pm 0,2$ $25,0-29,0$	$230,7 \pm 4,0$ $175-268$	-	$0,70 \pm 0,01$ $0,65-0,87$	0,9	2,1	0,001

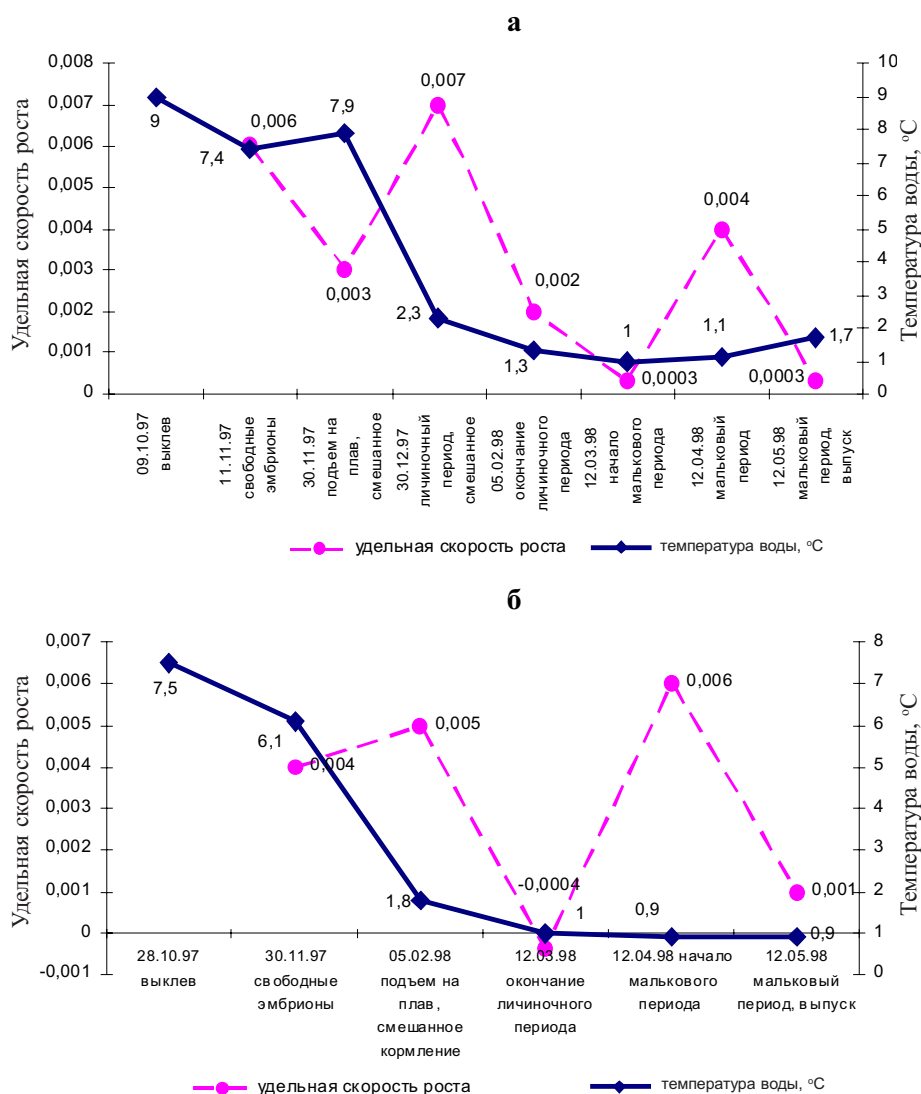


Рис. 14. Динамика удельной скорости роста горбуши в раннем онтогенезе и температура воды на Ольской ЭПАБ: **а** — партия № 1, средняя температура воды за период выдерживания 2,9 °C; **б** — партия № 2, средняя температура воды за период выдерживания 2,1 °C

Fig. 14. Dynamics of specific growth rate of pink salmon during the early ontogenesis and water temperature at the Ola River Salmon Hatchery: **а** — portion № 1, average water temperature during the period of keeping is 2.9 °C; **б** — portion № 2, average water temperature during the period of keeping is 2.1 °C

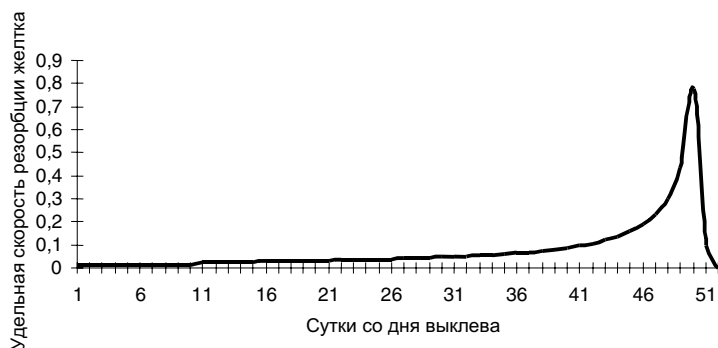


Рис. 15. Удельная скорость резорбции желтка у нерки, развивающейся при средней температуре воды 6,8 °C на Ольской ЭПАБ

Fig. 15. Specific rate of yolk resorption of sockeye salmon developing under the average water temperature of 6.8 °C at the Ola River Salmon Hatchery

Размерно-весовые показатели нерки, дата оплодотворения 28 августа 1997 г. Таблица 7
Table 7

Sockeye salmon, the date of insemination August, 28, 1997											
Период и этап развития	Дата	Возраст, сутки	Возраст, градусо-дни	Длина (ас), мм	Длина (ад), мм	Масса, мг	Масса желтка, %	Коэффициент упитанности	Температура за очередной период, °С	Средняя температура за весь период выдерживания, °С	Удельная скорость роста
Вылупление эмбрионов	19.11.97	84	678,3	19,8±0,1 19,0–25,0	18,4±0,1 17,5–19,5	99,0±1,7 79–117	59,2±0,8 52,5–69,8	–	8,1	8,1	–
	30.11.97	95	769,9	20,5±0,1 19,0–22,0	18,6±0,1 17,0–20,0	101,2±1,3 80–118	53,1±0,7 46,2–66,4	–	8,3	8,3	0,004
Подъем на плав и начало кормления	30.12.97	124	948,4	25,8±0,1 24,0–27,0	23,0±0,1 21,0–24,0	122,9±2,5 94–147	15,4±0,7 8,2–27,7	–	6,2	6,8	0,007
	30.01.98	156	1125,3	28,5±0,2 25,5–31,0	25,3±0,2 23,0–28,0	181,5±5,3 126–259	–	1,1±0,01 0,76–1,26	5,5	6,2	0,012
Мальковый период	23.02.98	180	1248,6	28,6±0,3 24,0–32,0	25,4±0,3 21,0–29,0	214,2±7,5 143–311	–	1,27±0,02 1,10–1,55	5,1	5,9	0,007
	12.03.98	197	1338,3	31,3±0,5 26,0–39,0	27,9±0,5 23,0–35,0	288,0±18,2 106–559	–	1,3±0,03 0,70–1,59	5,3	5,8	0,017
	7.04.98	223	1439,9	32,6±0,3 30,0–35,0	29,2±0,3 27,0–32,5	315,0±5,9 228–419	–	1,3±0,04 0,84–1,59	3,9	5,5	0,003
	14.05.98	260	1575,7	33,7±0,5 29,0–41,0	29,6±0,5 25,0–36,0	345,9±20,2 126–690	–	1,3±0,05 0,81–2,17	3,7	5,1	0,003

также выше, чем у кеты и горбуши, развивающихся при более высокой температуре (см. рис. 15).

На графике динамики удельной скорости роста нерки в раннем онтогенезе (рис. 16) показано два пика ее увеличения в мальковый период (через 30 и 40 сут содержания от подъема на плав и перехода личинок на смешанное питание при температуре воды 5,3–5,5 °С). При этом удельная скорость роста составила соответственно 0,012 и 0,017.

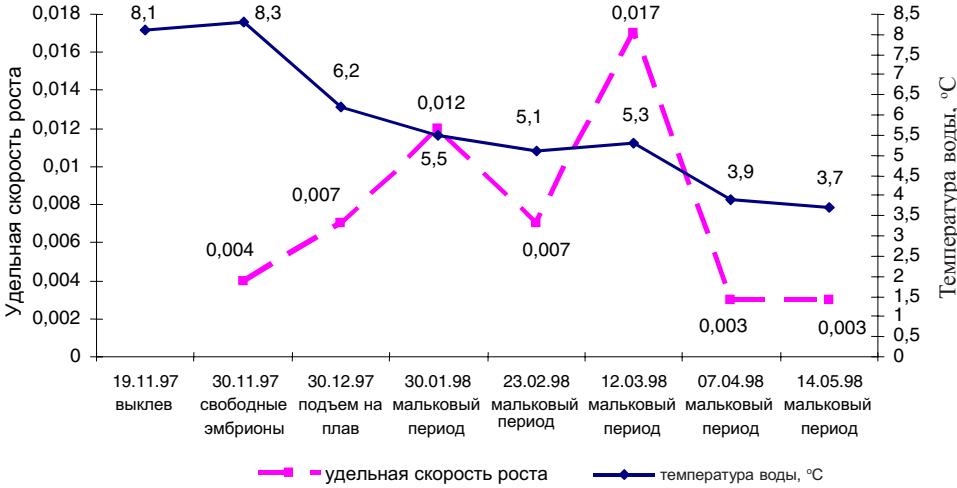


Рис. 16. Динамика удельной скорости роста нерки в раннем онтогенезе и температура воды на Ольской ЭПАБ

Fig. 16. Dynamics of specific rate of growth of sockeye salmon the early ontogenesis and water temperature at the Ola River Salmon Hatchery

В дальнейшем, после снижения температуры воды до 3,7–3,9 °С, рост нерки существенно замедлился, его удельная скорость составила 0,003.

Длина и масса тела через 176 сут выдерживания свободных эмбрионов, личинок и выращивания молоди нерки увеличились в 1,6 и 3,6 раза и составили $33,7 \pm 0,5$ мм и $345,9 \pm 20,2$ мг (рис. 17).

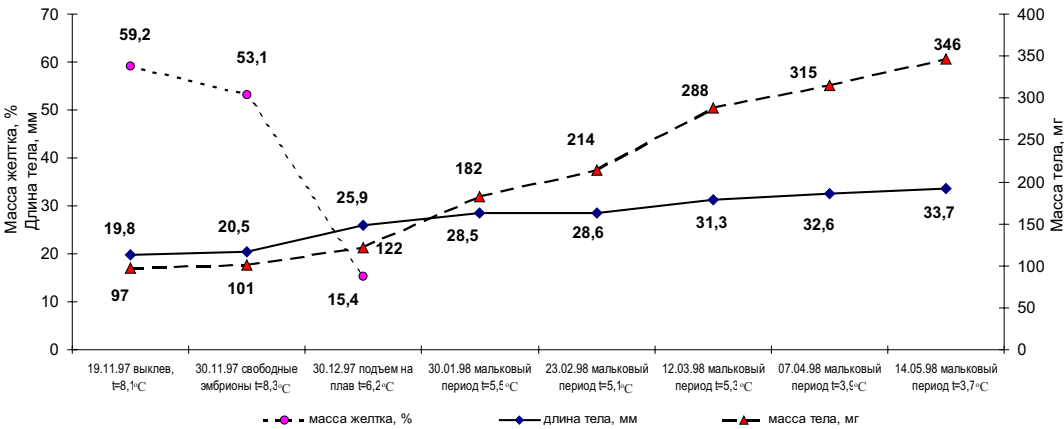


Рис. 17. Динамика размерно-весовых показателей и массы желтка нерки в раннем онтогенезе в условиях Ольской ЭПАБ

Fig. 17. Dynamics of size and weight parameters and yolk weight of sockeye salmon during the early ontogenesis in the condition of the Ola River Salmon Hatchery

Молодь нерки с самого начала малькового периода отличалась от молоди кеты и горбуши большим коэффициентом упитанности (рис. 18), который увели-

чился за период выращивания с 1,1 до 1,3. У кеты он не превышал 1,1, причем у той молоди, которую в течение 1 мес перед выпуском содержали при температуре воды не менее 3 °С. Молодь горбуши оказалась более прогонистой, и коэффициент упитанности у нее был меньше (0,7–0,8), чем у других видов лососей.

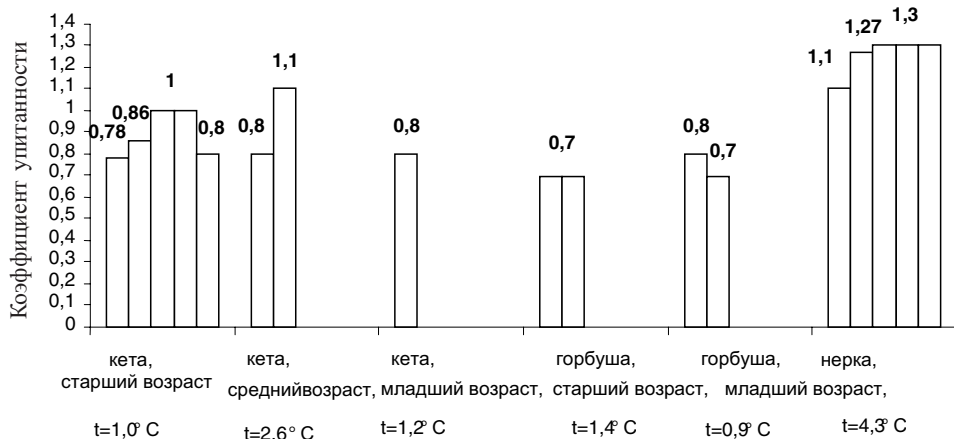


Рис. 18. Коэффициент упитанности (по Фультону) молоди кеты, горбуши и нерки в раннем онтогенезе при содержании на Ольской ЭПАБ

Fig. 18. Coefficient of fatness (according to Fulton) of young chum salmon, pink salmon, sockeye salmon during the early ontogenesis while keeping at the Ola River Salmon Hatchery

Полученные данные подтверждают сделанные ранее выводы о существовании видовых особенностей на разных этапах индивидуального развития молоди лососей (Смирнов, 1975), что необходимо учитывать при их искусственном разведении и разработке биотехнологических приемов.

Анализ изучения влияния температуры воды на рост и развитие лососей в раннем онтогенезе позволил сделать следующие заключения. Развитие всех видов лососей на Ольской ЭПАБ проходит в условиях переменного температурного режима. С увеличением температуры сокращается продолжительность вылупления эмбрионов кеты. Незначительное повышение температуры воды от 6,6 до 8,6 °С существенно не влияет на его продолжительность, в то же время при снижении температуры до 2,1 °С продолжительность вылупления эмбрионов увеличивается в 3–4 раза.

У горбуши в условиях незначительного повышения температуры воды с 7,2 до 7,7 °С продолжительность вылупления увеличилась с 10 до 16 сут. Скорее всего, эта задержка вызвана неблагоприятными условиями инкубации (повышенный отход икры, сапролегниоз и др.). Известно, что с повышением температуры воды в ней снижается содержание кислорода и его парциальное давление в перивителлиновой жидкости икринок, которое является адекватным раздражителем, вызывающим секреторную деятельность желез вылупления эмбрионов (Смирнов, 1975). Поэтому вылупление горбуши, развивающейся при более высокой температуре воды, должно было быть более “дружным”, чем оказалось в результате проведенных исследований. Поскольку горбуша в отличие от других видов лососей в эмбрионально-личиночный период развивается в условиях лучшей аэрации (Смирнов, 1975; Канидьев, 1984), можно предположить, что снижение кислорода в воде вызвало угнетение и задержку развития эмбрионов.

В условиях изменения температуры воды у всех наблюдаемых видов лососей прослеживается четкая положительная связь между ней и скоростью резорбции желтка у личинок. С повышением температуры воды личиночный период развития кеты начинается при меньшей массе желтка и сопровождается морфо-

логическими изменениями, подъемом на плав и переходом на смешанное питание. Это, по-видимому, связано с тем, что при более высокой температуре возрастает интенсивность резорбции желтка и его питательные вещества расходуются на рост тела. У горбуши в сходных условиях хотя и происходит увеличение скорости резорбции желтка, однако в начале личиночного периода при подъеме на плав он оказался больше, чем в той партии, которая развивалась при меньшей температуре воды. Это, вероятно, можно объяснить особенностями развития горбуши еще в период эмбриогенеза или физиологическими причинами в связи с уменьшением содержания кислорода в воде при повышении температуры воды.

Высокая температура воды (7,5 °C) в период выдерживания свободных эмбрионов горбуши и низкая (0,9–1,7 °C) в течение продолжительного времени (до 4 мес) при переходе личинок на плав при смешанном (эндо-экзогенном) и полностью экзогенном питании оказались неблагоприятными для развития рыбы, что отразилось на качественных показателях. В нерестовых буграх в зимние месяцы эмбрионы и личинки горбуши развиваются при низкой температуре воды (до 0,2–0,5 °C), а выклев происходит в декабре—феврале (Смирнов, 1975; Канидьев, 1984). Снижение температуры воды в реках Магаданской области (р. Кулькуты) начинается уже со второй декады сентября при 6 °C в дневное время и до 1 °C в ночное время, при этом низкая температура воды держится до мая. На реках северного побережья Охотского моря (Ола, Наяхан) температура воды во 2–3-й декадах мая в период начала катадромной миграции молоди не превышает 0,5–0,6 °C. В период ската горбуши на р. Ола, который начинается во 2–3-й декадах мая и продолжается 1,5 мес, горбуша питается при низкой температуре короткое время. Доля естественной питающейся молоди горбуши достигает 53,9 %, при этом у нее остается еще до 5,4 % желточного мешка. При попадании в прибрежные участки моря горбуша оказывается в более благоприятном температурном режиме (за исключением аномальных лет), когда температура воды со 2-й декады мая здесь повышается уже до 4,8 °C (Хованская и др., 1991).

На Ольской ЭПАБ горбуша из партии старшего возраста в ноябре и младшего возраста в феврале после содержания при температуре воды соответственно 7,6 и 3,3 °C поднялась на плав и перешла на смешанное питание. Кормление молоди старшего возраста проходило в условиях относительно быстрого снижения температуры воды с 7,9 до 2,3 °C (в течение месяца). В дальнейшем, в течение 4 мес, в том числе после рассасывания желтка в течение 2 мес, ее кормили при температуре воды до 1,0–1,7 °C, что явно не соответствовало условиям питания горбуши в естественных водоемах. Содержание горбуши младшего возраста на Ольской ЭПАБ проходило в условиях, приближенных к естественным. И хотя личинок и мальков горбуши кормили также при низкой температуре воды, продолжительность кормления составила не более 3 мес, в том числе после резорбции желтка — около 1 мес.

По литературным (Смирнов, 1975) и нашим (Хованская, 1994) данным известно, что развитие лососей, в том числе горбуши, с повышением температуры воды ускоряется. Однако высокая температура воды на этапе свободных эмбрионов оказывает неблагоприятное воздействие на рост, а также на общее развитие личинок и молоди, поскольку в природных условиях температура воды в этот период заметно меньше. Таким образом, температурные условия на Ольской ЭПАБ неблагоприятны для развития горбуши старшего возраста, которую на этапе свободных эмбрионов и начала личиночного периода содержали при более высокой температуре воды. Кроме того, оказалось, что мальковый период развития горбуши на этом ЛРЗ оказался излишне продолжительным. В природе этот период для основного количества горбуши начинается уже в море, где и происходит ее быстрый рост.

Снижение температуры воды влияет на рост и развитие кеты, у которой увеличивается возраст наступления очередного этапа развития и уменьшается

количество градусо-дней, увеличивается продолжительность самого этапа развития, замедляется процесс резорбции желточного мешка, а также темп роста тела. При повышении температуры воды до 3 °С значительно улучшаются качественные показатели молоди кеты: ее масса увеличивается в 1,6–2,8, длина — в 1,1–1,3 раза. Однако, как показали наши исследования, на ЛРЗ Магаданской области можно выращивать молодь кеты с хорошими линейно-весовыми показателями и в условиях низкой температуры воды (до 1,0–1,3 °С). Личинки и молодь кеты способны потреблять пастообразный корм и хорошо расти даже при такой низкой температуре воды. Известно, что на сахалинских ЛРЗ температура для развития кеты при завершении резорбции желтка до 70 % должна быть не ниже 4 °С (Канидьеv, 1984). На условно холодноводных магаданских ЛРЗ температура воды может быть и ниже, но только при кормлении пастообразными кормами. Существенное улучшение качественных показателей представляется возможным в условиях повышения температуры воды до 3 °С в течение 1,0–1,5 мес с момента резорбции желточного мешка до 90–93 %.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что у всех видов лососей с понижением температуры воды уменьшается удельная скорость роста, причем в основном в личиночный период развития при завершении резорбции желтка и в начале малькового периода. Кроме того, вне зависимости от температуры воды наблюдается общая тенденция кратковременного увеличения удельной скорости роста в мальковый период. Это связано прежде всего с пиком роста в результате адаптации после полного перехода на экзогенное питание.

В процессе работ удалось установить также и видовые особенности развития лососей. Возраст и продолжительность вылупления эмбрионов различных видов лососей различаются. Кета характеризуется более ранним сроком и коротким периодом вылупления, чем горбуша и нерка при сходной температуре воды, что было отмечено также А.И. Смирновым (1975). Так, эмбрионы кеты отличаются большими размерами, выклев их происходит при длине и массе 22,4–23,6 мм и 204,5–234,5 мг (с колебаниями 19–28 мм и 121–358 мг). Вылупление горбуши начинается при длине и массе тела 19,1–19,5 мм и 112,3–114,9 мг (с колебаниями 16,9–21,0 мм и 79–146 мг), нерки — 19,8 мм и 97,0 мг (с колебаниями 19–25 мм и 79–117 мг). Желток у выклюнувшихся однодневных свободных эмбрионов кеты также больше — 65,2–71,0 % массы тела, тогда как у горбуши он заметно меньше — 58,8–60,0 %, а у нерки близок к горбуше — 59,2 %.

Нерка от кеты и горбуши отличается высокой скоростью резорбции желтка на протяжении всего периода развития. Уже к моменту подъема на плав его масса у этого вида составляет 15,4 % (от массы тела), в то время как у кеты и горбуши масса желтка заметно больше — соответственно 22,8–29,2 и 23,6–27,2 %.

Следовательно, развитие разных видов лососей при сходной температуре воды различается, что является их биологической особенностью. Кета характеризуется более ранним возрастом и коротким периодом вылупления. У нерки скорость резорбции желтка выше, чем у кеты и горбуши, развивающихся при сходной или более высокой температуре воды. Горбуша отличается от кеты и нерки наибольшей продолжительностью резорбции желтка.

Отмечены и региональные особенности в развитии различных видов лососей. На Сахалине, на Лесном ЛРЗ, продолжительность вылупления эмбрионов горбуши при температуре воды 6,7–9,7 °С составляет до 21–24 сут, на Ольской ЭПАБ при температуре воды 7,2–7,7 °С она длится всего 10–16 сут. Интересно, что на сахалинских ЛРЗ горбуша не поднимается на плав, если температура воды ниже 2,5–3,0 °С (Белова, 1966; Смирнов, 1975), однако на Ольской ЭПАБ подъем горбуши младшего возраста на плав отмечали при температуре воды не более 1,8 °С. У камчатской нерки, развивающейся при снижении температуры воды с 15,3 до 7,5 °С, продолжительность вылупления эмбрионов составляет до 34 сут, а в условиях Ольской ЭПАБ период вылупления нерки не превышает 15 сут.

Сокращение периода вылупления лососей, переход личинок на смешанное кормление в условиях низкой температуры воды, скорее всего, имеют адаптивный характер, обусловленный особенностями климатических и гидрологических условий рек северо-востока Азии, где происходили процессы приспособления видов и их популяций. Анализ данных показал, что на магаданских ЛРЗ (на примере Ольской ЭПАБ) используемая в процессе рыбоводства температура воды не на всех этапах раннего онтогенеза лососей оказывается благоприятной. Поэтому для лучшего роста и развития личинок и молоди кеты целесообразно повышать температуру воды не менее чем до 3 °С за 1,0–1,5 мес перед выпуском в водоемы. В этом случае при кормлении личинок и молоди пастообразными смесями из продуктов местного сырья можно получить молодь со средней массой не менее 1,4 г (партии ранних сроков закладки) и не менее 0,5 г (партии поздних сроков закладки) при плотности посадки 10–12 тыс. экз./м². При кормлении кеты гранулированными кормами также можно увеличить весовые показатели, если температуру воды повышать не менее чем до 5,5–6,0 °С.

В последние годы на сахалинских ЛРЗ проведены опыты, в которых на этапе инкубации икры и выдерживания свободных эмбрионов задерживают развитие кеты путем подачи холодной воды из поверхностных или подрусловых водозаборов. Такую воду подают до момента перехода личинок на смешанное питание и продолжают до того времени, когда на самих ЛРЗ не установится благоприятная для эффективного усваивания корма температура воды (не менее 6–7 °С) (Любаева и др., 2000). При этом переход молоди на смешанное питание происходит не ранее чем за 1,0–1,5 мес до ее выпуска в естественную среду. В последнее время сахалинские ЛРЗ используют только гранулированные корма, что позволило получать хорошую навеску покатников. К примеру, масса тела выращенной молоди кеты на высокорентабельном Охотском ЛРЗ составляет не менее 1,1–1,2 г.

По результатам наших исследований и многолетних наблюдений за развитием кеты при разной температуре воды, способ понижения температуры воды для задержки эмбрионально-личиночного периода и оптимизации развития может быть также применен на холодноводных ЛРЗ Магаданской области. Для этого следует подавать остывшую в осенне-зимний период воду из поверхностных или подрусловых водозаборов. Однако за 1,5–2,0 мес до выпуска молоди (с 1–3-й декады апреля по 1-ю декаду июня) необходимо использовать только подогреваемую воду (до 5,5–7,0 °С), так как в базовых реках в этот период она остается еще очень холодной — с температурой около 1,7–2,5 °С. Такая температура воды (при условии кормления гранулированными кормами) не позволяет молоди иметь оптимальные для ската и периода обитания в прибрежье высокие размерно-весовые показатели.

Понижение температуры воды в период выдерживания свободных эмбрионов горбуши от 2,0–3,5 (к моменту вылупления) до 0,5–0,7 °С (к моменту расходования желтка до 60–65 %) также позволяет сократить время неэффективного кормления в мальковом периоде и будет способствовать улучшению качества этой молоди. Биотехника использования низкой температуры воды в период выдерживания эмбрионов горбуши уже прошла успешное испытание на Ольской ЭПАБ в 1988–1989 гг. (Хованский, 1991). Для этого икру горбуши перед вылуплением (10 октября 1988 г.) поместили в непромерзаемую промелиорированную протоку базовой р. Углеканка. Здесь происходило ее дальнейшее развитие при постепенном снижении температуры воды с 3,5 (в момент вылупления) до 0,7 °С (в период выдерживания свободных эмбрионов). К 10 мая 1989 г. личинки горбуши достигли массы 185,4 мг при массе желточного мешка 2,8 %. По биологическим и физиологическим показателям они не уступали природной покатной молоди горбуши (Хованский, 1991). Другим, хотя весьма дорогостоящим, способом улучшения качества молоди горбуши может

стать подогрев воды до 3 °С во время завершения личиночного и начала малькового периодов развития горбуши.

Содержание нерки с этапа вылупления на протяжении личиночного и малькового периодов должно проходить при температуре воды не ниже 5 °С.

В результате проведенных исследований установлено следующее.

С повышением температуры воды сокращается период вылупления эмбрионов, ускоряется процесс резорбции желтка и повышается удельная скорость роста. У кеты при температуре воды 8,6 °С вылупление наступило через 6 сут, а при ее снижении до 2,1 °С — замедлилось до 24 сут; при температуре воды 6,5 °С период резорбции желтка составлял 111 сут, а при 1,3 °С удлинился до 185 сут. С помощью графика экспоненциальной зависимости возможен расчет ориентировочного времени завершения личиночного периода развития и удельной скорости роста рыб при определенной температуре воды, что предлагается к внедрению в практику рыбоводства.

Температура воды оказывает влияние на рост личинок и молоди кеты: с ее повышением удельная скорость их роста увеличивается. В мальковом периоде при повышении температуры только до 3 °С и содержании молоди при этом же температурном режиме в течение 36 сут скорость роста резко увеличивается и становится в 3 раза выше, чем при температуре воды чуть более 1 °С, что отражается на общих результатах выращивания.

Развитие кеты и других видов лососей при сходной температуре воды различается, что обусловлено их видовыми биологическими особенностями. Так, кета вылупляется в более раннем возрасте, чем горбуша и нерка. У нерки скорость резорбции желтка выше, чем у кеты и горбуши, развивающихся при сходной или даже более высокой температуре воды. При переходе личинок на смешанное питание у нерки остаток желточного мешка составляет 15,4 %, тогда как у кеты и горбуши он достигает соответственно 22,8 и 27,2 %. Горбуша отличается от кеты и нерки наибольшей продолжительностью резорбции желтка — до 196 сут (при температуре воды 3,5 °С), тогда как у кеты при значительно меньшей температуре воды (1,3 °С) она составляет 185 сут.

На ЛРЗ Магаданской области в связи с особенностями климатических и гидрологических условий в отличие от других регионов Дальнего Востока (на Сахалине и Камчатке) у кеты и горбуши короче период вылупления, а личинки переходят на смешанное питание при более низкой температуре воды (соответственно при 1,3 и 1,8 °С).

В процессе развития кеты и других видов лососей удельная скорость роста изменяется. Так, у кеты на этапе свободных эмбрионов она повышается, а в личиночном периоде к окончанию резорбции желточного мешка наблюдается тенденция к ее снижению. В мальковом периоде через 1,0–1,5 мес после резорбции желточного мешка (даже в условиях низкой температуры воды) удельная скорость повышается в связи с завершением адаптации молоди к переходу на полное экзогенное питание, но через 1 мес снова наблюдается снижение роста. Горбуша характеризуется почти аналогичным изменением темпа роста на разных этапах развития, как и кета. У нерки при температуре воды свыше 5 °С темп роста повышается даже после полной резорбции желточного мешка. В мальковом периоде удельная скорость роста нерки замедляется только при снижении температуры воды.

Результаты проведенных исследований показывают, что успешность прохождения основных этапов раннего онтогенеза лососей при искусственном разведении определяется совокупным воздействием абиотических факторов. Существующая в настоящее время на ЛРЗ Магаданской области технология воспроизводства лососей, основанная на использовании водоисточников с низкой температурой в период смешанного и внешнего экзогенного питания молоди, малоэффективна.

На ЛРЗ Магаданской области для улучшения роста и развития кеты при смешанном и полном экзогенном питании целесообразно повышать температуру воды не менее чем до 3 °С и не позднее чем за 1,5–2,0 мес перед выпуском молоди в водоемы. В этом случае при кормлении пастообразными смесями из продуктов местного сырья можно получить среднюю навеску молоди не менее 1,4 г из партий ранних сроков закладки и не менее 0,5 г из партий поздних сроков закладки в условиях плотности посадки до 10–12 тыс. экз./м². Но лучшее физиологическое качество молоди кеты, ее наиболее интенсивный рост и высокая эффективность потребления корма могут быть получены, если постепенно понижать температуру воды в эмбрионально-личиночный период развития (с начала пигментации глаз у эмбрионов), а затем снова повышать перед началом кормления (при остатке желточного мешка 25–30 % от массы личинок). Для этого в цех-питомник ЛРЗ необходимо подавать остывшую в осенне-зимний период воду из поверхностных или подрусловых водозаборов базовых рек, а за 1,5–2,0 мес до выпуска молоди (с 1–3-й декады апреля по 1-ю декаду июня) использовать подогреваемую воду (не менее чем до 5,5–7,0 °С), так как в этот же период температура воды из поверхностных и подрусловых водозаборов остается очень низкой и составляет около 0,8–2,5 °С. При кормлении молоди кеты гранулированными кормами можно получить высокие размерно-весовые показатели, если температуру воды повысить до 6–7 °С.

Улучшение качественных показателей личинок горбуши возможно путем постепенного снижения температуры воды в период выдерживания свободных эмбрионов от 2,0–3,5 (к моменту вылупления) до 0,5–0,7 °С (до 60–65 % резорбции желтка), что будет способствовать сокращению времени неэффективного кормления в условиях малькового периода на ЛРЗ. Другим, хотя более дорогостоящим, способом улучшения качества горбуши может стать подогрев воды во время завершения личиночного и начала малькового периодов развития до температуры не ниже 3 °С. Содержание нерки с этапа вылупления, а также на протяжении личиночного и в мальковый периоды должно проходить при температуре воды не ниже 5 °С.

Литература

- Белова А.В.** Сравнительный морфологический анализ крови молоди горбуши с сахалинских и мурманских рыбодоводных заводов и естественных нерестилищ // Воспроизводство и акклиматизация лососевых в Баренцевом и Белом морях: Тр. ММБИ. — М.: Л.: Наука, 1966. — Вып. 12(16). — С. 163–175.
- Бретт Дж.Р.** Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. — М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1983. — С. 275–345.
- Бугров Л.Ю.** Особенности термопреферендума молоди кижуча при естественной температурной стратификации в водоеме // Информ. бюл. Ин-т биол. внутр. вод. — Л.: АН СССР, 1985. — № 68. — С. 43–46.
- Бушуев В.П.** Руководство по культивированию кеты. — Владивосток: ДВГУ, 1994. — 143 с.
- Варнавский В.С.** Некоторые показатели физиологического состояния при смолтификации кижуча *Oncorhynchus kisutch Walbaum* и нерки *Oncorhynchus nerka Walbaum* в естественных условиях и при ускоренном подращивании на геотермальных водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ВНИРО, 1984. — 24 с.
- Варнавский В.С.** Смолтификация лососевых. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. — 179 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** Экология и воспроизводство кеты и горбуши. — М.: Агропромиздат, 1987. — 166 с.
- Канидьев А.Н.** Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. — М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1984. — 216 с.
- Любаева Т.Н., Любаев В.Я., Сидорова С.В.** Формирование заводских популяций кеты и их вселение в естественную среду (на примере Охотского ЛРЗ) // Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей: Сб. науч. докл. рос.-амер. конф. по сохранению лососевых. — Хабаровск, 2000. — С. 70–79.

Маркевич Н.Б., Виленская Н.И. Влияние сроков нереста и термического режима на выживание и рост молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum на ключевых и русловых нерестилищах Западной Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа: Сб. науч. тр. КОТИНРО. — 1991а. — Вып. 1, ч. 1. — С. 85–104.

Маркевич Н.Б., Виленская Н.И. Выживание и весовой рост личинок нерки *Oncorhynchus nerka*, проходивших ранние этапы эмбриогенеза при различном термическом режиме // Вопр. ихтиол. — 1991б. — Т. 31, вып. 5. — С. 756–765.

Медников Б.М. Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. — М.: Наука, 1977. — С. 7–52.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. — М.: МГУ, 1975. — 335 с.

Хованская Л.Л. Инкубация икры лососевых рыб в условиях рыбоводных заводов Северо-Востока России // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. — 1994. — Вып. 308. — С. 101–119.

Хованская Л.Л., Хованский И.Е., Фомин А.В. Влияние паводков на интенсивность ската заводской молоди кеты и сравнительная физиологическая оценка природных и заводских покатинок // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. — 1991. — Вып. 307. — С. 206–214.

Хованский И.Е. Выдерживание личинок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walb. в условиях искусственного канала // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. — 1991. — Вып. 307. — С. 157–168.

Хованский И.Е. Сравнительная морфофизиологическая характеристика молоди лососевых рыб, полученной при различных условиях содержания на рыбоводных заводах Магаданской области // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 113. — С. 124–132.

Хованский И.Е. Задачи и возможности управляемого лососеводства // Рыб. хозяйство. — 2000. — № 3. — С. 50–53.

Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer. Zool. — 1971. — Vol. 11, № 1. — P. 99–113.

Elliott J.M. The effects of temperature and ration size on growth and energetics of salmonids in captivity // Comp. Biochem. and Physiol. B. — 1982. — Vol. 73, № 1. — P. 81–91.

Wedemeyer G.A., Saunders R.L., Clarke W.C. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonides // Mar. Fish. Rev. — 1980. — Vol. 42, № 6. — P. 1–14.

Поступила в редакцию 13.03.07 г.