

**РАЗВИТИЕ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В СВЯЗИ
С ОСОБЕННОСТЯМИ ТЕРМИКИ ВОДОИСТОЧНИКОВ
НА ЛРЗ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ***Л. Л. ХОВАНСКАЯ*

Общеизвестно, что одним из наиболее важных факторов среды, оказывающих влияние на развитие лососей в раннем онтогенезе, является температура воды. Этому вопросу посвящены многочисленные публикации отечественных и зарубежных ученых (Смирнов, 1975; Кляшторин, 1980; Бретт, 1983; Варнавский, 1984, 1990; Канидьев, 1984; Бугров, 1985; Гриценко и др., 1987; Маркевич, Виленская, 1991а,б; Бушуев, 1994; Хованский, 1994, 2000, 2004; Brett, 1971; Wedemeyer et al., 1980; Elliott, 1982 и др.).

Начало исследований, посвященных вопросам изучения влияния температуры воды на ход раннего онтогенеза североокеанских лососей, положено в 80-х гг. прошлого столетия в связи со строительством первых на северном побережье Охотского моря лососевых рыбоводных заводов (ЛРЗ) – Ольской ЭПАБ и Арманского. Материалы наблюдений на одном из них – Ольской ЭПАБ – позволили выявить некоторые закономерности эмбрионального развития лососей, развивающихся в условиях переменного температурного режима воды, определить границы благоприятных температур для развития зародышей. Позднее в 1997–1998 гг., в условиях этого же завода были получены первые данные о росте и развитии кеты, горбуши и нерки на этапе свободного эмбриона и в личиночный период. При этом были установлены некоторые биологические особенности их роста и развития, определены благоприятные температурные параметры содержания на разных этапах раннего развития (Хованская, 1994; Хованская, Рябуха, 2006). Тем не менее, остается ряд невыясненных вопросов, связанных с развитием тихоокеанских лососей на других ЛРЗ, функционирующих на побережье Магаданской области – Янском и Тауйском. Температурный режим основных водоемов этих заводов существенно отличается от такового Ольской ЭПАБ и Арманского ЛРЗ, и, к тому же, характеризуется относительно стабильной температурой в течение всего периода содержания лососей. К примеру, развитие лососей в условиях Ольской ЭПАБ и Арманского ЛРЗ в начале инкубации икры (в летне-осенний период) проходит в условиях высокой температуры воды, достигающей в отдельные годы 10,6°C. С началом зимнего похолодания зародыши, личинки и молодь лососей развиваются при постоянном снижении температуры воды, которая в феврале-марте опускается до 0,3–1,2°C и держится на этом уровне до мая-июня включительно. Температура водоемов в течение всего технологического цикла выращивания лососей на Янском ЛРЗ находится в пределах 2,4–4,4°C, на Тауйском ЛРЗ – от 3,2 до 3,6°C.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения за ходом развития тихоокеанских лососей в пресноводный период их жизни проводили в производственных условиях всех четырех ЛРЗ Магаданской области (Ольской ЭПАБ, Арманском, Тауйском и Янском ЛРЗ) в 2002–2007 гг. Объектами исследований были кета, горбуша, кижуч и нерка.

Возраст эмбрионов оценивали по сумме среднесуточных температур (градусо-дням) и подсчету суток на каждом этапе развития.

Анализ данных о ходе развития тихоокеанских лососей искусственного происхождения проводили на основе материалов рыбоводной документации (журналов учета градусо-дней, температуры воды, закладки оплодотворенной икры на ЛРЗ), сведений о ходе инкубации икры, выдерживании личинок и подращивании молоди, а также собственных наблюдений, полученных за ряд лет с 2002 по 2007 гг. Кроме этого, выясняли зависимость между средней температурой воды и продолжительностью ранних этапов онтогенеза лососей, выраженной в сутках.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наблюдений, проведенных в 2002–2006 гг., показали, что на двух ЛРЗ – Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ температура воды в периоды закладки и инкубации икры оказалась достаточно высокой. При этом в отдельные годы в летне-осенний период (август-сентябрь) она достигала 9–10,6°C (рис. 1, 2, табл. 1). Развитие лососей на двух других ЛРЗ Магаданской области – Янском и Тауйском проходит в условиях относительно стабильного температурного режима.

Развитие оплодотворенной икры лососей до стадии «глазка» на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ проходит при более высокой температуре воды, чем на Янском и Тауйском ЛРЗ. Так, появление глазка у кеты и горбуши на первых двух ЛРЗ наблюдали при средней температуре воды 4,1–10,0°C и 6,2–10,1°C, соответственно (табл. 2–6). Тогда как, на Янском и Тауйском ЛРЗ развитие оплодотворенной икры кеты и горбуши в течение всей ее инкубации проходит при относительно стабильной температуре воды – не более 2,7–4,5°C (кета) и 2,8–4,4°C (горбуша), включая стадию «глазка».

Кроме того, установлено, что на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ температура воды у партий ранних и поздних сроков закладки икры лососей в периоды окончания ее инкубации, выклева свободных эмбрионов и при выдерживании личинок (до их подъема на плав) существенно отличается. Особенно ярко это отличие выражено у развивающейся кеты, оплодотворенную икру которой закладывают на ЛРЗ в довольно продолжительный период (в течение 1,5–3-х месяцев) (см. табл. 1). Так, у партий ранних сроков закладки икры (заложенных с 28 июля по 27 августа) наступление очередных этапов раннего развития кеты проходит при более высокой температуре воды, чем у партий поздних сроков закладки икры (21 сентября – 11 октября). Например, развитие кеты до выклева свободных эмбрионов и до этапа подъема личинок на плав у партий ранних сроков закладки на этих двух заводах проходит при средней температуре воды от 9,5 до 6,5°C и от 7,7 до 3,7°C, соответственно (табл. 2, 3). Тогда как средняя

температура воды при наступлении этих же этапов развития у партий поздних сроков закладки икры составляет от 4,5 до 1,0°C (выклев свободных эмбрионов) и от 2,2 до 0,3°C (подъем личинок на плав и начало их кормления) (табл. 4–5).

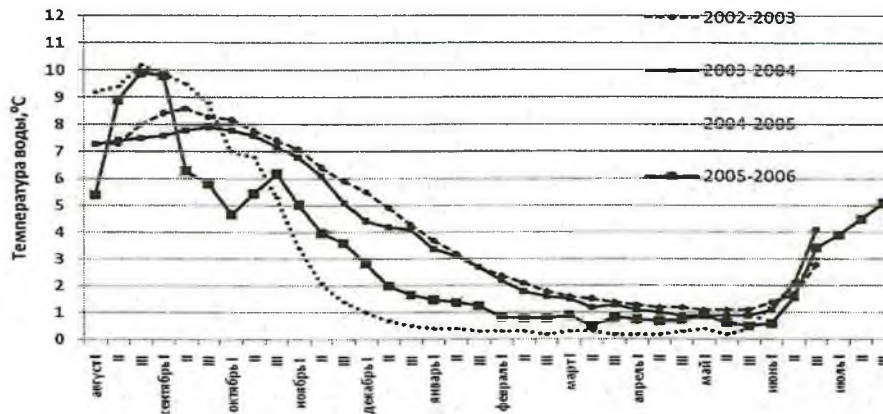


Рис. 1. Динамика температуры воды на Ольской ЭПАБ в 2002–2006 гг.

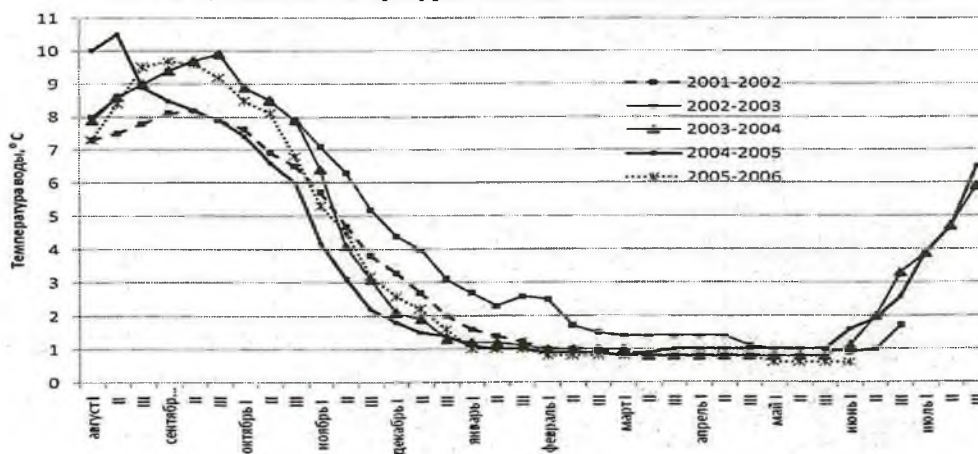


Рис. 2. Динамика температуры воды на Арманском ЛРЗ в 2002–2006 гг.

Кета

На Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ у основного количества партий икры кеты стадия «глазок» наступает на 28–42 сутки при 239,4–220,4 градусо-днях и средней температуре воды 9,7–5,2°C, соответственно. При этом «глазок» у партий кеты ранних сроков закладки (28 июля – 27 августа) появлялся с 27 августа по 26 сентября, а у партий поздних сроков закладки (21 сентября – 11 октября) появление «глазка» отмечено с 24 октября по 12 декабря (см. табл. 6–7). На Янском и Тауйском ЛРЗ при температуре воды 4,5 и 3,3°C появление стадии «глазка» наблюдали гораздо позднее – на 53–78 сутки при 256,9 и 265,2 градусо-днях (см. табл. 4–5). Сформированная стадия «глазка» у эмбрионов на Янском ЛРЗ отмечена 8–12 октября (партии ранних сроков закладки икры – 2–6 августа) и 16–20 декабря (партии поздних сроков закладки – 1–5 октября).

Таблица 1

**Сроки и продолжительность закладки на инкубацию оплодотворенной икры лососей
на ЛРЗ Магаданской области в 2002–2006 гг.**

Год	Кета		Горбуша		Кижуч		Нерка	
	сроки закладки	продолжительность, сут.	сроки закладки	продолжительность, сут.	сроки закладки	продолжительность, сут.	сроки закладки	продолжительность, сут.
Ольская ЭПАБ								
2002	01.08–08.10	68	–	–	10.09–08.10	28	27.08–05.09	9
2003	28.07–22.10	86	18.07–18.08	31	24.09–22.10	28	–	–
2004	05.08–21.09	47	–	–	21.09–17.10	26	–	–
2005	08.08–07.10	60	02.08–03.09	32	23.09–07.10	14	–	–
2006	28.07–11.10	76	28.07–07.08	10	29.09–11.10	12	–	–
Арманский ЛРЗ								
2002	13.08–26.09	–	18.08	1	26.09–18.11	53	17.08–02.09	–
2003	25.08–22.10	58	31.07–14.08	14	22.09–22.10	30	05.09	1
2004	28.08–15.10	48	27.07–06.08	10	24.09–11.10	17	–	–
2005	09.08–30.09	52	30.07–23.08	24	23.09–07.10	14	25.08–03.09	9
2006	27.08–06.10	39	04.08–22.08	18	21.09–13.10	22	07.09.	1
Янский ЛРЗ								
2002	07.08–08.10	62	02.08–25.08	23	21.09–18.10	21	–	–
2003	13.09–10.10	27	–	–	–	–	–	–
2004	25.08–20.09	21	01.08–03.09	33	10.09–01.10	21	–	–
2005	02.08–01.10	60	01.08–25.08	24	19.09–14.10	25	–	–
2006	06.08–05.10	58	06.08–27.08	21	29.09–18.10	19	–	–
Тауйский ЛРЗ								
2002	10.07–01.11	53	–	–	07.10–18.10	11	–	–
2003	11.10–21.10	10	29.07–20.08	22	25.09–15.10	20	–	–
2004	22.10–11.11	20	–	–	06.10.	1	–	–
2005	–	–	13.08–24.08	11	24.09–08.10	14	–	–

Т а б л и ц а 2

Развитие кеты и горбуши на Ольской ЭПАБ

Этапы развития	Наименование партии от даты закладки на ЛРЗ	Кета				Горбуша			
		Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С		Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С	
				на дату наступления очередного этапа развития	Средняя за каждый наблюдаемый период			на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Генерация 2004 г.									
Оплодотворение	первые	05.08.04	–	9,1	–	–	–	–	–
	последние	21.09.04	–	9,1	–	–	–	–	–
Стадия «глазок»	первые	01.09.04	28/272,5	10,6	9,7	–	–	–	–
	последние	24.10.04	31/239,4	5,5	7,7	–	–	–	–
Выклев	первые	30.09.04	57/543,3	8,5	9,5	–	–	–	–
	последние	03.02.05	138/378,3	0,3	1,3	–	–	–	–
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	16.10.04	73/655,0	7,0	7,0	–	–	–	–
	последние	10.05.05	231/403,7	0,3	0,3	–	–	–	–
Генерация 2005 г.									
Оплодотворение	первые	08.08.05	–	5,4	–	03.08.05	–	5,5	–
	последние	07.10.05	–	5,1	–	03.09.05	–	9,8	–
Стадия «глазок»	первые	07.09.05	30/280,3	9,8	9,3	09.09.05	38/332,5	9,8	8,8
	последние	18.11.05	42/220,4	3,9	5,2	03.10.05	30/206,9	4,4	6,9
Выклев	первые	03.10.05	56/448,0	4,4	6,5	03.10.05	62/480,6	4,4	6,2
	последние	06.02.06	122/378,5	0,7	2,0	28.10.05	55/356,9	6,0	6,0

1	2	3	4
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	04.12.05	118/742,1
	последние	15.03.06	159/409,8
Оплодотворение	первые	28.07.06	—
	последние	11.10.06	—
Стадия «глазок»	первые	24.08.06	28/279,6
	последние	15.11.06	35/239,4
Выклев	первые	24.09.06	59/572,9
	последние	08.01.07	89/483,8
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	30.10.06	92/827,1
	последние	11.03.07	151/620,6

Окончание табл. 2

5	6	7	8	9	10
3,0	4,7	10.01.06	161/843,4	1,4	3,8
1,0	0,9	14.02.06	164/609,3	0,8	2,3
Генерация 2006 г.					
–	–	28.07.06	–	–	–
–	–	07.08.06	–	–	–
10,0	10,0	28.08.06	32/319,6	10,0	10,0
6,0	6,8	31.08.06	27/273,3	10,0	10,1
8,7	9,5	24.09.06	59/572,9	8,7	9,4
3,1	4,5	07.10.06	61/571,8	8,1	8,8
6,9	7,7	02.11.06	98/875,7	6,6	7,8
1,6	2,2	05.11.06	98/866,7	6,4	8,0

Этапы развития	Наименование партии от даты закладки на ЛРЗ
Оплодотворение Стадия «глазок» Выклев Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые последние первые последние первые последние
Оплодотворение Стадия «глазок» Выклев Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые последние первые последние первые последние

Таблица 3

Развитие кеты и горбуши на Арманском ЛРЗ

Кета				Горбуша			
Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С		Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С	
		на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период			на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период
Генерация 2005 г.							
09.08.05	—	7,6	—	30.07.05	—	6,8	—
30.09.05	—	9,0	—	23.08.05	—	9,3	—
06.09.05	28/254,4	9,7	9,1	01.09.05	28/248,8	9,7	8,9
30.10.05	30/235,3	6,2	7,8	15.09.05	24/231,7	9,6	9,7
01.10.05	53/489,5	8,6	9,4	01.10.05	55/561,8	8,6	10,4
30.01.06	122/467,1	1,0	1,9	25.10.05	63/574,2	7,0	8,8
02.02.06	177/951,6	0,8	3,7	30.12.05	153/976,5	1,4	4,2
14.04.06	196/526,7	0,8	0,8	—	—	—	—
Генерация 2006 г.							
27.08.06	—	—	—	04.08.06	—	—	—
06.10.06	—	—	—	22.08.06	—	—	—
26.09.06	30/263,2	8,2	8,8	04.09.06	31/289,7	9,1	9,3
12.12.06	67/274,3	1,5	4,1	23.09.06	31/285,3	8,3	9,2
27.10.06	61/477,6	5,0	6,8	08.10.06	65/574,0	7,6	8,4
09.03.07	154/359,0	0,5	1,0	27.10.06	65/524,4	5,0	7,0
—	—	0,8	—	12.01.07	161/865,8	1,0	3,0
—	—	0,8	—	15.02.07	176/730,4	1,0	1,9

Таблица 4

Развитие кеты и горбуши на Янском ЛРЗ

Этапы развития	Наименование партии от даты закладки на ЛРЗ	Кета				Горбуша			
		Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С		Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С	
				на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период			на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Генерация 2005 г.									
Оплодотворение	первые	02.08.05	–	3,5	–	01.08.05	–	3,5	–
	последние	01.10.05	–	3,5	–	25.08.05	–	4,8	–
Стадия «глазок»	первые	08.10.05	67/289,7	3,5	4,3	27.09.05	57/250,2	4,0	4,4
	последние	16.12.05	76/238,0	2,7	3,1	27.10.05	63/256,6	3,2	4,1
Начало выклева	первые	02.12.05	122/449,0	2,7	2,9	02.12.05	123/451,0	2,7	3,0
	последние	01.02.06	123/382,4	3,6	3,1	29.12.05	126/433,4	2,8	2,8
Массовый выклев	первые	07.12.05	128/465,2	2,7	2,7	07.12.05	128/465,0	2,7	2,8
	последние	12.02.06	134/423,0	3,8	3,7	05.01.06	133/459,3	3,2	3,7
Конец выклева	первые	18.12.05	139/495,5	2,8	2,8	17.12.05	138/496,0	2,8	3,1
	последние	20.02.06	142/454,2	4,0	3,9	16.01.06	144/496,5	3,4	3,4
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	27.01.06	179/624,6	3,6	3,2	27.01.06	179/629,6	3,6	3,3
	последние	31.03.06	181/610,2	4,0	4,0	21.02.06	180/629,9	4,0	3,7
Генерация 2006 г.									
Оплодотворение	первые	06.08.06	–	–	–	06.08.06	–	–	–
	последние	05.10.06	–	–	–	27.08.06	–	–	–

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Стадия «глазок»	первые	12.10.06	53/256,9	3,2	4,8	10.10.06	66/297,7	4,5	4,5
	последние	20.12.06	76/253,4	3,2	3,3	09.11.06	75/280,1	3,7	3,7
Начало выклева	первые	27.11.06	113/455,1	3,2	3,3	Икра выставлена в протоку р. Яна			
	последние	12.02.07	127/438,4	3,6	3,6	–	–	–	–
Конец выклева	первые	06.12.06	122/483,7	3,2	3,2	–	–	–	–
	последние	20.02.07	138/468,4	3,8	3,8	–	–	–	–
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	Продолжено выдерживание личинок				–	–	–	–
	последние					–	–	–	–

Таблица 5

Развитие кеты и горбуши на Тайском ЛРЗ

Этапы развития	Наименование партии от даты закладки на ЛРЗ	Кета				Горбуша			
		Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С		Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С	
				на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период			на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Генерация 2003 г.									
Оплодотворение	первые	11.10.03	–	3,4	–	04.08.03	–	3,4	–
	последние	21.10.03	–	3,4	–	29.08.03	–	3,4	–
Стадия «глазок»	первые	26.12.03	77/261,8	3,4	3,4	31.10.03	89/302,8	3,4	3,4
	последние	06.01.04	78/265,2	3,4	3,4	25.11.03	89/302,6	3,4	3,4

1	2	3	4
Начало выклева	первые	17.02.04	130/455,0
	последние	26.02.04	129/451,6
Массовый выклев	первые	23.02.04	136/475,4
	последние	02.03.04	135/472,0
Конец выклева	первые	28.02.04	141/492,4
	последние	07.03.04	140/489,1
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	10.04.04	184/638,7
	последние	22.04.04	186/645,5
Оплодотворение	первые	—	—
	последние	—	—
Стадия «глазок»	первые	—	—
	последние	—	—
Начало выклева	первые	—	—
	последние	—	—
Конец выклева	первые	—	—
	последние	—	—
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	—	—
	последние	—	—

Окончание табл. 5

5	6	7	8	9	10
3,4	3,6	15.12.03	134/455,6	3,4	3,4
3,4	3,6	24.12.03	134/ 455,6	3,4	3,4
3,4	3,4	19.12.03	143/486,2	3,4	3,4
3,4	3,4	20.01.04	145/493,0	3,4	3,4
3,4	3,4	15.01.04	165/561,0	3,4	3,4
3,4	3,4	10.02.04	166/564,4	3,4	3,4
3,4	3,4	15.03.04	215/731,1	3,4	3,4
3,4	3,4	26.03.04	222/754,9	3,4	3,4
Генерация 2005 г.					
–	–	13.08.05	–	–	–
–	–	24.08.05	–	–	–
–	–	27.10.05	75/300,0		4,0
–	–	09.11.05	79/298,9		3,8
–	–	28.12.05	138/510,1	3,2	3,2
–	–	30.12.05	129/450,9	3,2	3,0
–	–	10.01.06	151/551,7	3,2	3,2
–	–	12.01.06	142/492,5	3,2	3,2
–	–	10.03.06	210/738,0	3,2	3,2
–	–	13.03.06	202/684,3	3,2	3,2

Развитие кижуча и нерки на Арманском ЛРЗ

Этапы развития	Партии от сроков закладки икры на ЛРЗ	Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С	
				на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период
Кижуч, генерация 2005 г.					
Оплодотворение	первые	23.09.05		9,3	–
	последние	07.10.05		8,5	–
Стадия «глазок»	первые	22.10.05	29/241,3	6,5	8,3
	последние	10.11.05	34/244,4	3,5	7,2
Начало выклева	первые	19.12.05	87/481,5	2,0	4,1
	последние	–	–	–	–
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	30.01.06	129/531,1	1,0	1,2
Кижуч, генерация 2006 г.					
Оплодотворение	первые	21.09.06	–	7,5	–
	последние	13.10.06	–	7,3	–
Стадия «глазок»	первые	27.10.06	36/247,4	5,0	6,9
	последние	12.12.06	60/222,2	1,5	3,7
Начало выклева	первые	11.01.07	112/418,1	1,0	2,2
Нерка, генерация 2006 г.					
Оплодотворение	–	07.09.06	–	–	–
Стадия «глазок»	–	13.10.06	37/294,0	7,2	7,9
Начало выклева	–	09.02.07	126/577,1	1,0	3,2

На Тауйском ЛРЗ из-за достаточно поздних сроков закладки икры на инкубацию (закладка первых и последних партий на ЛРЗ осуществлялась с 11 по 21 октября) и низкой температуры воды в период инкубации (3,4–3,6°С) «глазок» у эмбрионов кеты появился позже, чем на других ЛРЗ (в период с 26 декабря по 6 января) на 77–78 сутки при 261,8–265,2 градусо-днях.

Кроме того, установлено, что на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ кета из партий ранних сроков закладки из-за достаточно высокой температуры воды в периоды инкубации икры (6,5–10,0°С) и выдерживания личинок (3,7–7,7°С) развивалась гораздо быстрее, чем кета из партий поздних сроков закладки. Так, на этих заводах начало выклева кеты у партий ранних сроков закладки отмечено в период с 24 сентября по 27 октября на 59–61 сутки при 572,9–477,6 градусо-днях. А начало подъема личинок на плав и их переход на смешанное питание у этих же партий наблюдали с 16 октября по 2 февраля на 73–177 сутки при 655–951,6 граусо-днях.

Выклев свободных эмбрионов и подъем на плав личинок кеты партий поздних сроков закладки икры начинался позднее – с 8 января по 9 марта на 89–154 сутки при 483,8–359 градусо-днях (средняя температура воды 4,5–1,0°С) и в период с 11 марта по 10 мая на 151–231 сутки при 620,6–403,7 градусо-днях (средняя температура воды 2,2–0,3°С), соответственно.

Таблица 7

Развитие кижуча на Ольской ЭПАБ

Этапы развития	Партии от сроков закладки икры на ЛРЗ	Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С	
				на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период
Генерация 2004 г.					
Оплодотворение	первые	21.09.04	9,1	9,1	–
	последние	17.10.04	6,8	6,8	–
Стадия «глазок»	первые	24.10.04	33 / 239,4	5,5	7,3
	последние	23.12.04	67 / 164,7	0,5	2,5
Начало выклева	первые	20.01.05	121 / 373,3	0,1	1,5
	последние	20.04.05	185 / 197,5	0,2	0,3
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	14.03.05	174 / 388,4	0,3	0,3
	последние	29.05.05	224/209,2	0,3	0,3
Генерация 2005 г.					
Оплодотворение	первые	23.09.05	–	5,4	5,4
	последние	07.10.05	–	5,1	5,1
Стадия «глазок»	первые	29.10.05	36 / 198,7	5,9	5,5
	последние	13.11.05	37 / 201,0	4,1	5,4
Начало выклева	первые	13.12.05	81 / 370,9	2,1	3,8
	последние	28.12.05	82 / 325,7	1,6	2,8
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	19.03.06	177 / 485,7	0,8	1,2
	последние	12.04.06	184 / 431,9	0,7	1,0
Генерация 2006 г.					
Оплодотворение	первые	29.09.06	–	–	–
	последние	11.10.06	–	–	–
Стадия «глазок»	первые	29.10.06	30 / 232,8	7,0	7,8
	последние	11.11.06	31 / 215,1	6,3	6,9
Начало выклева	первые	12.12.06	71 / 483,2	4,5	6,1
	последние	31.12.06	81 / 457,4	3,5	4,8
Конец выклева	первые	18.12.06	80 / 509,7	4,3	2,9
	последние	06.01.07	87 / 471,5	3,2	2,4
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	20.02.06	144 / 688,5	1,8	2,8

На Янском и Тауйском ЛРЗ в связи с тем, что их водоисточники характеризуются относительно стабильной термикой в течение всего периода содержания кеты, отличий в продолжительности формирования различных этапов ее развития у партий ранних и поздних сроков закладки не наблюдали. Выклев свободных эмбрионов и подъем личинок на плав на Янском и Тауйском ЛРЗ начался с 27 ноября по 17 февраля на 113–130 сутки при 455,1–455,0 градусо-днях (средняя температура воды 3,3–3,6°С) и с 27 января по 22 апреля на 179–186 сутки при 624,6–645,5 градусо-днях (средняя температура воды 3,2–3,4°С), соответственно.

Горбуша

Развитие горбуши на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ, как и у кеты, проходит при более высокой средней температуре воды, чем на Янском и Тауйском ЛРЗ, «глазок» у икры появляется уже в августе-октябре на 38–30 сутки при 319,6–206,9 градусо-днях (см. табл. 2–5). Примерно через месяц (в сентябре-октябре) начинается выклев свободных эмбрионов на 55–65 сутки при 356,9–574,2 градусо-днях. Личинки начинают подниматься на плав и переходить на смешанное питание уже в ноябре-феврале на 98–176 сутки при 609–976,5 градусо-днях (см. табл. 2, 3).

Содержание горбуши партий ранних и поздних сроков закладки икры на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ по температуре воды почти не отличается. Это связано, прежде всего, с тем, что икру на заводы закладывают непродолжительное время – от 10 до 33 суток. Из-за этого развитие горбуши партий поздних сроков закладки проходит при незначительном снижении температуры воды по отношению к партиям, заложенным на инкубацию в ранние сроки.

На Янском и Тауйском ЛРЗ все вышеперечисленные этапы раннего развития горбуши наступают значительно позднее, чем на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ (см. табл. 4, 5). Так, на Янском ЛРЗ «глазок» у икры горбуши появляется в конце сентября – ноябре на 57–75 сутки при 250,2–297,7 градусо-днях; начало выклева свободных эмбрионов происходит в декабре на 123–126 сутки при 451–433,4 граусо-днях; начало подъема личинок на плав – в конце января-феврале на 179–180 сутки при 629,6–629,9 градусо-днях. Развитие горбуши на Тауйском ЛРЗ из-за достаточно низкой температуры воды (3,4–4°C) характеризуется самыми поздними сроками формирования этапов развития и наибольшей их продолжительностью (в сравнении не только с Ольской ЭПАБ и Арманским ЛРЗ, но и Янским заводом). Здесь «глазок» у икры появляется не ранее конца октября-ноября на 75–89 сутки при 298,9–302,8 градусо-днях; этап выклева свободных эмбрионов наступает во второй декаде декабря на 129–138 сутки при 450,9–510,1 градусо-днях, а подъем на плав и переход на смешанное питание начинается не ранее марта на 202–222 сутки при 684,3–754,9 градусо-днях.

Кижуч

Закладка оплодотворенной икры кижуча на ЛРЗ Магаданской области начинается не ранее второй декады сентября и заканчивается в третьей декаде октября. При этом продолжительность закладки икры кижуча на заводы составляет в среднем 32 суток (с колебаниями в разные годы от 1 до 53 суток) (см. табл. 1). В результате наблюдений замечено, что эмбрионы и личинки кижуча на разных ЛРЗ Магаданской области развиваются неодинаково (см. табл. 6–9).

Так, на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ развитие кижуча до подъема личинок на плав и их перехода на смешанное питание проходит более ускоренно (особенно партии ранних сроков закладки икры 21–29 сентября), чем на Янском и Тауйском ЛРЗ. Это связано с тем, что в течение первого месяца инкубации икра на первых двух ЛРЗ (Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ) содержится при более высокой температуре воды, чем на Тауйском и Янском заводах (5,5–8,3°C против 2,9–3,7°C). При этом, «глазок» у эмбрионов появляется в основном в октябре на 29–36 сутки при 198,7–247,4 градусо-днях (см. табл. 6, 7). На Янском ЛРЗ «глазок» у всех партий формируется в конце ноября-декабря на 65–70 сутки при 200,3–225,6 градусо-днях, а на Тауйском ЛРЗ еще позднее – в декабре-январе на 72–80 сутки при 226,6–248,2 градусо-днях (см. табл. 8, 9).

Таблица 8

Развитие кижуча на Янском ЛРЗ

Этапы развития	Партии от сроков закладки икры на ЛРЗ	Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С	
				на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период
Генерация 2005 г.					
Оплодотворение	первые	19.09.05	–	4,4	–
	последние	14.10.05	–	3,2	–
Стадия «глазок»	первые	23.11.05	65/213,4	2,8	3,3
	последние	22.12.05	69/200,3	2,8	2,9
Начало выклева	первые	22.01.06	125/408,4	3,6	3,3
	последние	14.02.06	123/366,7	3,8	3,1
Массовый выклев	первые	31.01.06	134/440,8	3,6	3,6
	последние	19.02.06	128/386,7	4,0	4,0
Конец выклева	первые	04.02.06	138/458,8	3,6	3,6
	последние	25.02.06	134/410,7	4,0	4,0
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	12.03.06	174/596,6	4,0	3,8
	последние	12.04.06	180/594,7	4,0	4,0
Генерация 2006 г.					
Оплодотворение	первые	29.09.06	–	–	–
	последние	18.10.06	–	–	–
Стадия «глазок»	первые	03.12.06	66/220,6	3,2	3,3
	последние	26.12.06	70/225,2	3,2	3,2
Начало выклева	первые	25.01.07	118/395,8	3,4	3,4
	последние	20.02.07	125/421,8	3,8	3,6
Конец выклева	первые	07.02.07	132/442,6	3,6	3,3
	последние	28.02.07	133/453,4	4,0	4,0

На Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ более ускоренно, чем на Янском и Тауйском ЛРЗ, проходят и дальнейшие этапы развития кижуча. При этом на первых двух ЛРЗ выклев свободных эмбрионов происходит уже в ноябре-декабре на 71–112 сутки при 483,2–370,9 градусо-днях, подъем на плав личинок – в январе-марте на 129–177 сутки при 531,1–388,4 градусо-днях, соответственно. На других ЛРЗ – Янском и Тауйском выклев эмбрионов происходит только в конце января-феврале на 118–125 сутки при 366,7–424,4 градусо-днях, а подъем на плав и переход личинок на смешанное питание начинается не ранее марта-апреля на 174–185 сутки при 569–635,3 градусо-днях (см. табл. 6–9).

Кроме того, замечено, что на Ольской ЭПАБ в 2004 г. из-за относительно продолжительного периода закладки икры на завод (в течение 26 суток) и существенного понижения температуры воды в осенне-зимний период (с 7,3 до 0,3°С) развитие зародышей кижуча из партий ранних и поздних сроков оплодотворения икры отличалось. При этом «глазок» у эмбрионов из партий ранних

сроков закладки сформировался уже к 24 октября (на 33 сутки при 239,4 градусо-днях), тогда как появление «глазка» у последней партии наблюдали гораздо позднее (23 декабря) и только на 67 сутки при 164,7 градусо-днях (см. табл. 7).

Т а б л и ц а 9

Развитие кижуча на Тауйском ЛРЗ

Этапы развития	Партии от сроков закладки икры на ЛРЗ	Дата	Возраст, суток/градусо-дней	Температура, °С	
				на дату наступления очередного этапа развития	средняя за каждый наблюдаемый период
Генерация 2003 г.					
Оплодотворение	первые	11.10.03	—	—	—
	последние	21.10.03	—	—	—
Стадия «глазок»	первые	20.12.03	72/244,8	3,4	3,4
	последние	01.01.04	73/248,2	3,4	3,4
Начало выклева	первые	10.02.04	123/431,2	3,4	3,7
	последние	18.02.04	121/424,4	3,4	3,7
Массовый выклев	первые	13.02.04	125/438,0	3,4	3,4
	последние	20.02.04	123/431,2	3,4	3,4
Конец выклева	первые	24.02.04	137/478,8	3,4	3,4
	последние	25.02.04	133/465,2	3,4	3,4
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	10.04.04	183/635,3	3,4	3,4
	последние	17.04.04	180/625,1	3,4	3,4
Генерация 2005 г.					
Оплодотворение	первые	24.09.05	—	3,2	—
	последние	06.10.05	—	3,2	—
Стадия «глазок»	первые	12.12.05	80/246,0	3,2	3,1
	последние	19.12.05	76/226,6	3,2	3,0
Начало выклева	первые	26.01.06	125/390,0	3,2	3,2
	последние	31.01.06	119/364,2	3,2	3,2
Конец выклева	первые	06.02.06	136/450,8	3,2	3,2
	последние	09.02.06	128/393,0	3,1	3,2
Подъем на плав и переход на смешанное питание	первые	27.03.05	185/605,2	3,2	3,2
	последние	02.04.05	183/569,0	3,2	3,2

Выклев свободных эмбрионов кижуча из партии ранних сроков закладки наступил также раньше, чем из партии поздних сроков закладки (20 января на 121 сутки при 373,3 градусо-днях, против 20 апреля на 185 суток при 197,5 градусо-днях). В дальнейшем личинок кижуча из партий ранних и поздних сроков закладки икры выдерживали в одинаковых условиях при аномально низкой температуре воды (0,3°С). Однако, в наблюдаемый период личинки кижуча из первой партии начали подниматься на плав раньше, чем из последней (14 марта на 174 сутки при 388,4 градусо-днях против 29 мая 224 суток, 209,2 градусо-дней).

Это было связано с тем, что развитие кижуча из первой партии в эмбриональный период проходило при более высокой температуре воды, чем у последней. На этом же заводе в 2005 и 2006 гг. вследствие непродолжительного (до двух недель) периода закладки оплодотворенной икры на инкубацию, развитие зародышей кижуча из партий ранних и поздних сроков закладки икры проходило в условиях незначительной разницы температуры воды. Поэтому отличий в продолжительности формирования этапов раннего развития, а также по сумме набранного тепла (градусо-дням) между этими партиями не обнаружили.

На Арманском ЛРЗ в 2006 г. продолжительность закладки на инкубацию оплодотворенной икры кижуча составляла не более трех недель. Однако из-за резкого осеннего понижения температуры воды с 7,2 до 1,5°C развитие эмбрионов и личинок из партий поздних сроков закладки икры (2 декада октября) проходило медленнее, чем у партий ранних сроков закладки (3 декада сентября). При этом «глазок» у эмбрионов из партий поздних сроков закладки сформировался только в декабре на 60 сутки при 222,2 градусо-днях, тогда как у партий ранних сроков закладки икры появление «глазка» у эмбрионов кижуча наблюдали уже в 3-й декаде октября на 29-36 сутки при 241,3–247,4 градусо-днях (см. табл. 6).

Нерка

Икру нерки на ЛРЗ Магаданской области обычно закладывают во 2-й декаде августа – 1-й декаде сентября одной-тремя партиями. При этом икру собирают непродолжительное время от 1 до 9 суток. В последние годы (2002–2006 гг.) закладка оплодотворенной икры нерки осуществлялась на Арманский ЛРЗ. Температура воды в 2006 г. на этом ЛРЗ при закладке оплодотворенной икры в 1-й декаде сентября составляла 8–9,1°C (см. табл. 6). Инкубация икры до стадии «глазок» проходила при средней температуре воды 7,9°C. Эта стадия у эмбрионов нерки сформировалась к 13 октября на 37 сутки при 294 градусо-днях. Этап выклева наступил в 1-й декаде февраля на 126 сутки при 577,1 градусо-днях.

На основании результатов наблюдений за ходом раннего развития тихоокеанских лососей на разных ЛРЗ Магаданской области, подтверждены многочисленные исследования о том, что температура оказывает большое влияние на развитие организма рыб (Емельянов, 1977; Рыжков, 1980; Казаков, Яндовская, 1980; Бретт, 1983; Канидьева, 1984; Жукинский, 1986; Brett, 1971 и др.). В связи с этим, в рыбководстве для учета возраста лососей, при котором формируются очередные этапы их развития, используют показатель «градусо-дни». Этот показатель отражает сумму набранного лососями тепла за определенный период времени. Однако, как ранее было выявлено, использовать только этот показатель нецелесообразно, вследствие его относительности (Городилов, 1986; Медников, 1977). При этом, применяя только сумму градусо-дней, нельзя точно определить очередной этап развития лососей, не учитывая при этом среднюю температуру воды и продолжительность формирования этапов развития, выраженную в сутках. Как раз между средней температурой воды и продолжительностью инкубации, выраженной в сутках, установлена сильная коррелятивная связь. К примеру, по средней температуре инкубации можно безошибочно определить длительность эмбрионального развития лососей, (Хованская, Рябуха, 2006).

В 2003–2006 гг. анализ параметров температуры воды на ЛРЗ Магаданской области и материалов по продолжительности формирования различных этапов раннего развития лососей (рассчитанной в сутках) позволил установить между этими данными определенные математические зависимости. На всех ЛРЗ Магаданской области наиболее значимой оказалась взаимосвязь температуры воды и продолжительности инкубации икры кеты, горбуши и кижуча до стадии «глазка» ($R^2 = 0,925-0,960$) (рис. 3).

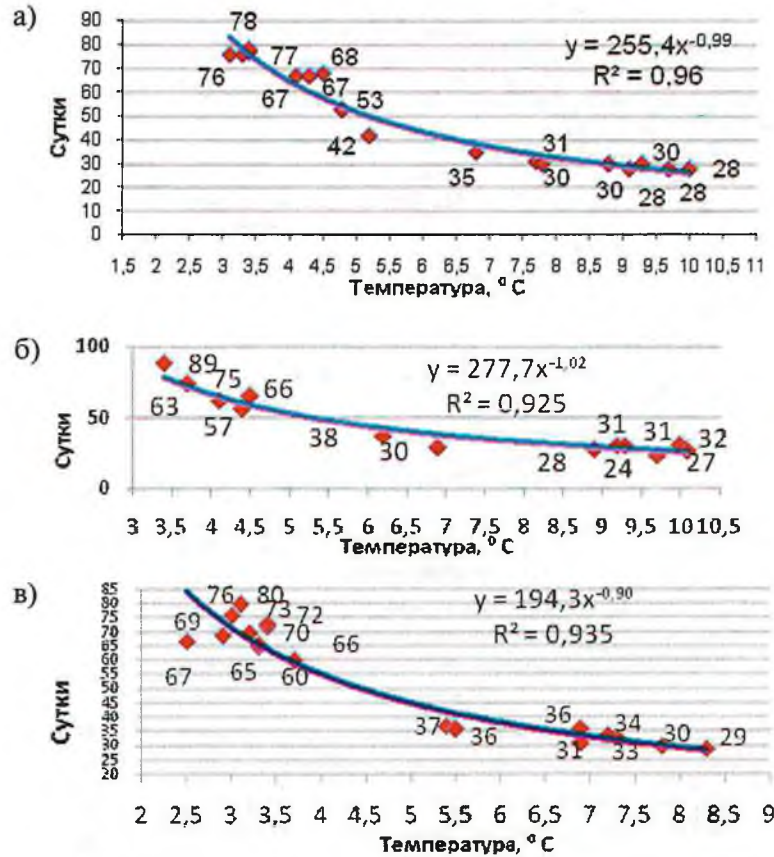


Рис. 3. Зависимость продолжительности инкубации икры лососей до стадии «глазок» от температуры воды на ЛРЗ Магаданской области:
а) кеты; б) горбуши; в) кижуча

Кроме того, на двух ЛРЗ – Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ у этих же видов лососей обнаружены существенные зависимости между температурой воды и общей продолжительностью инкубации икры, а также температурой воды и продолжительностью развития лососей до их подъема на плав ($R^2 = 0,882-0,963$ и $R^2 = 0,885-0,983$, соответственно) (рис. 4–6). На Янском и Тауйском ЛРЗ вследствие того, что температура воды на всех этапах раннего развития кеты, горбуши и кижуча была относительно постоянной, таких зависимостей не выявлено.

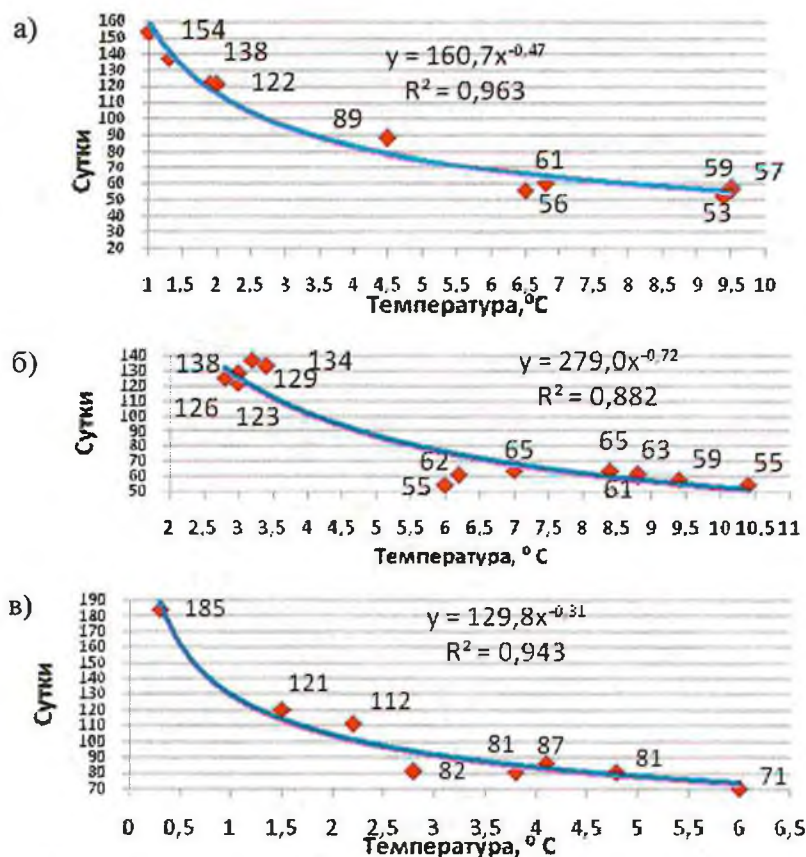


Рис. 4. Зависимость продолжительности инкубации икры лососей (до выклева свободных эмбрионов) от температуры воды на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ: а) кеты; б) горбуши; в) кижуча

В ходе анализа данных термики водоисточников ЛРЗ и продолжительности этапов раннего развития лососей (кеты, горбуши и кижуча) замечено, что на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ (особенно у партий поздних сроков закладки икры) из-за достаточно высокой температуры воды в ранние этапы эмбриогенеза (до стадии «глазка»), их дальнейшее развитие (до выклева свободных эмбрионов и подъема личинок на плав) оказалось более ускоренным, чем на Янском и Тауйском ЛРЗ. И это, несмотря на то, что на первых двух ЛРЗ температура воды в периоды выклева и выдерживания личинок до подъема на плав (у партий поздних сроков закладки) была ниже, чем на Янском и Тауйском ЛРЗ. Так, на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ выклев свободных эмбрионов кеты начинался на 122-е сутки при средней температуре воды 1,9–2,0°C, тогда как на двух других ЛРЗ при более высокой температуре 2,9–3,6°C выклев в основном начинался – в те же сроки, или еще позднее – на 130-е сутки (рис. 7а). Личинки кеты на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ поднимались на плав на 151–159 суток, на Янском и Тауйском ЛРЗ не ранее – 179–186 суток, при этом температура воды в период их выдерживания на первых двух ЛРЗ составляла 0,9–2,2°C, на других ЛРЗ – 3,2–4,0°C, соответственно (рис. 7б).

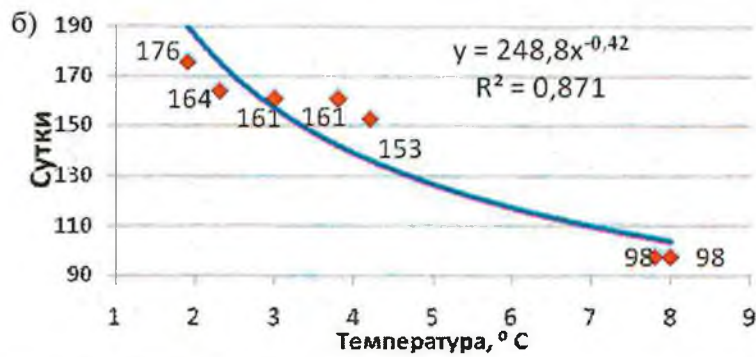
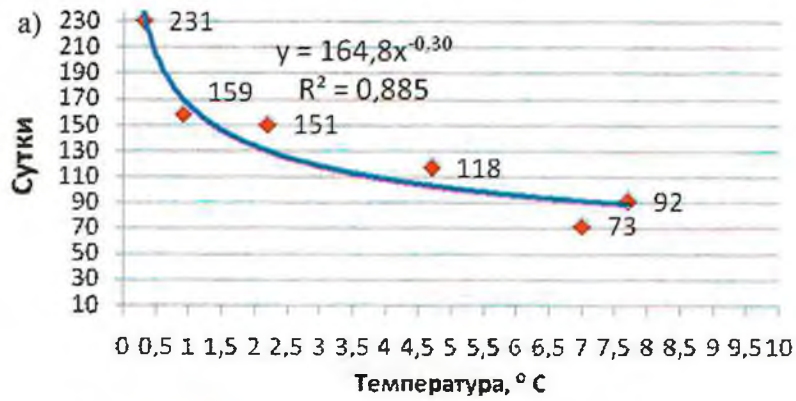


Рис. 5. Зависимость продолжительности развития кеты и горбуши (от даты оплодотворения икры до подъема личинок на плав и начала их кормления) от температуры воды на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ: а) кета; б) горбуша

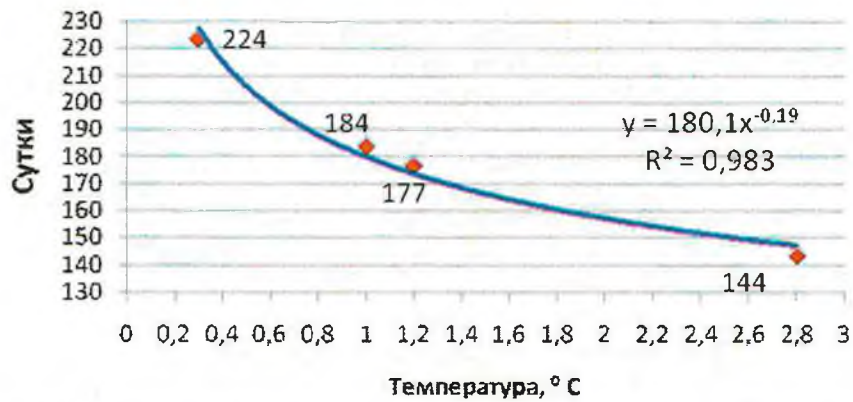


Рис. 6. Зависимость продолжительности развития кижуча (от даты оплодотворения икры до подъема личинок на плав и начала их кормления) от температуры воды на Ольской ЭПАБ

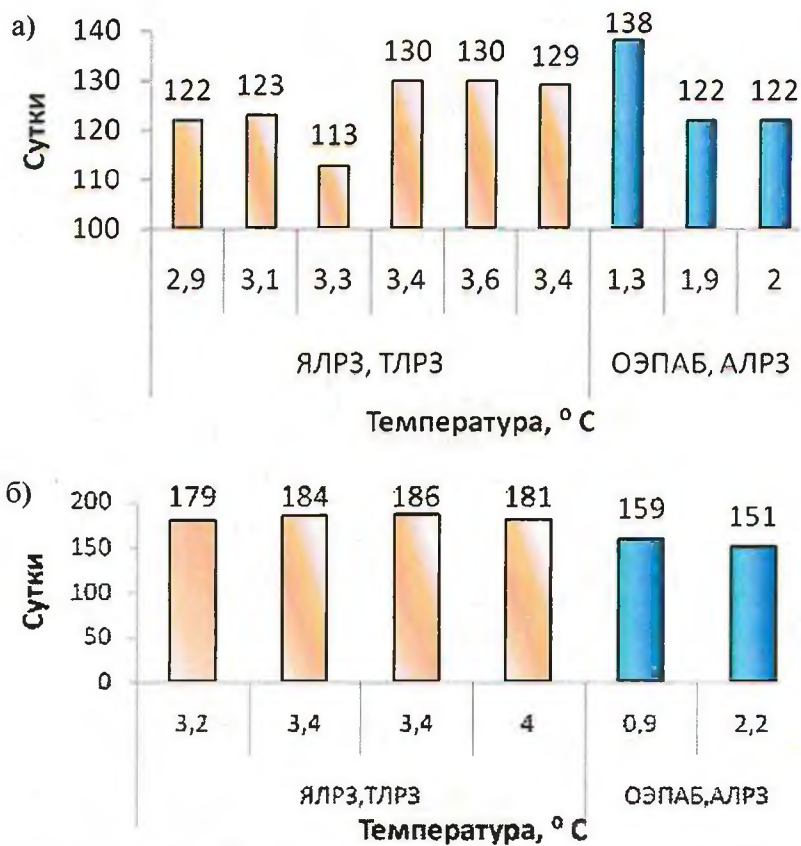


Рис. 7. Продолжительность раннего развития кеты и температура воды на разных ЛРЗ: а) до выклева свободных эмбрионов; б) до подъема личинок на плава

Аналогичную особенность выявили в процессе наблюдений за развитием кижуча (рис. 8) и горбуши на ЛРЗ (рис. 9). При этом на двух заводах (Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ) в условиях сходной или более низкой температуры воды, чем на Янском и Арманском ЛРЗ, этапы выклева свободных эмбрионов и подъема личинок кижуча на плава наступили на 82–121 (температура воды 3,8–1,5°C) и 129–174 сутки (температура воды 2,8–0,3°C), соответственно. На двух других (Янском и Тауйском ЛРЗ) эти же этапы при температуре воды 3,1–3,7°C сформировались позже – на 119–125 сутки (выклев свободных эмбрионов) и на 174–185 сутки (подъем на плава личинок).

Личинки горбуши на Ольской ЭПАБ и Арманском ЛРЗ поднимались на плава и переходили на смешанное питание на 153–180 сутки при средней температуре воды 1,8–4,2°C, тогда как на Янском и Тауйском ЛРЗ этот этап начался только на 179–222 сутки (3,1–4,0°C) (см. рис. 9).

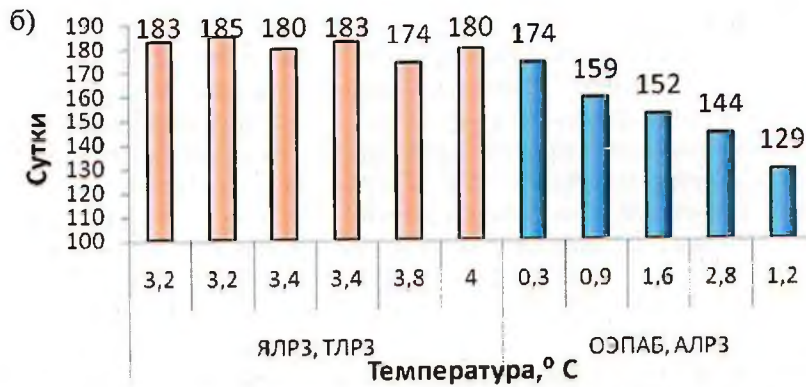
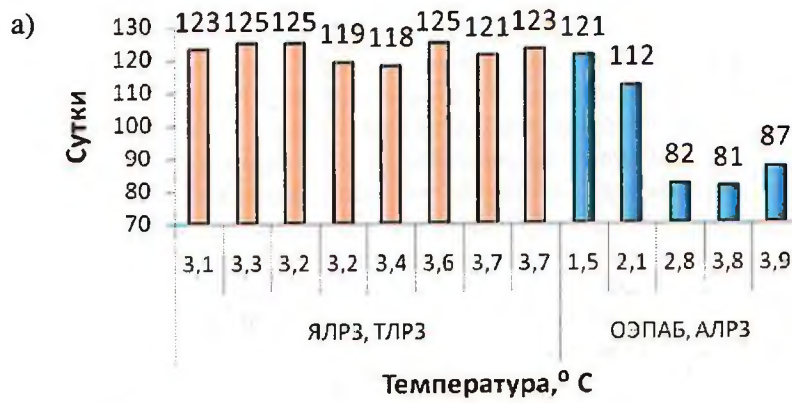


Рис. 8. Продолжительность раннего развития кижуча и температура воды на разных ЛРЗ: а) – до выклева свободных эмбрионов; б) – до подъема личинок на плав

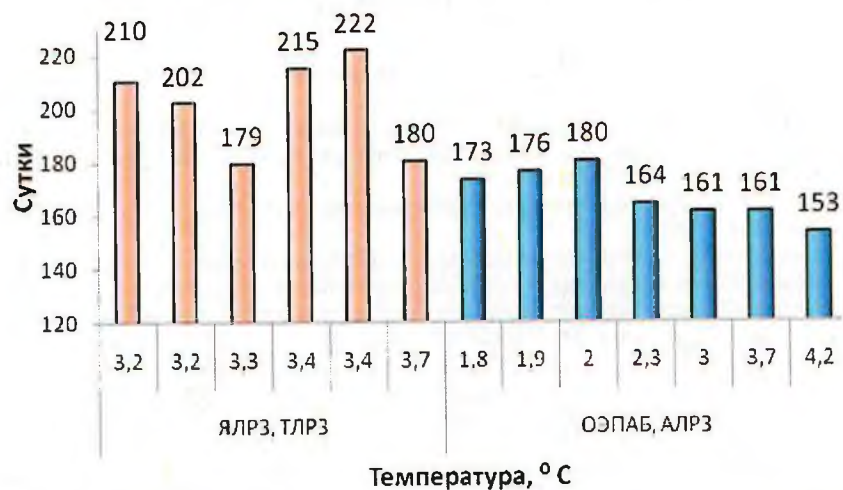


Рис. 9. Продолжительность развития горбуши до этапа подъема на плав и средняя температура воды в период выдерживания личинок на ЛРЗ Магаданской области

ВЫВОДЫ

1. В связи с особенностями термики основных водоисточников биотехнология разведения тихоокеанских лососей всех четырех ЛРЗ Магаданской области отличается даже при воспроизводстве одного вида лососей.

2. Вследствие особенностей термики водоисточников, а также из-за различных сроков закладки икры на инкубацию, продолжительность этапов раннего развития тихоокеанских лососей на разных ЛРЗ Магаданской области существенно различается.

3. Данные о сроках наступления очередных этапов раннего развития для различных видов тихоокеанских лососей в условиях конкретного ЛРЗ, а также выявленные зависимости продолжительности этих этапов от температуры воды, дают возможность управлять технологическим процессом искусственного воспроизводства лососей.

4. Использование математических зависимостей позволяет моделировать схемы, отражающие продолжительность формирования различных этапов развития лососей на ЛРЗ, что необходимо для разработки рыбоводно-биологических обоснований в ходе реконструкции старых и строительства новых ЛРЗ.

5. Становится решаемой проблема регулирования основных этапов развития лососей в условиях отдельных ЛРЗ. То есть выклев эмбрионов, выдерживание личинок, кормление и выпуск лососевой молоди можно проводить в запланированные сроки с заданными для конкретного ЛРЗ ее качественными характеристиками.

6. Анализ термики водоисточников и продолжительности этапов раннего развития кеты, горбуши и кижуча на разных ЛРЗ показал, что высокая температура воды в начальные этапы эмбриогенеза ускоряет формирование дальнейших этапов их раннего развития при содержании в условиях низкой температуры воды.

ЛИТЕРАТУРА

- Бретт Дж. Р. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. С.275-345
- Бугров Л. Ю. Особенности термопреферендума молоди кижуча при естественной температурной стратификации в водоеме // Информ. бюл-летень. Ин-т биол. внутр. вод. Л.: Изд-во АН СССР. 1985. № 68. С.43-46.
- Бушуев В. П. Руководство по культивированию кеты. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. 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 подрачивании 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.
- Городилов Ю. Н. Методические материалы по определению возраста и стадий развития зародышей атлантического лосося. Мурманск. 1986. 71 с.
- Гриценко О. Ф., Ковтун А. А., Косткин В. К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат. 1987. 166 с.
- Емельянов С. В. Эволюция темпов индивидуального развития животных. М. 1977. 314 с.

- Жукинский В. Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. М.: Агропромиздат. 1986. 248 с.
- Казаков Р. В., Яндовская Н. И. Рост и развитие атлантического лосося *Salmo salar L.*, на ранних этапах онтогенеза при различных температурных режимах // Сб. науч. трудов ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1980. Вып. 149. С.38-66.
- Канидьев А. Н. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть. 1984. 216 с.
- Кляшторин Л. Б. О зависимости уровня активного обмена у рыб от температуры // Физиол. морских рыб. М.: Наука. 1980. С.41-47.
- Маркевич Н. Б., Виленская Н. И. Влияние сроков нереста и термического режима на выживание и рост молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha Walbaum* на клочевых и русловых нерестилищах Западной Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Сб. науч. трудов 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. ихтиологии. 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.
- Рыжков Л. П. Индивидуальная изменчивость линейных размеров и массы тела в раннем онтогенезе лососевых рыб // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. М.: Наука. 1980. С.131-141.
- Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во Московского ун-та. 1975. 335 с.
- Хованская Л. Л. Инкубация икры лососевых рыб в условиях рыбоводных заводов Северо-Востока России // Сб. науч. трудов Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1994. Вып. 308. С.101-119.
- Хованская Л. Л., Рябуха Е. А. Экологические и биолого-физиологические особенности искусственного разведения лососей в Магаданской области/ Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока // Материалы VI науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», 30 ноября – 1 декабря, 2006 г. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 2006. С.57-68
- 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. хоз-во. 2000. №3. С.50-53.
- Хованский И. Е. Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства // Хабаровск: Хабаровское книжное изд-во. 2004. 417 с.
- Wedemeyer G. A., Saunders R. L., Clarke W. C. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonides // Mar. Fish. Rev. 1980. V.42. №6. P.1-14.
- 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. V.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. V.73. №1. С.81-91.