

**Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Сахалинский государственный университет»
(ФГБОУ ВПО «СахГУ»)**

на правах рукописи

Лапшина

Лапшина Анна Евгеньевна

**ЛЕТНЯЯ РАСА КЕТЫ (*ONCORHYNCHUS KETA*) ОСТРОВА САХАЛИН:
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОЗМОЖНОСТИ
ЗАВОДСКОГО РАЗВЕДЕНИЯ**

03.02.06 – Ихтиология
Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор Л.А. Животовский

г. Южно-Сахалинск
2017

Оглавление

Введение	4
Глава 1. Обзор литературы	11
1.1. История трактования термина "раса" в ихтиологии.....	11
1.2. Понятие "популяция"	16
1.3. Популяционная организация кеты	20
1.4. Сезонные расы кеты реки Амур и рек острова Сахалин.....	29
1.4.1. Амурская кета.....	29
1.4.2. Сахалинская кета.....	33
1.5. Изучение эмбрионально-личиночного и раннего малькового периодов развития кеты в условиях ЛРЗ.....	38
1.6. Общее заключение.....	39
Глава 2. Материалы и методы исследований.....	41
2.1. Собранный материал.....	41
2.2. Методики проведения биологических анализов	44
2.3. Методика подсчёта количества пилорических придатков без использования фиксаторов биологических образцов	46
2.4. Генетические исследования.....	48
2.5. Искусственное воспроизводство.....	49
2.6. Гистологические исследования.....	52
Глава 3. Сравнительный анализ биологических особенностей летней и осенней кеты рек Поронай и Амур	54
3.1. Сроки нерестового хода.....	54
3.2. Возрастная структура стад.....	58
3.3. Размерно-массовые характеристики летней и осенней кеты	61
3.4. Выраженность нерестовых изменений производителей кеты в устьевой части Поронай.....	65
3.5. Меристические признаки.....	67
3.6. Генетические различия между кетой летней и осенней рас	68

Глава 4. Особенности биотехники искусственного воспроизводства летней кеты и анализ темпов роста и развития кеты обеих рас в заводских условиях.....	71
4.1. Особенности биотехники искусственного воспроизводства летней кеты.....	71
4.2. Искусственное воспроизводство летней и осенней кеты на Побединском ЛРЗ	73
4.3. Искусственное воспроизводство летней и осенней кеты на Охотском ЛРЗ.....	75
4.4. Искусственное воспроизводство летней и осенней кеты на Ясноморском, Урожайном и Анивском ЛРЗ.....	79
4.5. Гистоморфологический анализ пищеварительного тракта летней и осенней кеты, содержащейся в условиях Охотского ЛРЗ	85
4.6. Исследование оогенеза осенней и летней кеты при воспроизводстве на рыбоводных заводах Сахалинской области	97
Обсуждение результатов.....	106
Выводы.....	118
Литература.....	120

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Популяционная структура тихоокеанских лососей сегодня является одной из важных исследовательских областей для Дальнего Востока России. В этой сфере перед рыбохозяйственной наукой стоит целый ряд вопросов, ответы на которые необходимы для оптимизации рыбоводства, совершенствования методов прогнозирования численности нерестовых подходов, организации рационального промысла.

Популяционная структура тихоокеанских лососей сложна и многокомпонентна. Их большая экологическая пластичность приводит к образованию внутривидовых форм, различающихся биотопами, сроками нереста и типами нерестилищ, характером питания, местами нагула, рядом биологических показателей (линейно-весовые, плодовитость, темп роста и т.д.) и другими характеристиками. Это дает возможность занимать ряд соседствующих экологических ниш, что приводит к более полному использованию необходимых для жизни ресурсов, ослаблению межвидовой и внутривидовой конкуренции и, в конечном итоге, к расширению ареала.

Особый интерес для хозяйственной деятельности, на наш взгляд, представляют сезонные расы, являющиеся одним из вариантов экологических форм. Под сезонными расами подразумевают внутривидовые формы, отличающиеся друг от друга сроками (сезонами) нереста. Таковые имеются у всех шести видов рода *Oncorhynchus*. Особое значение они имеют потому, что, при грамотном введении их в аквакультуру в районах, где они не будут составлять конкуренцию лососям естественного происхождения, можно добиться увеличения сроков лососевой путины.

Летняя кета, согласно литературным данным, ранее была распространена в Сахалино-Курильском регионе значительно более широко: в качестве нерестовых упоминаются реки Тымь и Поронай, реки Курильских островов (Берг, 1932), есть

информация о промысле летней кеты на юго-западном побережье Сахалина (Двинин, 1952б). Сегодня она встречается лишь в заливе Терпения и заходит на нерест в единственную реку острова - Поронай. Ограниченность нерестовых площадей пределами одной рекой, находящейся, к тому же, в условиях многолетнего браконьерского прессинга, ставит теперь уже уникальную сахалинскую летнюю кету под угрозу исчезновения. В этой связи ее искусственное воспроизводство остро актуально не только с рыбохозяйственных, но и с природоохранных позиций.

Летняя кета о. Сахалин почти не привлекала внимания исследователей. Литературные данные о ней весьма скудны (Двинин, 1949, 1952а,б; Воловик, Ландышевская, 1968; Иванков, 1972; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002; Макоедов и др., 2009) и касаются только основных биологических характеристик (размерно-весовых показателей, плодовитости, сроков нерестового хода), о происхождении упоминается лишь гипотетически (Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002), каких-либо данных об исследованиях ее генетической структуры нами обнаружено не было, а искусственное воспроизводство, за исключением нескольких экспериментов в конце 70-х лет XX в. ("Материалы...", 1978; Лапшина, 2012), не осуществлялось.

Целью работы является исследование биологических особенностей кеты летней расы острова Сахалин и возможностей ее искусственного воспроизводства.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие **задачи**:

1) произвести сравнительный анализ биологических характеристик кеты летней и осенней рас реки Поронай (сроки нерестового хода, морфометрические признаки, возрастная структура, степень выраженности нерестовых изменений при заходе в устье). Сравнить полученные данными с таковыми у амурской кеты;

2) осуществить исследование и сравнительный анализ микросателлитных маркеров амурской и сахалинской кеты обеих рас;

3) оценить темпы роста и развития летней кеты при искусственном воспроизводстве на ЛРЗ с различными температурными режимами;

4) выполнить сравнительный гистоморфологический анализ органов пищеварительной системы и гонад летней и осенней кеты, выращенной при различных температурных режимах.

Научная новизна. В данной работе впервые произведено исследование шести меристических признаков летней и осенней кеты р. Поронай. Впервые произведен генетический анализ по микросателлитным ДНК-маркерам летней и осенней кеты рек Амур и Поронай и оценен уровень генетических различий между ними. Впервые произведен гистоморфологический анализ органов пищеварительной системы и гонад молоди летней и осенней поронайской кеты, выращенной в условиях ЛРЗ.

Теоретическая и практическая значимость. В настоящее время основным инструментом популяционных генетических исследований у немодельных видов рыб является анализ микросателлитов как молекулярных маркеров посредством ПЦР-реакций (Chen et al., 2005; Yoon et al., 2005; Афанасьев и др., 2006; Small et al., 2006; Хрусталева, 2007; Афанасьев и др., 2008; Животовский и др., 2008; Каев и др., 2008; Рубцова и др., 2008; Шитова и др., 2009; Афанасьев, 2013). Этот метод был предложен в 1989 г. (Weber, May, 1989) и почти полностью вытеснил применявшийся в с конца 1960-х до конца 1990-х менее информативный метод анализа аллозимного полиморфизма (Животовский и др., 2009).

Растущий интерес к широкогеномным исследованиям и стремительное развитие методов анализа наследственной изменчивости сегодня часто приводят к сокращению и урезанию программ традиционных полевых зоологических исследований. Однако такие исследования, вкупе с генетическими, крайне важны именно сейчас, когда многие даже широко распространённые виды подвергаются жёсткому антропогенному прессу, что ведёт к их пространственной фрагментации, большей репродуктивной изоляции внутривидовых группировок, потере ими генетического разнообразия и способности к адаптивным изменениям при изменении условий существования. Так, например, даже у таких промысловых видов с обширным ареалом, как тихоокеанские лососи, ряд популяций находится в депрессивном состоянии или близок к исчезновению

(Семенченко, 2000; Золотухин, 2003; Подорожнюк, 2008; Матишов и др., 2010; Лапшина, 2014 и др.). Эффективная работа по разработке критериев популяционных единиц с последующим выделением единиц запаса вида, необходимая для их охраны и управления запасами, возможны лишь при объединении усилий в направлении как популяционно-генетических, так и традиционных полевых ихтиологических исследований (Животовский, 2013, 2016).

Одним из способов сохранения и приумножения численности промысловых видов и их отдельных популяций является искусственное воспроизводство. В случае введения в аквакультуру ранее малоиспользуемой или вовсе не используемой экологической формы как нового объекта рыбоводства (например, летней кеты) необходимо всестороннее изучение её особенностей как компонента биоразнообразия вида и её места в популяционной структуре вида и учёт этих особенностей при организации рыбоводного процесса. Здесь, кроме комплекса классических рыбоводных методов, подразумевающих сравнительный анализ темпов роста и развития как организма в целом, так и его составляющих (например, сроков начала пигментации глаз, скорости резорбции желточного мешка, темпов закладки и развития чешуи, интенсивности и характера питания и др.), важное место занимают гистоморфологические исследования, позволяющие на тканевом уровне отследить темпы и качество развития органов и их систем объекта разведения в искусственных условиях и отрегулировать их таким образом, чтобы приблизить эти условия к оптимальным.

Личный вклад автора. Вклад автора заключается в участии в организации и проведении экспериментальных работ по искусственному воспроизводству летней кеты на четырех рыбоводных заводах Сахалинской области в 2010-2015 гг., сборе биологических проб для проведения гистологического и генетического анализов, сборе биологического материала и проведении анализов производителей кеты в устье р. Поронай в 2013-2014 гг., определении возрастной структуры летней и осенней поронайской кеты сбора 2013-2014 гг., разработала

методику подсчета пилорических придатков рыб без использования фиксаторов и применила ее на практике в данной работе.

Положения, выносимые на защиту:

1. Летняя кета реки Поронай отличается от осенней кеты той же реки по генетическим и морфофизиологическим характеристикам.
2. Отмеченные различия между сезонными расами кеты реки Поронай прослеживаются также у кеты реки Амур.
3. Искусственное воспроизводство летней кеты р. Поронай возможно на рыбоводных заводах с разными термическими режимами.
4. При искусственном воспроизводстве на "холодноводных" лососевых рыбоводных заводах более высокий темп развития гонад характерен для летней кеты по сравнению с осенней.

Степень достоверности. Диссертация выполнена с применением современных методов исследования. Достоверность и обоснованность научных положений и выводов, содержащихся в диссертационной работе, определяются значительным объемом фактического материала, статистической обработкой полученных данных, использованием рекомендованных и общепринятых методик исследования.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены автором на VI Съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС) и ассоциированных генетических симпозиумов (г. Ростов-на-Дону, 15-20 июня 2014 г.), международной научно-практической конференции "Современные проблемы исследования биоразнообразия растительных и животных сообществ и пути их сохранения" (г. Южно-Сахалинск, 14-17 октября 2014 г.), международной морской научной школе-конференции по искусственному разведению гидробионтов (20-24 октября 2015 г.). По результатам данного исследования опубликовано 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК, 2 статьи в иных научных журналах, 2 статьи находится в печати в журналах, рекомендованных ВАК.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю доктору биологических наук, профессору Л.А. Животовскому за грамотное и тактичное руководство в течение всего периода работы над диссертацией.

Автор благодарен за постоянные консультации и совместную работу по искусственному воспроизводству и оценке качества молоди кеты кандидату биологических наук, доценту кафедры экологии и природопользования Сахалинского государственного университета В.Г. Самарскому и кандидату биологических наук, доценту кафедры ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургского государственного университета О.В. Зеленникову.

За содействие в написании данной работы приношу благодарности своим коллегам:

- руководству и сотрудникам ФГБУ "Сахалинрыбвод", в том числе Г.С. Рудаковой, М.С. Мякишеву, Л.А. Коряковцеву, М.Г. Шереметьевой, И.Л. Черновой, Л.Г. Шадринной, А.Г. Горбунову, П.С. Сухоносу, а также сотрудникам лаборатории по воспроизводству водных биоресурсов, сотрудникам Смирныховского и Поронайского отделов ихтиологии; директору и главному рыбоводу Сокольниковского ЛРЗ Л.К. Латушкину и Е.В. Латушкиной; директору Побединского ЛРЗ В.А. Шагалову; Е.В. Гринберг (б. главному рыбоводу Соколовского ЛРЗ);

- руководству и сотрудникам ФГБУ "Амуррыбвод", в том числе И.Г. Наумовой, Г.К. Зеленовой, а также бывшим сотрудникам: д.б.н. И.Е. Хованскому, к.б.н. С.А. Иванову, М.Г. Вдовиченко, Л.Д. Кузнецовой;

- сотрудникам ФГБНУ "СахНИРО": к.б.н. А.А. Антонову, Ю.И. Игнатьеву, И.В. Сырбу.

Также благодарю за содействие заместителя генерального директора по воспроизводству ООО "Салмо", к.б.н. К.А. Проскуракова, руководство рыболовецкого колхоза "Дружба" и его председателя А.Л. Долгушина, доцента кафедры экологии и природопользования СахГУ, к.б.н. А.В. Литвиненко, к.с.-х.н. Г.С. Слесаренко, А.В. Машталера.

За участие в постановке экспериментов выражаю искреннюю благодарность сотрудникам Побединского, Ясноморского, Анивского, Урожайного и Охотского ЛРЗ и их главным рыбоведам А.В. Мамаевой, Г.В. Шишовой, Н.К. Василевской, О.А. Шемель.

За участие в камеральной обработке проб и препаратов благодарю сотрудников Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Т.А. Ракицкую, Г.А. Рубцову, К.И. Афанасьева, М.В. Шитову, а также сотрудников Санкт-Петербургского государственного университета О.В. Зеленникова и В.С. Коломыцева.

За предоставление биологических образцов для генетического анализа и данных по размерно-весовым показателям кеты р. Амур приношу благодарность сотрудникам Хабаровского отделения ТИНРО: к.б.н. П.Б. Михееву, к.б.н. Е.В. Подорожнюк и О.И. Пасечнику.

За методические материалы по расчёту биологического возраста кеты благодарю заведующего лабораторией сводного прогноза ФГУП "ВНИРО", к.б.н. С.Н. Тарасюка.

Также за содействие и помощь искренне благодарна Н.Т. Лапшиной, Ю.А. Лапшину, Л.П. Череватой.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. История трактования термина "раса" в ихтиологии

Начало исследованиям рас у рыб было положено во второй половине XIX века немецким ученым Фридрихом Гейнке, изучавшим локальные формы сельдей (Heincke, 1898). В течение последующих лет различными авторами термину "раса" в ихтиологии было дано множество определений. Часть из них приведены в труде Н.В. Лебедева «Элементарные популяции у рыб» (Лебедев, 1967).

Так, например, сам Ф. Гейнке определял расу как сообщество рыб, мечущих икру в определенных местах, на которые они возвращаются повторно. Расы при этом отличаются по комбинации морфометрических признаков, определяемых особенностями района обитания. В одном и том же районе могут различаться сезонные расы.

По Л.С. Бергу (1948) раса – это не географическая единица, а элементарный вид, стойкая форма, связанная с видом переходящими признаками, но отличающаяся комбинацией признаков. Область распространения расы географически не обособлена от ареала вида; иногда расы бывают приурочены к определенным условиям – глубине, температуре, времени нереста, грунту и пр.

По мнению А.В. Морозова (1932), расы отличаются морфологическими признаками, средними размерами рыб и ареалом.

Вайберт и Леджлер определяют расы как локальные популяции, отличающиеся по меристическим признакам, зависящим от внешней среды (Vibert, Lagler, 1961). Уровень стабилизации рас – результат уровня стабилизации внешних условий. Раса должна характеризоваться морфологическими признаками, имеющими значение для систематики, и физиологическими, имеющими значение для практики.

Подводя итог этим определениям, сам Лебедев дал следующее определение расы: это экологические единицы, имеющие свой ареал в пределах вида

постоянно или только в период нереста и отличающиеся как морфологическими, так и биологическими особенностями. Расы состоят из всех возрастных групп и стойко передают свои признаки по наследству (Лебедев, 1967).

С развитием экологии и выявлением важности условий среды обитания возникло понятие *экологической расы* (синонимы: *экологические формы*, *экоформы*, *эко типы*), делающее акцент на адаптацию к определенному типу местообитания в пределах ареала, а не только на различия по тем или иным морфологическим признакам. Примерами экологических форм служит огромное количество группировок различных видов рыб, различающихся по самым разнообразным признакам в зависимости от условий обитания. Так, у многих рыб (в том числе у уклейки, кеты) имеются речные (прогонистые, приспособленные к условиям сильного течения) и озерные (высокотельные) формы, у которых также наблюдается разница в длине, высоте хвостового стебля (Берг, 1948; Лебедев и др., 1969; Иванков, 1985; Каев и др., 1996; Каев, Romasenko, 2003).

Тем не менее, Г.В. Никольский подчеркивал, что не считает термин *экологическая раса* (*экологическая форма*) корректным, так как "экологическими" по сути являются любые внутривидовые группировки, и предлагал заменить его термином *биотипические формы*, или *микрподвиды* (Никольский, 1980). Это же мнение относительно неточности термина высказывали Э. Майр, Э. Ленсли и Р. Юзингер (Майр и др., 1956). Г.В. Никольский (1950) полагал, что основное отличие географических рас - подвидов (*subspecies*) от экологических рас (*infraspecies*) заключается в том, что подвид связан всегда с определенной областью распространения и эта область составляет часть области распространения вида, тогда как место обитания экологической расы вкраплено в область распространения вида. Н.В. Лебедев (1967) добавляет, что место обитания экологических рас находится внутри ареала подвида и, следовательно, подвид может как бы распадаться на экологические расы, так же как вид - на географические (подвиды), то есть выстраиваются отношения: вид – подвид – экологическая раса.

Н.В. Лебедев (1967) проводит также четкое разделение понятий *раса* и *стадо*, настаивая на том, что эти понятия несинонимичны (в отличие от мнения, распространенного в то время в ихтиологической литературе). *Стадами*, по его мнению, являются биологически самовоспроизводящиеся группировки рыб, меньшие чем *раса*, отличающиеся между собой по биологическим признакам (темп роста, сроки размножения и пр.), часто приуроченные к определенным районам постоянно или в известные периоды жизненного цикла, состоящие из всех возрастных групп, т.е. представленные всеми поколениями. Как *раса*, так и *стадо* - не географические единицы, имеющие определенный ареал или постоянно, или в период нереста, и отличающиеся морфологическими особенностями. Как *раса*, так и *стадо* - устойчивые в наследственном отношении, самовоспроизводящиеся популяции, состоящие из всех возрастных групп. То есть в целом эти понятия не отличаются. Но принципиально важно, по его мнению, что *стадо* не больше *расы*. Если обнаружена какая-то популяция, отличающаяся от других, а внутри нее обнаруживается еще более мелкая и также самовоспроизводящаяся популяция, то мы не вправе назвать и ту, и другую *стадом*. В таких случаях бóльшая популяция будет *расой*, а меньшая - *стадом*. *Стадо* Н.В. Лебедев предлагал считать наиболее низшей самовоспроизводящейся единицей популяции.

Сегодня исследователи все чаще используют термин «стадо» для обозначения эксплуатируемой группировки рыб (промысловое; воспроизводимое на ЛРЗ, и пр.), то есть используют его как чисто хозяйственное понятие. При этом рациональное хозяйствование подразумевает, что *стадо* должно быть самовоспроизводящимся.

Сезонные формы (сезонные расы) Г.В. Никольский (1980) выделяет в особую внутривидовую категорию, а В.Н. Иванков (1997) считает частным проявлением экологических *рас*. Их образование связано, в первую очередь, с расхождением в ходе годового цикла, обеспечивающим виду освоение одного и того же биотопа, например, нерестилищ в течение разных сезонов года (салаки Рижского залива, сельди Северного моря).

С.М. Коновалов определяет сезонные расы как "совокупность субизолятов одного изолята, характеризующихся общностью репродуктивного района; каждая раса изолирована от другой по времени размножения. Сезонные расы могут быть представлены не всегда у всех изолятов одного вида. Они формируются в тех случаях, когда имеет место дизруптивный отбор на время размножения в связи с особенностями мест размножения, а также мест обитания молоди. Уровень изоляции между сезонными расами гораздо выше, чем между субизолятами одной расы и зависит от степени различий во времени размножения" (Коновалов, 1980).

Очень широко представлены сезонные формы у проходных рыб, подробно описанные Л.С. Бергом (1934, 1953) под названиями "яровых" и "озимых" рас. Их становление связано как с более полным использованием имеющихся нерестовых площадей, так и с удлинением нерестового сезона. Такие расы описаны у лососевых, осетровых, байкальского омуля, гольцов. Озимые расы, например, лососей, как правило, используют нерестилища верхнего течения рек, более удаленные от моря, требующие большей затраты энергии для их достижения. Яровые расы осваивают нерестилища, менее удаленные от моря, которых они могут достигнуть в тот сезон, когда они вошли в устье реки. Сезонные расы у лососей (например, у кеты) отличаются не только по срокам захода в реку и высоте расположения, но также по характеру нерестилищ. Нерестилища осенней амурской кеты расположены выше по течению (Абакумов, 1961; Световидова, 1961) и приурочены к местам выхода грунтовых вод, а нерестилища летней - в нижнем течении реки и не связаны с местами выхода ключей, то есть между расами наблюдается как темпоральная, так и биотопическая изоляция. В определенном смысле между ними имеет место и географическая изоляция, связанная с выбором нерестилищ различного типа в бассейне одной и той же крупной реки (например, в разных ее притоках), или с предпочтением для нереста (опять же, в зависимости от типа нерестилищ) разных мелких рек и ручьев.

Соотношение численности озимой и яровой форм у лососей, заходящих в ту или иную реку, в значительной степени связано с величиной нерестовых площадей, расположенных в верхнем или нижнем течении реки, и их удаленности

от моря. В пределах озимой и яровой форм имеются еще более мелкие группировки, различающиеся по размерам, продолжительности нахождения молоди в реке и числу лет жизни в море до начала нерестовой миграции.

Две генеральные репродуктивные стратегии (популяции с ранним сроком нереста, размножающиеся на участках рек с хорошо выраженным подрусловым потоком, и популяции с более поздними сроками нереста на ключевых нерестилищах) характерны для всех шести видов лососей рода *Oncorhynchus*, отчего они были названы эколого-темпоральными (в данном случае, русловыми и ключевыми) расами. При этом у горбуши, чавычи и симы более многочисленны русловые расы, а у нерки, кижуча и кеты - ключевые (Иванков и др., 2010).

Сезонные расы рыб не всегда являются жестко закрепленными и дивергенция между ними может не вести к крупным эволюционным преобразованиям, например – к видообразованию (Глубоковский, Глубоковская, 1981). К.В. Кузицин (2010) полагает, что внутривидовая обособленность у тихоокеанских лососей имеет квазистационарное состояние и при изменении условий внешней среды возможны взаимодействия между расами и в определенных условиях сезонные расы могут переходить одна в другую. Такие случаи описаны для осетра в Волге (Шилов и др., 1970). То же самое наблюдается и для некоторых лососей, в частности, у каспийского. Однако степень подобной лабильности у разных сезонных форм различна. Так, например, летняя и осенняя формы кеты бассейна Амура являются достаточно четко обособленными (Никольский, 1980). Можно полагать, что эти формы обособлены друг от друга и у кеты р. Поронай, исторически связанной с кетой Амура, однако таких исследований не проводили.

Заключение. Таким образом, понятие расы, даже у столь хорошо изученной группы, как лососевые рыбы, не совсем однозначно. Поскольку возможны разной степени различия между расами и другими внутривидовыми единицами в разные годы, то важно иметь многолетние данные по эколого-темпоральным группировкам в географически разных регионах, как по морфологическим признакам, так и генетическим (ДНК) маркерам для выявления статуса форм.

Хорошей эколого-эволюционной моделью для такого изучения является кета бассейнов рек Амур и Поронай, так как в них размножается летняя и осенняя расы, а сами они являются потомками кеты древней речной системы Палеоамура (Линдберг, 1972).

1.2. Понятие "популяция"

Говоря о группировках особей, важно подчеркнуть те эволюционные процессы, которые приводят к появлению рас, экотипов или меньших видовых единиц. Для этого было введено понятие *популяции*.

У термина *популяция* имеется много определений. После продолжительного периода неформализованного употребления он был введен В.Л. Иогансеном в популяционную генетику в 1903 г. для обозначения сочетания генотипически различных организмов одного вида или расы (Иогансен, 1935). Варианты определений были предложены Ф.Г. Добжанским - "репродуктивное сообщество с общим генофондом" (Dobzhansky, 1955, 1970), Э. Майром - "группа гетеросексуальных организмов, в которой все скрещивания равновероятны" (Майр, 1968) и другими авторами (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Глотов, 1975; Мина, 1980; Waples, Gaggiotti, 2006 и др.).

По мнению В.А. Красилова, "в большинство определений входят следующие признаки: принадлежность одному таксономическому виду, территориальное и временное единство, фенетическая и генетическая гомогенность, общий генофонд, панмиксия в явной и неявной форме. В образовании естественных группировок животных принимают участие такие факторы, как пространственная дифференциация биотопов, энергетические ресурсы, спаривание, территориальность, социальное поведение и др. Соотношение этих факторов в каждом случае является различным (Svendsen, 1974). Этим объясняется разнокачественность группировок, именуемых популяциями, и расплывчатость самого термина" (Красилов, 1976).

С.М. Коновалов (1980) дает следующее определение популяции: "Данный термин мы употребляем в широком смысле, понимая под этим любую

группировку особей данного вида, исторически связанных общностью происхождения, обитающих на одной территории, и представляющих элементы совокупности, осуществляющей приспособление к данным условиям через дифференцированное выживание отдельных особей. Термин "популяция" включает в себя такие термины, как дем, субъизолят, субпопуляция, локальная популяция, популяционная система, изолят, локальное стадо, географическая популяция и т.д."

М.К. Глубоковский определяет популяцию, как "реально существующую благодаря преимущественно внутригрупповому обмену генами, самовоспроизводящуюся длительное время и формирующую собственную экологическую нишу внутривидовую группировку, которая может быть выделена по наличию неслучайных позитивных отношений (генотипического сходства, фенотипического сходства, пространственно-временной близости) слагающих ее особей (Глубоковский, 1995).

Л.А. Животовский подчёркивает динамический характер популяций, указывая на отсутствие их статичности. Их границы, генетический состав, миграционные потоки между ними, численность и другие важные, «определяющие» эколого-генетические характеристики не являются застывшими и константными, а могут меняться в пространстве и во времени и порой значительно. Он даёт следующее определение: «Популяция – это совокупность особей одного вида, в которой в течение всего данного промежутка времени определяющие эколого-генетические характеристики устанавливаются и изменяются независимо от других группировок этого вида и которую нельзя подразделить на более мелкие, независимые (в отношении определяющих эколого-генетических характеристик) друг от друга группировки» (Животовский, 1991). В это определение привносится мнение исследователя о том, какие характеристики являются определяющими (то есть важными для данного исследования), а какие - нет (то есть ставится в зависимость от задачи исследования).

В общем эволюционном аспекте этот автор указывает, что популяция – это "совокупность особей, предки которых в течение многих поколений обитали в сходных условиях и воспроизводились внутри себя" (Животовский, 2016).

Независимость популяций и критерии их выделения существенно различаются с эволюционных, природоохранных позиций, а также с позиций искусственного разведения и промысла. В этой связи достижение консенсуса в определении понятия "популяция" становится весьма затруднительным: разные авторы делают упор на разных сторонах того, что они понимают под популяцией. Кроме того, во всех известных определениях популяции величины важнейших её параметров даются лишь вербально, а не количественно: «генные потоки между популяциями малы» – насколько малы? «значительное время изоляции» – сколько поколений? и т.д.

Более того, вероятно, что достичь консенсуса в данном вопросе невозможно в принципе, поскольку в различных исследованиях на разных таксономических группах выдвигаются свои требования к понятию популяции. Именно в этом плане было предложено цитированное выше первое определение термина «популяции», данное Л.А. Животовским: в нём эти требования сформулированы в «определяющих характеристиках». Минимальный набор характеристик, требуемых от выделяемой исследователем популяции, сводится к её репродуктивному единству и статистической значимости её генетических отличий от других популяций. "В остальном же вопрос отнесения совокупности особей к популяции следует адресовать к компетенции конкретного исследования – соответственно особенностям биологии вида, истории исследуемой группировки, степени фенотипического и генетического сходства и различия между особями и группами особей, и т.п." (Животовский, 2016).

В ихтиологии часто употребляется термин *локальная(местная) популяция*, а также ряд терминов, которые, видимо, следует понимать, как его синонимы, так как описывают они сходные группировки рыб - *стадо, локальное стадо, изолят, популяционная система, племя, форма* (Бирман, 1956, 1964; Алтухов, Рычков,

1970; Алтухов, 1974; Лебедев, 1967; Коновалов, 1971, 1980; Медников и др., 1988; Иванков, 1993; Бугаев, 1995; Larkin, 1972; Ricker, 1972).

Локальная популяция (локальное стадо) - это совокупность смежных самовоспроизводящихся элементарных популяционных единиц, характеризующихся четко обособленным районом размножения с максимальным приближением к панмиксии (субизолятов), связанных общностью происхождения и обитания на смежных территориях, а также сходным значением коэффициента миграции (Коновалов, 1980). Факторами, определяющими степень изоляции локальных популяций (стад), являются природные физические преграды, ограничивающие поток генов. Между популяциями, входящими в состав локального стада, в определенной мере существует обмен генами, иначе само понятие популяционной системы теряет смысл. Обычно локальные популяции (стада, изоляты) в значительной степени удалены друг от друга по сравнению с субизолятами одного изолята (локальной популяции). Изоляция между соседними изолятами находится в пределах от 99,99 до 99,999% (Коновалов, 1980), а между субизолятами - 90% и более (Hartman, Raleigh, 1964). Так как локальная популяция характеризуется определенной динамикой структуры и численности, то в промысловой ихтиологии она является единицей запаса.

В ряде работ авторы в пределах крупных стад выделяют еще более мелкие стада, снова называя *стадами, популяциями, локальными популяциями, изолятами* (Лебедев, 1967), о чем уже было сказано выше. Например, В.В. Волобуев и С.Л. Марченко определяют *локальное стадо* как совокупность популяций (*популяционных систем, изолятов*), приуроченных к отдельным районам воспроизводства, входящих в состав крупных речных систем или групп более мелких самостоятельных популяций, интегрированных в пределах какой-либо локальности (Волобуев, Марченко, 2011).

Согласно Э. Майру (1968), описать популяционную структуру вида означает составить представление об организации внутривидовой изменчивости в виде географических клин, изолятов, зон интерградации популяций и о порождающих их факторах. То есть, популяционную структуру вида можно представить как

аннотированный каталог популяций, составляющих вид на исследуемой части ареала, с оценкой существующих между ними генных потоков, с указанием на их демографические и экологические особенности и условия среды их обитания (Животовский, 2016).

Заключение. Можно сделать вывод, что, в случае с лососевыми рыбами в целом и с кетой, в частности, под популяциями можно понимать группировки особей, меньшие по размеру, чем раса, устойчиво воспроизводящиеся из поколения в поколение, часто нерестящиеся в разных притоках одной и той же речной системы.

1.3. Популяционная организация кеты

Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) - филогенетически относительно молодой вид тихоокеанских лососей, происходящий от одного общего предка с горбушей и неркой (рис. 1). Эти три вида являются наиболее массовыми промысловыми объектами и объектами искусственного разведения среди лососевых рыб как в России, так и во всей Северной Пацифике. Кета как вид лишь немного отстаёт по численности от горбуши, а исторически, вероятно, составляла до половины всей биомассы тихоокеанских лососей (Salo, 1991).

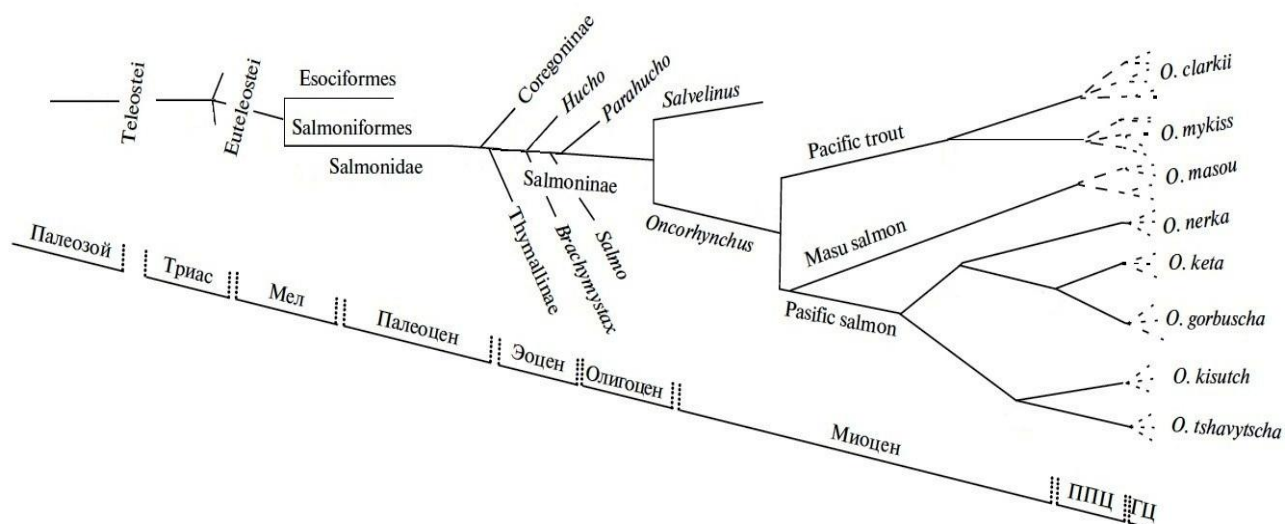


Рис. 1. Филогения лососевых рыб (по Животовский, 2015а,б)

Сокращения: ППЦ - плиоцен + плейстоцен; ГЦ - голоцен.

Кета имеет самый протяженный ареал среди всех тихоокеанских лососей (рис. 2). Его северной границей являются моря Восточно-Сибирское и Лаптевых: заходы в бассейны рек этих морей немногочисленны, но ежегодны. Самые крупные заходы отмечаются в р. Колыма, где во время массового хода уловы составляют 10-15 экз. в сутки. Единично встречается в реках Индигирка, Яна, Лена и др. (Корнилова, 2007). По азиатскому побережью распространена от Южной Кореи и Японии (самая южная точка - о. Кюсю) до Чукотки. По североамериканскому побережью — от р. Сан-Лоренсо в Калифорнии до северной Аляски (включая Алеутские острова до острова Атту), и реки Маккензи в Канаде (Берг, 1948; Sano, 1966; Смирнов, 1975; Salo, 1991).

Исторически распространение кеты было еще более широким и включало бассейны рек, впадающие в Северный Ледовитый океан, от реки Лена до реки Маккензи. В последние годы наблюдается восстановление исторического ареала этого вида, за исключением верховий бассейна реки Амур, а также некоторых рек штата Калифорния (Карпенко, 2013). В верховьях Амура кета была малочисленной и в первой половине XX в. (Таранец, 1937а,б,в), однако сегодня стала там чрезвычайно редка (Антонов, 2012). Тем не менее, в 2016 году осенняя кета была зафиксирована в самых верхних притоках реки Тунгуска, хотя еще в начале 2000-х годов тунгусская популяция кеты считалась утраченной (Сычева, 2016).



Рис. 2. Ареал кеты (по Augerot, 2005)

На основании генетических характеристик кета подразделяется на североамериканскую и азиатскую (Варнавская, 2006; Okazaki, 1983; Beacham et al., 1987).

Североамериканская кета заходит на нерест в реки Аляски, Алеутских островов, Британской Колумбии, штатов Вашингтон и Орегон, в Канаде встречается в бассейне р. Маккензи (рис. 2). Согласно источнику "Pacific Salmon Life Histories" (1991), истинная летняя кета наряду с осенней нерестится только в р. Юкон (штат Аляска). Она заходит в Юкон с начала мая и отличается от осенней по ряду признаков: меньшими размерно-массовыми показателями, более выраженной брачной окраской. В остальных реках Северной Америки "летней" принято называть раннюю осеннюю кету, нерестовый ход которой приходится на вторую половину летних месяцев.

Азиатская кета, в свою очередь, также дифференцируется на ряд региональных субпопуляций (региональных комплексов): восточного и западного побережий Камчатки, Сахалина, Приморья, Японии (Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Алтухов и др., 1997; Варнавская, 2006; Савин и др., 2009; Okazaki, 1983; Beacham et al., 1987. Цит. по Волобуев, Марченко, 2011).

В пределах России выделяют шесть самостоятельных районов воспроизводства азиатских стад кеты: река Анадырь и реки Анадырского лимана, полуостров Камчатка, северо-западное побережье Охотского моря, Приморский край, река Амур и реки Амурского лимана, остров Сахалин (Заварина, 2007).

Исследования по аллозимным и ДНК-маркерам показывают наличие генетически различных группировок кеты (Салменкова и др., 1986; Алтухов и др., 1997; Рубцова и др., 2008; Афанасьев и др., 2008; Животовский и др., 2008; 2009; Афанасьев и др., 2011). Более детальный ДНК-анализ выборок из большей части ареала кеты показал, что на российском Дальнем Востоке можно выделить 10 основных региональных стад кеты, объединенных в 5 генетически значительно различающихся географических группировок (рис. 3) (Животовский и др., 2010):

1) южная кета, включающая три основных стада, воспроизводящихся в реках островов Итуруп и Кунашир, и кету Приморья. Экономически наиболее значительное из них – стадо кеты о. Итуруп;

2) охотоморская кета Сахалина, состоящая из двух основных стад – северо-восточного Сахалина и южного Сахалина (юго-восток и залив Анива);

3) стада кеты юго-западного Сахалина (воспроизводящейся на лососевых рыбоводных заводах);

4) кета реки Амур;

5) северная кета, включающая стада охотоморского материкового побережья, Камчатки и Чукотки. Объединение кеты этих трёх регионов в одну группу связано с генетической близостью стад, вызванной, по-видимому, относительно недавним расселением кеты из зоны южного рефугиума, где её подразделённость исторически была более высокой.

В целом, для получения непротиворечивой картины подразделённости вида, исследование популяционной структуры кеты должна базироваться на совместных данных генетики, экологии, динамики численности, данных о миграции и др.



Рис. 3. Популяционная структура кеты российского Дальнего Востока по ДНК-маркерам (из: Животовский и др., 2010).

Примечание 1. Кета юго-западного Сахалина настолько отличается от всей исследованной кеты Дальнего Востока, в т.ч. Сахалина, что её происхождение является неясным.

Примечание 2. Каждая из 10-ти указанных группировок состоит из внутрирегиональных экологически и генетически различных популяций.

Нерестовые миграции стад кеты разных регионов не совпадают по времени. Наблюдается отчетливая закономерность: в более северных регионах нерестовый ход начинается и заканчивается раньше, чем в южных, что объясняется более низкими температурами воды на севере, влекущими за собой более длительное развитие икры и свободных эмбрионов.

Основным регионом массового естественного воспроизводства лососей в России является Камчатка, искусственного – Сахалинская область. На Чукотке кета заходит в реки берингоморского побережья от реки Хатырки на юге до Берингова пролива на севере (Путивкин, 1994), встречается также в реках Чукотского и Восточно-Сибирского морей (Черешнев, Агапов, 1992). Наиболее крупное на крайнем Северо-Востоке России стадо кеты воспроизводится в бассейне Анадырского лимана (Коротаев, 2002).

В процессе изучения кеты делалось несколько попыток выделить в отдельные подвиды некоторые региональные комплексы (а именно, кету рек арктического побережья Азии, в частности, реки Лена (Берг, 1927, 1948) и анадырскую кету (Куликова, 1972, 1973), однако последующие исследования с привлечением более обширных материалов из разных районов ареала не подтвердили их особый статус (Горшков, 1979; Черешнев, 1980; Сергиенко, 1982).

В связи с тем, что вид кета представлен огромным количеством локальных популяций, естественным желанием ихтиологов является выстроить стройную схему родственных отношений между ними и найти место каждой в популяционной иерархии вида. От того, насколько полно представляется ее внутривидовая структура, зависит решение целого ряда теоретических и практических задач: проблемы микросистематики и биогеографии, вопросы управления ресурсами и стратегии развития рыбохозяйственного комплекса.

На первый взгляд, внутривидовая неоднородность тихоокеанских лососей - явление, достаточно заметное даже непрофессиональному наблюдателю. Оно выражается, прежде всего, в наличии нескольких пиков численности в нерестовых подходах производителей за один сезон. Часто особи различных нерестовых группировок имеют более или менее выраженные фенотипические

отличия (такие, как относительная высота тела, степень выраженности нерестовых изменений и др.), также заметные невооруженным глазом, поэтому профессиональные рыбаки часто неплохо умеют отличать рыб одной нерестовой группировки от другой по внешнему виду. Однако строго научное исследование популяционной структуры кеты, активно развивающееся с первой половине XX века, к настоящему моменту далеко от завершения, а совершенствующиеся методы генетического анализа дают все новые, и часто весьма неожиданные, результаты.

Первое разделение кеты реки Амур на летнюю и осеннюю (в зависимости от сроков нерестового хода) встречается в научной литературе XIX в., в трудах Л.И. Шренка. Летнюю кету бассейна Амура он назвал *Salmo lycaodon* (non Pallas) Schrenck, а осеннюю именовал просто кетой (Берг, 1948; цит. по Макоедов и др., 2009). Однако Л.С. Берг, комментируя данные труды, не исключал, что Л.И. Шренк под названием *Salmo lycaodon* имел в виду симу (*O. masou*).

Первое истинно профессиональное описание сезонных группировок принадлежит В.К. Солдатову (1912). Им впервые были описаны различия в размерах тела, скорости роста, плодовитости, срокам нерестового хода летней и осенней кеты Амура. Однако основоположником изучения популяционной структуры кеты считают Л.С. Берга, который в работе "Яровые и озимые расы у проходных рыб" (1934) первым употребил по отношению к данным группировкам термин "сезонная раса", описав летнюю расу кеты под названием *Oncorhynchus keta* (Walbaum), а осеннюю - *Oncorhynchus keta* (Walbaum) *infraspecies autumnalis* Berg (Берг, 1932, 1934, 1948).

В 1968 г. В.Я. Леванидов указал на характерные отличия в условиях развития эмбрионов амурской кеты обеих рас, обуславливающие выбор производителями определенного типа нерестилищ: летней кете требовались воды подруслового потока с примесью грунтовых вод, осенней - обилие грунтовых вод, то есть температурный, газовый и солевой режимы на данных типах нерестилищ оказывались принципиально различными (Леванидов, 1968). Двумя десятилетиями позже Е.Т. Николаева и К.А. Овчинников (1988), а затем и А.О.

Заварина (1994) описали в реках Камчатского полуострова наряду с летней и осенней, еще и весеннюю форму кеты. Число описанных сезонных рас, таким образом, возросло до трех, а затем, после разделения некоторыми исследователями летней камчатской кеты на летнюю раннюю и летнюю позднюю, и до четырех (Кузицин и др., 2008, 2010; Волобуев, Марченко, 2011; Кузицин, Груздева, 2011). В.Н. Иванков и Е.В. Иванкова (2013) полагают, что на сегодняшний день описано пять сезонных рас азиатской кеты: весенняя, летняя ранняя, летняя, летняя поздняя, осенняя.

О.Ф. Гриценко (2002) предложил основными считать четыре сезонные формы кеты, не отождествляя между собой амурские и камчатские сезонные формы (табл. 1).

В.Н. Иванков с соавторами (2010), проанализировав размножение и сроки нерестовой миграции кеты из разных районов, пришли к выводу, что, несмотря на разнообразии сезонных форм (весенняя, летняя, осенняя, летняя ранняя, летняя поздняя и др.), экологических (биотопических) рас кеты все же лишь две (табл. 2): *русловая* (размножающуюся на нерестилищах, где хорошо выражен подрусловый поток) и *ключевая* (размножающуюся в ключах, на выходе грунтовых вод), а общепринятые названия рас "летняя" и "осенняя" устарели, так как не проясняют ситуацию с расами кеты, а, скорее, запутывают ее (Иванков и др., 2010; Иванков, Иванкова, 2013). Все другие группировки представляют собой лишь темпоральные популяции (или группы популяций) внутри русловой и ключевой рас - так называемые ходы (или подходы), которые обнаруживаются как у одной, так и другой расы.

Доказательством обособленности этих группировок является тот факт, что динамика размерно-полового состава в каждой из них ежегодно повторяется: на протяжении нерестового хода каждой группировки наблюдается та же динамика размеров тела и соотношения полов, что и в период нерестового хода какой-либо популяции, не разделенной на субпопуляции. В начале каждого следующего хода рыбы крупнее, а процент самцов выше, чем в конце предыдущего. Реальность существования данных темпоральных группировок (ходов) подтверждается и тем,

что в рядах поколений они обнаруживают закономерное сходство и ежегодно совпадают по срокам анадромной миграции. Такие темпоральные популяции являются единицами запаса (Иванков и др., 2008).

Таблица 1. Сезонные формы кеты согласно О.Ф. Гриценко (2002)

Форма (раса)	<i>Летняя кета; нерест в водах подруслового потока</i>	<i>Летняя кета; нерест на выходах грунтовых вод</i>	<i>Осенняя кета; нерест в водах подруслового потока</i>	<i>Осенняя кета; нерест на выходах грунтовых вод</i>
Распространение	Бассейн реки Амур; бассейн реки Поронай (о. Сахалин)	Реки Камчатского полуострова	Реки юга Камчатского полуострова	Бассейн р. Амур; реки материкового побережья Охотского моря; реки о. Сахалин
Лит. источники	Берг, 1948; Леванидов, 1968	Смирнов, 1975	Абрамов, 1948	Берг, 1948; Леванидов, 1968; Волобуев, 1983, 1986

Таблица 2. Сезонные формы кеты согласно В.Н. Иванкову с соавт. (2010)

Форма (раса)	<i>Русловая кета</i>	<i>Ключевая кета</i>
Распространение	Бассейн р. Амур, реки северного и северо-западного побережья Охотского моря, Камчатки, р. Поронай	Бассейн Амура, реки северного и северо-западного побережья Охотского моря, Камчатки, бассейн р. Анадырь, большинство рек Сахалина, Приморья, южных Курильских островов, о-вов Хоккайдо и Хонсю, п-ова Корея
Лит. источники	Берг, 1934; Бирман, 1964; Смирнов, 1975; Волобуев, 1984; Гриценко, 2002	Берг, 1934; Двинин, 1952а,б; Бирман, 1964; Sano, 1966; Воловик, Ландышевская, 1968; Иванков, 1968а,б; Смирнов, 1975; Волобуев, 1984; Путивкин, 1989, 1999; Salo, 1991; Гриценко, 2002

Помимо рас, существуют иные внутривидовые подразделения вида. С их учётом В.В. Волобуев и С.Л. Марченко (2011) на примере кеты материкового побережья Охотского моря представляют популяционную структуру вида следующим образом: вид → региональные суперпопуляции (региональные комплексы), подразделенные по принципу географической обособленности → локальные стада, состоящие из групп популяций (популяционных систем, изолятов), приуроченных к отдельным районам воспроизводства → сезонные (темпоральные) формы (расы) → популяции, приуроченные к определенным речным бассейнам с характерными для них условиями обитания и воспроизводства → субпопуляции, представляющие собой более или менее изолированные группировки, приуроченные к отдельным нерестовым участкам.

Согласно данным генетических исследований, кета российского Дальнего Востока является многоуровневой системой (Животовский и др. 2010, рис. 3), первый уровень которой состоит из пяти генетически различающихся группировок. Второй уровень представлен, по крайней мере, десятью географически различными стадами. Третий уровень представлен внутрорегиональными экологически и генетически различными популяциями, которые, в свою очередь, могут быть представлены более дробными локальными популяциями четвертого и, возможно, пятого уровней.

Таким образом, кета как вид является сложноорганизованной многоуровневой популяционной системой. Внутривидовая подразделенность дает возможность виду осваивать обширный ареал, адаптироваться к различным условиям обитания и воспроизводства в виде речных, ключевых и озерных экотипов. Образование устойчивых экологических форм обуславливает закрепление их на генетическом уровне. Кроме межпопуляционных различий, для тихоокеанских лососей (в том числе и для кеты) характерна внутривидовая разнокачественность по морфологическим признакам, биологическим и фенотипическим показателям, полиморфизму частот аллелей тех или иных локусов, уровню гетерозиготности, нерестовым биотопам и др. (Андреев,

Никулин, 1977; Бирман, 1977; Черешнев, 1980; Алтухов и др., 1997; Бачевская, 1990, 2002; Царев, 1990; Макоедов, Бачевская, 1992 и др.).

В конце раздела 1.1 мы предложили всесторонне исследовать расы кеты в исторически связанных речных системах Амура и Пороная, поэтому перейдем к обсуждению литературы по их изучению.

1.4. Сезонные расы кеты реки Амур и рек острова Сахалин

Амурская и поронайская кета исторически связаны: реки северного Сахалина вместе с Амуром и соседними к нему реками материка являются остатками древней единой речной системы Палеоамур, когда Сахалин был частью континента (Линдберг, 1972). В обоих речных бассейнах размножаются летняя и осенняя расы кеты.

1.4.1. Амурская кета

В бассейне реки Амур до 1915 года летняя кета преобладала по численности над кетой осенней (Кузнецов, 1928; Бирман, 1954). Ее максимальный вылов был зафиксирован в 1910 г., когда в Амуре было выловлено более 21 млн. производителей, однако с того времени ее запасы стали стремительно сокращаться (Никольский, 1956; Смирнов, 1975; Бирман, 1985). В 1947 г. поголовье осенней кеты превышало поголовье летней в пять раз, в 1948 г. – в двенадцать раз (Бирман, 1954).

Нерестилища летней кеты расположены на крупных и мелких притоках Амура на удалении от устья от 300 км (Бирман, 1954) до р. Ульча (около 600 км). Из 118 крупных притоков Амура и Усури общей протяженностью 13273 км летняя кета описана примерно в 60 (Рослый, 2002). В 50-х годах XX века она размножалась, главным образом, в реках Амгунь - до 35% стада, Ул - до 20%, в реках Амурского лимана - до 40%, в реках эстуария и притоках выше реки Амгунь - 5% (Леванидов, 1964). В настоящее время основным нерестовым водоемом является левый приток Амура – река Амгунь, а также притоки выше ее устья в пределах Ульчского, Солнечного и Комсомольского районов. В бассейне

реки Амгунь летняя кета нерестится, в основном, в нижнем и среднем течении, включая притоки Нимелен, Дуки, Нилан и другие (Череватая, 2012). Так как осенняя кета размножается в местах выхода грунтовых вод, ее нерестилища расположены преимущественно в предгорных участках крупных рек, где сосредоточены основные выходы грунтовых вод.

Осенняя кета нерестится в тех же притоках Амура и Амгуни, что и летняя, но подниматься может значительно выше последней. Е.А. Ловецкая (1948) обозначает верхней границей распространения осенней кеты реку Биджан, А.И. Смирнов (1975) – реки Аргунь и Онон, расположенных более, чем в 2000 км от устья. Там же осенняя кета доходит до реки Селемджа (приток р. Зея), рек Томь и Буряя, на территории КНР - до р. Хумаэрхэ (Танарец, 1937а; Рослый, 2002). Таким образом, осенняя кета размножается, в основном, в южной части бассейна, совпадающего с границами древнего Палеоамура (Бирман, 1952, 1956; Смирнов, 1975).

Летняя кета откладывает икру в воды подруслового потока, осенняя нуждается в выходах грунтовых вод. Эта схема для амурской кеты считалась многократно изученной и общепризнанной, однако в конце XX - начале XXI столетия появились первые публикации о форме осенней кеты ряда притоков реки Амур второго порядка, размножающейся на нерестилищах, водоснабжение которых осуществляется за счет подруслового потока (Махинов, Золотухин, 1999; Золотухин, 2009).

Летняя кета мигрирует в Амур, в основном, в середине лета (конец июня, начало июля - середина, конец августа), осенняя начинает заходить на нерест в конце июня, начале июля, а заканчивается ее нерестовый ход в середине-конце сентября. В августе наблюдается перекрытие ходов летней и осенней кеты (Солдатов, 1912; Кузнецов, 1928). Нерестовую миграцию осенней кеты принято делить на три меньших подхода, называемых на Амуре "ходами". Три хода осенней кеты отмечены не только в лимане Амура, но и в среднем течении, а также на северо-западе Сахалина, в районе Рыбновска. Миграции отдельных ходов синхронизированы с подъемами уровня воды в Амуре. Внутри ходов

соотношение полов изменяется от преобладания самцов до соотношения 1:1 и дальнейшего преобладания самок (Бирман, 1977).

Осенняя кета более крупная, более плодовитая, и минует лиман с менее зрелыми гонадами. Отличий по возрастному составу между обеими формами не наблюдается, однако осенняя кета характеризуется более быстрым ростом по сравнению с летней (Макоедов и др., 2009). Многие авторы (Бирман, 1951; Крыхтин, Смирнов, 1962; Леванидов, 1969; Салменкова и др., 1989) отмечают, что с середины 50-х годов наблюдается увеличение средних размеров особей обеих рас амурской кеты при том, что возрастной состав существенных изменений не претерпевает.

Согласно Л.С. Бергу (1948), абсолютная плодовитость летней амурской кеты в среднем равна 2515 икринок, осенней - 3868. АИП осенней кеты р. Уссури варьирует в пределах 1032–6775 икринок, в различные годы составляя в среднем 3386–4275 икринок (Подорожнюк, 2008). Наиболее плодовита кета реки Мы Амурского лимана.

Средняя масса тела летней кеты в 1927-1930 гг. у летней кеты составляла 2,39 кг, у осенней - 3,97 кг (Ловецкая, 1948). По И.Б. Бирману (1951), средняя масса амурской кеты в 1907-1949 гг. колебалась в пределах 3,14-5,07 кг. Платошина (1984) приводит данные по средней массе тела летней кеты бассейна Амура в 1975-76 гг. в пределах 2,55-3,05 кг.

Во второй половине XX столетия выявлением различий между сезонными расами и отдельными популяциями амурской кеты занималось большое число исследователей. Между расами амурской кеты были выявлены различия по морфологическим (Григо, 1953; Иванков, 1970; Куликова, 1970в, 1972), остеологическим (Куликова, 1970а, 1973; Горшков, 1979), кариологическим (Куликова, 1970а, 1971, 1972) и другим признакам. Так, у амурской летней кеты максимальная высота тела относительно больше, чем у осенней. Также у нее относительно больше антианальное, антивентральное и пектоцентральное расстояния. В то же время у летней амурской кеты относительно меньше длина грудных, высота спинного и анального плавников, чем у осенней. У осенней кеты

меньше длина верхней и нижней челюстей (Григо, 1953), чем у летней. У осенней кеты Амура меньше, чем у летней, число чешуй в боковой линии и лучей в спинном плавнике и значительно больше, чем у летней, число пилорических придатков (Куликова, 1972).

И.Б. Бирман выдвинул предположение, что расы амурской кеты имеют различное географическое происхождение: летняя - охотоморское, осенняя - япономорское (Бирман, 1956, 1981). К этим выводам его привели следующие рассуждения. В начале четвертичного периода речная система Палеоамура простиралась до Японского моря и включала все реки Татарского пролива (Линдберг, 1972). Амурская осенняя кета по средним размерам сходна с приморской и сахалинской лишь в тех реках, которые были притокам Амура в четвертичный период. А летняя амурская кета, очевидно, появилась в бассейне современного Амура в фазу последней регрессии Охотского моря. Однако Салменкова с соавторами (1989) это мнение опровергали, основываясь на том, что летняя и осенняя расы амурской кеты генетически близки к осенней кете сахалинских рек Тымь и Поронай, которые также входили в систему Палеоамура. Кета рек североохотоморского побережья отличается от амурской сильнее, а кета р. Охота, географически ближайшей к Амуру, генетически оказывается наиболее далека от амурской (цит. по Макоедов и др., 2002).

Ю.С. Рослый рассматривал сезонные расы амурской кеты как экологические типы, образовавшиеся симпатрически в результате сезонной репродуктивной изоляции (Рослый, 1974). И.Б. Бирман также описал морфологические и биологические отличия между отдельными локальными стадами осенней кеты таких притоков Амура, как Амгунь, Бира и Кура (Бирман, 1956, 1977). А.А. Световидова (1961) указала на факт наличия нескольких (одного, двух или трех) пиков хода летней кеты таких притоков Амура, как Ул, Джаппи, Бешеная, а также реки Мы (лиман Амура), что указывает на существование более мелких группировок внутри ее локальных стад. С. Е. Кульбачный и В.Н. Иванков (2011) описали три пика нерестового хода в р. Тугур Хабаровского края, первый из

которых представлен летней кетой, второй - представителями как летней, так и осенней форм, последний - осенней.

Биологические характеристики производителей амурской летней и осенней кеты различаются: летняя кета характеризуется меньшими размерно-весовыми показателями и меньшей плодовитостью по сравнению с осенней кетой (Берг, 1934; Григо, 1953; Куликова, 1970б; Гриценко, 2002). У летней и осенней амурской кеты имеются различия в кариотипе: число хромосом ($2n$) у них одинаково, но соотношение метацентрических и акроцентрических хромосом - различны (Куликова, 1971, 1972).

Результаты генетических исследований рас амурской кеты неоднозначны. По данным об аллозимном полиморфизме Е.А. Салменкова с соавторами (1992) и Е.В. Иванкова (1997) заключили о малости различий между расами амурской кеты, а затем Е.В. Иванкова и В.В. Ефремов (2009) оценили различия как статистически незначимые, по митохондриальной ДНК различия также были отмечены как незначительные (Полякова и др. 2006). Возможно, такие заключения были сделаны из-за того, что генетически исследовались однократные, единичные выборки, нерепрезентативно представляющие популяции кеты Амура. Действительно, более обширное исследование Е.А. Салменковой с соавторами (1994) выявило заметные различия между расами. Однако не было проведено ни одного исследования рас кеты Амура по более информативным ДНК-маркерам, кроме трёх единичных выборок (Животовский и др. 2010).

1.4.2. Сахалинская кета

На острове Сахалин кета также представлена двумя формами - летней и осенней (Иванков, 1969; Смирнов, 1975; Гриценко, 2002).

Осенняя кета Сахалина. Эта форма распространена по острову Сахалин достаточно широко и занимает второе место по численности тихоокеанских лососей в регионе после горбуши, хотя доля ее нерестовых площадей в общем фонде острова занимает всего около 5-6%. Недостаток естественных нерестилищ

успешно восполняет хорошо развитое искусственное воспроизводство (Воловик, Ландышевская, 1968; Бойко, 2013). По числу действующих рыбоводных заводов Сахалинская область является безусловным лидером на Дальнем Востоке: по состоянию на 02 февраля 2017 г. в области функционируют 46 лососевых рыбоводных предприятия всех форм собственности¹.

Наибольшая часть нерестовых площадей кеты сосредоточены в бассейнах рек Тымь (до 70%) и Поронай. На северо-западном побережье кета заходит на нерест во все реки от северной оконечности острова Сахалин до пролива Невельского, наиболее многочисленные стада имеются в реках Большие Лангры, Чингай, Большая (Гриценко, 2002). По восточному побережью она нерестится практически во всех реках от мыса Елизаветы до мыса Терпения. В южной части острова заходит в реки залива Анива (наиболее крупная из них - Лютога), однако общая нерестовая площадь кеты в этом районе невысока, в связи с чем и численность природных популяций ограничена (Рухлов, 1969). В реке Таранай Анивского залива площадей, пригодных для нереста кеты, крайне мало, однако к настоящему времени там сформировано нерестовое стадо кеты искусственного происхождения. Полностью отсутствует кета на западном побережье (от г. Углегорск до г. Александровск-Сахалинский). В юго-западной части острова (южнее обозначенного выше района) кета естественного происхождения имеется в незначительных количествах, однако там существуют полноценные заводские стада искусственно воспроизводимой кеты в реках Калинка, Ясноморка и Сокольники (на картах разных лет последняя также обозначается как "Асанай" и "Заветинка").

На острове Сахалин выделяются крупные группировки осенней кеты, отличающиеся друг от друга рядом биологических особенностей. Это локальные стада (Иванков, 1972) или популяционные системы (Гриценко и др., 1987) бассейна реки Тымь и соседних рек, бассейна реки Поронай, юго-восточного и

¹ В Сахалинской области продолжают строительство лососевых рыбоводных заводов [Электронный ресурс] // Электронное периодическое издание: Sakhalin.info (Сахалин.инфо) - Южно-Сахалинск, 02.02.2017. - Режим доступа: <https://www.sakhalin.info/news/127438/>

юго-западного Сахалина. В.Н. Иванков (1993) считает, что особенности динамики стада этих группировок определяются их «привязанностью» к основным артезианским бассейнам Сахалина (соответственно к северо-сахалинскому, включающему реку Тымь и все реки северной части острова, поронайскому, сусунайскому, западно-сахалинскому) (цит. по Каев, 2001).

Сахалинская кета характеризуется довольно высокими темпами роста. С.П. Воловик и Е.А. Ландышевская (1968) отмечают более высокие темпы роста кеты как естественного, так и искусственного воспроизводства по сравнению с амурской кетой (однако темпы роста кеты острова Итуруп еще более высоки). Линейные размеры тела на первом году жизни больше у кеты юго-западного побережья по сравнению с кетой юго-востока (Воловик, Ландышевская, 1968). У смежных поколений сахалинской кеты описаны отличия в скорости прироста одновозрастных групп (Ковтун, 1981).

Сахалинская кета созревает в возрасте от двух до семи лет, основу нерестового стада составляют рыбы возраста 2+, 3+ и 4+ (более 95% численности) (Гриценко, 2002) с подавляющим преобладанием четырех- и пятилетних особей.

В Ныйском заливе единичные особи осенней кеты начинают встречаться в уловах с конца июля. В северных реках нерестовый ход кеты начинается в начале августа, массовый приходится на сентябрь. В южной части острова имеются реки, где нерестовый ход начинается в октябре, а сам нерест может длиться до декабря. В реки западного побережья кета начинает заходить в конце августа - начале сентября, массовый ход наблюдается со второй половины сентября и заканчивается в начале ноября (Иванков, 1972; Двинин, 1952а,б). Нерест кеты в бассейне реки Тымь обычно начинается в последней декаде августа и заканчивается в середине ноября. Таким образом, в более северных районах нерестовый ход начинается раньше, чем в более южных. Это явление носит адаптивный характер - каждая популяция кеты осуществляет нерестовый ход в период, обеспечивающий наиболее благоприятный для нереста температурный режим на нерестилищах.

Абсолютная индивидуальная плодовитость осенней кеты острова Сахалин подвержена существенным изменениям в зависимости от размерно-весовых показателей, возрастного состава стад и находится в пределах 1170-5245 икр. при средней величине 2400-3670 икр. (по районам). Наиболее плодовита юго-восточная и анивская кета, наименее - юго-западная (Воловик, Ландышевская, 1968).

На острове Сахалин по особенностям экологии воспроизводства выделяются две крупные группы популяций осенней кеты, нерест которых приурочен к распространению грунтовых вод четвертичного водоносного комплекса. Одна группа представлена рыбами, нерестящимися в крупнейших реках острова, протекающих по Тымь-Поронайской низменности, для которых характерно доминирование четырехлеток и пятилеток и высокая плодовитость самок, длительная задержка молоди в пресных водах. Молодь этих рыб при выходе в море имеет в своем распоряжении буферную систему в виде залива лагунного типа (река Тымь) или опресненной за счет речного стока и сравнительно хорошо прогреваемой северной части залива Терпения (река Поронай). Вторая группа представлена рыбами, нерестящимися в средних по величине реках Сусунайской низменности. Их особенностями являются высокая доля 3-летних рыб и сравнительно большая плодовитость самок. Ранний нагул молоди также приурочен к пресным водам, однако при переходе в море мальки попадают в среду с сильным периодическим выхолаживанием прибрежных вод (Каев, 2001). В отличие от иных регионов, где молодь лососей долгое время нагуливается на прибрежном мелководье, у юго-восточного Сахалина откочевывает в сторону моря она сразу после ската (Шубин и др., 1996).

Различия по ряду биологических показателей у кеты разных регионов размножения Сахалина весьма показательны. Плодовитость кеты рек Тымь и Найба значительно выше, но кета из р. Найба наиболее мелкая и в ее возрастной структуре 3-летние рыбы стабильно преобладают над 5-летними (Иванков, 1972). Эти группировки кеты выделяются также по морфометрическим и генетико-биохимическим признакам (Иванкова и др., 2000), но в этом случае сходство

между заводскими рыбами из ЛРЗ «Адо-Тымовский» (река Тынь) и ЛРЗ «Буюкловский» (река Поронай) обусловлено, видимо, межзаводскими перевозками икры (Каев, 2001).

В пределах острова Сахалин осенняя кета генетически неоднородна. Особенно сильными различиями характеризуется кета юго-западного и восточного Сахалина (Рубцова и др., 2008; Шитова и др., 2009). В свою очередь, охотоморская кета восточного Сахалина подразделяется генетически на кету залива Анива и юго-восточного Сахалина и кеты северо-восточного Сахалина (Животовский и др. 2010; см. также рис. 2).

Летняя кета Сахалина. Летняя кета встречается на Сахалине лишь в реке Поронай и заливе Терпения. Нерестится в верховьях Пороная и его притоков (Воловик, Ландышевская, 1968; Иванков, 1972; Гриценко и др., 1987), преимущественно Лонгари, Вальза, ключи Холодный и Березовый (Гриценко, 2002). Летнюю кету облавливают и в Рыбновском районе (северный Сахалин), однако в реки самого острова она не заходит, что дает основание считать ее проходной амурской кетой.

В литературе имеются указания на то, что в прошлом летняя кета была распространена по Сахалино-Курильскому региону значительно шире, чем сегодня: так, П.А. Двинин (1952б) сообщает, что, по опросным данным, летняя кета успешно облавливалась в Невельском районе, а Л.С. Берг (1932) указывал местом ее нереста не только реку Поронай, но и Тынь, а также реки Курильских островов. В силу ограниченности современных нерестовых площадей бассейном одной реки сахалинская летняя кета - объект малоизученный, и опубликованных данных о ней совсем немного.

Сроки нерестового хода летней и осенней кеты в заливе Терпения частично перекрываются, но производители обеих форм при этом находятся в состоянии различной степени готовности к нересту, что препятствует их гибридизации (Гриценко, 2002). Согласно литературным данным, биологические характеристики летней и осенней поронайской кеты несколько отличаются: летняя кета характеризуется меньшими размерно-весовыми показателями и

меньшей плодовитостью по сравнению с осенней кетой (Двинин, 1949, 1952а,б; Гриценко, 2002; Макоедов и др., 2009), а возрастной состав летней и осенней кеты реки Поронай сходен (Гриценко, 2002). Генетического исследования летней кеты р. Поронай никогда не проводилось.

1.5. Изучение эмбрионально-личиночного и раннего малькового периодов развития кеты в условиях ЛРЗ

Развитие молоди тихоокеанских лососей (и кеты, в частности) в условиях рыбоводных заводов в разных аспектах изучали многие авторы. В частности, были исследованы:

- динамики роста на разных этапах эмбрионально-личиночного и малькового периодов (Городилов, 1986; Городилов и др., 1987; Самарский, 2005),
- функции водно-солевого обмена (Смирнов, Кляшторин, 1988, 1989, 1990; Краюшкина, Степанов, 1989; Краюшкина и др., 1989; Краюшкина, 1991),
- особенности питания молоди при различных плотностях посадки и температурах воды (Хоревина, 1990; 1994, 1999; Валова и др., 1991; Хоревина, Сергеенко, 2003),
- становление кровеносной системы (Вялова, Хоревина, 1991; Сергеенко, 2007),
- адаптация заводской молоди к питанию в естественной среде и влияние голодания на ее физиологическое состояние (Смирнов и др., 1993),
- поведение заводской молоди (Удалова, Феклов, 1996; Зеленников и др., 2004),
- влияние состава кормов на рост и физиологическое состояние молоди кеты (Фомин, 1996),

- вопросы оптимизации условий рыборазведения и повышения эффективности работы ЛРЗ (Запорожец, 2002; Хованский, 2005; Хованская, 2007, а также Бойко, 2013).

Оценка состояния здоровья заводских рыб в сравнении с молодьёю естественного происхождения на примере рыбоводных заводов Камчатки была дана Т.В. Гаврюсовой (2006). Исследование аномальных ооцитов кеты и горбуши искусственного происхождения произведено Ю.А. Микулиной (2007).

Значительное внимание уделялось оценке развития гонад (Персов, 1965; 1975; Мосягина, Кузнецов, 1997; Зеленников и др., 2001а, б; Седова и др., 2008).

Отдельное место среди исследовательских работ занимает анализ развития органов пищеварительной системы - печени и различных отделов пищеварительного тракта (Воронина, 1997а, б; Зеленников и др., 2000; Феклов, Гуничева, 2001; Прокофьев, 1991).

Научные данные, полученные в результате исследований на заводах Сахалинской области, легли в основу новой биотехники искусственного воспроизводства, внедренной в производство в этом регионе в 90-х годах XX столетия, что позволило существенно повысить эффективность искусственного воспроизводства (Любаева и др., 1999). В 2012 г. вышла в свет книга группы авторов "Теория и практика сохранения биоразнообразия при разведении тихоокеанских лососей", посвященная экологическим и генетическим последствиям пастбищного лососеводства и путям сохранения биоразнообразия и минимализации угроз лососям естественного происхождения при искусственном воспроизводстве (Зиничев и др., 2012).

1.6. Общее заключение

Проанализировав имеющиеся литературные данные, мы остановились на изучении летней кеты реки Поронай, поскольку её статус как расы малоисследован, а биологические характеристики недоизучены. При этом летнюю и осеннюю расы кеты р. Поронай можно считать «классическими», то есть аналогичными расам кеты Амура, однако ни анализа летней кеты Пороная в

сравнении с осенней формой сахалинской кеты, ни тем более их сравнения с расами кеты Амура не проводилось, неизвестен уровень их морфофизиологической и генетической обособленности.

В целях восполнения этих пробелов необходимо осуществить сравнительный анализ летней и осенней рас кеты Пороня и Амура по комплексу признаков (морфометрическим признакам, плодовитости, ДНК-маркерам). Ввиду ценности летней кеты Пороня для экономики Сахалинской области было необходимо провести эксперименты на рыбоводных заводах этого региона для оценки возможностей искусственного воспроизводства осенней кеты на заводах с разной температурой воды и, соответственно, оценить качество молоди.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Собранный материал

Сбор биостатистического материала производился в 2009-2015 гг. Были получены данные биологических анализов производителей кеты в устье реки Поронай и на Побединском рыбноводном заводе, а также икры, предличинок, личинок и молоди летней и осенней кеты на пяти лососевых рыбноводных заводах (ЛРЗ) Сахалинской области - Побединском, Урожайном, Ясноморском, Анивском и Охотском. Также был собран материал для генетических и гистологических исследований кеты обеих рас.

В работе также использованы архивные данные ФГБУ "Сахалинрыбвод" и ФГБУ "Амуррыбвод" по размерно-массовым характеристикам, срокам нерестового хода, возрастной структуре кеты обеих рас рек Поронай и Амур. В частности, привлечены данные ихтиологической службы ФГБУ "Сахалинрыбвод" за период с 1986 по 2015 гг., данные полугодовых отчетов рыбноводных заводов ФГБУ "Сахалинрыбвод" за период с 1989 по 2015 гг., данные ихтиологической ФГБУ "Амуррыбвод" - с 1998 по 2008 гг., данные полугодовых отчетов Анюйского ЛРЗ (ФГБУ "Амуррыбвод") за 2003 г. Архивные данные ФГБУ "Сахалинрыбвод" по возрастной структуре стад кеты ЛРЗ "Побединский" и "Буюкловский", приведенные в работе (табл. 8 гл. 3), получены данной организацией в ходе совместных работ с Сахалинским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО) по определению возрастной структуры заводских стад.

Кроме того, в сравнительных целях использовали биологический материал для генетических исследований и данные по размеру и плодовитости летней и осенней рас кеты реки Амур, собранный сотрудниками Хабаровского отделения ФГБУ "ТИНРО-Центр" к.б.н. П.Б. Михеевым, к.б.н. Е.В. Подорожнюк и О.И.

Пасечником, а также опубликованные данные Л.Д. Григо (1953) и Н.И. Куликовой (1970в).

Для анализа сроков нерестового хода использовали литературные данные, архивные данные ФГБУ "Сахалинрыбвод" и собственные данные. В период с 2004 по 2014 гг. Поронайский и Смирныховский ихтиологические отделы "Сахалинрыбвода", отчетная документация которого явилась одним из источников архивных данных, неоднократно переименовывались, в связи с чем и в представленных в работе материалах их названия звучат по-разному, характеризуя при этом работу одних и тех же районных отделов. За указанный период они принимали следующие названия: контрольно-наблюдательные станции - КНС (1986-2004 гг.), наблюдательные ихтиологические станции - НИС (2005-2006 гг.), отделы ихтиологии, рыболовства и мониторинга водных биологических ресурсов и среды их обитания - ОРМВБР и СО (2007-2014 гг.), отделы ихтиологии - ОИ (с 2014 по настоящее время).

Исследовали меристические признаки кеты Пороная: количество чешуй в боковой линии, число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, число жаберных тычинок, число жаберных лучей и число пилорических придатков.

Объемы и количество исследованных выборок представлены в табл. 3.

Таблица 3. Объемы и количество исследованных выборок

Объект анализа	Всего рыб		Летней кеты	
	выборок	шт.	выборок	шт.
Морфометрические показатели производителей	40	3951	8	751
АИП	29	1415	7	325
Возрастная структура	27	2754	8	550
Интенсивность окраски мышц	8	392	5	264
Выраженность брачного наряда	8	392	5	264
<u>Меристические признаки:</u>				
- чешуи в боковой линии;	8	384	5	258
- жаберные лучи;	7	277	4	163
- жаберные тычинки;	7	292	4	170
- ветвистые лучи спинного плавника;	7	331	4	210
- ветвистые лучи анальн. плавника;	4	154	2	75
- пилорические придатки	15	695	5	210
Морфометрические показатели предличинок, личинок и молоди	66	5250	23	1850
Гистологический анализ личинок и молоди	21	424	11	212

Объемы выборок для генетического анализа приведены в табл. 4, места сбора проб для генетического анализа - на рис. 4.

Таблица 4. Выборки для генетического анализа летней и осенней кеты рек Пороной и Амур

Место сбора проб	Раса	Месяц/год	Число генотипированных особей
ЛРЗ «Буюкловский»*	осенняя	сентябрь 2005	50
ЛРЗ "Побединский"*	осенняя	сентябрь 2005	50
ЛРЗ "Побединский"	осенняя	сентябрь 2010	92
р. Поронай	летняя	июль 2010	96
ЛРЗ "Побединский"	осенняя	сентябрь 2012	48
р. Поронай	летняя	июль 2012	48
ЛРЗ "Побединский"	осенняя	сентябрь 2013	48
ЛРЗ "Побединский"	осенняя	сентябрь 2013	48
р. Поронай	летняя	июль 2013	48
р. Амур (устье)*	летняя	июль 2003	51
р. Хилка (Амур)	летняя	июль 2012	17
р. Гера (Амур)	летняя	июль 2012	20
р. Хор (Уссури)	осенняя	октябрь 2012	12
пр. Пемзенская (Амур)	осенняя	октябрь 2012	24
р. Дуки (Амгунь)	осенняя	июнь 2012	48
пр. Амурская (Уссури)	осенняя	октябрь 2012	72
р. Анюй (Амур)*	осенняя	октябрь 2002	46
р. Тунгуска (Амур)*	осенняя	октябрь 2003	27
пр. Амурская (Уссури)	осенняя	июнь 2012	48
р. Анюй (Амур)	осенняя	октябрь 2012	19

Примечание. Генотипы в выборках, помеченных «*», взяты из работы Афанасьева и др. (2011).

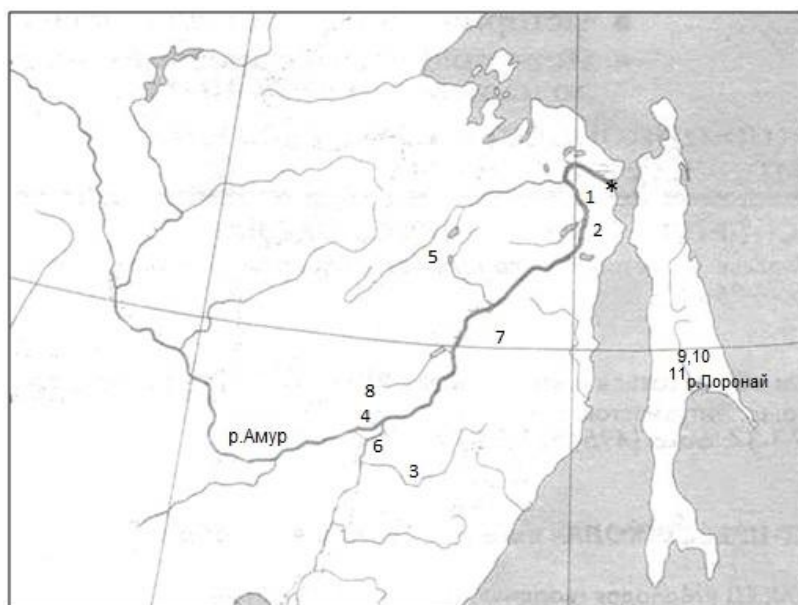


Рис.4. Выборки кеты для генетического анализа

Амур: 1 – р. Хилка, 2 – р. Гера, 3 – р. Хор, 4 – пр. Пемзенская, 5 – р. Дуки, 6 – пр. Амурская (Уссури), 7 – р. Анюй, 8 – р. Тунгуска, * - устье;

Поронай: 9 – р. Поронай (место взятия летней кеты), 10 – Побединский ЛРЗ, 11 – Буюкловский ЛРЗ.

2.2. Методики проведения биологических анализов

Биологический анализ производителей поронайской кеты осуществляли в приустьевой и устьевой части реки Поронай (залив Терпения, о. Сахалин), а также на Побединском рыбоводном заводе (160 км от устья). Общий биологический анализ половозрелых особей проводили по методике И.Ф. Правдина (1966); возраст производителей определяли по чешуе (Чугунова, 1959), которую собирали во 2-3 рядах над боковой линией на оси, соединяющей конец основания спинного и начало основания анального плавников (McLellan, 1987).

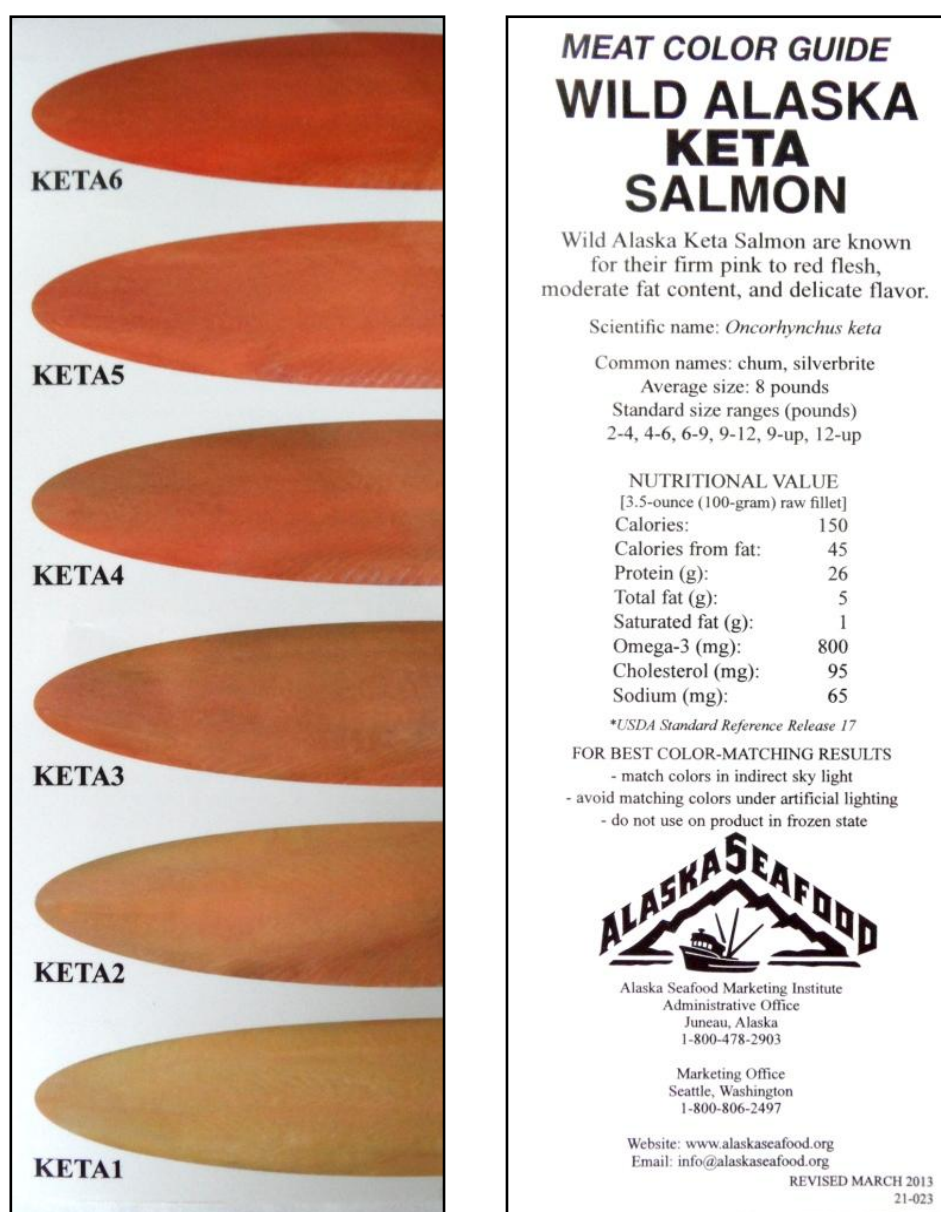


Рис. 5. Спектрограмма окраски мышц кеты "Meet color guide "Wild Alaska keta salmon"(2013) - лицевая и оборотная стороны

Интенсивность окраски мышц производителей определяли на надрезах в хвостовой части с брюшной стороны путем сопоставления со спектрограммой окраски мяса кеты (Meet color guide "Wild Alaska keta salmon", 2013), согласно которой категории от Keta6 до Keta1 характеризуют спектр цвета от карминно-розового до бледного желтовато-розового (рис. 5).

Степень выраженности брачного наряда определяли по стандартной методике: 1 балл относили к серебристой рыбе, 5 баллов - к производителям с полностью выраженной брачной окраской; стадию зрелости определяли в баллах от 1 до 5 по степени развития гонад (Смирнов, 1975).

Среднюю массу икры определяли как средневзвешенную величину из 100 икринок. Взвешивание икры, предличинок, личинок и мальков производили на электронных весах Sartorius LC 621 S с точностью до 0,01г.

Анализ роста свободных эмбрионов и молоди осуществляли с периодичностью 1 раз в 10 дней, взвешивая и измеряя свободных эмбрионов в количестве 50 шт., молоди - в количестве 100 шт. в каждой экспериментальной партии с момента вылупления до выпуска. После окончания рассасывания желточного мешка анализ молоди производили прижизненно, на живом нефиксированном материале. Для временного обездвиживания молоди применяли анестетик 2-феноксиэтанол (Климонов и др., 1995). Определение массы икринок, свободных эмбрионов и молоди производили на электронных весах Sartorius LC 621S с точностью до 0,01 г.

Коэффициент упитанности по Фультону рассчитывали по формуле:

$$K = \frac{m}{l^3} * 100,$$

где m - масса тела рыбы, l - длина до конца чешуйного покрова (Правдин, 1939).

Обработку данных проводили посредством компьютерной программы Microsoft Excel 2007. Статистическую обработку материала осуществляли общепринятыми методами. Статистическую значимость различий средних

определяли по t-критерию Стьюдента для независимых выборок (Ван дер Варден, 1960; Плохинский, 1970; Животовский, 1991).

Так как показатель количества градусо-дней, повсеместно применяемый сегодня в рыбоводной практике, имеет недостатки вследствие его зависимости от температуры (Hayes, 1949; Смирнов, 1975; Медников, 1977; Городилов, 1986), помимо него использовали показатель биологический возраст, применение которого для горбуши и кеты было обосновано Е.В. Тарасюк и С.Н.Тарасюк (1989; 2007; 2010). Биологический возраст кеты на каждые календарные сутки определяли по методу масштабных характеристик, предложенному указанными авторами, по формуле:

$$a_i = e^{(0,22648 \cdot T - 0,006764 \cdot T^2)},$$

где a_i - масштабный коэффициент квадратичного экспоненциального уравнения, описывающего зависимость длительности развития от температуры, на i -е сутки развития,

T - средняя температура за двое смежных суток ($^{\circ}\text{C}$).

На каждые следующие сутки к значению биологического возраста прибавляли соответствующее его приращение за прошедшие сутки.

Анализ меристических признаков проводили согласно общепринятым методикам (Правдин, 1966). Для анализа пилорических придатков нами разработана новая методика, описанная ниже.

2.3. Методика подсчёта количества пилорических придатков без использования фиксаторов биологических образцов

Число пилорических придатков является важным систематическим признаком и рекомендовано к подсчету с целью определения видов рыб классическими руководствами по их изучению (Правдин, 1939, 1966; Павловский, 1961 и др.). Методика фиксации пилорических придатков описана в учебном пособии Л.П. Рыжкова с соавторами (2013) и подразумевает помещение

пищеварительных органов рыб в раствор спирта (70°) или формальдегида (2%), а затем, непосредственно перед подсчетом, выдерживание их до суток в холодной воде. Нами предложен вариант фиксации пилорических придатков без использования фиксирующих жидкостей, позволяющий избежать работы с токсичными веществами и облегчить вес ручной клади исследователей при сборе биологического материала в полевых условиях (Лапшина, 2014).

Сбор биологического материала для анализа осуществляется в полиэтиленовые пакеты. Пищеварительные органы каждой рыбы должны быть помещены в отдельный пакет с биркой, на которой указан порядковый номер образца и сопутствующая информация. После окончания сбора следует по возможности быстрее поместить пробы в морозильную камеру. Между сбором проб и их помещением в морозильную камеру (или непосредственно камеральной обработкой) допускается временной интервал не более 12 часов.

Если полевые условия не позволяют поместить пробы в морозильную камеру в данном временном интервале, на помощь могут прийти всевозможные изотермические термосумки или автомобильные портативные холодильники. Если подобное устройство поддерживает температуру до +8°С, допустимо хранить в нем пробы до 48 часов, если отрицательную температуру - хранение может быть и более длительным. Для усиления охлаждающего эффекта в изотермических термосумках можно использовать лед.

Камеральная обработка собранных и замороженных образцов включает следующие этапы:

- 1) дефростирование (размораживание) образцов. Производится в бытовой микроволновой печи с использованием функции "Разморозка". Время размораживания устанавливается в зависимости от общей массы помещенных в камеру образцов и обычно прописано в инструкции к микроволновой печи. Размораживание можно производить как в полиэтиленовых пакетах, в которые изначально были помещены образцы, так и без них. Во втором случае замороженные пищеварительные органы каждой рыбы должны быть помещены в

отдельные пронумерованные емкости или одну общую емкость, разделенную на ячейки;

2) промывание образцов (первый этап для незамороженных проб). После размораживания пробы освобождаются от полиэтилена (если это не было сделано раньше) и промываются проточной водой;

3) термическая обработка в СВЧ-печи. Ее длительность зависит от мощности печи и общей массы помещенных в камеру образцов. В табл. 5 приведены некоторые соотношения общей массы образцов, мощности печи и времени обработки;

4) очистка образцов от сопутствующих тканей (отрезание мешающих элементов пищеварительной трубки, фрагментов печени, удаление печеночных протоков) и повторное промывание;

5) подсчет пилорических придатков путем отрывания пинцетом.

Методика камеральной обработки материала апробирована на пилорических придатках кеты и наваги дальневосточной.

Таблица 5. Термическая обработка образцов в СВЧ-печи

Масса, г	Время обработки при 1000 W, сек	Время обработки при 600 W, сек
15-30	30	50
30-45	40	60
45-60	50	70
60-75	60	80
75-90	80	100
90-115	90	110
115-130	100	120
130-145	110	130
145-160	130	150
175-190	170	190

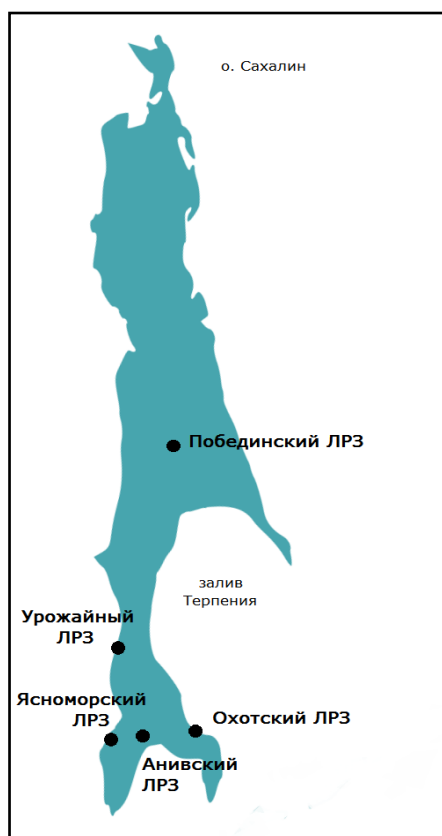
2.4. Генетические исследования

Для анализа генетических маркеров образцы ткани производителей (фрагмент грудного плавника или фрагмент кожи из архивного материала - чешуйных книжек) фиксировали в 96%-м этаноле. Генетический анализ собранных препаратов был осуществлен старшим научным сотрудником

Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН к.б.н. Шитовой М.В. Выделение тотальной ДНК осуществлялось методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием набора реагентов Diatom DNA Prep 200 фирмы "ИзоГен" (Россия). Все образцы были типированы по десяти полиморфным микросателлитным локусам - Ssa197, Ssa20.19, Ogo2, Oke3, Oke11, One103, One109, Ots3, Oki1-1 и Oki1-2, описанным в работах К.И. Афанасьева с соавт. (2008), Л.А. Животовского с соавт. (2008), Г.И. Рубцовой с соавт. (2008) и М.В. Шитовой с соавт. (2009а). Для оценки аллельной изменчивости, индекса фиксации, соответствия распределению Харди-Вайнберга, расчета коэффициентов попарного сходства популяций θ (аналога F_{ST} -статистики) и других статистик использовали программу GDA (Lewis, Zaykin, 2001) в соответствии с руководством Б. Вейра (Weir, 1996).

2.5. Искусственное воспроизводство

Сравнительный анализ роста и развития кеты обеих рас на пяти рыбоводных заводах Сахалинской области (рис. 6). осуществляли в течение



четырёх годовых рыбоводных циклов: исследованию подверглась кета генераций 2010 и 2012-2014 гг. Закладку икры летней кеты на инкубацию осуществляли на Побединском ЛРЗ, а затем, после завершения этапа пигментации глаз эмбрионов, часть икры перевозили на другие ЛРЗ, где происходило наблюдение за ее дальнейшим развитием и сравнение с таковым на самом Побединском ЛРЗ. Выпуск подрощенной молоди осуществляли в июне-июле следующего за закладкой года в базовые реки соответствующих ЛРЗ.

Рис. 6. Рыбоводные заводы, задействованные в экспериментах по воспроизводству летней кеты

Побединский и Охотский ЛРЗ являются предприятиями, на которых в течение нескольких десятилетий продуктивно осуществляется воспроизводство кеты осенней расы, и их можно отнести к условно "тепловодным". Ясноморский, Урожайный и Анивский являются «холодноводными», при этом Ясноморский - самый «холодноводный» кетовый завод, Урожайный специализируется на воспроизводстве как кеты, так и горбуши (за счет использования разных водоисточников), Анивский термически адаптирован под искусственное воспроизводство горбуши, а кету воспроизводит в малых объемах в условиях нетипично низких для нее температур.

На всех указанных ЛРЗ, кроме Охотского, летняя кета содержалась в условиях, аналогичных содержанию промышленных партий самих заводов при соблюдении всех нормативных предписаний (на Урожайном и Анивском ЛРЗ - при температурах, на которых содержится заводская горбуша, на Побединском и Ясноморском - кета). Температурные графики данных ЛРЗ в годы проведения экспериментов приведены в гл. 4 (рис. 12,16,17).

Эксперимент, проведенный в рыбоводном цикле 2012-2013 гг. на Охотском ЛРЗ, существенно отличался от всех остальных. Охотский ЛРЗ использует в технологическом процессе исключительно грунтовые воды. Колебания их температур в цехах в течение всего года не превышают 2°C и связаны, в основном, с регулировкой водоподдачи, а не с метеорологическими или сезонными условиями (рис. 7).

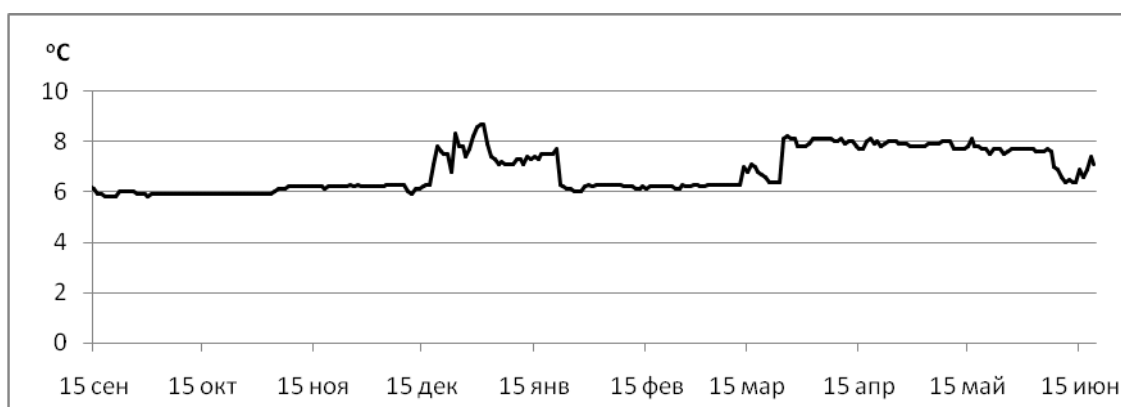


Рис. 7. Температурный режим Охотского ЛРЗ в рыбоводном цикле 2012-2013

Икра летней кеты на стадии пигментации глаз эмбрионов была перевезена на Охотский завод с Побединского ЛРЗ. Одновременно с ней на Охотском ЛРЗ в контрольных целях осуществлялось подращивание молоди двух партий осенней кеты, одна из которых была перевезена с Побединского ЛРЗ в тот же день, что и летняя, а вторая получена от производителей самого Охотского ЛРЗ (в дальнейшем будем именовать эти три экспериментальные партии "летней", "осенней побединской" и "осенней охотской" кетой соответственно). При осуществлении эксперимента мы полагали, что содержание в идентичных условиях при стабильной температуре воды может выявить расовые различия в темпе развития летней и осенней кеты.

Условия содержания экспериментальных партий отличались от таковых у промышленных партий Охотского ЛРЗ, а именно: они имели малые объемы (около 9 тыс. особей каждая), содержались в изолированных друг от друга бассейнах объемом 1 м³ (рис. 8) при низких плотностях посадки, высоком (60 см) уровне воды и получали корм по избыточному принципу.

Инкубацию икры и выдерживание свободных эмбрионов осуществляли в одиночных лотках инкубационного аппарата вертикального типа, помещенных на дно бассейнов (рис. 8). Подращивание производили в этих же бассейнах после подъема молоди на плав и изъятия из них инкубационных ячеек. Кормление осуществляли гранулированными кормами "Aller Performa-Oil" производства датской компании "Aller Aqua" непрерывно в течение всего светового дня с

помощью механических кормораздатчиков по избыточному принципу.



Рис. 8. Лоток инкубационного аппарата вертикального типа на дне бассейна

2.6. Гистологические исследования

Для осуществления гистологического анализа производили фиксацию образцов жидкостью Серра, предотвращающей разложение тканей (смесь 96% спирта, 40% формалина и ледяной уксусной кислоты в соотношении 6:3:1) в количестве 40 шт. еженедельно с начала внешнего питания заводской кеты до ее выпуска. Всего на Охотском ЛРЗ в рыбоводном цикле 2012-2013 гг. в каждой из трех партий экспериментальной кеты было проведено по 20 анализов и фиксаций. Столь дробный график фиксаций был обусловлен тем, что летняя кета была заложена на инкубацию раньше осенней и, соответственно, ее развитие шло опережающими темпами. Таким образом, соответствующие этапы в развитии молоди кеты двух рас приходились на разные календарные даты и частые фиксации были необходимы для более обоснованного сравнения.

На Побединском и Анивском ЛРЗ в цикле 2012-2013 гг. также производили фиксации для последующего гистоморфологического исследования по три раза за период подращивания молоди на каждом из заводов. Суммарно на трех ЛРЗ было произведено 66 фиксаций.

Изготовление гистологических препаратов осуществлено по нашему заказу в Санкт-Петербургском государственном университете. Комплекс внутренних органов препарировали и обрабатывали гистологически по традиционной методике (Роскин, 1951; Микодина и др., 2009). У молоди препарировали комплекс внутренних органов (пищеварительный тракт, печень и половые железы), обезвоживали в ходе проводки в растворах спиртов повышающейся концентрации, после чего заключали в смесь парафина и воска и разлагали на серийные поперечные срезы толщиной по 5 мкм. От каждой особи готовили не менее 80-100 серийных срезов. Полученные препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну с докрасками при необходимости эозином или кислым фуксином (в последнем случае окраску фиксировали в растворе фосфорно-молибденовой кислоты).

На полученных препаратах анализировали состояние различных отделов пищеварительного тракта и печени и проводили количественный анализ, в ходе

которого подсчитывали число ядер печеночных клеток (гепатоцитов) на единицу площади срезов, диаметр ядер гепатоцитов, а также число бокаловидных слизистых клеток на срезе средней кишки.

Степень развития яичников оценивали по площади их поперечных срезов, соотношению числа половых клеток разных этапов развития, размерам и состоянию ооцитов старшей генерации. В ходе количественного гистологического анализа подсчитывали число половых клеток обеих гонад, измеряли площадь яичников на поперечных срезах и диаметр ооцитов старшей генерации. Поскольку ооциты на срезах имеют яйцевидную форму, измеряли два диаметра - по длинной и короткой осям. Данные двух диаметров усредняли. При подсчете клетки подразделяли на гонии, ооциты периодов ранней профазы мейоза и превителлогенеза. Учитывали только те клетки, на срезе которых было видно ядро.

ГЛАВА 3. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛЕТНЕЙ И ОСЕННЕЙ КЕТЫ РЕК ПОРОНАЙ И АМУР

3.1. Сроки нерестового хода

Анализ литературных и архивных данных позволяет сделать вывод, что за последние, как минимум, 60 лет сроки нерестового хода летней кеты в реке Поронай существенных изменений не претерпели (табл. 6А). Начало нерестового хода приходится на начало (иногда середину) июня, массовый ход происходит в начале июля - начале августа, завершается нерестовый ход в начале сентября.

Для сравнения, ход летней кеты в лимане Амура начинается в начале июля, массовый ход приходится на период с 7 июля по 11 августа, а завершается ход в середине или конце августа (Макоедов и др., 2009). Таким образом, нерестовый ход летней кеты реки Амур начинается позже и завершается раньше, чем таковой у летней поронайской кеты.

Аналогично летней, сроки нерестового хода осенней поронайской кеты также стабильны (табл. 6Б). Начало хода наблюдается в августе, массовый ход - в сентябре-октябре, окончание хода - в ноябре. Для сравнения, осенняя амурская кета заходит в реку в конце июля - конце сентября, массовый ход в районе г. Николаевск наблюдается в период с 25 августа по 5 сентября (Берг, 1948). Начало хода амурской кеты столь затянуто вследствие того, что сама нерестовая миграция разделяется на три так называемых "хода", внутри каждого из которых соотношение полов закономерно изменяется от преобладания самцов до преобладания самок (Бирман, 1977). В нерестовой миграции поронайской осенней кеты более одного "хода" к настоящему времени не выявлено.

Периоды нерестовой миграции летней и осенней поронайской кеты частично перекрываются, однако производители обеих форм в этот момент находятся в состоянии различной готовности к нересту. Так, несмотря на то, что гонады летней и осенней кеты в устьевой части реки Поронай внешне имеют одинаковую

стадию зрелости (IV), летней кете для окончательного созревания гонад требуется значительно больше времени, чем осенней. Об этом свидетельствует тот факт, что при вылове представителей обеих рас кеты вблизи Побединского ЛРЗ (160 км от устья) осенняя кета имеет гонады преимущественно V стадии зрелости и не нуждается в дополнительном выдерживании, тогда как летней кете для созревания необходимо дополнительное выдерживание в садках в течение двух-четырех недель (Отчеты Побединского ЛРЗ об экспериментальных работах по искусственному воспроизводству летней кеты, 2010-2015).

Таблица 6. Сроки нерестового хода и непосредственно нереста летней (А) и осенней (Б) кеты реки Поронай

(А)

Источник данных	Место сбора данных	Период наблюдений, гг.	Начало хода, дек.	Массовый ход, дек.	Окончание хода, дек.	Начало нереста, дек.	Окончание нереста, дек.
Берг, 1948	Устье реки Поронай	3 года (1899-1901)	III май - III июнь	<i>нет данных</i>			
Двинин, 1952 (а,б)	Залив Терпения	<i>нет данных</i>	I-II июль	III июль - I август	III август - I сентябрь	<i>нет данных</i>	
"Материалы...", 1978	Верхнее течение реки Поронай	11 лет (1965-1976)	II июнь - I-II июль	I июль - II август	I-II август - I-II сентябрь		
Гриценко, 2002	Река Поронай у дер. Абрамовка (226 км от устья)	12 лет	II июнь - I-II июль	I июль - II август	I август - I-II сентябрь	<i>нет данных</i>	до II-III сентябрь
Год. отчеты Поронайской КНС	Устье реки Поронай	13 лет (1968 -1980)	I июнь - I-II июль	III июнь - II август	I август - II-III сентябрь	II июль - III август	II август - II-III сентябрь
Смирныховская КНС, НИС, Смирныховский ОРМВБР и СО)	Река Поронай у дер. Абрамовка (226 км от устья)	24 (1986-2013)	I июнь – III июнь	I июль - I август С 2002 г. - не выражен	III июль – III август	III июль - I август	II август - I сентябрь
Годовой отчет Смирныховского ОИ		1 (2014)	I июнь	Не выражен	II август	III июль	I сентябрь

(Б)

Источник данных	Место сбора данных	Период наблюдений, гг.	Начало хода	Массовый ход	Окончание хода	Начало нереста	Окончание нереста
Двинин, 1952 (а,б)	Залив Терпения	<i>нет данных</i>	III август	II-III сентябрь	I октябрь	<i>нет данных</i>	
Гриценко, 2002	Р. Поронай у дер. Абрамовка (>200 км от устья)	12 лет	I август - III сентябрь	I сентябрь - II-III октябрь	III сентябрь - III октябрь		
Год. отчеты Поронайской КНС	Устье реки Поронай	13 лет (1968 -1980)	II август - II сентябрь	I сентябрь - III октябрь	II-III сентябрь - I ноябрь	II сентябрь - III октябрь	III октябрь - II ноябрь
Год. отчеты Смирныховской КНС и НИС	Река Поронай у дер. Абрамовка (226 км от устья)	21 год (1986-2006)	I август - II сентябрь	I сентябрь - III октябрь С 1993 г. - не выражен	III сентябрь - II ноябрь	III август - I октябрь	III октябрь - III ноябрь
Год. отчеты Смирныховского ИРМВБР и СО		5 лет (2007-2011)	II - III август	Не выражен	III октябрь - I ноябрь	I сентябрь	III ноябрь
Год. отчеты Смирныховского ОИ		3 года (2012-2014)	II - III август	Не выражен	I ноябрь	I сентябрь	III ноябрь

3.2. Возрастная структура стад

Возрастная структура летней поронайской кеты была исследована в течение пяти лет (2010 и 2012-2015 гг.) путем анализа структуры чешуи. Результаты приведены в табл. 7.

Таблица 7. Возрастная структура нерестового стада летней поронайской кеты (%).

Год	2+	3+	4+	5+	N
2010	6,6	59,2	32,9	1,3	76
2012	11,2	61,3	27,2	0,3	287
2013	1,9	57,4	40,1	0,6	324
2014	0	50,5	47,3	2,2	93
2015	1,2	37,3	61,5	0	83

К сожалению, ввиду скудности подходов осенней поронайской кеты естественного происхождения не удалось осуществить ее отлов для проведения биологических анализов. Имеются основания утверждать, что ее запасы в настоящее время весьма незначительны, о чем свидетельствуют акты обследования нерестилищ р. Поронай Смирныховской и Поронайской НИС, Смирныховским и Поронайским ОРМВБР и СО, Смирныховским и Поронайским отделами ихтиологии ФГБУ "Сахалинрыбвод" в 2005-2014 гг. Согласно устному сообщению начальника Смирныховского отдела ихтиологии Р.П. Дуплякина, нерест осенней кеты в последние годы наблюдается лишь в небольших притоках Пороная - реках Орловка и Ельная, и подавляющее большинство кеты р. Поронай имеет именно заводское происхождение, являясь результатом работы ЛРЗ "Побединский" и "Буюкловский". Таким образом, ввиду малочисленности в данной реке осенней кеты естественного происхождения считаем допустимым сравнение возрастных структур летней кеты естественного происхождения и осенней "заводской".

Архивные данные ФГБУ "Сахалинрыбвод", а также собственные данные по возрастной структуре нерестовых стад осенней поронайской кеты ЛРЗ "Побединский" и "Буюкловский" представлены в табл. 8А,Б.

Таблица 8. Возрастная структура нерестовых стад осенней кеты Побединского (А) и Буюкловского (Б) ЛРЗ, бассейн р. Поронай

(А)

Год	2+	3+	4+	5+	6+
<i>Год. отчеты Сахалинрыбвода, 2001-2013</i>					
2001	1,9	42,3	48,7	7,1	-
2002	30,85	36,6	31,47	1,06	0,02
2003	4,4	87,7	6,8	1,1	-
2004	3,3	73,3	23,4	-	-
2005	5,1	70,3	23,8	0,8	-
2006	14,9	57,1	26,8	1,2	-
2007	9,1	71,7	18,2	1	-
2008	10,4	81,4	7,9	0,3	-
2009	4,2	78,2	17,2	0,4	-
2010	0,4	50,8	48,4	0,4	-
2011	18,3	49,2	27,2	5,3	-
2012	5,3	88,3	6,4	0	-
2013	3,8	40,5	54	1,7	-
<i>Собственные данные</i>					
2014	7,6	70,5	21,9	-	-
2015	1,3	43,8	53,6	1,3	-

(Б)

Год	2+	3+	4+	5+	6+
<i>Год. отчеты Сахалинрыбвода, 2001-2013</i>					
2001	2	29,3	68,3	0,4	-
2002	13,3	41,8	41,9	3	-
2003	2,9	82,5	11,6	3	-
2004	8,4	59,9	29,9	1,8	-
2005	2,8	78,4	18,5	0,3	-
2006	10,2	52,9	36,1	0,8	-
2007	10,6	53,5	34,1	1,8	-
2008	7,7	79	12,9	0,4	-
2009	3,9	83,2	12,9		-
2010	2,4	50,7	44,1	2,8	-
2011	22,2	46,3	29,5	1,3	0,7
2012	6,7	78,1	14,1	1,1	-
2013	2,9	39,4	56,7	1	-
<i>Собственные данные</i>					
2014	1,7	45,1	45,4	7,5	0,3
2015	2,5	58,1	37,4	2	-

При сравнении многолетних данных по возрастной структуре осенней поронайской кеты заводского происхождения с данными по возрастной структуре летней кеты в одновозрастных группах существенных отличий между ними не выявлено (рис. 9). Схожесть возрастных структур летней и осенней кеты р. Поронай была описана в труде О.Ф. Гриценко "Проходные рыбы острова Сахалин" (Гриценко, 2002).

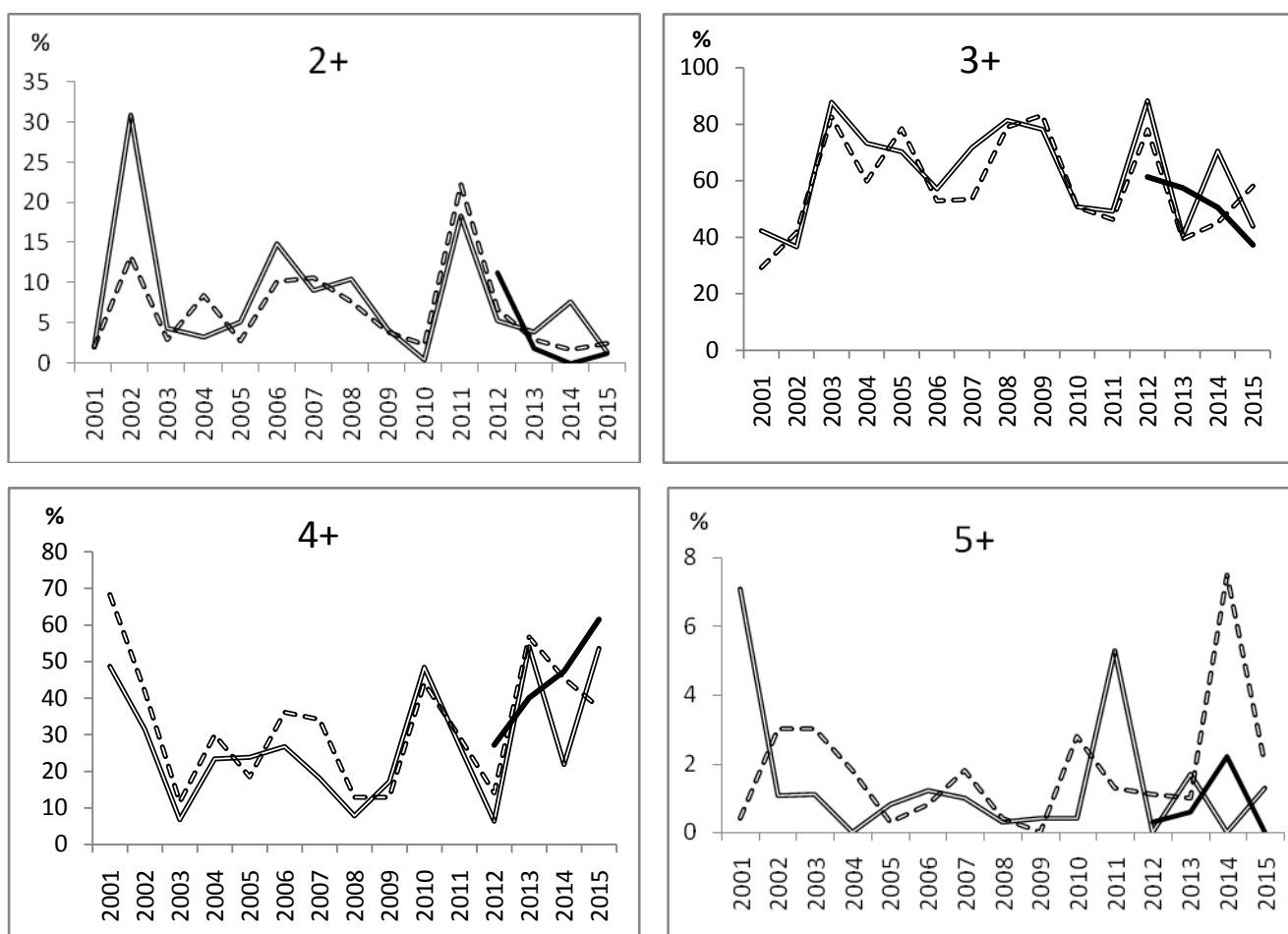


Рис. 9. Сравнение долей одновозрастных групп летней и осенней кеты р. Поронай по годам:

- летняя кета
- осенняя кета Побединского ЛРЗ (р.Поронай, основное русло)
- - - осенняя кета Буюкловского ЛРЗ (р. Буюклинка, бассейн р. Поронай)

В р. Амур также наблюдается сходная возрастная структура у летней и осенней кеты. Так, например, в 1977 г. в различных притоках Амура доля четырехлеток как летней, так и осенней кеты превышала 80% (Рослый, 1984). В 1983-84 гг. возрастная структура обеих форм как в каждый из указанных лет, так и между смежными годами была сходной (Салменкова и др., 1989). В р. Дуки Солнечного района, также являющимся притоком Амура, возрастная структура летней и осенней кеты оставалась сходной на протяжении всего периода наблюдений с 1998 по 2009 гг. (табл. 9А,Б).

Таблица 9. Возрастной состав летней (А) и осенней (Б) кеты реки Дуки, бассейн р. Амур (Череватая, 2012)

(А)

	1+	2+	3+	4+	5+	N
1998	0	7	68	23	2	-
1999	0	17,3	64,7	17,3	0,7	150
2000	0	0,7	99,3	0	0	-
2001	0	1,3	95,3	3,4	0	150
2002	0	1,5	97	1,5	0	66
2003	0	2,4	92,8	4,8	0	83
2004	0	3,3	96,7	0	0	121
2005	0	1,3	98,7	0	0	150
2006	0	0	96	4	0	25
2007	0	6	87	6,5	0,5	185
2008	0	13,3	72	14,7	0	150

(Б)

	1+	2+	3+	4+	5+	N
1998	0	2	58	38	2	-
1999	0	7,3	59,3	30,7	2,7	150
2000	0	0	96,6	3,4	0	-
2001	0	0	96	4	0	150
2002	0	0	92,3	7,7	0	65
2003	0	0	90,6	9,4	0	138
2004	0	0,7	94	5,3	0	150
2005	0	0	94	5,3	0	150
2006	0	0	80	18	0	50
2007	0	2,6	89,7	6,8	0,9	117
2008	0	1,3	86	14,7	0	150

3.3. Размерно-массовые характеристики летней и осенней кеты

Преобладание размерно-массовых показателей и АИП осенней поронайской кеты по отношению к таковым у летней упомянуто в труде О.Ф. Гриценко (2002). Анализ размерно-массовых показателей производителей обеих форм кеты в одновозрастных группах на основе данных биологических анализов, проведенных на Побединском ЛРЗ в период с 2010 по 2015 гг., этот факт подтверждает (табл. 10).

Средние величины размерно-массовых показателей и АИП без разделения на возрастные группы приведены в таблице 11. Некоторое преобладание по массе тела у летней кеты из устья Пороня над летней кетой, анализ которой осуществлялся на Побединском ЛРЗ, объясняется длительным выдерживанием последней в садках до созревания, во время которого наблюдался отход, в первую очередь, более крупных производителей. Осенняя кета данного завода, как правило, в выдерживании не нуждается. Небольшое преобладание размерно-массовых показателей производителей осенней кеты на Побединском ЛРЗ по сравнению с таковыми у осенней кеты из устья объясняется недостаточными

объемами выборок последней и малым количеством биологических анализов (в 2013-2014 гг. было суммарно осуществлено только три биологических анализа осенней кеты из устья ввиду объективных трудностей с ее выловом).

Результаты сравнительного анализа величин АИП у летней и осенней поронайской указывают на преобладание средней величины данного показателя у осенней кеты ($2503 \pm 37,02$ у летней, $2708 \pm 17,51$ у осенней; t -критерий составил 4,98; уровень статистической значимости различий $p = 7,23 \cdot 10^{-7}$; см. табл. 11).

Табл. 10. Размерно-массовые показатели и АИП кеты р. Поронай в одновозрастных группах (сбор чешуи осуществлялся на Побединском ЛРЗ)

Возраст	Год	Летняя кета (N)	Осенняя кета (N)	t -критерий	Статистич. значимость различий (p)
<i>Средняя масса тела, г</i>					
3+	2010	3154 \pm 81,5 (45)	3489 \pm 44,9 (293)	3,59	<0,001
	2012	2758 \pm 46,7 (173)	2941 \pm 29,6 (429)	3,31	<0,001
	2013	2848 \pm 71,8 (66)	3145 \pm 42,4 (258)	3,56	<0,001
	2014	2738 \pm 219,7 (12)	3365 \pm 69,7 (138)	2,72	0,00724
	2015	3132 \pm 106,0 (31)	3405 \pm 58,2 (170)	2,25	0,02537
4+	2010	3597 \pm 191,4 (25)	3731 \pm 53,6 (281)	0,67	0,50028
	2012	2860 \pm 62,2 (72)	3499 \pm 127,4 (31)	4,50	<0,001
	2013	3164 \pm 71,7 (65)	3459 \pm 42,9 (296)	3,53	<0,001
	2014	3037 \pm 181,4 (8)	3468 \pm 84,6 (100)	2,23	0,02775
	2015	3345 \pm 79,7 (51)	3725 \pm 54,8 (208)	3,93	<0,001
<i>Средняя длина АС, см</i>					
3+	2010	62,4 \pm 0,52 (45)	65,0 \pm 0,27 (293)	4,56	<0,001
	2012	60,5 \pm 0,31 (173)	62,2 \pm 0,22 (429)	4,45	<0,001
	2013	60,8 \pm 0,52 (66)	63,7 \pm 0,27 (258)	5,10	<0,001
	2014	62,1 \pm 1,55 (12)	64,9 \pm 0,40 (138)	1,74	0,08309
	2015	64,2 \pm 0,67 (31)	65,3 \pm 0,33 (170)	1,52	0,16494
4+	2010	65,0 \pm 1,09 (25)	66,2 \pm 0,28 (281)	1,10	0,26932
	2012	61,0 \pm 0,39 (72)	66,0 \pm 0,89 (31)	5,15	<0,001
	2013	63,8 \pm 0,51 (65)	65,7 \pm 0,25 (296)	3,46	<0,001
	2014	62,3 \pm 1,03 (8)	65,7 \pm 0,48 (100)	3,76	<0,001
	2015	66,1 \pm 0,53 (51)	67,1 \pm 0,30 (208)	1,71	0,08933

Примечание: сравнительный анализ проведен в возрастных группах 3+ и 4+ ввиду малой доли или отсутствия производителей иных возрастных групп (см. табл. 7)

Литературные данные и архивные данные ФГБУ "Сахалинрыбвод" по размерно-массовым характеристикам летней и осенней кеты реки Поронай приведены в разделе "Обсуждение результатов".

При сопоставлении кеты Поронай с кетой Амура обнаруживается следующая тенденция: меньшие различия между сезонными расами поронайской кеты по длине, а также плодовитости самок по сравнению с различиями между расами амурской кеты (рис. 10А,Б).

Также поронайская летняя кета обладает икрой несколько меньшей массы, чем осенняя. Согласно данным биологических анализов на Побединском ЛРЗ, проведенным в период с 2012 по 2015 гг. (табл. 12), масса икринок летней и осенней кеты значительно различалась: средняя масса икринок летней кеты составила $210,50 \pm 2,03$ мг, осенней - $217,71 \pm 0,91$ мг; t-критерий составил 3,24; уровень статистической значимости различий $p=0,0012$.

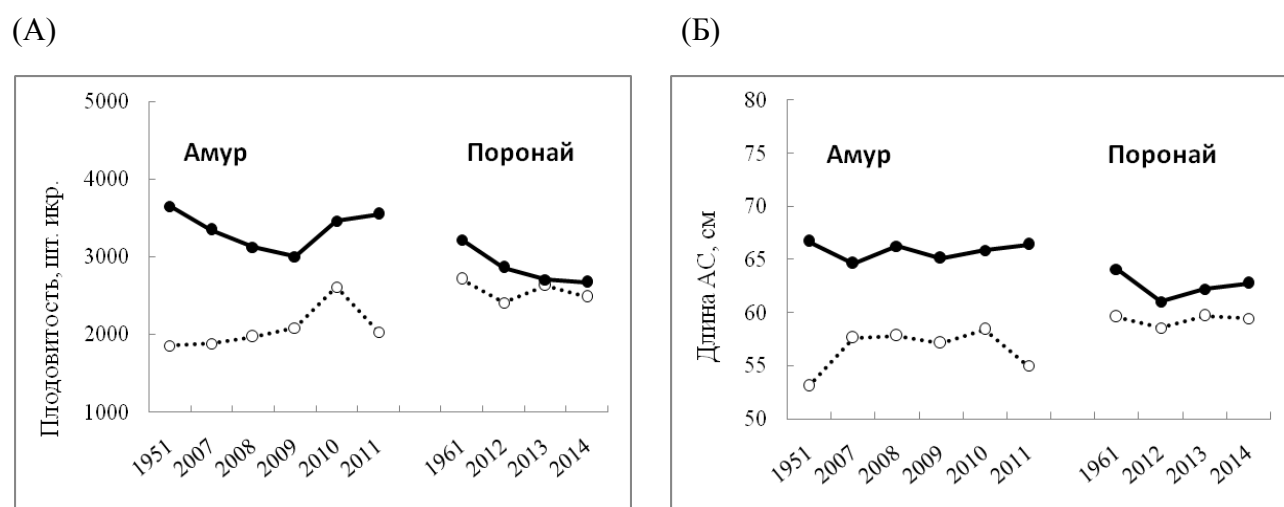


Рис. 10. Средняя длина АС (А) и средняя АИП (Б) кеты рек Амур и Поронай в разные годы. Осенняя кета - сплошная линия, летняя кета - штриховая линия.

Таблица 11. Размерно-массовые характеристики и АИП летней и осенней кеты реки Поронай (собственные данные)

Место сбора данных	Период наблюдений, гг. (N)	Ср. масса тела, кг			Длина АС, см			АИП, шт. икринок
		самки	самцы	оба пола	самки	самцы	оба пола	
<i>Летняя кета</i>								
Побединский ЛРЗ (160 км от устья)	2010-2015 (751)	<u>1,54-4,38</u> 2,69±0,03	<u>1,64-6,10</u> 3,29±0,04	<u>1,54-6,10</u> 2,99±0,02	<u>51,0-68,0</u> 59,71±0,18	<u>53,0-77,0</u> 64,53±0,20	<u>51,0-77,0</u> 62,12±0,16	<u>743-4620</u> 2503±37,02
Устье р. Поронай	2013-2014 (263)	<u>1,50-3,77</u> 2,74±0,04	<u>1,86-5,99</u> 3,45±0,06	<u>1,50-5,99</u> 3,12±0,04	<u>48,0-68,0</u> 60,01±0,29	<u>53,0-76,0</u> 63,89±0,36	<u>48,0-76,0</u> 62,13±0,26	нет данных
<i>Осенняя кета</i>								
Побединский ЛРЗ (160 км от устья)	2010-2015 (3097)	<u>1,32-4,9</u> 2,92±0,02	<u>1,29-7,11</u> 3,73±0,02	<u>1,29-7,11</u> 3,32±0,01	<u>49,0-73,0</u> 61,85±0,10	<u>45,0-80,0</u> 67,07±0,12	<u>45,0-80,0</u> 64,50±0,09	<u>963-5617</u> 2708±17,51
Устье р. Поронай	2013-2014 (128)	<u>1,79-4,62</u> 2,88±0,06	<u>1,76-5,64</u> 3,32±0,12	<u>1,76-5,64</u> 3,06±0,06	<u>54,0-71,0</u> 61,61±0,38	<u>53,0-77,0</u> 64,08±0,74	<u>53,0-77,0</u> 62,62±0,39	нет данных

Примечание: в числителе - пределы колебаний, в знаменателе - средние величины за описываемый период

Табл. 12. Средняя масса неоплодотворенной икры кеты реки Поронай, мг

Источник данных	Место сбора данных	Период	<i>Летняя кета (N)</i>	<i>Осенняя кета (N)</i>
Годовые отчеты Поронайской КНС, "Сахалинрыбвод"	Устье реки Поронай	1974, 1978 -1980	178,50 (127)	206,02 (52)
Годовые отчеты Смирныховской КНС и НИС, Смирныховского ИРМВБР и СО, "Сахалинрыбвод"	Основное русло реки Поронай, деревня Абрамовка, 226 км от устья	1986-2014	189,01 (548)	216,41 (1273)
Отчеты Буюкловского ЛРЗ за II полугодие, "Сахалинрыбвод"	Река Буюклинка, приток реки Поронай	1989-2015	-	219,1 (8100)
Отчеты Побединского ЛРЗ за II полугодие, "Сахалинрыбвод"	Основное русло реки Поронай, 160 км от устья	1989-2011	-	211,3 (13500)
Побединский ЛРЗ	Основное русло реки Поронай, 160 км от устья	2012-2015	<u>119,1-307,7</u> 210,50±2,03 (275)	<u>115,6-317,5</u> 217,71±0,91 (898)

Примечание: в числителе - пределы колебаний, в знаменателе - средние величины за описываемый период

3.4. Выраженность нерестовых изменений производителей кеты в устьевой части реки Поронай

Представители обеих форм кеты подходят к устью реки Поронай с разной степенью выраженности нерестовых изменений. Летняя кета заходит в устье частично "серебрянкой", частично с начальной стадией нерестовых изменений, тогда как осенняя характеризуется брачным нарядом средней степени выраженности, вросшей чешуей, характерно измененной формой челюстей и пропорций тела (табл. 13, рис. 11).

Интенсивность окраски мышц к моменту захода в устье у летней и осенней кеты также различна. Летняя кета имеет ярко окрашенные мышцы сходной интенсивности окраски (С5-С6), тогда как цвет мышц осенней кеты менее насыщенный и варьирует от С1 до С6, в среднем составляя С2,3-3,9 (табл. 10).

Таблица 13. Брачная окраска и окраски мышц кеты р. Поронай ко времени захода в устье

Сезонная раса	Дата анализа	Степень развития брачной окраски	Интенсивность окраски мышц	n
2013 г.				
Летняя	20 июля	1,38±0,06	С 5,74±0,05	100
	28 июля	1,24±0,06	С 5,49±0,07	50
	03 августа	1,15±0,06	С 5,82±0,06	39
Осенняя	11 сентября	2,52±0,13	С 3,88±0,23	50
2014 г.				
Летняя	18 июля	1,08±0,06	С 5,73±0,09	25
	25 июля	1,22±0,07	С 5,46±0,08	50
Осенняя	10 сентября	2,33±0,13	С 3,68±0,18	50
	22 сентября	3,04±0,15	С 2,75±0,29	28



А)



Б)

Рис. 11. Степень выраженности нерестовых изменений летней (А) и осенней (б) кеты из устья р. Поронай (фото 2014 года).

Примечание: в связи с тем, что исследование летней кеты осуществлялось на рыбоперерабатывающем предприятии (рыболовецкий колхоз "Дружба"), рыба, прошедшая через перегрузки и конвейерные ленты, имеет на теле кровоподтеки, которые не следует путать с элементами брачной окраски. Окрас осенней кеты оценивался непосредственно после вылова неводом, поэтому последняя таких повреждений не имеет.

3.5. Меристические признаки

В 2013-2014 гг. был произведен сравнительный анализ меристических признаков летней и осенней кеты р. Поронай, который не выявил статистически значимых различий по количеству чешуй в боковой линии, числу ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, числу жаберных тычинок, однако выявил незначительные различия по числу жаберных лучей и значительные - по количеству пилорических придатков (табл. 14). При этом осенняя поронайская кета по количеству пилорических придатков не отличалась от осенней кеты искусственного воспроизводства юго-западной части Сахалина, а именно ЛРЗ "Калининский", "Ясноморский" и "Сокольниковский" (t -критерий составил 0,4; уровень статистической значимости различий $p=0,663$). Литературные данные по меристическим признакам амурской кеты представлены в таблице 15.

Таблица 14. Меристические признаки у кеты сезонных рас реки Поронай в 2013-2014 гг.

Признак	Поронай			
	Летняя	Осенняя	t -критерий	уровень значимости
Чешуи в боковой линии	134,98±0,216	134,81±0,331	0,43	0,667
Жаберные лучи	13,70±0,057	13,43±0,069	3,02	0,003
Жаберные тычинки	23,08±0,107	22,91±0,089	1,22	0,223
Ветвистые лучи спин. плавника	9,72±0,043	9,65±0,057	0,98	0,328
Ветвистые лучи анал. плавника	13,15±0,037	13,19±0,059	0,57	0,569
Число пилорических придатков	<u>154,98±1,748</u>	<u>174,72±1,732</u>	8,02	<0,001

Таблица 15. Меристические признаки у сезонных рас кеты реки Амур

Признак	Амур			
	Летняя	Осенняя	t -критерий	уровень значимости
Чешуи в боковой линии	133,6±0,29 ¹	134,2±0,32 ¹	1,39	0,167
Жаберные лучи	13,6±0,09 ¹	13,3±0,20 ¹	1,37	0,173
	13,46±0,08	13,68±0,08	1,94	0,055
Жаберные тычинки	22,9±0,12 ¹	23,2±0,19 ¹	1,33	0,186
	23,20±0,17	22,52±0,17	2,83	0,006
Ветвистые лучи спин. плавника	10,50±0,13	9,92±0,07	3,93	<0,001
Ветвистые лучи анал. плавника	13,50±0,07	13,26±0,06	2,60	0,011
Число пилорических придатков	168,8±2,66 ¹	187,8±2,63 ¹	5,08	<0,001
	159,70±2,29	219,45±1,98	19,74	<0,001

Примечание: данные по кете Амура взяты из работ Григо (1953, отмечено «¹»), объем каждой выборки: $n=60$) и Куликовой (1970, объем каждой выборки: $n=50$)

3.6. Генетические различия между кетой летней и осенней рас

Генетическая изменчивость, усреднённая по всем десяти локусам, представлена в таблице 16.

Таблица 16 . Генетическое разнообразие (число разных аллелей и ожидаемая гетерозиготность) летней и осенней кеты рек Поронай и Амур

Место и год сбора проб	Раса	Число разных аллелей	Ожидаемая гетерозиготность
р. Поронай, 2013	летняя	8,8	0,689
р. Поронай, 2010	летняя	9,2	0,682
р. Поронай, 2012	летняя	8,4	0,685
Средняя		8,8	0,685±0,0021
ЛРЗ «Буюкловский», 2005	осенняя	8,9	0,680
ЛРЗ "Побединский", 2005	осенняя	8,7	0,673
ЛРЗ "Побединский", 2010	осенняя	10,2	0,686
ЛРЗ "Побединский", 2012	осенняя	9,1	0,693
ЛРЗ "Побединский", 2013	осенняя	9,1	0,691
ЛРЗ "Побединский", 2013	осенняя	9,5	0,673
Средняя		9,3	0,683±0,0035
р. Амур (устье), 2003	летняя	6,8	0,608
р. Хилка (Амур), 2012	летняя	5,8	0,599
р. Гера (Амур), 2012	летняя	4,9	0,620
Средняя		5,8	0,609±0,0062
р. Анюй (Амур), 2002	осенняя	8,1	0,616
р. Тунгуска (Амур), 2003	осенняя	7,4	0,629
пр. Амурская (Уссури), 2012	осенняя	9,3	0,638
р. Анюй (Амур), 2012	осенняя	6,1	0,624
пр. Пемзенская (Амур)	осенняя	5,3	0,605
р. Хор (Уссури), 2012	осенняя	4,8	0,615
пр. Амурская (Уссури), 2012	осенняя	8,2	0,638
р. Дуки (Амгунь), 2012	осенняя	7,9	0,638
Средняя		7,1	0,625±0,0045

Интересен факт, что внутривидовое генетическое разнообразие кеты реки Пороная больше, чем у кеты Амура как по числу разных аллелей, так и по ожидаемой гетерозиготности (статистическое сравнение и вычисление выборочной ошибки было выполнено только по уровню гетерозиготности, так как статистика «числа разных аллелей» зависит от объёма выборки и является смещённой оценкой). Различия по уровню гетерозиготности между расами в пределах речного бассейна оказались незначимыми.

Генетические различия по показателю F_{ST} (в единицах θ_P) между исследованными группировками кеты имеют несколько интересных особенностей. Во-первых, наибольшие различия отмечены между кетой Пороная и кетой Амура, вне зависимости от того, какие расы сравнивались друг с другом (табл. 17А). Во-вторых, внутривидовые генетические различия между летней и осенней расами у кеты Пороная ($\theta_P=1,07$) выражены слабее, чем у амурской кеты ($\theta_P=3,20$). Кроме того, генетическая дифференциация между выборками внутри каждой расы также ниже у кеты Пороная (табл. 17Б).

Таким образом, расы кеты значительно отличаются друг от друга генетически, как показывают различия по величине F_{ST} . Эти различия гораздо сильнее выражены у амурской кеты (этот факт мы рассматриваем детальнее в разделе «Обсуждение»). В то же время внутривидовое генетическое разнообразие (по уровню гетерозиготности и числу аллелей) выше у поронайской кеты. В чём причина такой «разнонаправленности» межрасового и внутривидового разнообразия кеты в этих двух речных бассейнах – неясно.

Таблица 17. Генетические различия (в единицах θ_P) между: (А) расами кеты Амура и Пороная и (Б) между выборками в пределах речного бассейна

(А)

Расы р. Амур	Расы р. Пороная	
	Летняя	Осенняя
Летняя	4,59±0,36	4,23±0,27
Осенняя	4,80±0,14	4,63±0,15

(Б)

Внутрибассейновые различия	Речной бассейн	
	Пороная	Амур
Между расами	1,07±0,07	3,20±0,15
Между выборками осенней расы	0,38±0,11	0,91±0,26*
Между выборками летней расы	-0,14±0,09**	1,54±0,49*

Примечание 1. При сравнении между расами (А) среднее значение и стандартная ошибка получены усреднением оценок θ_P по всем возможным парам сравниваемых выборок. Полученные оценки незначимо отличаются друг от друга; их среднее невзвешенное значение равно 4,56±0,12.

Примечание 2. Для внутрибассейновых сравнений:

* Оценки 0,91 и 1,54 незначимо отличаются друг от друга.

** Отрицательная величина допускается методикой оценки θ_P и означает заведомое отсутствие различий.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ БИОТЕХНИКИ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА ЛЕТНЕЙ КЕТЫ И АНАЛИЗ ТЕМПОВ РОСТА И РАЗВИТИЯ КЕТЫ ОБЕИХ РАС В ЗАВОДСКИХ УСЛОВИЯХ

4.1. Особенности биотехники искусственного воспроизводства летней кеты

Биотехника искусственного воспроизводства летней кеты в условиях ЛРЗ схожа с таковой у осенней кеты, за исключением некоторых особенностей.

В связи с ранним нерестовым ходом отлов производителей летней кеты в реке Поронай необходимо начинать уже в июле. При этом отлавливаемые производители еще физиологически не готовы к нересту, и требуется их выдерживание в садках в течение нескольких недель, что закономерно влечет за собой отход части производителей. Отход при этом часто превышает нормативные 10%, принятые для выдерживания производителей осенней кеты (табл. 18).

Показатели отхода летней кеты на всех этапах рыбоводного процесса во все перечисленные годы не превышали нормативных показателей для кеты осенней, за исключением периода подращивания молоди Побединским ЛРЗ в 2013 г., когда отход при подращивании составил 16,8% (табл. 18). Однако данный случай явился результатом применения некачественного корма, и после его смены повышенный отход молоди прекратился.

Интересен факт, что на Урожайном ЛРЗ зимой 2010-2011 гг. температуры воды и воздуха в цехе в период выдерживания предличинки летней кеты были столь низки, что питомные каналы покрывались ледяной коркой. Мы сознательно отказались от их ежедневной очистки (чистка производилась не чаще 1 раза в неделю). Несмотря на это, отход за период выдерживания в этих каналах составил 1,9%. На Ясноморском ЛРЗ температура воды при выдерживании была сходной с таковой на Урожайном, но температура воздуха в цехе была выше, что

препятствовало образованию льда, в результате чего отход за выдерживание составил 1,8%. На Побединском, располагающем водой с температурой выше на 2 градуса, отход за период выдерживания составил 1,0% (табл. 15, рис. 18, 23; Лапшина и др., 2014).

Таблица 18. Сроки вылова, темпы созревания и величины отхода производителей летней кеты на Побединском ЛРЗ

Год	Место вылова	Сроки вылова	Кол-во выловленных рыб	Сроки закладки	Дней выдерживания	Отход производителей, %
2010	Река	26.07 - 29.07	1051	10.08 - 21.08	До 25	11,7
2012	Поронай, 200 км от устья	13.07 - 27.07	1202	02.08 - 14.08	До 32	18,8
2013		23.07 - 09.08	192	13.08 - 23.08	До 20	14,6
2014		22.07 - 12.08	1092	11.08 - 20.08	До 28	4,0
2015		28.07 - 31.07	87	06.08	6-8	8,0

Таблица 19. Величины отхода икры, личинок и молоди летней кеты на всех этапах рыбоводного цикла

	Отход икры (включая неоплодотворенную) в процессе инкубации, %	Отход предличинок при выдерживании, %	Отход молоди при подращивании, %
Нормативы*	10,0	2,0	5,0 при подращивании до массы тела ≥ 1 г.
Побединский ЛРЗ			
2010-2011	10,0	1,0	0,7
2012-2013	7,8	1,4	16,8
2013-2014	6,7	1,1	1,5
2014-2015	6,05	1,0	1,02
Урожайный ЛРЗ			
2010-2011	5,7	1,9	0,9
2012-2013	6,3	0,8	4,8
Ясноморский ЛРЗ			
2010-2011	5,3	1,8	0,8
2014-2015	6,0	1,5	0,9
Анивский ЛРЗ			
2012-2013	6,2	1,4	2,0

* Согласно Приказу № 25 Министерства сельского хозяйства РФ от 30 января 2015 г. «Об утверждении Методики расчета объема добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыбоводных хозяйств, при осуществлении рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства)

4.2. Искусственное воспроизводство летней и осенней кеты на Побединском ЛРЗ

Инкубация икры первых партий осенней кеты на Побединском ЛРЗ в указанные годы протекала в сходные сроки. Закладку икры осуществляли в период с 27 августа по 2-3 сентября, массовое вылупление наблюдалось в период с 5 по 24 декабря. Далее рост кеты этих партий был неодинаков (табл. 16) из-за различий в температурных условиях Побединского ЛРЗ в разные годы.

Так, в феврале-марте температура воды, при которой происходило развитие осенней кеты закладки 2013 года, была на 1,5-2°С выше, чем при развитии кеты закладок 2012 и 2014 гг., и на 1,0 градус выше, чем при развитии кеты закладки 2010 г. (рис. 12). В итоге осеннюю кету закладки 2013 г. поднимали на плав 18 апреля, а кету закладок остальных лет - 23, 25 и 26 апреля при меньшей массе тела (табл. 20,21). Но намеченная тенденция опережающего развития кеты закладки 2013 г. в дальнейшем не сохраняется: в период активного питания (и особенно в июне) именно эта кета оказывается в условиях самых низких температур. Ее средняя масса достигает лишь 705,5 мг, а прирост от начала кормления до выпуска составляет 363,3 мг несмотря на то, что именно она провела на заводе максимальное количество суток - 302, и набрала максимальную сумму как градусо-дней, так и суток биологического возраста (табл. 20,21).

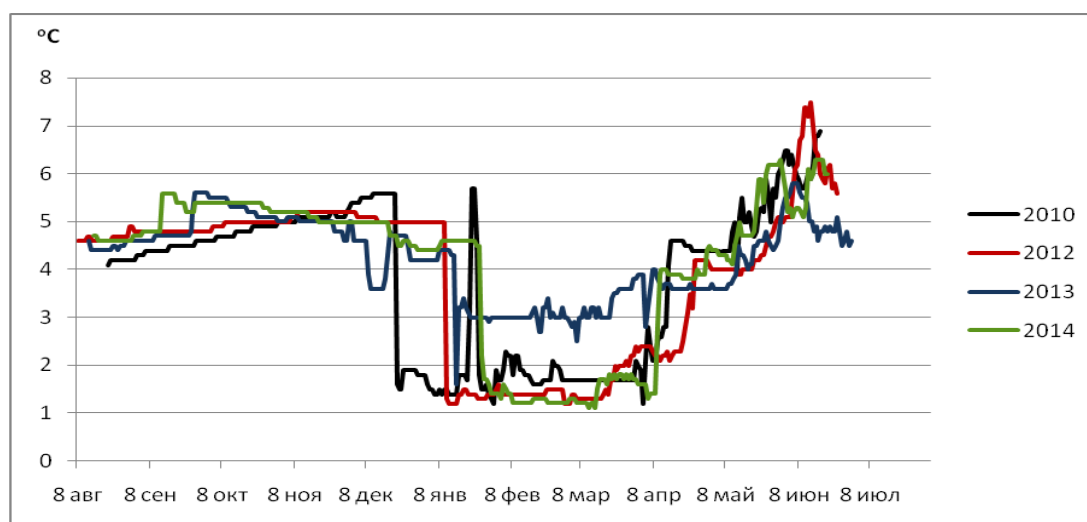


Рис. 12. Температурные режимы Побединского ЛРЗ (указаны годы закладки икры на инкубацию).

Кеты закладки 2012 года, особенно на последнем этапе кормления, содержали при более высоких температурах воды (рис. 12), и ее масса при выпуске составила 758,6 мг, а прирост массы с момента начала кормления до выпуска – 445,9 мг. Самым тепловодным в период подращивания молоди был рыбоводный цикл 2014-2015 гг. И, хотя абсолютное значение температуры воды в июне было ниже, чем в предыдущие годы, период, в течение которого температура воды была выше, был более продолжительным. Вследствие этого и масса тела при выпуске, и прирост массы от начала кормления у молоди этого цикла были наибольшими – соответственно 845,0 и 521,4 мг (табл. 20).

Таким образом, условия выращивания молоди на одном и том же ЛРЗ в сходные сроки могут меняться, так как находятся в зависимости от метеорологических условий конкретного года, определяющих температуру водоисточников завода. В соответствии с ними меняются темпы роста и развития молоди и ее размерно-массовые характеристики.

Температурные режимы содержания летней и осенней кеты в один и тот же год на Побединском ЛРЗ не различаются ввиду отсутствия у завода технической возможности одновременного отдельного использования водоисточников. Поэтому показатели развития летней кеты в соответствующие годы меняются сходно с показателями осенней. При переходе на внешнее питание масса остаточного желтка у летней кеты генерации 2010 составила 13,8%, а у кеты генерации 2012 – 2,4% (табл. 20), но при этом в 2012 г. к этому моменту летняя кета характеризовалась большей суммой градусо-дней и суток биологического возраста, чем таковая в 2010 г. (табл. 21). Это объясняется тем, что в 2010 г. в ходе подготовки к выдерживанию предличинок плановое переключение Побединским ЛРЗ с источника более теплой воды на источник более холодной было осуществлено 21 декабря (рис. 12, вертикальная черная прямая), тогда как в 2012 г. - 11 января (коричневая прямая). И, хотя в дальнейшем при выдерживании в 2012 г. температура была ниже на 0,5-1^oC, преимущества в 4,5^oC в течение 20 дней на первом этапе выдерживания хватило летней кете генерации 2012 г. для

того, чтобы более полно использовать запасы желточного мешка и достичь большего прироста к моменту перехода на внешнее питание (табл. 20).

Анализ полученных данных позволяет заключить, что динамика роста летней и осенней кеты при выращивании на Побединском ЛРЗ в целом совпадала. По техническим причинам оказались утраченными данные биологических анализов летней кеты генерации 2013 года после перехода на внешнее питание, но данные для генераций 2012 и 2014 годов практически совпадали с данными, полученными для осенней кеты этих же генераций. Так, при более низкой температуре в 2012 году масса молоди летней кеты при выпуске составила 753,2 мг, а прирост массы от начала кормления – 434,6 мг. При более высокой температуре в 2014 году эти величины составили 814,6 и 506,5 мг соответственно (табл. 20).

4.3. Искусственное воспроизводство летней и осенней кеты на Охотском ЛРЗ

Ввиду гидрологических особенностей Охотского ЛРЗ (грунтовая вода круглый год) выращиваемая там кета за стандартный период содержания (с сентября по май-июнь следующего года) ежегодно набирает как сумму градусо-дней, так и суток биологического возраста больше, чем на других рыбоводных заводах Сахалинской области, и ко времени выпуска имеет массу тела до 1,2 г. Благодаря этим особенностям нам удалось вырастить три экспериментальные партии кеты с максимальной массой тела за весь период экспериментов.

Икра летней и осенней поронайской кеты на стадии пигментации глазных бокалов эмбрионов была перевезена на Охотский завод с Побединского ЛРЗ 9 ноября 2012 г. Важно отметить, что икра летней кеты была заложена на инкубацию 14 августа, то есть раньше, чем икра осенней кеты двух контрольных партий - с Побединского (закладка от 03 сентября) и Охотского (закладка от 17 сентября) ЛРЗ. В ходе всего периода наблюдений осенняя побединская и осенняя охотская кета набирали практически одинаковую сумму градусо-дней и дней биологического возраста, тогда как летняя кета к каждому анализу набирала

примерно на 100 градусо-дней и 50 дней биологического возраста больше (рис. 13). В итоге вылупление предличинок летней кеты завершилось 28 ноября, а пики вылупления осенней охотской и осенней побединской кеты наблюдали 12 и 14 декабря соответственно.

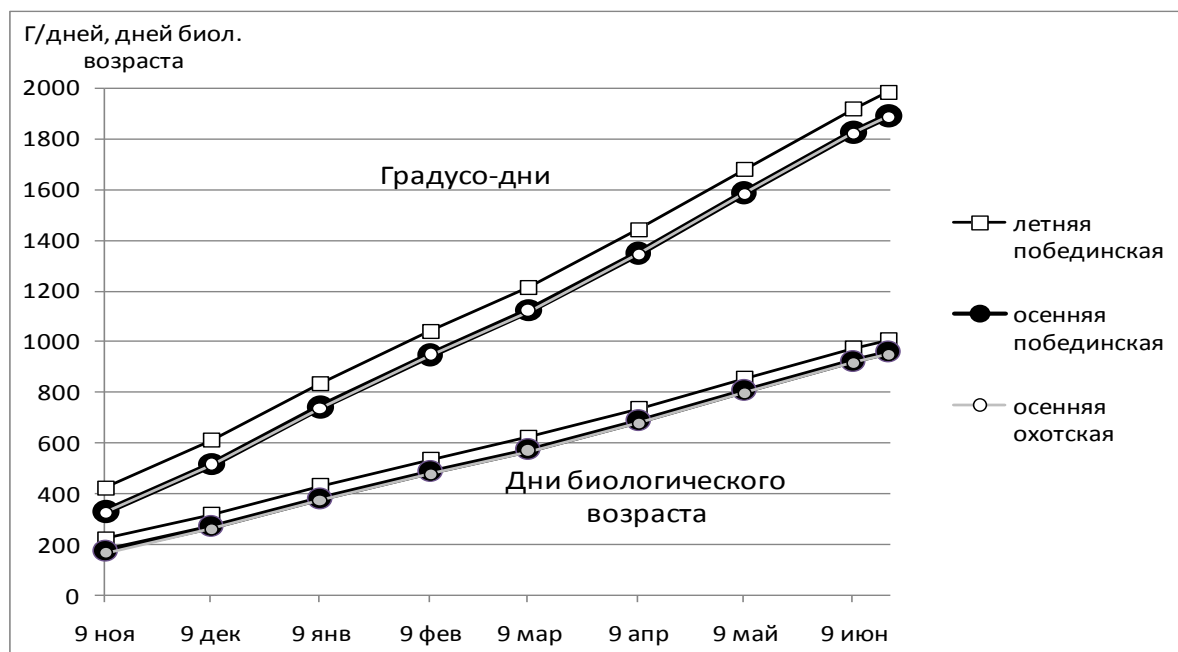


Рис. 13. Сумма градусо-дней и дней биологического возраста, набранное кетой экспериментальных партий в период их одновременного выращивания на Охотском ЛРЗ

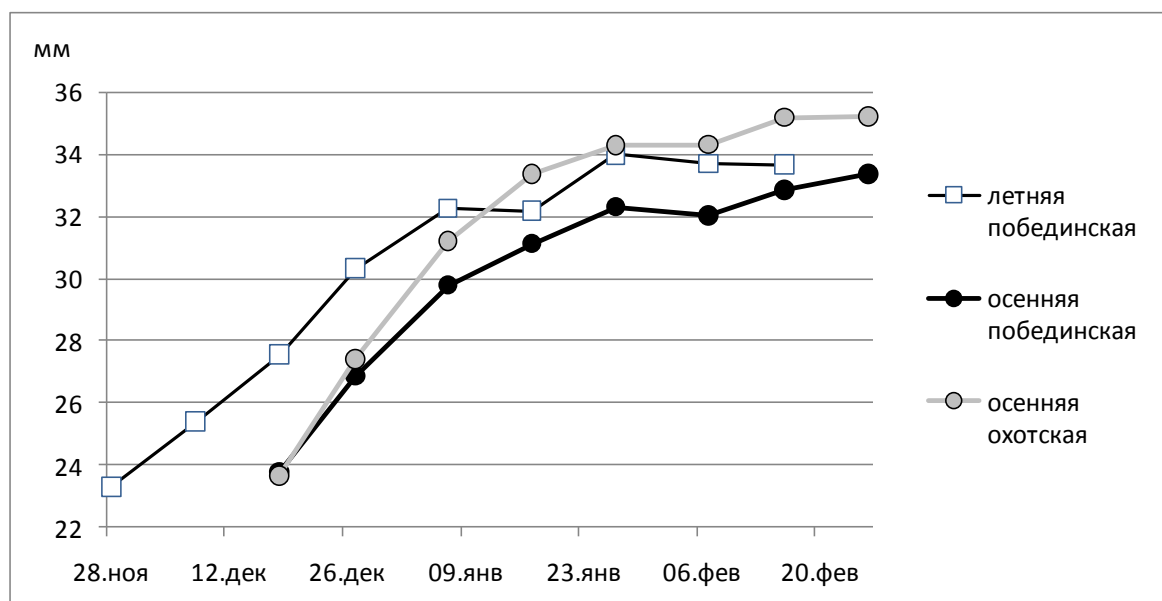


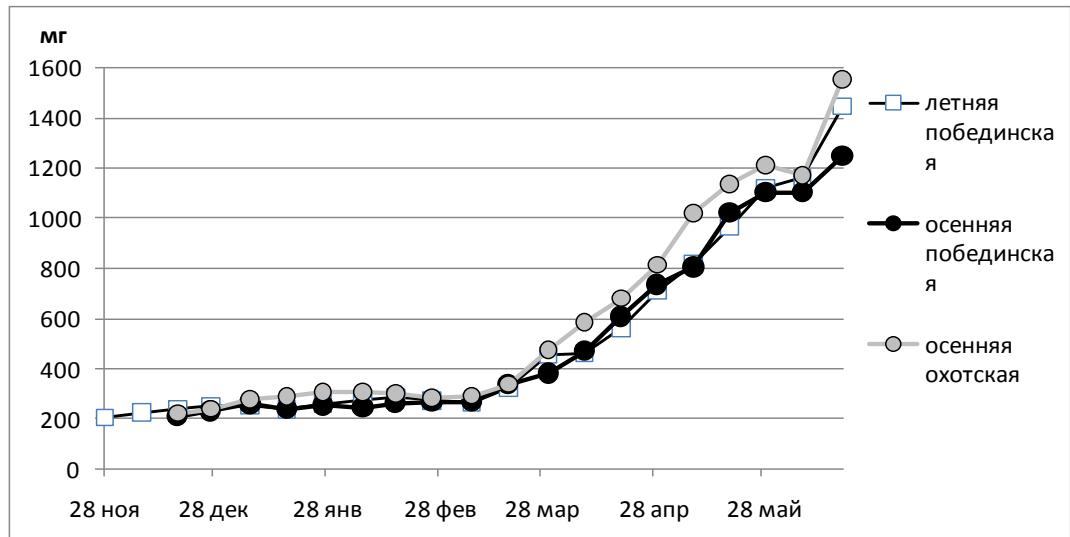
Рис. 14. Изменение длины тела предличинок кеты экспериментальных партий в течение периода выдерживания

Первоначальная длина тела предличинок летней кеты была больше, чем в контрольных партиях осенней (рис. 14), однако далее линейный рост осенней кеты обеих партий шел ускоренным темпом и к моменту окончания периода эндогенного питания средняя длина у личинок летней кеты была не больше, чем у осенней побединской, и меньше, чем у осенней охотской кеты.

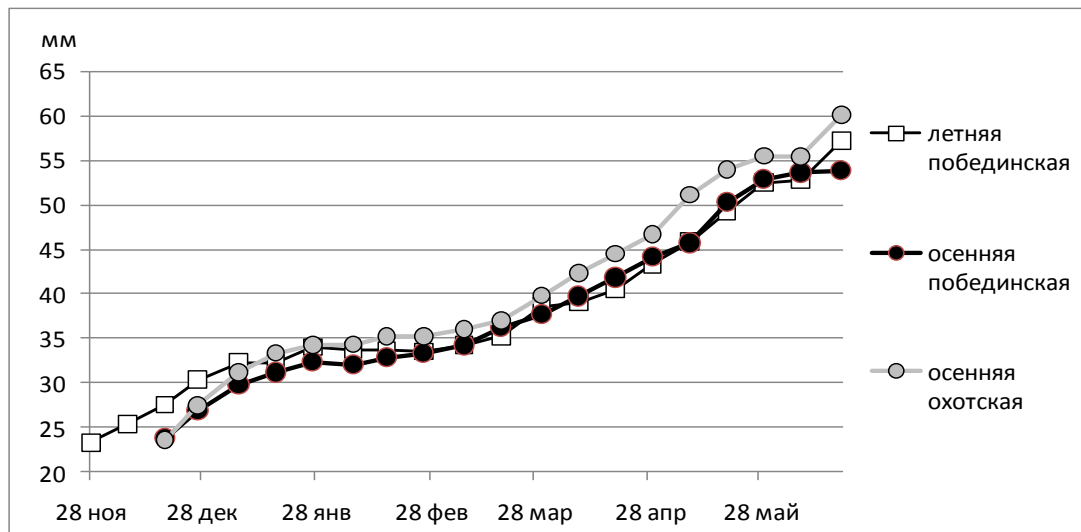
Данная тенденция, выявленная у рыб на этапе эндогенного питания, не изменилась и в дальнейшем: у летней кеты на протяжении всего рыбоводного цикла длина и масса изменялись также, как и у осенней побединской кеты и в каждый период наблюдений эти показатели были меньше, чем у осенней охотской кеты (рис. 15А,Б). К сожалению, во время проведения эксперимента по субъективным причинам в период с 25 мая по 8 июня рыбы всех трех партий недополучали необходимые объемы корма, что проявилось замедлением как линейного, так и весового роста.

Анализируя темпы роста рыб, можно было предположить, что температурный режим Охотского ЛРЗ наиболее подходил собственной кете: сумма градусо-дней у осенней охотской кеты в каждый срок анализа всегда была меньше, а длина и масса больше, чем у летней и осенней побединской кеты.

Так, длина и масса тела осенней кеты, отобранной в период инкубации икры из первой промышленной партии Охотского ЛРЗ, ко времени выпуска достигла в среднем 60,1 мм и 1553,3 мг (табл. 20). Выращивание в идентичных условиях осенней поронайской кеты, отобранной в период инкубации икры из первой промышленной партии Побединского ЛРЗ, привело к более скромным результатам: несмотря на то, что эта молодежь набрала практически такую же сумму градусо-дней и даже несколько больше суток биологического возраста, чем охотская осенняя кета, ее длина и масса перед выпуском составили 53,9 мм и 1247,7 мг. Прирост массы тела у осенней охотской и осенней побединской кеты за период от вылупления до выпуска составил 1331,2 и 1037,7 мг соответственно.



А)



Б)

Рис. 15. Изменение массы (А) и длины (Б) летней, побединской и охотской кеты, выращенных на Охотском ЛРЗ, от момента вылупления предличинок до выпуска подрощенной молоди.

Длина и масса молоди летней кеты в условиях Охотского ЛРЗ в среднем составили 57,1 мм и 1447,6 мг (то есть больше, чем у молоди осенней побединской, но меньше, чем у молоди собственной охотской осенней кеты). Таким образом, молодь летней кеты, будучи календарно и онтогенетически старше, чем молодь обеих партий осенней кеты, при выращивании в условиях Охотского ЛРЗ не получила какого-либо преимущества в росте над собственной осенней кетой этого завода.

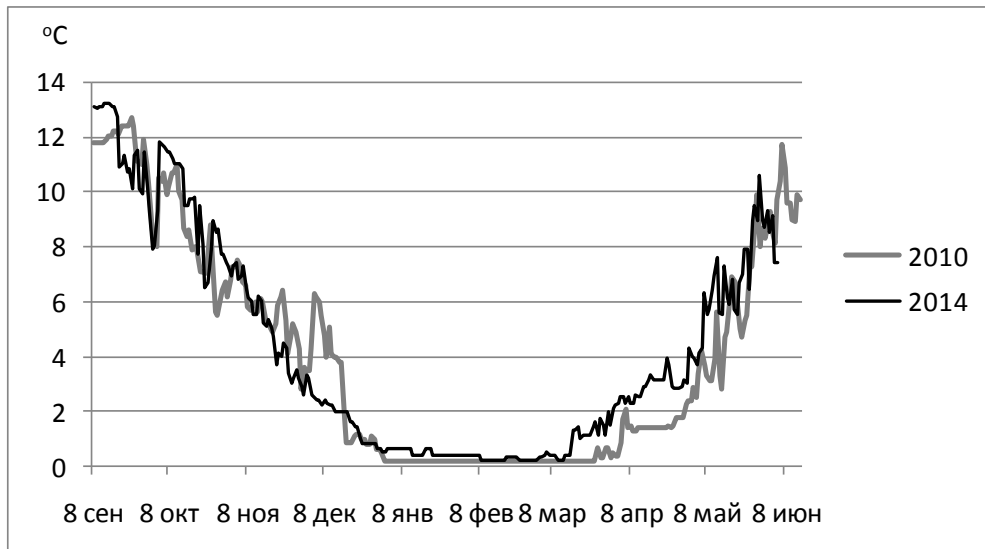
4.4. Искусственное воспроизводство летней кеты на Ясноморском, Урожайном и Анивском ЛРЗ

Термические режимы на трех заводах были сходными: температура воды при закладке икры на инкубацию доходила до 12-14°C, зимой опускалась до 0,5°C и весной поднималась до 10-12°C (рис. 16А,Б,В). В итоге, благодаря высоким температурам при кормлении, в указанные годы Урожайный и Анивский ЛРЗ выпустили молодь кеты обеих рас в среднем крупнее 1 г. Однако масса кеты, выпущенной Ясноморским заводом в 2011 г., на котором температура воды в период кормления оказывалась самой низкой, была меньше и в среднем составляла чуть более 700 мг (табл. 20).

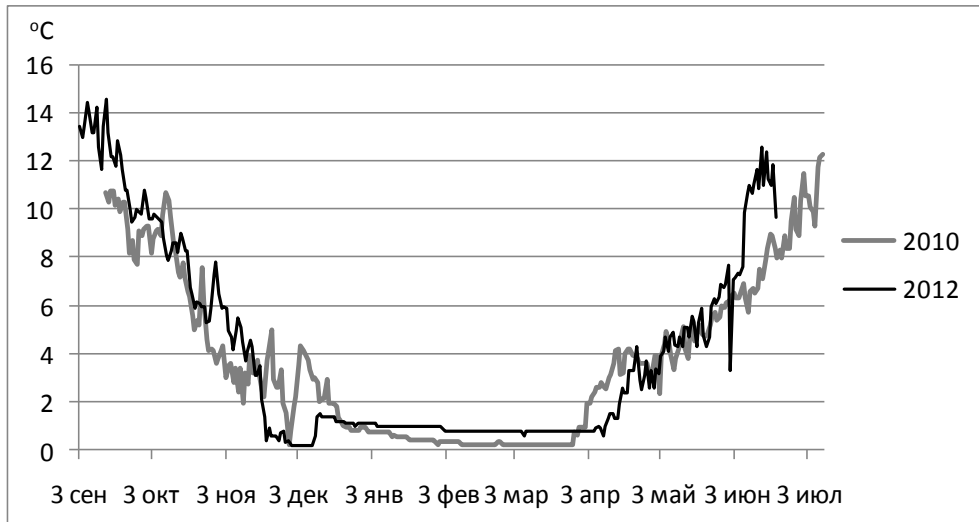
Исключением является выпуск Ясноморским ЛРЗ летней кеты генерации 2014 года со средней массой 1250 мг (табл. 20). Икру данной партии заложили на инкубацию 11 августа на Побединском ЛРЗ и 26 октября перевезли на Ясноморский. Икру осенней кеты I партии самого Ясноморского ЛРЗ заложили на инкубацию на 27 сут позднее. То есть, икру осенней кеты на Ясноморском ЛРЗ до 26 октября содержали при более высокой температуре (рис. 17), и к этому времени она набрала бóльшую сумму градусо-дней по сравнению с летней – 506,2 и 387,6 соответственно (245,2 и 202,4 и суток биологического возраста). После этого обе партии некоторое время содержали в сходных условиях в питомном цехе Ясноморского ЛРЗ, там же начали кормление, а затем произвели рассадку молоди: осеннюю кету 1 мая поместили в выростной пруд завода, а летнюю 21 мая - в пластиковый бассейн 1,6*7 м при плотности посадки 14,3 кг/м³.

Далее, несмотря на более ранний выпуск молоди осенней кеты, она все равно набрала за период выращивания бóльшую сумму градусо-дней, чем молодь летней кеты – 1146,0 и 1115,9 соответственно. Число суток биологического возраста указывает на преимущество в развитии именно летней кеты (табл. 20). Можно полагать, что именно такой температурный режим наиболее подходит для воспроизводства летней кеты, так как длина и масса осенней кеты перед началом кормления были значительно больше, чем у летней кеты – 39,9 мм и 377,7 мг

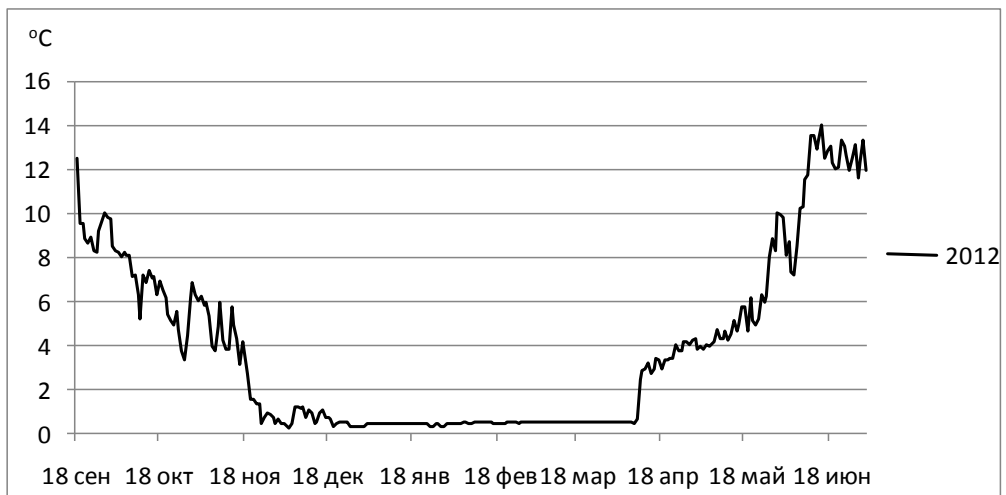
против 34,4 мм и 310,3 мг. Однако прирост массы тела за период кормления у молоди осенней кеты составил всего 397,6 мг, а у молоди летней кеты – 939,7 мг.



А)



Б)



В)

Рис. 16. Температура воды при содержании кеты на Ясноморском (А), Урожайном (Б) и Анивском (В) ЛРЗ.

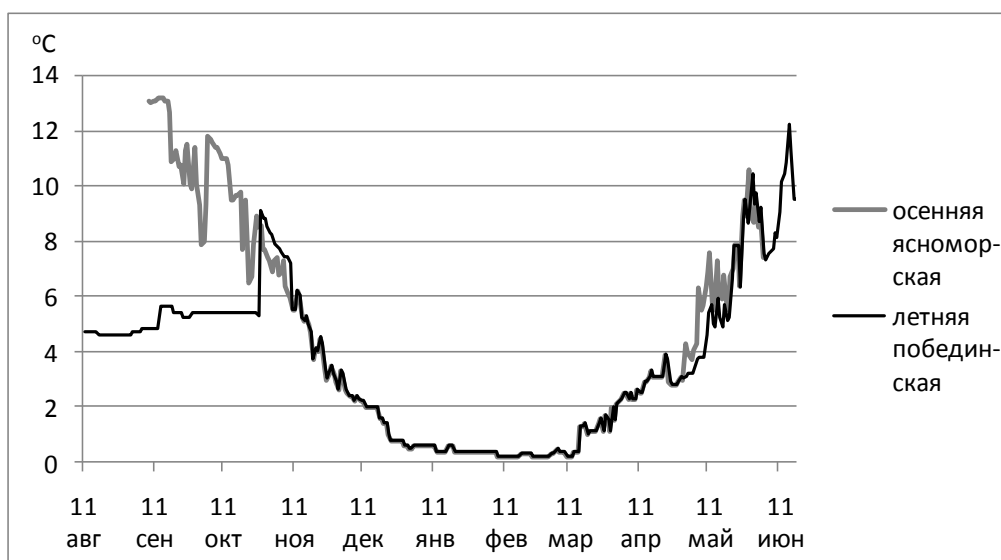


Рис. 17. Температурный режим Ясноморского ЛРЗ в сезоне 2014-2015 года.

Чрезвычайно важным событием явился первый наблюдаемый возврат производителей летней кеты в пугину 2015 и 2016 гг. к устью реки Ясноморка, куда Ясноморский ЛРЗ осуществляет свой выпуск (в том числе летней кеты в 2011 г.). Единичные подходы летней кеты наблюдались во второй декаде августа, когда ход осенней кеты еще не начался. О том, что замеченные производители не являлись "гонцами" осенней кеты, свидетельствовало отсутствие у них выраженной брачной окраски, характерной для осенней кеты Ясноморского ЛРЗ ко времени захода в устье р. Ясноморка. Очевидно, это были производители летней кеты генерации 2010 - выпуска 2011 года в возрасте 4+ и 5+. К сожалению, по причине неготовности забойки Ясноморского ЛРЗ к вылову кеты в столь ранние сроки отловить данных производителей для анализа чешуи не представилось возможным.

Таблица 20. Размерно-массовые характеристики осенней и летней кеты при искусственном воспроизводстве на рыбоводных заводах о. Сахалин

Раса/завод	Год закладки - выпуска	Предличинка при вылуплении			Подъем на плав, начало кормления				Подращивание		Выпуск молоди		
		масса, мг	длина АС, мм	жел- ток, %	масса, мг	длина АС, мм	жел- ток, %	при- рост, мг ¹	при- рост, мг ²	при- рост, мг ³	масса, мг	длина АС, мм	КУ по Фулт
Побединский ЛРЗ													
Осенняя Побединский	2010-2011	206,9 ±3,08	22,3 ±0,13	56,0 ±1,49	323,4 ±2,53	36,2 ±0,11	6,6 ±0,28	116,5	413,3	529,8	736,7 ±9,84	46,0 ±0,20	1,08
	2012-2013	215,9 ±1,70	20,5 ±0,09	59,1 ±0,99	312,7 ±2,46	37,1 ±0,13	4,0 ±0,27	96,8	445,9	542,7	758,6 ±14,60	45,7 ±0,28	1,1
	2013-2014	218,8 ±2,40	24,0 ±0,11	58,1 ±0,97	342,2 ±2,71	36,3 ±0,11	2,2 ±0,25	123,4	363,3	486,7	705,5 ±12,30	45,3 ±2,21	1,06
	2014-2015	221,2 ±2,15	22,7 ±0,11	61,8 ±1,02	323,6 ±3,44	37,4 ±0,14	4,2 ±0,96	102,4	521,4	623,8	845,0 ±13,25	48,6 ±1,89	0,99
Летняя Побединский	2010-2011	215,2 ±3,15	23,5 ±0,31	56,2 ±1,44	310,7 ±2,99	36,0 ±0,12	13,8 ±0,23	95,5	423,1	518,6	733,8 ±12,10	45,0 ±0,21	1,15
	2012-2013	220,8 ±2,22	22,6 ±0,17	51,1 ±0,96	318,6 ±2,93	36,5 ±0,11	2,4 ±0,12	97,8	434,6	532,4	753,2 ±15,5	45,6 ±0,26	1,08
	2013-2014	217,0 ±3,87	24,7 ±0,16	56,3 ±1,66	328,7 ±4,17	36,1 ±0,11	4,8 ±0,30	111,7	-	-	-	-	-
	2014-2015	206,2 ±2,38	22,6 ±0,09	57,5 ±0,96	308,1 ±3,10	37,0 ±0,11	3,1 ±0,19	101,9	506,5	608,4	814,6 ±17,3	48,0 ±0,29	0,97
Урожайный ЛРЗ													
Осенняя Урожайный	2010-2011	243,8	25,5	60,1	319,1	34,7	18,2	75,3	733,2	808,5	1052,3	50,5	
	2012-2013	229,6	23,9	57,8	330,2	37,5	2,2	100,6	684,5	785,1	1014,7	52,9	0,92
Летняя Побединский	2010-2011	200,1	21,6	60,7	285,6	35,2	8,8	85,5	779,7	865,2	1065,3	50,2	1,15
	2012-2013	222,4	26,3	47,6	327,2	35,2	2,8	104,8	726,1	830,9	1053,3	49,1	1,17

Раса/завод	Год закладки - выпуска	Предличинка при вылуплении			Подъем на плав, начало кормления				Подращивание		Выпуск молоди		
		масса, мг	длина АС, мм	жел- ток, %	масса, мг	длина АС, мм	жел- ток, %	при- рост, мг ¹	при- рост, мг ²	при- рост, мг ³	масса, мг	длина АС, мм	КУ по Фулт
Ясноморский ЛРЗ													
Осенняя Ясноморский	2010-2011	250,7 ±2,85	23,1 ±0,09	59,3 ±1,51	326,0 ±3,48	34,0 ±0,09	3,1 ±0,29	75,3	395,2	470,5	721,2 ±11,91	44,2 ±0,29	1,1
	2014-2015	276,5 ±3,07	26,7 ±0,10	47,3 ±0,96	377,7 ±3,77	39,9 ±0,11	3,1 ±0,23	101,2	397,6	498,8	775,3 ±12,70	46,2 ±0,24	1,1
Летняя Побединский	2010-2011	231,2 ±2,76	21,6 ±0,08	58,4 ±1,44	328,5 ±5,14	34,7 ±0,22	4,6 ±0,40	97,3	439,8	537,1	768,3 ±12,11	45,1 ±0,62	1,2
	2014-2015	228,2 ±2,61	22,9 ±0,08	51,3 ±1,17	310,3 ±2,76	34,4 ±0,08	6,5 ±0,30	82,1	939,7	1021,8	1250,0 ±24,53	50,7 ±0,32	1,2
Анивский ЛРЗ													
Осенняя Анивский	2012-2013	227,2 ±2,85	22,2 ±0,11	66,2 ±1,41	312,6 ±3,22	36,0 ±0,10	5,3 ±0,54	85,4	703,3	788,7	1015,9 ±10,6	51,9 ±0,53	1,05
Летняя Побединский	2012-2013	197,4 ±2,37	22,0 ±0,03	64,6 ±1,06	284,7 ±2,49	35,0 ±0,15	6,5 ±0,67	87,3	763,3	850,6	1048,0 ±14,8	49,9 ±0,25	1,16
Охотский ЛРЗ													
Осенняя Охотский	2012-2013	222,1 ±3,17	23,6 ±0,19	71,9 ±0,79	282,7 ±6,23	35,2 ±0,28	4,16 ±0,67	60,6	1270,6	1331,2	1553,3 ±43,4	60,1 ±0,42	0,91
Осенняя Побединский	2012-2013	210,0 ±3,52	23,8 ±0,17	70,6 ±0,61	265,2 ±6,15	33,4 ±0,27	6,6 ±0,74	55,2	982,5	1037,7	1247,7 ±39,3	53,9 ±0,64	1,01
Летняя Побединский	2012-2013	203,4 ±2,50	23,3 ±0,12	71,6 ±0,47	286,3 ±6,49	33,7 ±0,29	6,9 ±0,64	82,9	1161,3	1244,2	1447,6 ±37,0	57,1 ±0,57	0,99

Примечание 1: Прирост массы ¹ - от вылупления до начала кормления; ² - от подъёма на плав до выпуска; ³ - от вылупления до выпуска

Примечание 2: Отсутствие ошибок средних значений показателей на Урожайном ЛРЗ связано с утратой данных биологических анализов на заводе.

Таблица 21. Сроки развития осенней и летней кеты при искусственном воспроизводстве на рыбоводных заводах о. Сахалин

Раса	Дата закладки	Массовое вылупление ¹				Подъем на плав, начало кормления				Выпуск молоди			
		дата	дней	градусо-дней	БВ ² , суток	-	дней	градусо-дней	БВ, суток	дата	дней	градусо-дней	БВ, суток
Побединский ЛРЗ													
Осенняя Побединский	27.08.2010	11.12.10	106	509,2	269,7	23.04.11	239	818,7	490,6	14.06.11	291	1084,9	630,1
	03.09.2012	17.12.12	105	525,4	275,3	25.04.13	234	824,6	490,0	27.06.13	297	1149,0	656,1
	02.09.2013	17.12.13	106	520,7	274,2	18.04.14	228	944,8	521,9	01.07.14	302	1271,7	699,1
	02.09.2014	14.12.14	103	534,6	278,2	26.04.15	236	893,2	516,8	23.06.15	294	1192,7	673,8
Летняя Побединский	21.08.2010	09.12.10	110	523,5	277,8	22.04.11	245	844,0	504,4	17.06.11	301	1136,1	657,2
	08.08.2012	22.11.12	106	517,7	272,8	05.04.13	240	897,3	521,1	25.06.13	321	1238,9	714,6
	13.08.2013	05.11.13	103	509,1	267,7	04.04.14	234	982,6	540,6	01.07.14	322	1360,4	746,8
	15.08.2014	25.11.14	102	522,7	272,8	19.04.15	247	954,2	547,8	21.06.15	310	1268,5	713,8
Урожайный ЛРЗ													
Осенняя Урожайный	14.09.2010	24.11.10	82	485,4	253,3	12.05.11	240	705,6	473,7	09.07.11	298	1128,2	686,9
	03.09.2012	26.10.12	53	544,0	259,4	01.05.13	240	836,1	529,2	20.06.13	290	1181,2	704,6
Летняя Побединский	16.08.2010	14.12.10	120	449,4	257,9	12.05.11	269	599,8	450,6	09.07.11	327	1023,9	664,4
	02.08.2012	14.11.12	104	522,4	274,0	01.05.13	272	626,5	469,7	26.06.13	328	1037,1	677,1
Ясноморский ЛРЗ													
Осенняя Ясноморский	08.09.2010	01.11.10	54	532,3	257,5	17.05.11	251	904,6	569,7	14.06.11	279	1133,8	684,2
	08.09.2014	27.10.14	49	519,3	249,5	23.04.15	227	872,2	534,0	05.06.15	270	1146,0	669,3
Летняя Побединский	10.08.2010	24.11.10	106	498,2	265,6	19.05.11	282	740,5	512,1	24.06.11	318	1001,9	644,2
	11.08.2014	17.11.14	98	543,2	280,6	24.04.15	256	761,2	498,0	18.06.15	311	1115,9	681,9
Анивский ЛРЗ													
Осен. Анивс.	18.09.2012	21.11.12	102	438,1	252,1	20.05.13	244	640,5	453,7	31.06.13	286	1053,0	662,9
Летн. Побед.	08.08.2012	24.11.12	108	506,5	269,9	01.05.13	266	630,8	461,2	28.06.13	324	1116,8	696,3
Охотский ЛРЗ													
Осен. Охот.	15.09.2012	16.12.12	92	555,0	282,1	26.02.13	164	1048,9	529,9	19.06.13	277	1880,1	947,7
Осен. Побед.	03.09.2012	16.12.12	104	558,0	289,4	26.02.13	176	1051,9	537,3	19.06.13	289	1888,9	955,1
Летн. Побед.	14.08.2012	27.11.12	105	533,9	279,6	16.02.13	186	1083,7	555,8	19.06.13	309	1982,6	1004,9

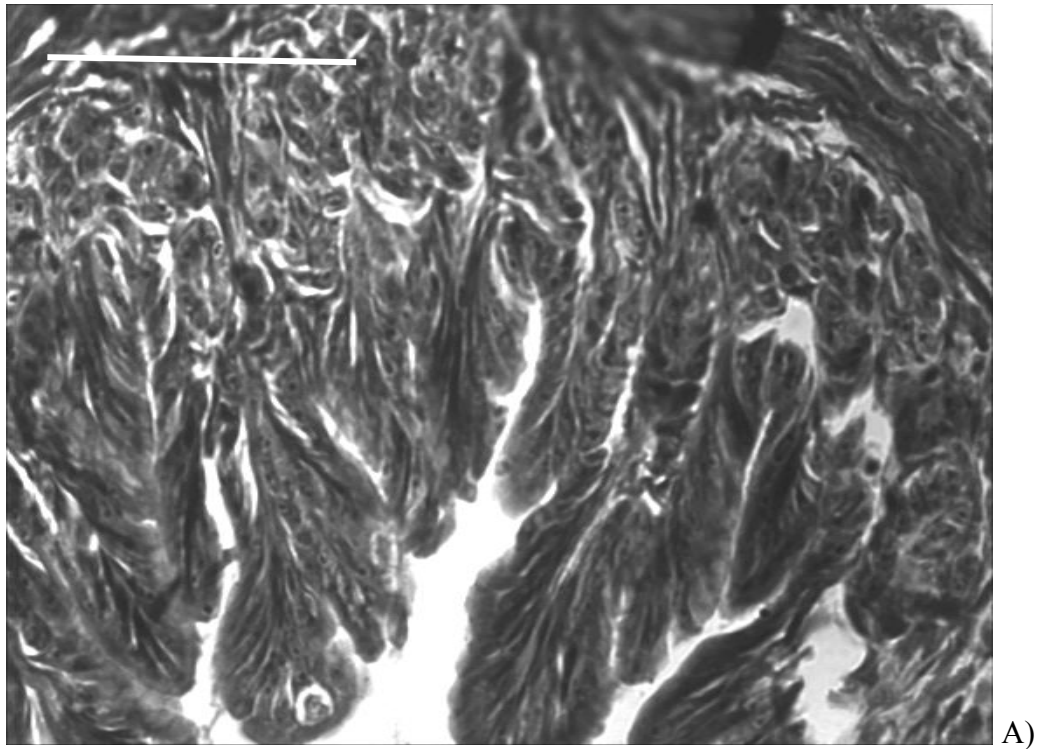
Примечание: ¹ массовое вылупление занимает в среднем от 3 до 8-10 дней. В таблице приводится дата пика интенсивности вылупления;

² БВ - биологический возраст

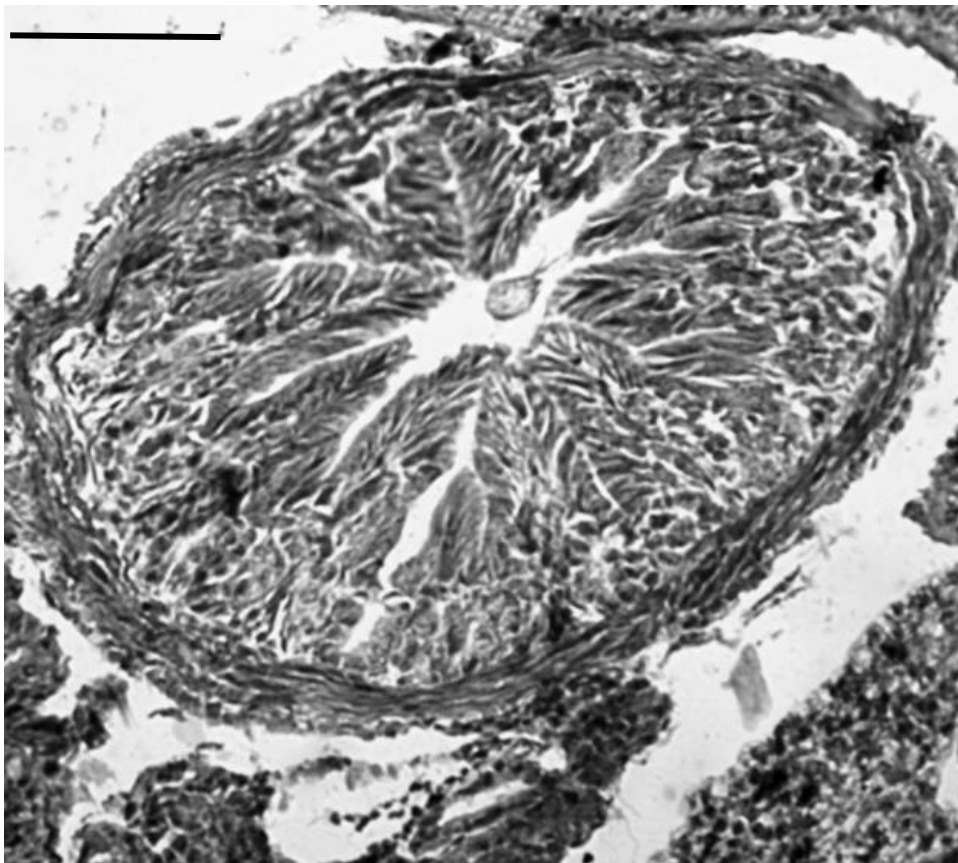
4.5. Гистоморфологический анализ пищеварительного тракта летней и осенней кеты, содержащейся в условиях Охотского ЛРЗ

Через 2 суток после вылупления (18 декабря 2012 г.; см. табл. 21) масса желтка предличинок осенней охотской кеты составляла в среднем 159,6 мг (71,9% от массы тела). Им предстоял еще двухмесячный период эндогенного питания, но отделы пищеварительного тракта анатомически уже были сформированы. В кардиальном отделе желудка имелись желудочные железы с характерны для них просветом (рис. 18,А). Складки желудочного эпителия были столь значительны, что занимали почти все пространство желудка (рис. 18,Б). Пилорический отдел желудка еще не приобрел характерного облика – толстой мускульной стенки и узких протяженных складок (рис. 19А). В данном отделе и среднем отделе кишечника интенсивно шло формирование пилорических придатков. Средний отдел кишечника уже приобрел дефинитивный облик с характерными для него невысокими складками, в которых присутствовали редкие слизевые клетки (рис. 19Б).

В дальнейшем, в период расходования эндогенного желтка, наблюдался рост печени и отделов пищеварительного тракта. К 16 февраля остаточная масса желтка составляла 22,28 мг или 7,40% от массы тела. Степень развития внутренних органов свидетельствовала о полной готовности к переходу на внешнее питание. Кардиальный отдел желудка увеличился в сечении (рис. 20А), увеличился просвет желудочных желез (известно, что их диаметр используется в качестве показателя сравнительной оценки активности (Воронина, 1993; Зеленников и др., 2000)). Пилорический отдел желудка с характерными для него признаками – толстой мышечной стенкой и узкими удлиненными складками – также полностью сформирован (рис. 20Б). Вокруг пилорического отдела видны пилорические придатки, в эпителии которых присутствуют слизевые клетки. Многочисленные слизевые клетки присутствуют и в пищеварительном эпителии «ампулы» средней кишки (рис. 21А,Б), которая является весьма информативным органом для оценки активности пищеварительной системы (Коровина, Васильева, 1971; Федоров, Богданова, 1978).

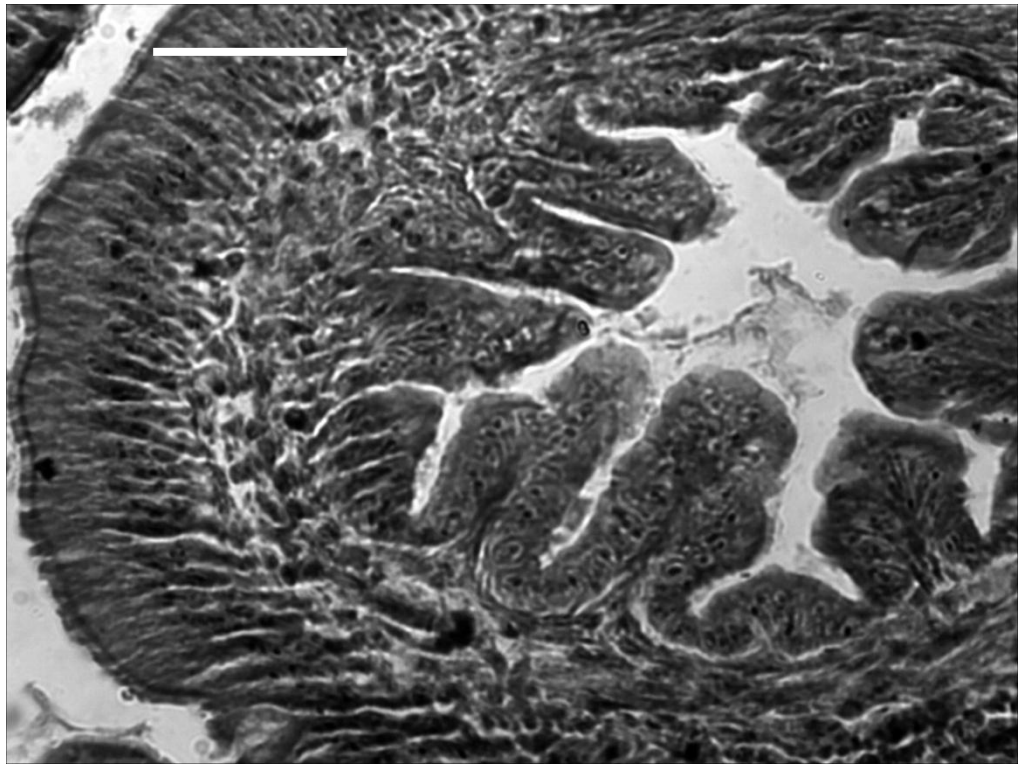


A)

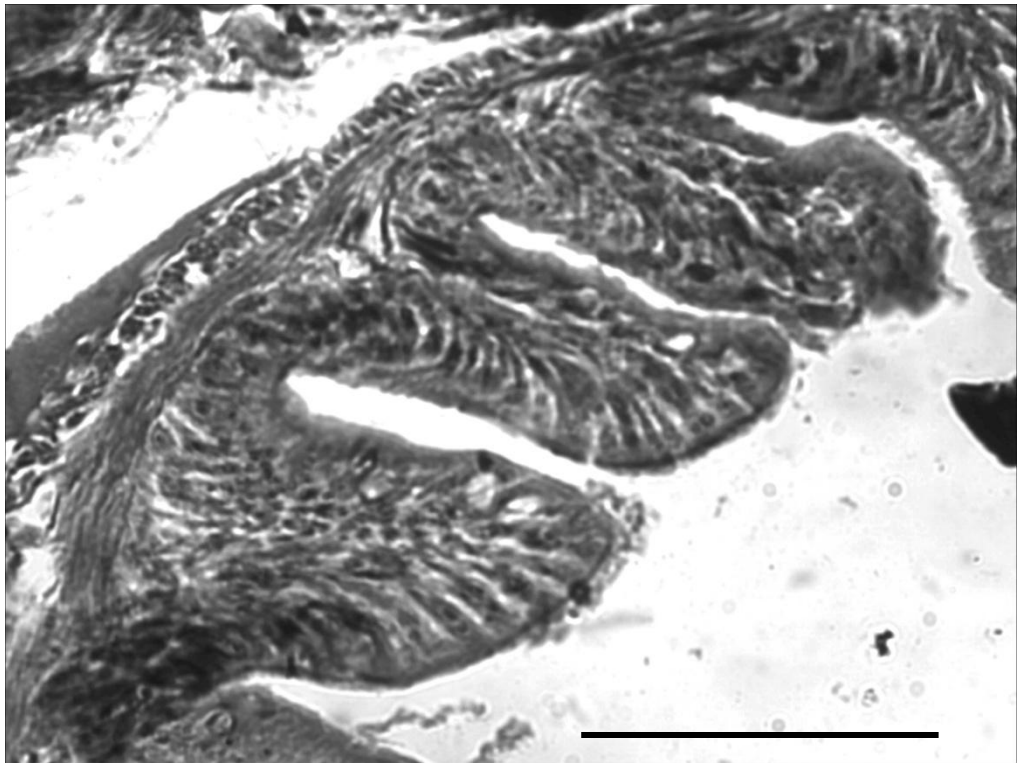


Б)

Рис. 18. Кардиальный отдел желудка предличинки осенней охотской кеты через 2 суток после вылупления (фиксация 18 декабря, 567,6 градусо-дней; 288,6 дней биологического возраста). Видны желудочные железы (А) и складки желудочного эпителия, у отдельных особей доходящие до центра желудка (Б).

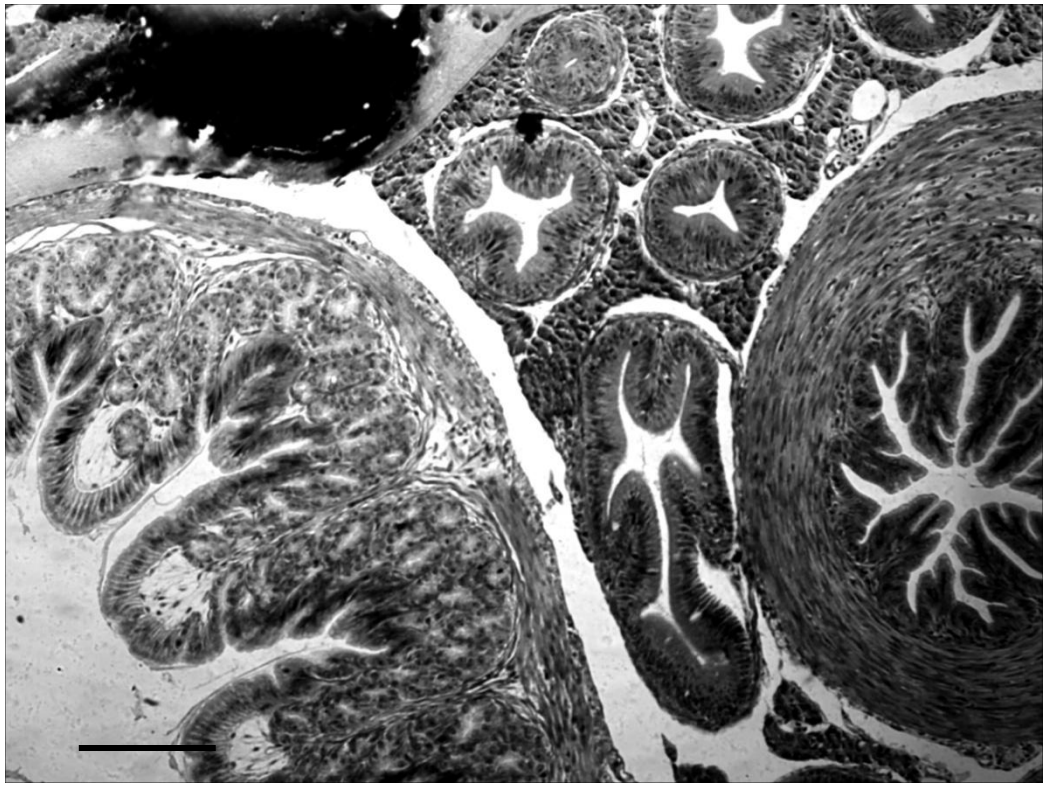


А)

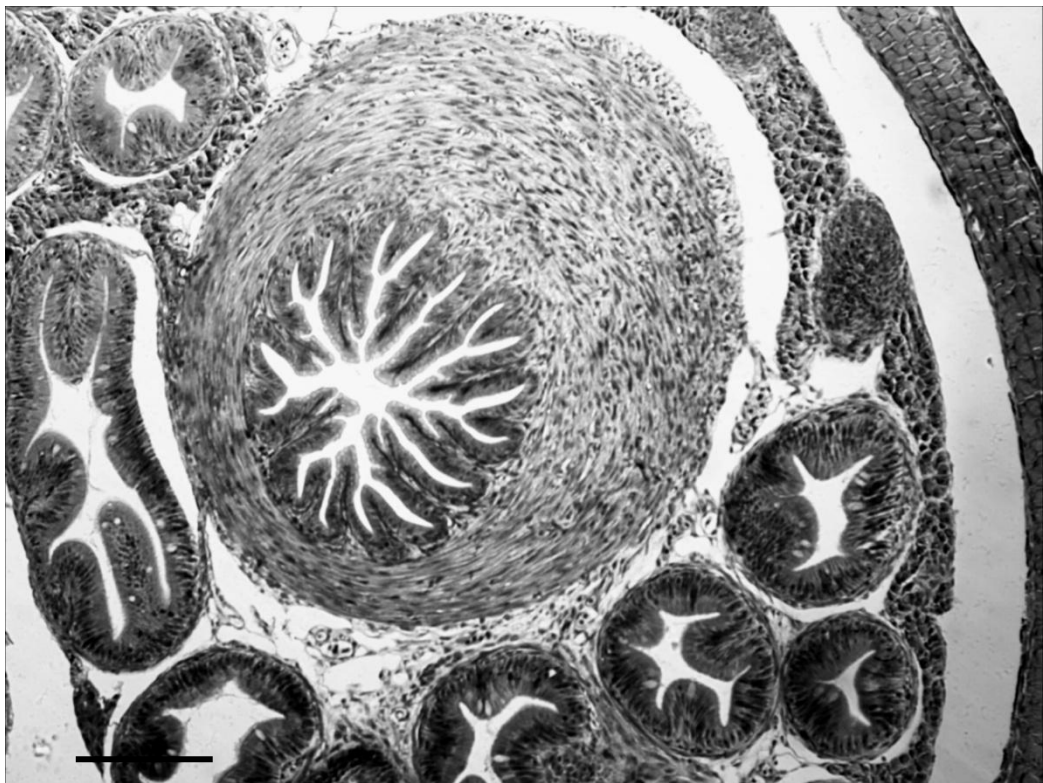


Б)

Рис. 19. Пилорический отдел желудка и «ампула» средней кишки предличинки осенней охотской кеты через 2 суток после вылупления (фиксация 18 декабря, 567,6 градусо-дней; 288,6 дней биологического возраста): видны отдельные слизевые клетки (Б) в складках кишечного эпителия. Шкала = 0,05 мм.

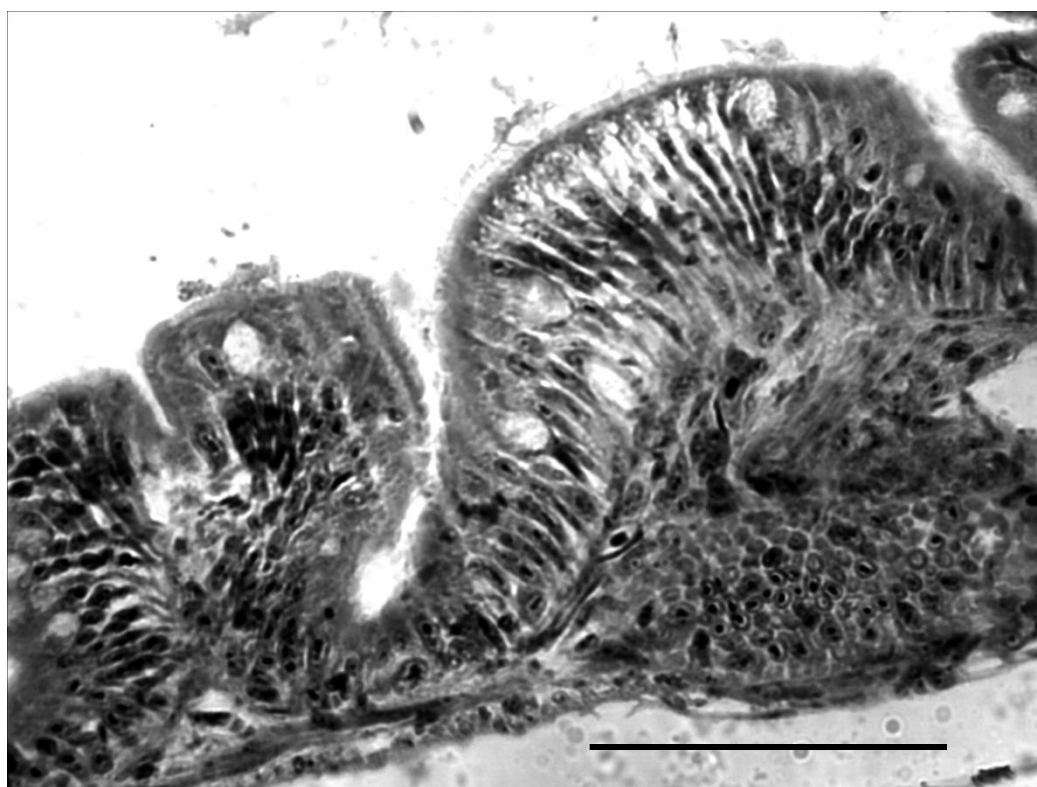


A)

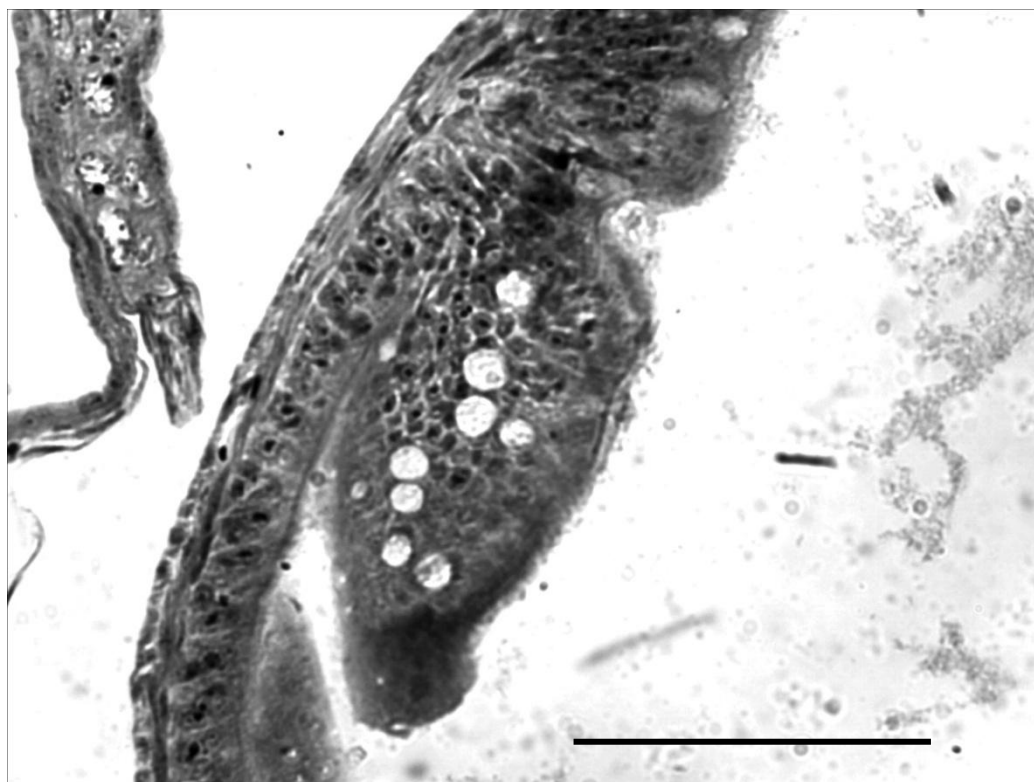


B)

Рис. 20. Фрагменты кардиального и пилорического отделов желудка, пилорические придатки, а также запас остаточного желтка молоди осенней охотской кеты через 62 суток после вылупления (фиксация 16 февраля, 987,0 градусо-дней; 498,6 дней биологического возраста). Шкала = 0,1 мм.



A)



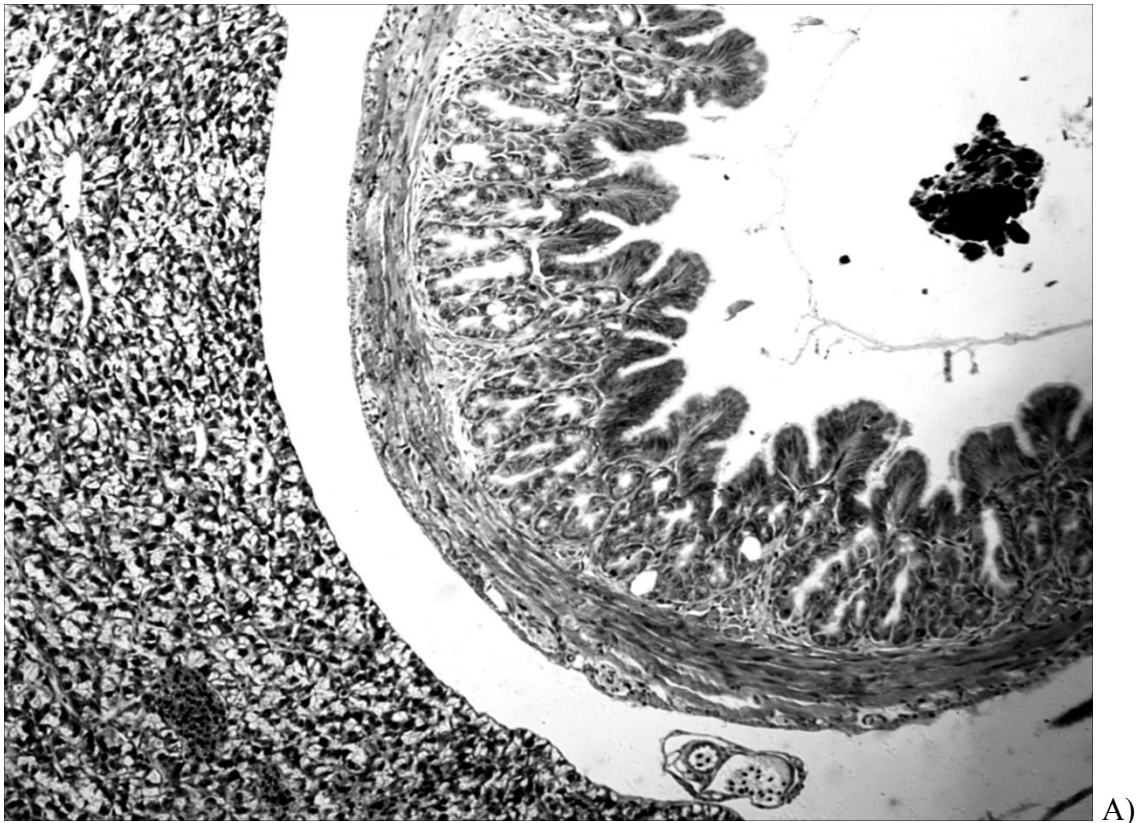
B)

Рис. 21. Слизевые клетки в среднем отделе кишечника молоди осенней охотской кеты через 62 суток после вылупления (фиксация 16 февраля, 987,0 градусо-дней; 498,6 дней биологического возраста). Шкала = 0,05 мм.

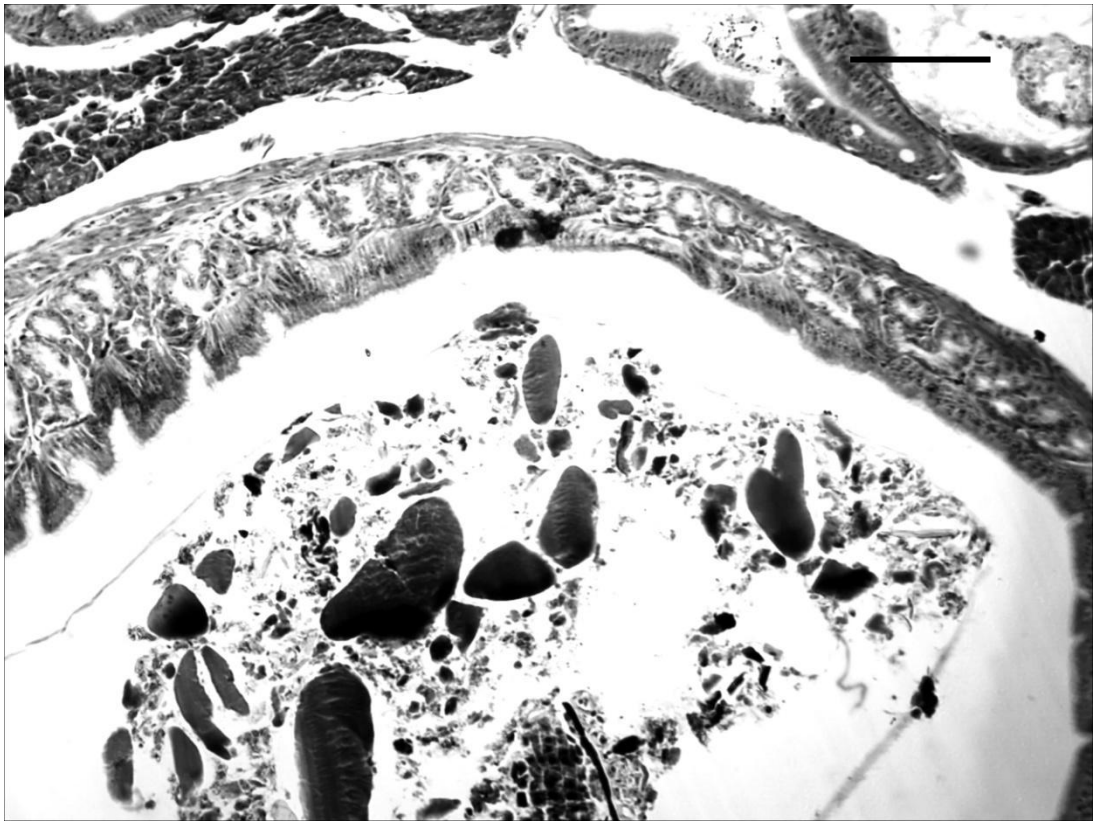
Далее, с началом кормления, изменения в различных отделах пищеварительного тракта носили исключительно количественный характер. В кардиальном отделе желудка наблюдалось усиление активности желудочных желез, которое выражалось в увеличении их просветов (рис. 22А,Б). По мере растяжения стенок желудка можно было видеть уменьшение высоты складок как в кардиальном, так и в пилорическом отделах (рис. 23). Заметно увеличилось число слизевых клеток в среднем отделе кишечника.

У предличинок летней кеты к 18 декабря все отделы пищеварительного тракта также были сформированы. В кардиальном отделе желудка присутствовали высокие складки кишечного эпителия и желудочные железы. Формировался пилорический отдел желудка и пилорические придатки. В среднем отделе кишечника присутствовали характерные для него складки эпителия (рис. 24). В последующий период эндогенного питания наблюдалась дальнейшая дифференциация всех отделов пищеварительного тракта – увеличение их размеров, развитие складчатости в желудке и кишечнике (рис. 25).

Здесь важно отметить два обстоятельства. Во-первых, сама по себе анатомическая сформированность различных отделов пищеварительного тракта еще не гарантирует возможности активно переваривать пищу. Большое значение здесь имеет биохимическая составляющая процесса пищеварения (например, активность пищеварительных ферментов). Однако по результатам микроморфологического анализа можно косвенно оценить активность процесса пищеварения - по размерам просветов желудочных желез, наличию и числу слизевых клеток в глотке, эпителии пилорических придатков и среднего отдела кишечника, высоте эпителия на внутренних складках в кишечнике и другим показателям. Во-вторых, анализируя, с одной стороны, темп роста кеты в подопытных партиях, выявленный в результате периодических фиксаций и, с другой стороны, микроморфологическое состояние различных отделов ее пищеварительного тракта, мы установили, что во всех случаях замедление или ускорение темпа роста рыб можно было объяснить, исходя из анализа препаратов.



А)



Б)

Рис. 22. Фрагменты кардиального отделов желудка молоди осенней охотской кеты, зафиксированных 19 марта (А) и 19 апреля (Б). По мере увеличения объема пищи в желудке наблюдали растяжение складок и усиление активности желудочных желез. Шкала = 0,1 мм.

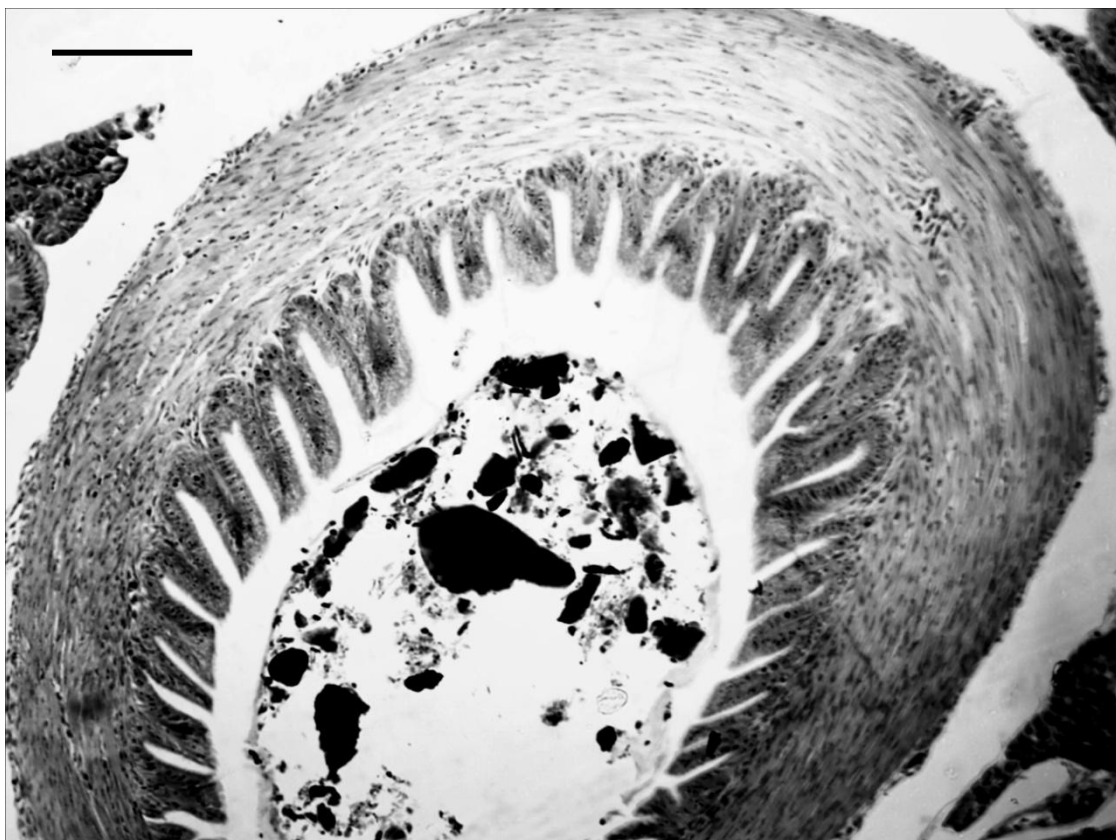


Рис. 23. Фрагменты пилорического отдела желудка охотской кеты, зафиксированной 19 марта (1184,0 градусо-дней; 598,2 дней биологического возраста). Шкала = 0,1 мм.

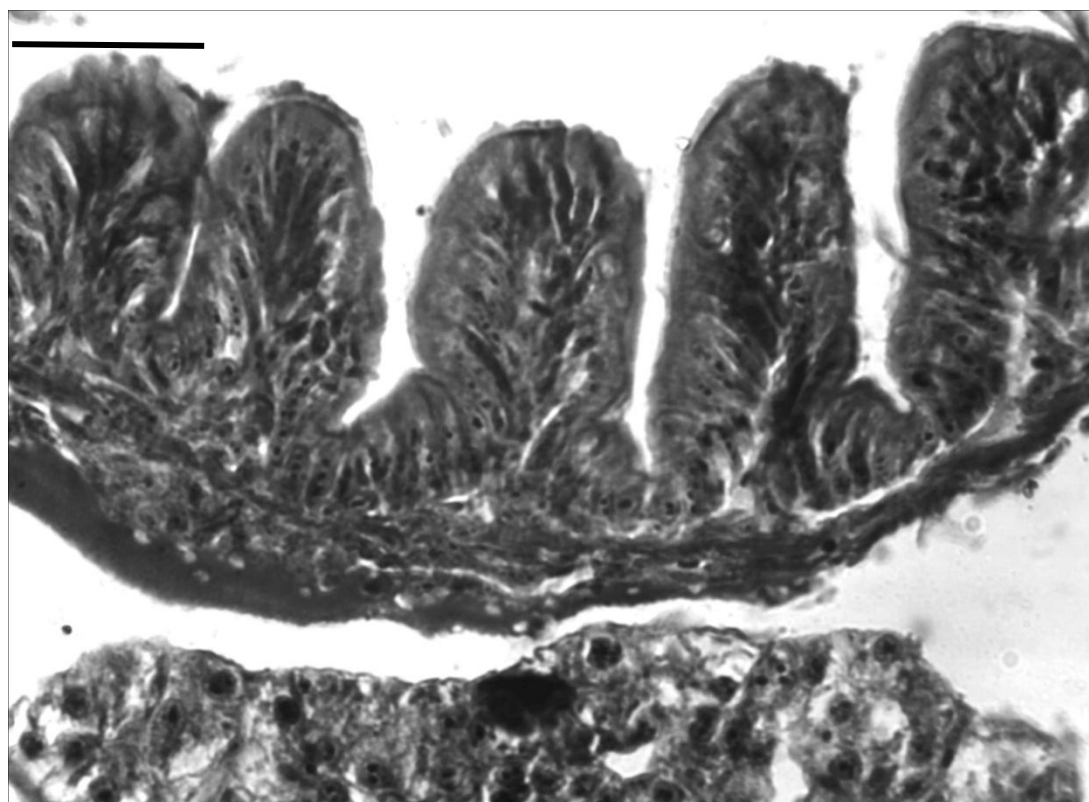
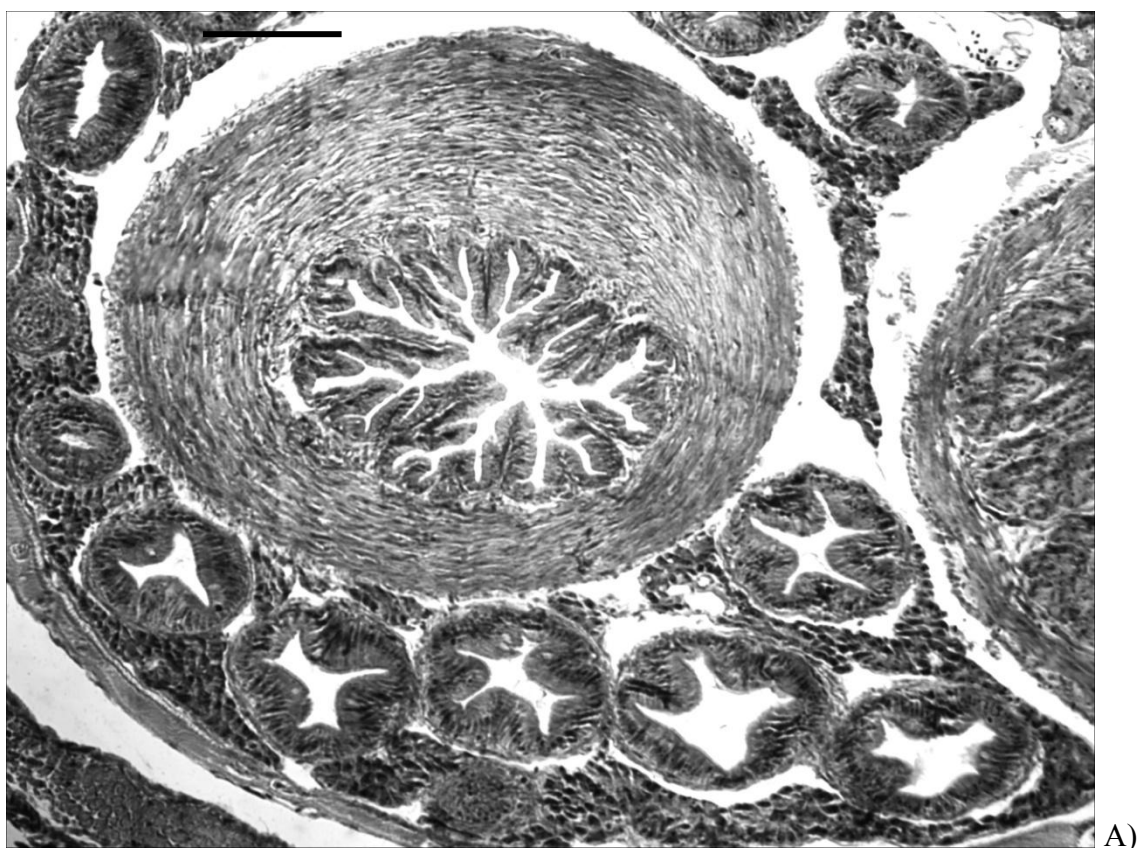


Рис. 24. Фрагмент «ампулы» средней кишки у предличинки летней кеты, зафиксированной 18 декабря, через 21 сутки после вылупления (664,3 градусо-дней; 345,8 дней биологического возраста). Шкала = 0,05 мм.



A)



Б)

Рис. 25. Фрагменты пилорического (А) и кардиального (Б) отделов желудка у предличинок летней кеты, зафиксированных 16 февраля (81 сутки после вылупления; 1083,7 градусо-дней; 555,8 дней биологического возраста). Шкала = 0,1 мм.

Это положение иллюстрирует следующий пример. К 26 февраля биологический анализ не выявил остатка желточного мешка, в связи с чем было принято решение о начале кормления. Однако при гистологическом исследовании был обнаружен значительный объем желточного мешка, трудно выявляемый визуально. В пищеварительном тракте была большая масса пищи, плохо усваиваемой организмом, о чем свидетельствовало малоактивное состояние желудочных желез и практически полное отсутствие слизевых клеток в эпителии средней кишки (рис. 26А). И действительно, в период с 16 до 26 февраля и далее до 9 марта при активном питании молоди средняя масса ее тела в среднем уменьшилась с 286 до 272 и до 264 мг соответственно (рис. 15А). Впрочем, динамика роста у осенней побединской и осенней охотской кеты была сходной, поскольку и анатомическое и, очевидно, функциональное состояние пищеварительной системы у молоди всех трех партий было практически одинаковым.

Одним из важнейших органов, ответственных за рост, является печень. Ее состояние оценивали как визуально, так и по количественным критериям. Весьма показательный критерий - число ядер гепатоцитов на единицу площади среза печени. Как правило, чем менее плотно расположены ядра, тем больше жировых включений присутствует в печени (Факторович, 1967, 1971).

При анализе состояния печени у рыб всех трех партий не было выявлено различий у личинок и молоди летней, осенней побединской и осенней охотской кеты в каждый срок фиксации, а также различий в онтогенезе в пределах каждой партии. Наглядно сходное состояние печеночной паренхимы демонстрируют срезы печени летней кеты, зафиксированных с большими промежутками – 17 января, 19 марта, 9 апреля и 19 июня (рис. 27). Они свидетельствуют о том, что процесс содержания рыб и их кормления в течение, по крайней мере, большего периода был достаточным для полноценного роста и развития.

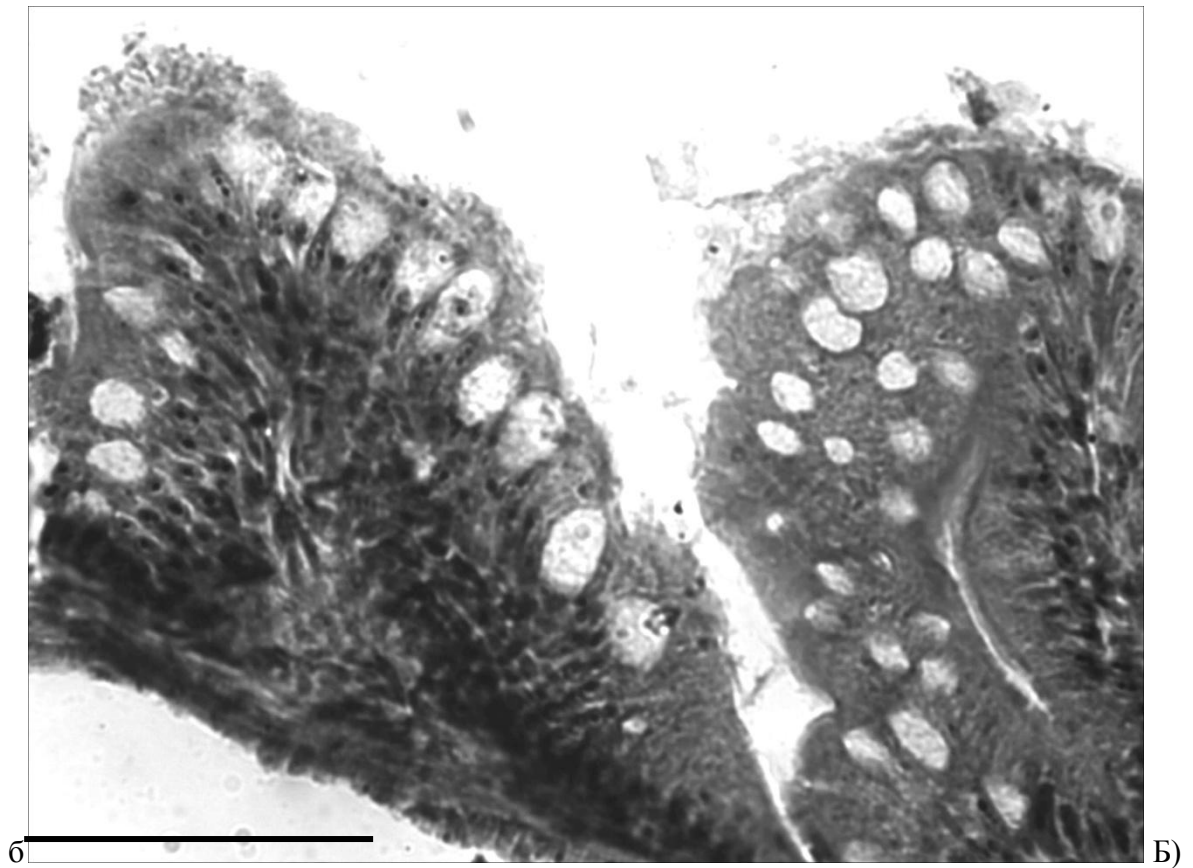
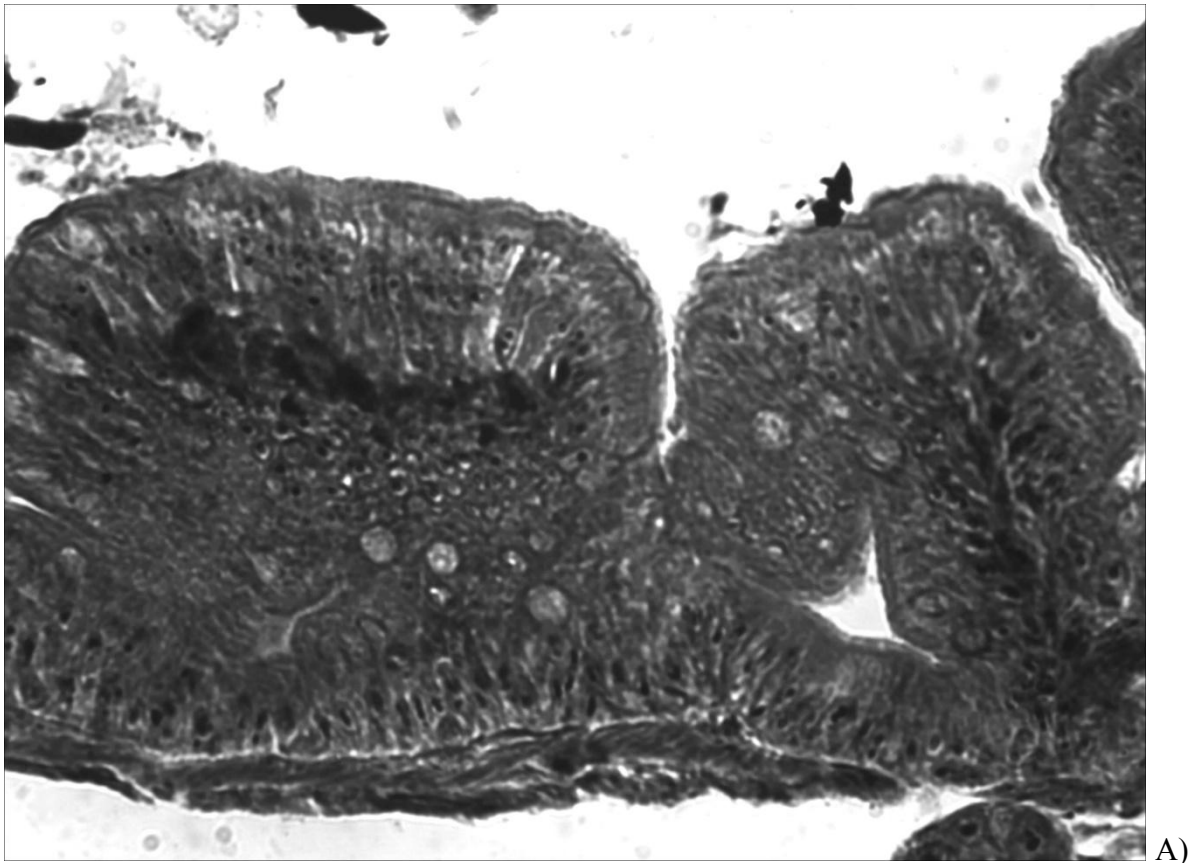


Рис. 26. Фрагменты складок в «ампуле» средней кишки молоди летней кеты, зафиксированных 26 апреля (А) и 19 марта (Б). Пищеварительная активность принципиально различная, о чем свидетельствует число и состояние слизевых клеток. Шкала = 0,1 мм.

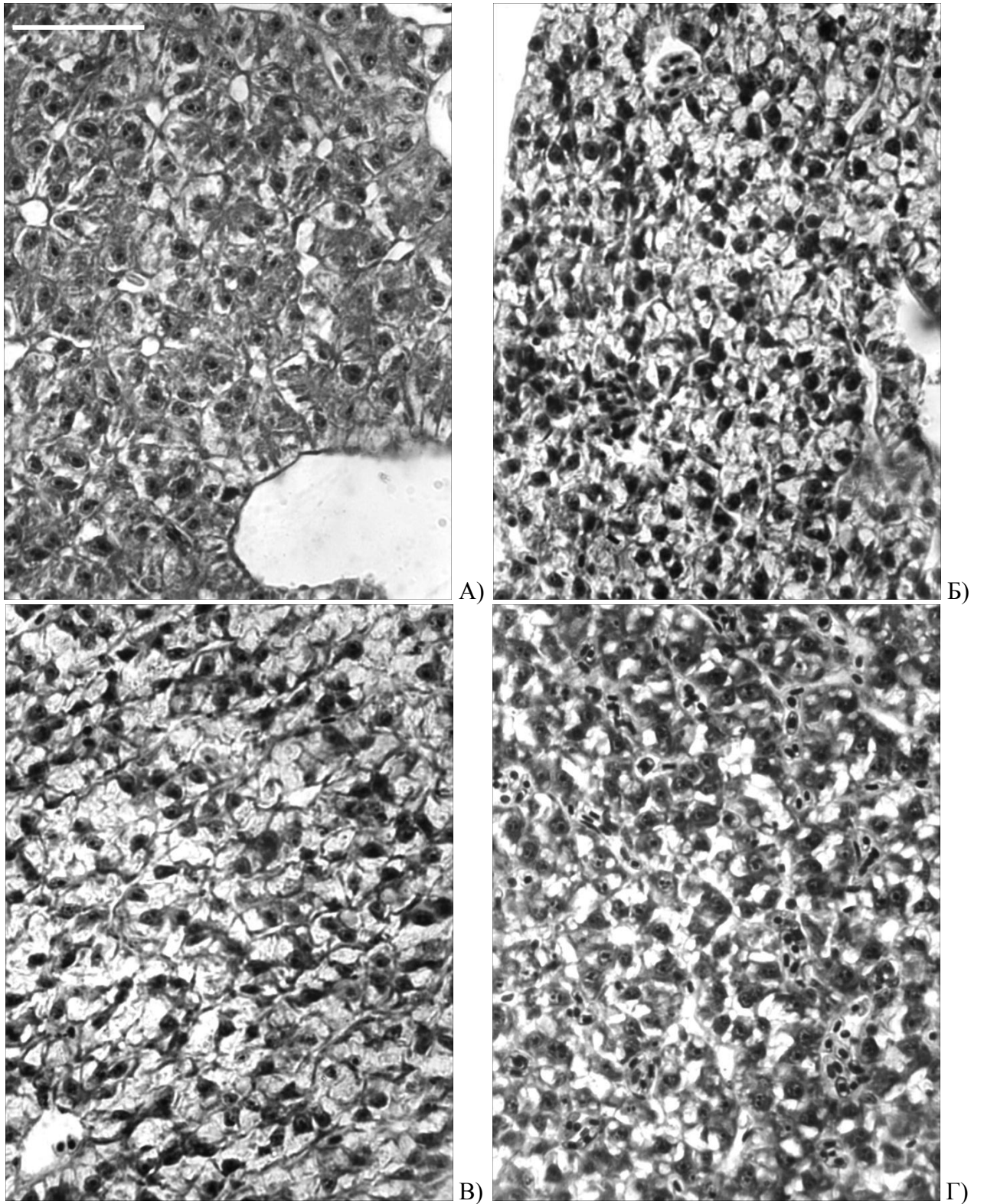


Рис. 27. Фрагменты печени личинок и молоди летней кеты, зафиксированной 17 января (А), 19 марта (Б), 9 апреля (В) и 19 июня (Г). Шкала = 0,05 мм.

Обобщая полученные данные, можно заключить, что рост и развитие кеты трех партий осуществлялись на Охотском ЛРЗ в благоприятных условиях как в период эндогенного, так и в период экзогенного питания. Даже краткий период в конце мая, когда молодь получала недостаточно корма, не оказал заметного влияния на состояние органов пищеварительной системы. В результате с возобновлением кормления темп роста молоди восстановился, а дефицит массы тела быстро восполнился.

Важно подчеркнуть, что летняя кета при выращивании в температурных условиях Охотского ЛРЗ (то есть при сравнительно высокой температуре) в темпе роста не смогла реализовать свое календарное и онтогенетическое старшинство. Все показатели микроанатомического состояния печени и различных отделов пищеварительного тракта у летней и осенней кеты были сходными.

4.6. Исследование оогенеза осенней и летней кеты при воспроизводстве на рыбоводных заводах Сахалинской области

Известно, что динамика как линейного, так и весового роста является своеобразным интегральным показателем темпов развития и функционирования как пищеварительной системы, так и других систем органов жизнеобеспечения. Невозможна ситуация, когда при высоком темпе роста у молоди рыб может быть слабо дифференцированный и функционально неактивный желудок. Единственная система органов, которая может быть асинхронизирована с темпом роста рыб – воспроизводительная, поскольку она не обеспечивает выживание конкретного организма.

Хорошо известно и показано именно на кете (Зеленников и др., 2001a), что молодь может иметь одинаковую массу тела, но принципиально различаться состоянием яичников. Исследование оогенеза лососевых рыб имеет особое значение в связи с проблемой прогноза возраста полового созревания производителей. Показано, что по состоянию ооцитов у самок семги, кумжи (Мурза, Христофоров, 1991) или нерки (Иевлева, 1982; 1985) перед выходом в море можно спрогнозировать возраст наступления полового созревания у

производителей. Чем выше доля самок с более развитыми яичниками, тем больше производителей возвратятся на нерест в более раннем возрасте, и наоборот. Приводились данные, что такая закономерность может быть характерна и для кеты (Зеленников и др., 2001а, б; Зеленников, 2012).

Приступая к исследованию оогенеза, мы в первую очередь провели анализ количественного состояния гонад и фонда половых клеток у молодежи летней, осенней охотской и осенней побединской кеты, зафиксированных непосредственно перед выпуском с завода 19 июня. Для гистологической обработки в каждой выборке сознательно были взяты рыбы всего размерного спектра (например, масса самок осенней охотской кеты варьировала в пределах 966-2456 мг). В результате большинство средних значений, за единственным исключением из-за большого варьирования данных, не различались (табл. 22). Только длина у самок летней кеты была достоверно меньше, чем у самок осенней охотской. Площадь гонад на поперечных срезах изменялась в соответствии со средним значением массы рыб. Несколько больше она была у самок осенней охотской кеты, чуть меньше - у самок осенней побединской и наименьшей - у самок летней кеты. Таким образом, и этот показатель и большинство других у самок кеты трех партий фактически не различались. У всех особей уже завершалось формирование единственной генерации ооцитов периода превителлогенеза и доля половых клеток более ранних этапов развития на срезе – гониев и ооцитов периода ранней профазы мейоза - была очень мала.

Вместе с тем один, но чрезвычайно важный количественный показатель не дает возможности сделать заключение, что темп оогенеза у молодежи кеты трех партий был одинаковым: диаметр ооцитов у летней кеты был достоверно меньше, чем у осенней охотской кеты. В связи с этим фактом возник вопрос, не определяется ли уменьшение диаметра ооцитов у летней кеты случайным набором особей в выборки для анализа.

Мы исследовали состояние половых желез у личинок и молодежи охотской и летней кеты в течение периодов выдерживания и подращивания. Так, у самок осенней охотской кеты, зафиксированных 17 января (рис. 28А), фонд половых

клеток был представлен гониями и ооцитами периода ранней профазы мейоза, преимущественно в состоянии зиготены. Качественно иное состояние выявили у рыб, зафиксированных 16 февраля. Помимо гониев и ооцитов периода ранней профазы мейоза можно было видеть ооциты начала периода превителлогенеза (рис. 28Б). Таким образом, к середине февраля ооциты вступили в период роста, то есть осуществился переход от генеративной к вегетативной фазе оогенеза. В дальнейшем, вплоть до самого выпуска молоди, наблюдался рост ооцитов и формирование их единственной генерации так, как это и характерно для моноциклических тихоокеанских лососей (Персов, 1975; Зеленников, 2003): доля гониев и мейоцитов сокращалась, а ооцитов периода превителлогенеза, напротив, увеличивалась (рис. 29).

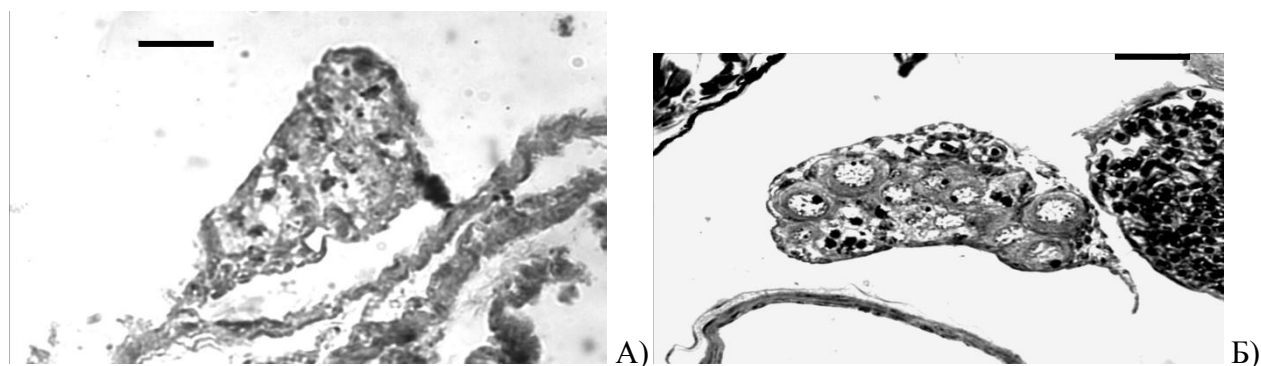


Рис. 28. Состояние яичников у самок осенней охотской кеты, зафиксированных 17 января (А) и 16 февраля (Б). На рисунках видны ооциты в состоянии зиготены и начала периода превителлогенеза. Шкала = 0,05 мм.

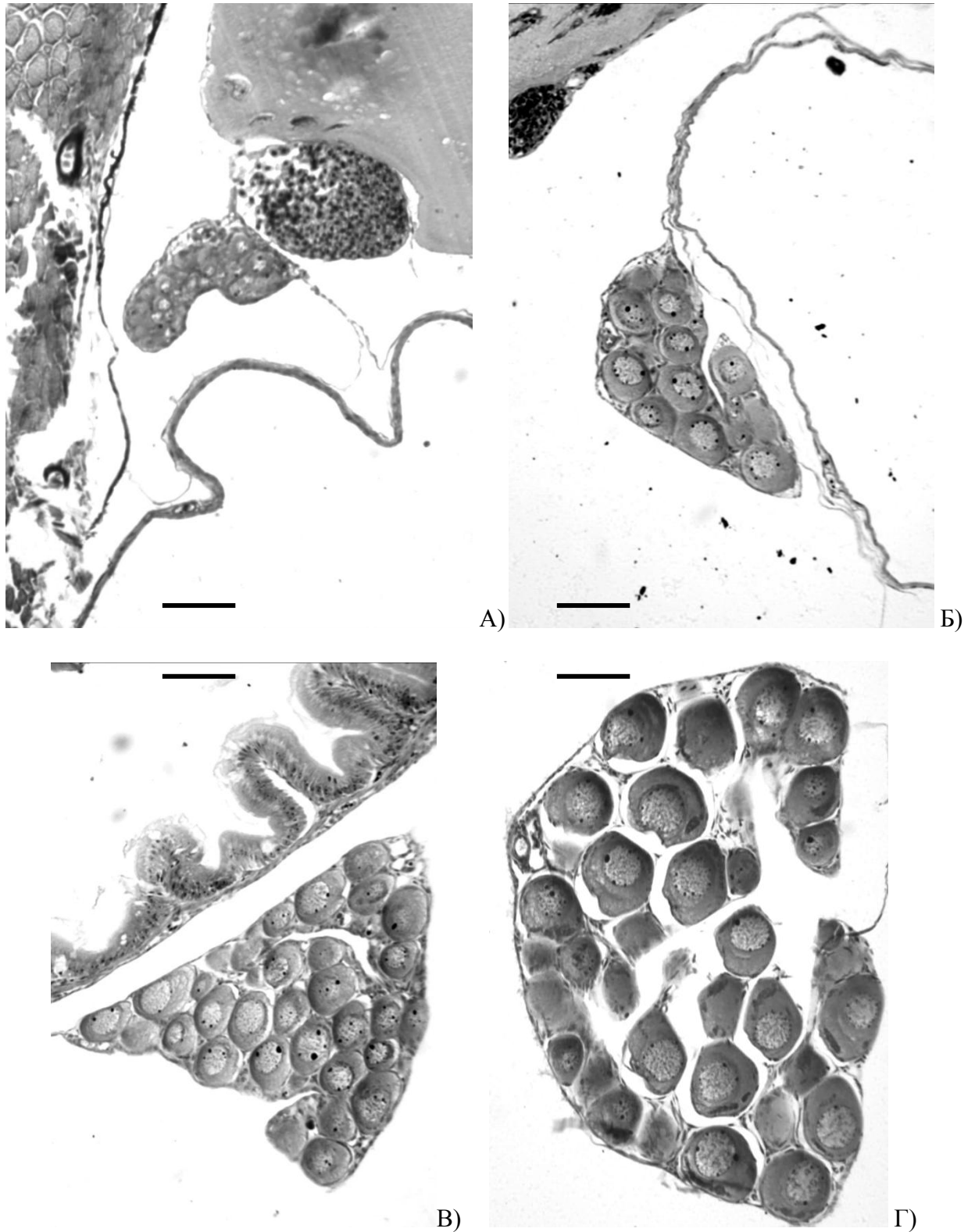


Рис. 29. Состояние яичников у самок осенней охотской кеты, зафиксированных на Охотском ЛРЗ 16 февраля (А), 19 марта (Б), 19 апреля (В) и 19 мая (Г). На фотографиях поперечных срезов яичников, выполненных при одном увеличении, можно видеть постепенное увеличение объема гонад и диаметра ооцитов. Шкала = 0,1 мм.

У самок летней кеты первые ооциты периода превителлогенеза были также обнаружены при обработке фиксации от 16 февраля. При сравнении дальнейшего темпа оогенеза у летней и осенней кеты было установлено, что диаметр ооцитов в среднем мог быть больше у самок то одной, то другой расы. Так, 16 февраля диаметр ооцитов летней кеты был на 58,7% больше, чем у самок осенней охотской кеты; 19 марта – уже на 7,9% меньше; 19 апреля – на 21,3% больше, а 19 мая – на 10,7% меньше. Подобная динамика не позволяет судить о том, ооциты у самок какой партии росли быстрее, и дает лишь возможность заключить, что у самок летней кеты половые железы росли и развивались не быстрее, чем у самок собственной осенней охотской кеты. Таким образом, как и в случае с динамикой роста, летняя кета при выращивании на Охотском ЛРЗ не получила какого-либо преимущества старшинства.

Помимо Охотского ЛРЗ, летнюю кету выращивали также на Побединском и Анивском ЛРЗ. Температурный режим при ее содержании на всех трех заводах принципиально различался. Охотский ЛРЗ является самым тепловодным: температура воды варьировала в диапазоне от 5,9 до 8,7°C в течение всего рыбоводного цикла 2012-2013 гг. за счет использования в технологическом процессе исключительно грунтовых вод (рис. 30). Менее тепловодным является Побединский ЛРЗ, практикующий смешанное водоснабжение - использование как поверхностных, так и грунтовых водоисточников: температура воды зимой не опускалась ниже 1,5°C, но в теплые месяцы не поднималась выше 7°C.

Следует подчеркнуть, что темпы развития воспроизводительной системы в целом и половых желез в частности тесно связаны с температурой воды, в том числе с таким неоднозначным показателем, как сумма градусо-дней (Лукина и др., 1988; Зеленников, 2001а, в).

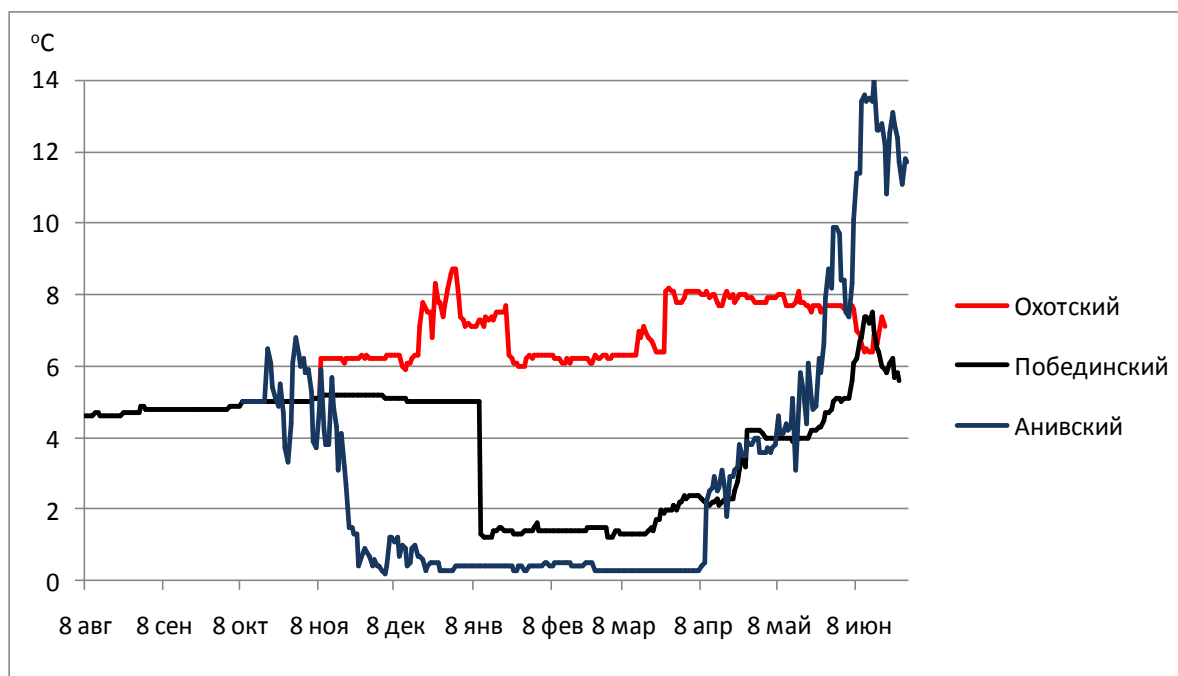


Рис. 30. Температуры воды при содержании летней кеты на Охотском, Побединском и Анивском ЛРЗ в сезоне 2012-2013 гг.

На Охотском ЛРЗ к концу эксперимента как осенняя, так и летняя кета имели несоизмеримо более развитые гонады, чем на Побединском и Анивском ЛРЗ. Особенно показательны эти данные для летней кеты. При сходной массе тела у летней кеты на Охотском и Анивском ЛРЗ уже практически завершилось формирование единственной генерации ооцитов периода превителлогенеза: как их число в среднем на срез, так и их доля были сходными. Однако у первых были в два раза крупнее гонады и на 28,5% крупнее ооциты (табл. 22). Наглядно эти различия можно видеть на микрофотографиях, выполненных на одном увеличении (рис. 31).

Несколько более неожиданными оказались данные сравнения летней кеты на Анивском и Побединском ЛРЗ. На первом из них молодь набрала на 135 градусо-дней (и 18,3 дней биологического возраста) меньше, но при этом имела несопоставимо более развитые гонады. Их площадь на поперечных срезах была в два раза, а диаметр ооцитов на 36,8% больше, чем у молоди летней кеты на Побединском ЛРЗ (табл. 22). При анализе этих данных нужно учитывать, что сравнительно сходная сумма градусо-дней, набранная молодь на Анивском и Побединском ЛРЗ, была обеспечена принципиально разными температурными

режимами. Значительно большую долю градусо-дней молодь кеты на Анивском ЛРЗ набрала на завершающем этапе в мае-июне, когда температура воды повысилась с 6 до 14°C (рис. 30). Вероятно, именно в этот период у летней кеты могло ускориться развитие половых желез.

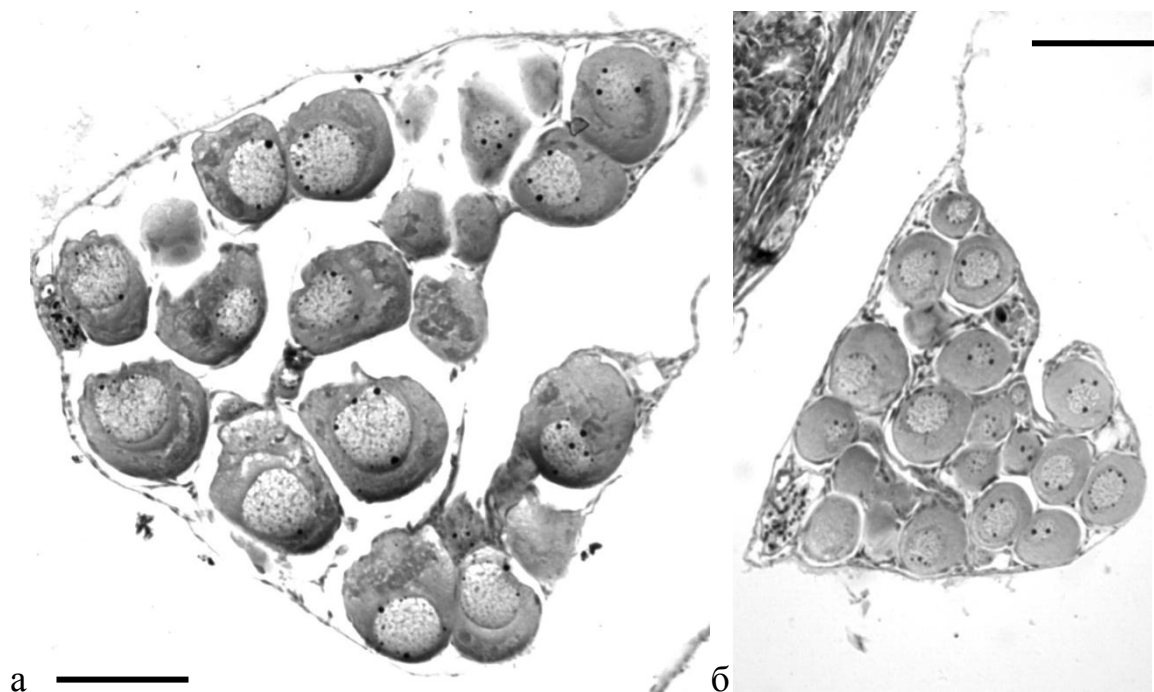


Рис. 31. Состояние яичников у самок летней кеты к моменту выпуска на Охотском (а) и Анивском (б) ЛРЗ при одинаковом увеличении. Шкала = 0,1 мм.

Таким образом, полученные данные еще раз подтвердили описанный ранее факт, что рыбоводные заводы Сахалинской области ввиду различных температурных режимов выпускают молодь с весьма неодинаковым состоянием гонад (Зеленников и др., 2001а). Однако нас, в первую очередь, интересовало состояние яичников у самок кеты в пределах каждого завода, что позволяло сравнить их развитие у кеты летней и осенней рас при одинаковом режиме температур.

В отличие от Охотского, на Побединском ЛРЗ у летней кеты при одинаковой массе тела были достоверно крупнее ооциты и была значительно больше доля ооцитов периода превителлогенеза (табл. 22). Но особенно выразительно различалась молодь кеты летней и осенней рас на самом холодноводном

Анивском ЛРЗ: у летней кеты гонады были также в два раза крупнее, и значительно крупнее ооциты, чем у молоди осенней кеты. При этом у первых формирование фонда ооцитов фактически завершилось, тогда как у вторых в яичниках присутствовала значительная доля половых клеток более ранних этапов развития. Таким образом, в отличие от Охотского ЛРЗ, на Побединском и особенно Анивском ЛРЗ у молоди летней кеты яичники имели более высокий уровень развития, чем у молоди осенней кеты.

Таблица 22. Состояние яичников у экспериментальной молоди кеты перед выпуском в 2013 году

Раса/ завод	Сумма градусо- дней	Дней биологи- ческого возраста	Масса рыб, мг	Длина рыб, мм L	Площадь поперечных срезов гонад мм ² *10 ⁻³	Число ПВ ¹ на один срез	Число на 1 срез, %		Диаметр ооцитов, мкм
							Гонии, РПМ	ПВ	
<u>Охотский</u> <u>ЛРЗ:</u> осенняя охотская	1880,1	947,7	1591,6 ±137,8 966-2456 CV=27,4%	59,1 ±1,6 50,0-65,5 CV=8,4%	70,0 ±7,0 41,8-106,0 CV=28,1%	12,6 ±1,0 7,0-18,3 CV=25,5%	0,87	99,1 ±0,4 96,9-100,0 CV=1,4%	96,1 ±2,6 83,3-105,8 CV=8,6%
осенняя побединская	1888,9	955,1	1304 ±109,9 640-1832 CV=26,7%	55,3 ±1,7 43-62 CV=9,5%	66,9 ±8,3 39,5-108,5 CV=39,7%	12,0 ±0,7 9,5-18,5 CV=19,1%	0,64	97,4 ±1,2 91,1-100,0 CV=3,7%	93,2 ±2,9 79,4-108,1 CV=10,0%
летняя	1982,8	1004,9	1246,6 ±91,5 826-1738 CV=22,0%	53,6 ±1,5 47-62 CV=8,4%	61,6 ±6,1 37-89 CV=29,5%	12,0 ±0,9 9,3-16,5 CV=21,3%	0,11	99,4 ±0,6 94,2-100,0 CV=1,9%	86,1 ±2,8 73,8-101,5 CV=9,6%
осенняя Анивский	1053,2	662,9	685,1 ±37,8 575-862 CV=14,6%	46,0 ±0,8 44-50 CV=4,9%	17,2 ±1,4 13,5-22,5 CV=21,1%	9,8 ±0,5 8,0-11,3 CV=13,3%	31,80	68,2 ±7,7 30,0-87,5 CV=29,9%	57,2 ±1,8 48,2-62,8 CV=8,2%
летняя Анивский	1116,8	693,4	1125,3 ±31,5 930-1256 CV=8,4%	52,4 ±0,5 49-54 CV=3,0%	33,9 ±4,1 20,0-59,5 CV=36,3%	13,4 ±1,3 8,5-20,7 CV=28,1%	4,10	95,9 ±2,0 81,1-100,0 CV=6,1%	67,0 ±2,3 54,6-76,9 CV=10,3%
осенняя Побединский	1149,1	656,1	774,8 ±29,5 668-924 CV=11,4%	44,8 ±0,5 43-48 CV=3,4%	11,7 ±1,8 2,5-19,8 CV=46,9%	10,4 ±1,6 3,2-17,3 CV=45,4%	48,46	51,5 ±6,4 28,4-87,5 CV=37,5%	43,1 ±2,9 37,3-53,0 CV=20,3%
летняя Побединский	1238,6	709,0	759,5 ±33,4 602-906 CV=13,9%	43,8 ±0,6 41-47 CV=4,6%	15,2 ±2,5 9,5-20,3 CV=23,8%	10,1 ±1,1 6,2-12,8 CV=34,3%	28,71	71,3 ±4,9 45,3-92,0 CV=27,8%	49,0 ±2,1 36,1-58,6 CV=13,3%

Примечание: 1) в каждой ячейке сверху вниз: среднее значение, пределы колебаний, коэффициент вариации;

2) РПМ - ооциты периода ранней профазы мейоза;

3) ПВ - ооциты периода превителлогенеза.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Размерно-массовые характеристики летней и осенней кеты р. Поронай

Литературные данные и архивные данные ФГБУ "Сахалинрыбвод" по размерно-массовым характеристикам летней и осенней кеты р. Поронай приведены в таблице 23А,Б.

При сопоставлении приведенных данных с собственными данными по размерно-массовым показателям кеты обеих рас (табл. 11 гл. 3) выявлены следующие различия:

1) преобладание средней длины АС летней кеты (оба пола) согласно среднемноголетним данным Смирныховской ихтиологической службы (табл. 23А) приблизительно на 2 см по сравнению с собственными данными (табл. 11 гл. 3), осенней - на 1 см (табл. 23Б) по сравнению с собственными данными;

2) преобладание средней длины АС осенней кеты (оба пола) согласно среднемноголетним данным Поронайской КНС (табл. 23Б) на 3,5 см по сравнению с собственными данными (табл. 11 гл. 3).

Проанализировать причины этих различий затруднительно ввиду того, что имеющиеся архивные материалы не содержат первичных данных биологических анализов, а включают лишь усредненные значения.

Таблица 23. Размерно-массовые характеристики и АИП летней (А) и осенней (Б) кеты реки Поронай

Источник данных	Место сбора данных	Период наблюдений, гг.	Ср. масса тела, кг			Длина АС, см			АИП, шт. икринок
			самки	самцы	оба пола	самки	самцы	оба пола	
<i>Л и т е р а т у р н ы е д а н н ы е</i>									
Двинин, 1949	залив Терпения	<i>Нет данных</i>	3,32	3,97	3,58	61,62	64,77	62,49	<i>нет данных</i>
Двинин, 1952	залив Терпения		<i>нет данных</i>						62,5
"Материалы...", 1978	Побединский ЛРЗ	1976 г.	2,91	3,67	3,24	64,0±0,40	68,65±0,69	66,0±0,44	2779
Гриценко, 2002	<i>нет данных</i>		<u>2,64-3,20</u> 2,84	<u>2,82-3,90</u> 3,34	<i>нет данных</i>	<u>56,5-62,0</u> 59,6	<u>58,4-66,7</u> 62,9	<i>нет данных</i>	<u>2420-3340</u> 2710
<i>Архивные данные ФГБУ "Сахалинрыбвод"</i>									
Год. отчеты Поронайской КНС	Устье реки Поронай	3 года (1974, 1978, 1980)	<u>2,67-3,11</u> 2,84	<u>3,34-3,61</u> 3,43	<u>3,01-3,36</u> 3,18	<u>56,5-61,5</u> 59,4	<u>62,9-66,7</u> 64,9	<u>61,6-64,2</u> 62,5	<u>2420-3019</u> 2786
Год. отчеты Смирныховской КНС, НИС	Река Поронай у дер. Абрамовка (226 км от устья)	15 лет (1988, 1990-93; 1996; 1998 - 2006)	<u>2,37-3,69</u> 2,91	<u>2,89-4,27</u> 3,68	<u>2,73-3,94</u> 3,32	<u>57,6-66,3</u> 63,0	<u>61,9-70,3</u> 67,2	<u>61,2-68,3</u> 65,2	<u>2117-3281</u> 2756
Год. отчеты Смирныховского ИРМВБР и СО		5 лет (2007-2011)	<u>2,12-3,13</u> 2,76	<u>3,08-3,82</u> 3,39	<u>2,78-3,44</u> 3,09	<u>60,5-63,2</u> 62,04	<u>64,7-66,5</u> 65,7	<u>63,-5-64,5</u> 63,9	<u>2562-2897</u> 2559
Год. отчеты Смирныховского отдела ихтиологии		3 года (2012-2014)	<u>2,05-3,01</u> 2,45	<u>3,17-4,00</u> 3,47	<u>2,63-3,50</u> 2,97	<u>59,8-66,0</u> 62,6	<u>64,8-69,5</u> 67,8	<u>62,4-67,5</u> 65,2	<u>2090-2904</u> 2370

Примечание: В числителе - пределы колебаний, в знаменателе - средние величины за описываемый период

(Б)

Источник данных	Место сбора данных	Период наблюдений, гг.	Ср. масса тела, кг			Длина АС, см			АИП, шт. икринок
			самки	самцы	оба пола	самки	самцы	оба пола	
<i>Литературные данные</i>									
Иванков, 1972	Р. Буюкликка, приток		3,75	4,22	3,95	68,44±0,19	71,08±0,31	70,0±0,25	3180
Гриценко, 2002	<i>нет данных</i>		<u>2,37-3,44</u> 3,02	<u>3,05-4,02</u> 3,74	<i>нет данных</i>	<u>59,8-68,2</u> 64,1	<u>62,2-69,3</u> 67,0	<i>нет данных</i>	<u>2580-3980</u> 3220
<i>Архивные данные ФГБУ "Сахалинрыбвод"</i>									
Год. отчеты Поронайской КНС	Устье реки Поронай	4 года (1975-1976, 1979-1980)	<u>2,54-3,55</u> 3,00	<u>3,46-4,02</u> 3,87	<u>3,17-3,89</u> 3,51	<u>62-68,2</u> 64,3	<u>66,7-68,9</u> 67,9	<u>63,9-68,7</u> 66,0	<u>2580-3978</u> 3279
Год. отчеты Смирныховской КНС, НИС	Река Поронай у дер. Абрамовка (226 км от устья)	15 лет (1988;1990-1993; 1996; 1998-2006)	<u>2,73-3,69</u> 2,90	<u>2,88-4,27</u> 3,68	<u>2,73-3,94</u> 3,32	<u>57,6-66,3</u> 63,03	<u>61,9-70,3</u> 67,23	<u>62,1-68,3</u> 65,24	<u>2117-3281</u> 2756
Год. отчеты Смирныховского ИРМВБР и СО		5 лет (2007-2011)	<u>2,12-3,82</u> 2,76	<u>3,08-3,82</u> 3,39	<u>2,78-3,44</u> 3,09	<u>60,5-63,2</u> 62,04	<u>64,7-66,5</u> 65,7	<u>63,5-64,5</u> 63,9	<u>2562-2897</u> 2759
Год. отчеты Смирныховского ОИ		3 года (2012-2014)	<u>2,05-3,01</u> 2,45	<u>3,17-4,00</u> 3,47	<u>2,63-3,50</u> 2,97	<u>59,8-56,0</u> 62,6	<u>64,8-65,9</u> 67,8	<u>62,4-67,5</u> 65,2	<u>2090-2904</u> 2370
Отчеты Побединского ЛРЗ за II п/г.	Р. Поронай, 160 км от устья	21 год (1989-2009)	<u>2,0-3,4</u> 2,70	<u>3,2-4,3</u> 3,56	<u>2,6-3,7</u> 3,11	<u>58,9-65,4</u> 62,12	<u>63,2-72,5</u> 66,76	<u>61,05-67,9</u> 64,44	<u>2480-3178</u> 2812
Отчеты Буюкловского ЛРЗ за II п/г.	Река Буюкликка, приток	26 лет (1989-2014)	<u>2,46-3,18</u> 2,82	<u>2,33-3,79</u> 3,26	<u>2,37-3,60</u> 3,08	<u>60,0-68,9</u> 63,30	<u>62,4-72,2</u> 65,90	<u>61,8-70,9</u> 64,90	<u>2298-2945</u> 2598

Примечание: В числителе - пределы колебаний, в знаменателе - средние величины за описываемый период

Генетическая дифференциация кеты Амура и Пороная и гипотеза происхождения их сезонных рас

Факт, что между выборками осенней кеты Пороная отмечены генетические различия, а между выборками летней кеты они отсутствуют, можно объяснить следующим. Летняя кета р. Поронай имеет естественное происхождение и не была объектом массового заводского разведения. Тем не менее, совпадение ее нерестового хода с ходом горбуши в заливе Терпения приводит к ее систематическому перелову, что может способствовать ее генетическому обеднению. Уровень генетической дифференциации осенней кеты Пороная несколько занижен, так как в работе проанализированы выборки только заводской рыб: доля осенней кеты естественного происхождения в р. Поронай невелика из-за сильного антропогенного давления.

Генетические различия между исследованными группировками кеты имеют несколько важных особенностей. Во-первых, величины генетической дифференциации θ_P практически одинаковы для всех четырёх межбассейновых сравнений (табл. 17А главы 3). Во-вторых, имеются значительные внутрибассейновые генетические различия между кетой летней и осенней рас, сильнее выраженные у амурской кеты ($\theta_P=3,20\%$) по сравнению с поронайской ($\theta_P=1,07\%$). Кроме того, генетическая дифференциация между выборками в пределах каждой расы также выше у кеты Амура (табл. 17Б главы 3).

Эти данные можно интерпретировать следующим образом: *современные сезонные расы кеты Амура и Пороная возникли после распада Палеоамура, причём процесс дивергенции сезонных рас в Амуре начался раньше и потому привёл к их большим отличиям друг от друга по сравнению с расами поронайской кеты.*

Если предположить, что в бассейне Палеоамура сезонные расы кеты существовали ещё до его распада (гипотетические генетические различия между расами кеты Палеоамура обозначим θ_{P0}), то летняя раса Палеоамура должна была стать родоначальницей современных летних рас Амура и Пороная, а его осенняя раса - современных осенних рас этих рек. В этом случае между разделившимися

одноимёнными расами кеты Амура и Пороная возникли бы генетические различия по микросателлитным маркерам вследствие репродуктивной изоляции и длительного случайного дрейфа. Эти различия, будучи в момент разделения равными 0, к настоящему моменту достигли бы некой величины θ_{P1} . При этом различия между разноимёнными расами кеты Амура и Пороная (которые, согласно предположению, равнялись θ_{P0} перед разделением Амура и Пороная) также стали бы увеличиваться с той же скоростью из-за генетического дрейфа и достигли величины порядка $\theta_{P0} + \theta_{P1}$ (то есть в настоящее время были бы больше по величине, чем ныне наблюдаемые различия между одноимёнными расами Амура и Пороная (θ_{P1})). Однако по фактическим данным этого не наблюдается: величины генетической дифференциации θ_p практически одинаковы для всех четырех межбассейновых сравнений (табл. 17А главы 3). Это означает, что θ_{P0} равно 0, то есть в эпоху распада Палеоамура сезонные расы палеоамурской кеты генетически друг от друга не отличались, представляя собой единую популяцию, и предположение, что современные сезонные расы кеты рек Амур и Пороная возникли из генетически различных палеоамурских сезонных рас, не соответствует данным по генетическим расстояниям между сезонными расами Амура и Пороная. Современные сезонные расы этих двух бассейнов рек не являются аналогами, а возникли независимо в каждой из этих рек. Причём, судя по величинам θ_p (табл. 17А главы 3), генетическая дивергенция сезонных рас и локальная дифференциация внутри рас начались раньше у кеты реки Амур (чему вероятно способствовала гораздо более диверсифицированная биотопическая структура ее бассейна) и потому достигли больших величин, чем у кеты Пороная.

Различия по морфометрическим показателям между летней и осенней кетой Пороная и сравнение с таковыми у рас кеты р. Амур

Анализ основных биологических характеристик летней и осенней кеты реки Пороная выявил отличия по размерно-массовым характеристикам производителей, показателям абсолютной индивидуальной плодовитости, средней массе икринок, выраженности нерестовых изменений и окраски мышц при заходе

в устье. Сравнение меристических признаков летней и осенней поронайской кеты выявило некоторые статистически значимые различия по числу жаберных лучей и значительные - по числу пилорических придатков.

Особо требуют объяснения наблюдаемые различия по числу пилорических придатков, так как именно по нему отмечены наибольшие различия между расами кеты в каждом из речных бассейнов (табл. 11 гл.3). Несомненно, различия по этому признаку указывают на определенные биологические различия между летней и осенней кетой, поскольку он играет важную роль в систематике лососевых рыб (Правдин, 1939, 1966; Моисеев и др., 1981; Ильмаст, 2005). А.Н. Световидовым была выявлена зависимость между числом пилорических придатков и составом пищи у рыб (Световидов, 1953). На этом основании Л.Д. Григо (1953) и Н.И. Куликова (1972) делали предположение, что различия по числу пилорических придатков указывает на неодинаковый состав пищи летней и осенней кеты реки Амур. Однако мы полагаем, что эти различия объясняются иными причинами.

Во-первых, данный признак имеет высокую генетическую детерминацию: Циммерман с соавторами (Zimmerman et al., 2005) нашли у микижи три группы локусов с высоким суммарным вкладом в вариацию числа пилорических придатков (51,3%), а Чевассус с соавторами (Chevassus et al., 1979) показали, что наследуемость этого признака у микижи предельно высока ($h^2=0,53$), при этом корреляция между средним числом пилорических придатков у родителей и потомков достигает 0,92. Во-вторых, число пилорических придатков является адаптивно важным признаком, связанным с инкубационной температурой.

Действительно, пилорические придатки у рыб, в том числе лососевых, играют важную роль в пищеварении (Buddington, Diamond, 1986; Falk et al., 2013), в них экспрессируются мРНК инсулинподобного гормона роста (Shamblott et al., 1995; Palamarchuk et al., 1997), активизируется трипсин. При этом, через регуляцию трипсина, температура воды на нерестилищах влияет на темпы роста молоди и размер взрослой особи (Jonsson, Jonsson, 2014). На примере атлантического лосося показано, что при различных инкубационных

температурах в пилорических придатках активируются генетически разные формы трипсина с разными кинетическими свойствами и с разным влиянием на усвояемость корма и темпы роста (Rungruangsak-Torrissen et al., 1998; Toyota et al., 2007). Укажем также на давние работы на радужной форели, в которых показана корреляция числа пилорических придатков и темпов роста (Bergot et al., 1981a,b) и что более низкие инкубационные температуры воды способствуют увеличению числа пилорических придатков (Chevassus et al., 1979). Отметим, что результат последней из цитированных работ объясняет, почему число пилорических придатков у осенней кеты больше чем у летней: оплодотворенная икра осенней кеты на нерестилищах с выходом грунтовых вод начинает инкубироваться при более низких температурах, чем икра летней формы на нерестилищах с подрусловым потоком.

Что касается других меристических признаков, то интересно отметить, что при значительных экологических различиях между кетой летней и осенней рас (тип нерестилищ, время нереста), различия по ним небольшие. Помимо числа пилорических придатков, у кеты р. Пороной различия отмечены только по одному признаку – числу жаберных лучей; по остальным меристическим признакам различия статистически незначимы (табл. 11 гл.3). В то же время различия между кетой сезонных рас кеты р. Амур более значительные – по трём признакам: числу жаберных тычинок и числу ветвистых лучей в обоих плавниках (более того, по числу жаберных лучей абсолютная разница между расами кеты Амура практически такая же, как у кеты Пороная, а статистическая незначимость вызвана только гораздо меньшим объёмом выборки).

Таким образом, по меристическим признакам, как и по ДНК-маркёрам, различия между расами кеты Амура более значительные, чем у поронайской кеты. Точно такая же тенденция – бóльшие различия между сезонными расами амурской кеты по сравнению с поронайской кетой – отмечены по длине и плодовитости самок (рис. 9,10 гл.3). Отмеченные более значительные морфологические различия между кетой летней и осенней рас Амура, по сравнению с кетой Пороная, можно объяснить с позиций сформулированной

выше гипотезы следующим образом: *адаптивная дивергенция сезонных рас кеты Амура началась гораздо раньше и достигла бóльших различий, чем у кеты Пороная.*

Эволюцию рас кеты в этих бассейнах можно представить в виде следующей диаграммы (рис. 28). На ней сезонные расы кеты занимают более низкий иерархический уровень, чем межбассейновое подразделение кеты.

На первый взгляд, это не соответствует глобальности фактора «русловых» и «ключевых» нерестилищ, на которых нерестятся, соответственно, летняя и осенняя расы кеты (Иванков, Иванкова, 2013). Однако противоречия здесь нет: оба типа нерестилищ совместно встречаются на большей части ареала кеты и в этом смысле фактор «тип нерестилища» глобален. В то же время адаптация к разным типам нерестилищ формируется соответственно локальным условиям среды – по-разному в разных зонально-географических районах. Согласно нашей гипотезе именно так сформировалась популяционная структура кеты бассейнов рек Амур и Поронай после распада Палеоамура (рис. 28).

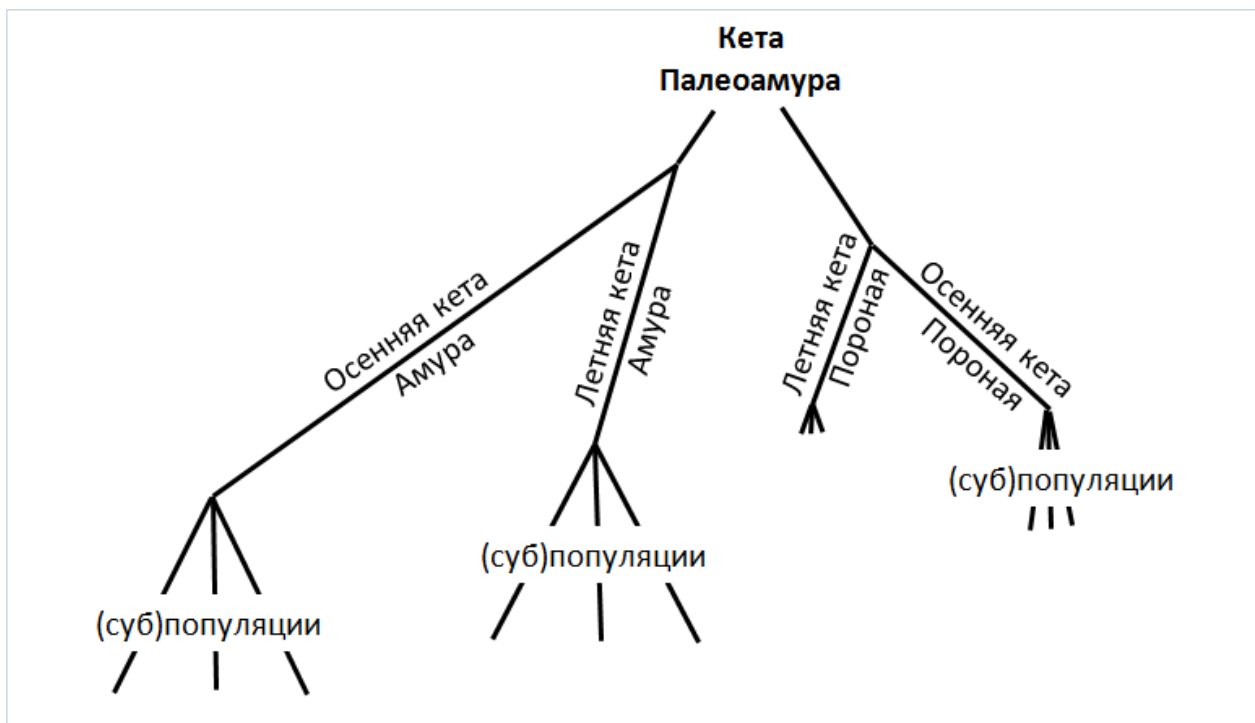


Рис. 28. Схема гипотетической эволюционной дивергенции кеты Палеоамура на современные группировки кеты бассейнов рек Амур и Поронай, их сезонные расы и локальные популяции

Как альтернативное объяснение, другим возможным фактором меньшей дивергенции рас в Поронае могла быть их гибридизация. Однако возможность совместного нереста производителей разных рас невелика (так как расы различаются не только типами используемых нерестилищ, что само по себе обеспечивает их репродуктивную изоляцию, но и временем нереста, которое генетически детерминировано у тихоокеанских лососей (McGregor et al., 1998), а естественный отбор способен нивелировать слабые межрасовые генные потоки. Тем не менее, следует продолжить исследования по адаптации кеты к различным условиям воспроизводства.

Заводское воспроизводство летней кеты

Молодь кеты в Сахалинской области воспроизводят на заводах с чрезвычайно различными условиями. Термические режимы могут быть различными как на разных заводах, так и на одном заводе в различные годы. Успешной работе рыбоводных заводов в Сахалинской области способствовали многолетние работы по разностороннему исследованию молоди. Поэтому работу с летней кетой мы проводили, постоянно сравнивая ее с хорошо изученной осенней кетой.

При сравнении развития молоди осенней и летней кеты в различных температурных условиях наиболее важными являются следующие обстоятельства. Во-первых, масса свободных эмбрионов летней кеты при вылуплении, как правило, была меньше, чем масса таковых у осенней кеты сравниваемых партий. Объяснять этот факт только хорошо известной (в том числе и для лососевых рыб) закономерностью, что развитие при более высокой температуре сокращает период эмбрионального развития, но приводит к вылуплению более мелких особей (Новиков, 2000) в данном случае будет не совсем корректным, так как на примере Ясноморского ЛРЗ отчетливо видно, что нерест летом не обязательно приводит к эмбриональному развитию при более высокой температуре. Во-вторых, на сравнительно «тепловодных» заводах – Побединском и Охотском - прирост массы тела, как в период от вылупления до

выпуска, так и в период от начала кормления до выпуска у молоди собственной осенней кеты почти во всех случаях был выше, чем у молоди кеты летней расы. Напротив, на сравнительно «холодноводных» заводах – Урожайном, Анивском и Ясноморском - прирост массы тела во всех случаях был выше уже у летней кеты. В результате средняя масса летней кеты при выпуске первыми заводами всегда была меньше, а при выпуске вторыми заводами - всегда больше, чем масса осенней кеты.

Было установлено, что при одинаковом температурном режиме на Охотском ЛРЗ темп развития различных отделов пищеварительного тракта у молоди летней кеты был таким же, как и у молоди кеты осенней расы, и к моменту перехода на внешнее питание пищеварительный тракт был полностью сформирован и готов к выполнению своих функций у обеих форм кеты. На Побединском и Анивском ЛРЗ темп развития пищеварительного тракта в раннем онтогенезе кеты не изучали, однако по всем изученным критериям летняя кета превосходила осеннюю кету. Таким образом, на всех трех заводах по совокупности всех выявленных фактов летняя кета либо не уступала, либо превосходила осеннюю кету. Это обстоятельство дает основание считать, что в виде кеты летней расы также вырастили полноценную молодь. В этой связи возникает закономерный вопрос: какой из трех температурных режимов, согласно полученных данных, наиболее подходит для выращивания летней кеты?

Очевидно, что режим Охотского ЛРЗ подходит летней кете в наименьшей степени: в каждый срок наблюдений летняя кета не уступала осенней только благодаря своему календарному и онтогенетическому старшинству. На Побединском ЛРЗ проявилось превосходство летней и осенней кеты по ряду репродуктивных показателей, однако масса кеты двух рас была сходной. И, наконец, на Анивском ЛРЗ как масса тела, так и все репродуктивные показатели у кеты летней и осенней рас были принципиально различными, с ярко выраженным преобладанием по темпам роста и развития кеты летней расы. Соответственно, можно заключить, что именно условия Анивского ЛРЗ являются наиболее подходящими для содержания летней кеты, как максимально приближенные к

естественным для нее условиям в природной среде. Данное заключение, тем не менее, не исключает возможности выращивания летней кеты в условиях более тепловодных ЛРЗ.

Полученные данные позволяют сделать два вывода:

1) на всех заводах при весьма различных режимах можно вырастить полноценную молодь летней кеты, которая по внешнему облику и динамике роста фактически не будет уступать молоди осенней кеты;

2) температурный режим на сравнительно «холодноводных» заводах более подходит для выращивания летней кеты. При таких условиях молодь этой формы сахалинской кеты не только не уступает по различным рыбоводным параметрам молоди осенней расы, но и по ряду показателей ее превосходит. При этом данные, полученные при выращивании летней кеты генерации 2014 года на Ясноморском ЛРЗ свидетельствуют о том, что опытным путем может быть определен такой режим выращивания летней кеты, при котором и темп ее роста будет наиболее высоким, и развитие всех иных параметров обеспечит высокую выживаемость.

Грамотно организованное искусственное воспроизводство летней кеты может стать чрезвычайно перспективным направлением развития рыбоводства в Сахалинской области, позволив решить сразу несколько актуальных сегодня проблем:

- снижения численности популяции летней поронайской кеты, которая до середины XX в заливе Терпения преобладала над осенней (Двинин, 1949, 1952а,б);
- ухудшения товарных качеств производителей кеты заводского происхождения в связи с выраженностью у них нерестовых изменений;
- дефицита мест, пригодных для строительства кетовых рыбоводных заводов, так как искусственное воспроизводство осенней кеты подразумевает использование в технологическом процессе грунтовых вод;

- неполного использования производственных площадей горбушевых ЛРЗ в случае нехватки производителей горбуши для закладки икры на инкубацию (замена горбуши летней кетой не требует реконструкции заводов и изыскания источников грунтовых вод).

Искусственное воспроизводство летней кеты наряду с осенней может способствовать увеличению срока кетовой путины на два месяца и ее реакклиматизации в районах, где она встречалась ранее (Берг, 1932; Двинин, 1952б).

Для налаживания процесса искусственного воспроизводства летней поронайской кеты необходимо снижение на нее промысловой нагрузки. Так как летняя кета не является самостоятельным видом, мер по ее охране не предпринимается. Из-за совпадения сроков нерестового хода горбуши и летней кеты в заливе Терпения последняя продолжает оставаться объектом промысла и вылавливается в качестве "прилова" к горбуше. В случае ограничения вылова летней кеты часть производителей можно будет использовать для закладки икры на инкубацию на Побединском и Буюкловском ЛРЗ (бассейн реки Поронай), а затем перевозить оплодотворенную икру на стадии пигментации глаз эмбрионов на другие рыбноводные предприятия Сахалинской области.

ВЫВОДЫ

1. Летняя и осенняя кета реки Поронай отличаются друг от друга по различным морфофизиологическим показателям: размерно-массовые характеристикам, показателям абсолютной индивидуальной плодовитости, средней массе икринок, степени выраженности нерестовых изменений и интенсивности окраски мышц производителей при заходе в устье.

2. Значительные различия между расами кеты Поронай выявлены по числу пилорических придатков. Анализ литературных данных показывает высокую генетическую детерминацию данного признака и позволяет предположить, что основой различий между сезонными расами кеты по этому признаку является температура воды во время инкубации икры.

3. Обнаружены чёткие различия между летней и осенней кетой по аллельным частотам микросателлитных маркеров. Выявлены три уровня иерархической дифференциации кеты: (1) между бассейнами рек Амур и Поронай, (2) между расами в пределах бассейна, (3) между выборками в пределах расы. Ввиду выявленных наследственных отличий между летней и осенней кетой недопустимо их скрещивание друг с другом в ходе работ по искусственному воспроизводству, а также перевозки оплодотворенной икры кеты между бассейнами исследованных рек.

4. По морфофизиологическим признакам и генетическим маркерам сезонные расы кеты реки Амур отличаются друг от друга больше, чем кеты р. Поронай. Предположительно, это может быть связано с тем, что расы амурской и поронайской кеты формировались и развивались независимо после разделения Палеоамура.

5. Темпы роста и развитие пищеварительной системы молоди кеты летней и осенней рас при содержании в идентичных условиях отличаются незначительно,

однако наблюдаются существенные различия в темпах гистологического развития гонад.

6. Искусственное воспроизводство летней кеты возможно на рыбоводных заводах с различными температурными режимами, однако наилучшие результаты по темпам развития гонад могут быть достигнуты на предприятиях с температурами воды в зимний период, близкими к 0°C. Таким образом, на соответствующих ЛРЗ допустима замена горбуши летней кетой без реконструкции заводов и изысканий источников водоснабжения с иными температурами.

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов, В.А. Сезонные расы проходных рыб / В.А. Абакумов // Вопросы ихтиологии. - 1961. - Вып. 17. - С. 179-190.
- Абрамов, В.В. Осенняя форма кеты на Камчатке / В.В. Абрамов // Докл. АН СССР. - 1948. - Т. 63. - № 1. - С. 89-91.
- Алтухов, Ю.П. Популяционная генетика рыб / Ю.П.Алтухов. - М.: Пищевая промышленность, 1974. - 245 с.
- Алтухов, Ю.П. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость /Ю.П. Алтухов, Ю.Г. Рычков // Журнал общей биологии. - 1970. - Т. 31. - №5. - С. 507-526.
- Алтухов, Ю.П. Популяционная генетика лососевых рыб / Ю.П. Алтухов, Е.А. Салменкова, В.Т. Омельченко. - М.: Наука, 1997. - 288с
- Андреев, В.Л. О различии внутривидовых группировок анадырской кеты на основе анализа рисунка чешуи / В.Л. Андреев, О.А. Никулин // Динамика вязкой жидкости. Изменения параметров состояния сложных систем. - 1977. - С. 64-77.
- Антонов, А.Л. Разнообразие рыб и структура ихтиоценозов горных водосборов бассейна Амура / А.Л. Антонов // Вопросы ихтиологии. - 2012. - Т.52. - №2. - С. 184-194.
- Афанасьев, П.К. Популяционная идентификация кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) по микросателлитным маркерам: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.07 / Афанасьев Павел Константинович. - М., 2013. - 23 с.
- Афанасьев, К.И. Микросателлитная изменчивость и дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum), воспроизводимых сахалинскими рыбноводными заводами / К.И. Афанасьев, Г.А. Рубцова, Т.В. Малинина, Е.А. Салменкова, Т.В. Омельченко, Л.А. Животовский // Генетика. — 2006. — Т. 42. - № 12. - С. 1694–1702.

- Афанасьев, К.И. Межрегиональная дифференциация кеты Сахалина и Южных Курил по микросателлитным локусам / К.И. Афанасьев, Г.А. Рубцова, М.В. Шитова, Т.В. Малинина, Л.А. Животовский // Генетика. - 2008. - Т. 44. - №7. - С. 956-963.
- Афанасьев, К.И. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам / К.И. Афанасьев, Г.А. Рубцова, М.В. Шитова, Т.В. Малинина, Т.А. Ракицкая, В.Д. Прохоровская, Е.А. Шевляков, Л.О. Заварина, Л.Т. Бачевская, И.А. Черешнев, В.А. Брыков, М.Ю. Ковалев, В.А. Шевляков, С.В. Сидорова, С.И. Борзов, В.П. Погодин, Л.К. Федорова, Л.А. Животовский // Биология моря. - 2011. - Т. 37. - № 1. - С. 39-47.
- Акты обследования нерестилищ р. Поронай Поронайской НИС, Поронайским ОРМВБР и СО, Поронайским отделом ихтиологии ФГБУ "Сахалинрыбвод", 2005-2014 гг.
- Акты обследования нерестилищ р. Поронай Смирныховской НИС, Смирныховским ОРМВБР и СО, Смирныховским отделом ихтиологии ФГБУ "Сахалинрыбвод", 2005-2014 гг.
- Бачевская, Л.Т. Межпопуляционные различия и внутривидовая дифференциация кеты севера Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Бачевская Лариса Тихоновна. - Владивосток, 1990. - 17 с.
- Бачевская, Л.Т. Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторые рек Камчатки / Л.Т. Бачевская // Популяционная биология лососей северо-востока Азии. - Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. - С. 42-52.
- Бачевская, Л.Т. Популяционно-генетическая структура кеты некоторых рек североохотоморского побережья / Л.Т. Бачевская // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие): тез. докл. Междунар. семинара (Ростов-на-Дону, 11-13 сент. 2002 г.). - Ростов н/Д, 2002. - С. 10-12.

- Берг, Л.С. О нахождении представителя рода *Oncorhynchus* в реке Лене / Л.С. Берг // Матер. Комисс. по изуч. Якут. АССР. - 1927. - Вып. 21. - С. 1-4.
- Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг. - Л.: ВНИОРХ, 1932. - Т.1. - 543 с.
- Берг, Л.С. Яровые и озимые расы у проходных рыб / Л.С. Берг // Известия АН СССР. Сер. мат. и естеств. наук. - 1934. - № 5. - С.711-732.
- Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг. - М.-Л.: Изд-во АН СССР., 1948. - Ч.1. - 467 с.
- Берг, Л.С. О периодичности в размножении и распространении рыб / Л.С. Берг // Очерки по общим вопросам ихтиологии. - 1953. - С. 290-294.
- Бирман, И.Б. Качественные показатели стад и динамика численности осенней кеты Амура / И.Б. Бирман // Известия ТИНРО. - 1951. - Т. 35. - С. 17-31.
- Бирман, И.Б. Приспособительные особенности нерестовой миграции амурской кеты / И.Б. Бирман // Известия ТИНРО. - 1952. - Т. 37. - С.109-127.
- Бирман, И.Б. Динамика численности и современное состояние запасов кеты и горбуши в бассейне Амура / И.Б. Бирман // Труды совещания по лососевому хозяйству Дальнего Востока. - 1954. - С. 22-37.
- Бирман, И.Б. Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура / И.Б. Бирман // Вопросы ихтиологии. - 1956. - Вып. 7. - С.158-173.
- Бирман, И.Б.. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты / И.Б. Бирман // Вопросы географии Камчатки. - 1964. - Вып. 2. - С. 82-87.
- Бирман, И.Б. О внутривидовых группировках амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) / И.Б. Бирман // Вопросы ихтиологии. - 1977 - Т.17. - Вып. 5(106). - С. 879-889.
- Бирман, И.Б. Морские миграции и происхождение сезонных рас проходных лососей (Salmonidae) / И.Б. Бирман // Вопр. ихтиологии. -1981. - Т. 21. - Вып.1(126). - С. 37-48.
- Бирман, И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей /И.Б. Бирман. - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1985. - 242 с.

- Бойко, А.В. Экологические особенности искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей в условиях современных рыбоводных заводов Сахалинской области: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06 / Бойко Анна Владимировна. - Южно-Сахалинск, 2013. - 144 с.
- Бугаев, В.Ф. Азиатская нерка / В.Ф. Бугаев. — М.: Колос, 1995. — 464 с.
- Валова, В.Н. Результаты подращивания молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) на кормах разной рецептуры / В.Н. Валова, В.И. Скирин, М.В. Калинина // Сб. науч. трудов Гос. НИИ озер, и реч. рыб. хоз-ва. - 1991. - Вып. 307. - С.169-177.
- Ван дер Варден, Б.Л. Математическая статистика (перевод с немецкого Л.Н. Большева под ред. Н.В. Смирнова) / Б.Л. Ван дер Варден. — М.: ИЛ, 1960. — 434 с.
- Варнавская, Н.В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей / Н.В. Варнавская. - Петропавловск-Камчатский: изд-во КамчатНИРО, 2006. - 488 с.
- Викторовский, Р.М. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов / Р.М. Викторовский, Л.Т. Бачевская, Л.Н. Ермоленко, Э.А. Рудминайтис, Г.Д. Рябова, А.Н. Макоедов, Н.Г. Шевченко, Л.И. Гутин // Биология моря. - 1986. - № 2. - С. 51-59.
- Волобуев В.В. О внутривидовой дифференциации кеты р. Тауй (североохотоморское побережье) / В.В. Волобуев // Тез. докладов X Всесоюз. симпозиума по биол. проблемам Севера. - 1983.- Ч. II. - Магадан. - С. 155-156.
- Волобуев, В.В. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии ее молоди в бассейне р. Тауй (североохотоморское побережье) / В.В. Волобуев // Вопросы ихтиологии. - 1984. - Т.24. - Вып. 6. - С. 953-963.
- Волобуев, В.В. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности,

- промысел) / В.В. Волобуев, С.Л. Марченко. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН. - 2011. - 303 с.
- Воловик, С.П. Некоторые вопросы биологии осенней кеты Сахалина / С.П. Воловик, А.Е. Ландышевская // Известия ТИНРО. - 1968. - Т.65. - С.108-118.
- Воронина, Е.П. Сравнительная морфология пищеварительной системы лососевидных рыб (Salmonoidei) на разных этапах онтогенеза: дис. ... канд. биол наук: 03.00.08 / Воронина Елена Петровна. - Санкт-Петербург, 1993. - 258 с.
- Воронина, Е.П. Анатомо-гистологические особенности пищеварительного тракта лососевидных рыб (Salmonidae) / Е.П. Воронина // Вопросы ихтиологии. - 1997а. - Т. 37. - Вып. 5 - С.676-688.
- Воронина, Е.П. Анатомо-гистологические особенности пищеварительного тракта молоди некоторых дальневосточных лососевых рыб (семейство Salmonidae) / Е.П. Воронина // Вопросы ихтиологии. - 1997б - Т. 37. - Вып. 5. - С. 667-675.
- Вялова, Г.П. Гематологическая характеристика кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.), выращенной на пастообразных кормах / Г.П. Вялова, Н.Б. Хоревина // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. - 1991. - Т. 307. - С.178-187.
- Гаврюсева, Т.В. Морфологические изменения у молоди тихоокеанских лососей из естественных водоемов и на рыбоводных заводах Камчатки: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.25 / Гаврюсева Татьяна Владимировна. - Владивосток, 2006. - 24 с.
- Глотов, Н.В. Популяция как естественно-историческая структура / Н.В. Глотов // Генетика и эволюция природных популяций растений. - Махачкала, 1975. - С. 17-25
- Годовые отчеты Поронайской контрольно-наблюдательной станции. - Поронайск: Сахалинрыбвод, 1986-2004.
- Годовые отчеты Поронайской наблюдательной ихтиологической станции. - Поронайск: Сахалинрыбвод, 2005-2006.

- Годовые отчеты Поронайского отдела ихтиологии, рыболовства и мониторинга водных биологических ресурсов и среды их обитания. - Поронайск: Сахалинрыбвод, 2007-2013.
- Годовые отчеты Сахалинрыбвода. - Южно-Сахалинск, 2001-2013.
- Годовые отчеты Смирныховской контрольно-наблюдательной станции. - Пос. Смирных, Сахалинрыбвод, 1986-2004.
- Годовые отчеты Смирныховской наблюдательной ихтиологической станции. - Пос. Смирных, Сахалинрыбвод, 2005-2006.
- Годовые отчеты Смирныховского отдела ихтиологии, рыболовства и мониторинга водных биологических ресурсов и среды их обитания. - Пос. Смирных, Сахалинрыбвод, 2007-2014.
- Годовой отчет Смирныховского отдела ихтиологии. - Пос. Смирных, Сахалинрыбвод, 2015. 18 с.
- Городилов, Ю.Н. Методические материалы по определению возраста и стадий развития зародышей атлантического лосося / Ю.Н. Городилов. - Мурманск: ПИНРО, 1986. - 72 с.
- Городилов, Ю.Н. Развитие пищеварительного тракта у зародышей и молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) при температурах, обеспечивающих нормальный и акселерированный рост / Ю.Н. Городилов, Е.В. Обухова, М.Н. Сапогова, Т.В. Сергиевская // Сб. научн. трудов ГосНИОРХ. - 1987. - Т. 258 - С.122-138.
- Горшков, С.А. Сравнительно-морфологическое описание кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) различных локальных стад / С.А. Горшков // Вопр. ихтиологии. - 1979. - Т.18. - №2. - С.209-222.
- Глубоковский, М.К. Эволюционная биология лососевых рыб / М.К. Глубоковский. - М.: Наука, 1995. - 343 с.
- Глубоковский, М.К. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley / М.К. Глубоковский, Е.В. Глубоковская // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. - 1981. - С. 5-66.

- Григо, Л.Д. О морфологических отличиях летней и осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) / Л.Д. Григо // Докл. Акад. Наук СССР. -1953. - Т.92. - № 6. - С.1225-1228.
- Гриценко, О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин. Систематика, экология, промысел: монография / О.Ф. Гриценко. -М.: ВНИРО, 2002. -248 с.
- Гриценко, О.Ф. Экология и воспроизводство кеты и горбуши / О.Ф. Гриценко, А.А. Ковтун, В.К. Косткин. - М.: Агропромиздат, 1987. - 166 с.
- Двинин, П.А. Биопромысловая характеристика дальневосточных лососей Южного Сахалина: дис. ... канд. биол. наук / Двинин П.А. - М., 1949. 74 с.
- Двинин, П.А. Лососи Сахалина / П.А. Двинин. - Владивосток, 1952а. - 24 с.
- Двинин, П.А. Лососи Южного Сахалина / П.А. Двинин. // Известия ТИНРО. - 1952б. - Т.37. - С. 69-108.
- Животовский, Л.А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский. - М.: Наука, 1991. - 269 с.
- Животовский, Л.А. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) / Л.А. Животовский // Вопросы ихтиологии. -2013. - Т.53. - С. 371-376.
- Животовский, Л.А. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* / Л.А. Животовский // Генетика. - 2015а. - Т. 51. - №5. - С. 584-599.
- Животовский, Л.А. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей / Л.А. Животовский // Труды ВНИРО. - 2015б. - Т.157. - С. 4-23.
- Животовский, Л.А. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций / Л.А. Животовский // Биология моря. - 2016. - Т.42. - №5. - С. 323-333.
- Животовский, Л.А. О создании базы ДНК-данных для решения проблем воспроизводства, идентификации и сертификации популяций тихоокеанских лососей на примере кеты о. Итуруп / Л.А. Животовский, К.И. Афанасьев, Г.А. Рубцова, М.В. Шитова, Т.В. Малинина, Т.А. Ракицкая, В.Д.

- Прохоровская, Е.А. Салменкова, Л.К. Фёдорова, С.И. Борзов, В.П. Погодин // Вопросы рыболовства. - 2008. - Т 9. №1 (33). - С. 96-109.
- Животовский, Л.А. Генетические принципы экологической сертификации промысла тихоокеанских лососей / Л.А. Животовский, Г.А. Рубцова, М.В. Шитова, Т.В. Малинина, Т.А. Ракицкая, В.Д. Прохоровская, К.И.Афанасьев // Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». - 2009. - Бюл. № 4. - С. 117-125.
- Животовский, Л.А. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России / Л.А. Животовский, Г.И. Рубцова, М.В. Шитова, Е.А. Шевляков, Л.К. Федорова, К.И. Афанасьев // Реализация “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. - 2010. - Бюл. № 5. - С. 53–63.
- Заварина, Л.О. Некоторые черты биологии весенней формы кеты реки Камчатки / Л.О. Заварина // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб (Материалы 5 Всерос. совещания). - 1994. - С. 66-67.
- Заварина, Л.О. Кета (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки (на примере р. Хайлюля) / Л.О. Заварина // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. - 2007. - Вып. 9. - С. 96-121.
- Запорожец, О.М. Этолого-физиологические и экологические аспекты искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей : дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.10 / Запорожец Олег Михайлович. - Петропавловск-Камчатский, 2002. - 381 с.
- Зеленников, О.В. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии / О.В. Зеленников // Вопросы ихтиологии. – 2003. – Т.43. – №4. – С.490-498.
- Зеленников, О.В. Особенности раннего гаметогенеза кеты в связи с проблемой прогнозирования и регуляции возраста полового созревания производителей / О.В. Зеленников // Воспроизводство тихоокеанских лососей» 16-17 мая 2012 г. - 2012 г.

- Зеленников, О.В. Оценка физиологического состояния искусственно воспроизводимых популяций кеты в связи с проблемой перехода молодежи на смешанное питание при низких фоновых температурах воды: отчет по Х/Д №17/00 / О.В. Зеленников, К.Е. Федоров, М.В. Мосягина, Н.О. Мельникова, Н.В. Пименова. - 2000. - 55 с.
- Зеленников, О.В. Исследование особенностей раннего гаметогенеза кеты в условиях естественного и искусственного воспроизводства на Сахалине в связи с проблемой прогнозирования и регуляции темпов полового созревания: отчет по Х/Д №1/00 / О.В. Зеленников, К.Е. Федоров, М.В. Мосягина, Н.О. Мельникова, С.В. Хорьков, Н.В. Пименова. – 2001а - 100 с.
- Зеленников О.В. Особенности раннего гаметогенеза кеты в связи с проблемой прогнозирования и регуляции темпов полового созревания производителей / О.В. Зеленников, М.В. Мосягина, Ю.К. Кузнецов // Вопросы рыболовства. – 2001б. – Приложение 1. - с.93-96.
- Зеленников, О.В. Оценка физиологического состояния молодежи кеты и горбуши в связи с проведением опытных работ на рыбоводных предприятиях управления «Сахалинрыбвод»: отчет по Х/Д №18/03 / О.В. Зеленников, К.Е. Федоров, М.В. Мосягина, Г.Е. Лунев, Н.О. Мельникова, Н.В. Пименова, Е.В. Сабанова. - 2004. – 73 с.
- Зиничев, В.В. Теория и практика сохранения биоразнообразия при разведении тихоокеанских лососей / В.В. Зиничев, В.Н. Леман, Л.А. Животовский, Г.А. Ставенко. - Москва: Издательство ВНИРО, 2012. - 238 с.
- Золотухин, С.Ф. Нерестовый фонд и современный статус популяций лососей в Приморском крае: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Золотухин Сергей Федорович. - Хабаровск, 2003. - 259 с.
- Золотухин, С.Ф. Экологические формы кеты бассейна р. Амур / С.Ф. Золотухин // Реализация "Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей". - 2009. - Бюл. №4. - С. 148-149.
- Иванков, В.Н. Особенности биологии тихоокеанских лососей южных Курильских островов в связи с проблемой внутривидовой дифференциации / В.Н.

- Иванков // Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. - 1968а. - С. 175–177.
- Иванков, В.Н. Тихоокеанские лососи острова Итуруп / В.Н. Иванков // Известия ТИНРО. - 1968б. - Т. 65. - С. 49–74.
- Иванков, В.Н. Внутривидовая дифференциация сахалинской кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) / В.Н. Иванков // Рефераты научных работ института биологии моря, 1967-1968. - 1969. - Вып. I. - С. 68-71.
- Иванков, В.Н. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты / В.Н. Иванков // Гидробиологический журнал. - 1970. - Т.6. - №2. - С. 106-111.
- Иванков, В.Н. Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина / В.Н. Иванков // Фауна и рыбохозяйственное значение прибрежных вод северо-западной части Тихого океана: Ученые записки ДВГУ. - 1972. - Вып. 60. - С. 27–35.
- Иванков, В.Н. Экотипы лососевых рыб / В.Н. Иванков // Морфология и систематика лососевидных рыб: сборник научных трудов - Л.: ЗИН АН СССР, 1985. - С. 85-91.
- Иванков, В.Н. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни / В.Н. Иванков // Вопросы ихтиологии. - 1993. - Т. 33. Вып. 1. - С. 78–83.
- Иванков, В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб / В.Н. Иванков. — Владивосток: изд. Дальневосточного Университета, 1997. - 124 с.
- Иванков В.Н. Популяционная организация тихоокеанских лососей: иерархия темпоральных рас и популяций / Иванков В.Н., Е.В. Иванкова, С.Е. Кульбачный // Современное состояние водных биоресурсов: мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. - 2008. - С. 366-371.
- Иванков, В.Н. Внутривидовая экологическая и темпоральная дифференциация у тихоокеанских лососей. Эколого-темпоральные расы и темпоральные популяции кеты *Oncorhynchus keta* / В.Н. Иванков, Е.В. Иванкова, С.Е. Кульбачный // Известия ТИНРО: сб. науч. тр. - 2010. - Т. 163. - С.91-105

- Иванков, В.Н. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) / В.Н. Иванков, Е.В. Иванкова // Известия ТИНРО. - 2013. - Т. 173. - С. 103-118
- Иванкова, Е.В. Популяционно-генетическое исследование кеты некоторых районов Дальнего Востока / Е.В. Иванкова // Первый конгресс ихтиологов России : тез. докл. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 355.
- Иванкова, Е.В. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* острова Сахалин / Е.В. Иванкова, Е.Э. Борисовец, А.И. Карпенко, Л.Д. Хоревин // Вопросы ихтиологии. - 2000. - Т. 40. Вып. 4. - С. 467–476.
- Иванкова, Е.В. Географическая изменчивость и темпоральная дифференциация популяций кеты *Oncorhynchus keta* некоторых районов Дальнего Востока России // Е.В. Иванкова, В.В. Ефремов // Генетика. -2009. -Т. 45. - № 6. - С. 813-824.
- Иевлева, М.Я. К методике раннего прогнозирования возрастной структуры половозрелой части стада красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)(Salmonidae) р. Озерная (Камчатка) / М.Я. Иевлева // Вопросы ихтиологии. - 1982. - Т. 22. - Вып. 6. - С. 949-965.
- Иевлева, М.Я. Оценка темпа полового развития смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) р. Озерной (Камчатка) при прогнозировании возрастной структуры половозрелой части популяции М.Я. Иевлева // Вопросы ихтиологии. - 1985. - Т. 25. - Вып. 3. - С. 452-458.
- Ильмаст, Н.В. Введение в ихтиологию: учеб. пособие / Н.В. Ильмаст. - Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. - 148 с.
- Иогансен, В.Л. О наследовании в популяциях и чистых линиях / В.Л. Иогансен. - М.-Л.: ОГИЗ, Сельхозгиз, 1935. - 84 с.
- Каев, А.М. Распространение осенней кеты в связи с особенностями гидрологических комплексов Сахалина и Курильских островов / А.М. Каев // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. - 2001. Вып.1. - С.344-349.

- Каев, А.М. Внутрипопуляционная изменчивость кеты *Oncorhynchus keta* острова Итуруп в связи с топографией нерестилищ / А.М. Каев, А.И. Ардавичус, Л.В. Ромасенко // Труды СахНИРО. - 1996. - Т.1. - С. 7–13.
- Каев, А.М. О генетической дифференциации кеты речного и озёрного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова) / А.М. Каев, К.И. Афанасьев, Г.А. Рубцова и др. // Современное состояние водных биоресурсов. — 2008. — С. 372–374.
- Карпенко, В.И. Оценка состояния запасов и управление промыслом тихоокеанских лососей на Камчатке: метод пособие по напр. подготовки бакалавров, специалистов и магистров специальности 110900.62, 110900.68 (110901.62, 111400.65, 111400.68) «Водные биоресурсы и аквакультура» / В.И. Карпенко. - Петропавловск-Камчатский, 2013. 64 с.
- Климонов, В.О. Справочник по применению анестезирующих веществ в рыбководстве / В.О. Климонов, С.И. Никоноров, Л.В. Витвицкая. - М.: «Мединор», 1995. - 169 с.
- Ковтун, А.А. Возраст и линейный рост осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Сахалина / А.А. Ковтун // Вопросы ихтиологии. - 1981. - Вып. 21. - №6. - С. 1030-1038.
- Коновалов, С.М. Дифференциация локальных стад нерки / С.М. Коновалов. - М.-Л.: Наука, 1971. - 229 с.
- Коновалов, С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей / С.М. Коновалов. - Л.: Наука, 1980. 238 с.
- Корнилова, Т.И. Тихоокеанские лососевые на северной границе ареала / Т.И. Корнилова // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VIII международной научной конференции, посвященной 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). – 2007. - С. 219-222
- Коровина, В.М. Сравнительно-гистологическое исследование средней кишки лососевых (Salmonidae) / В.М. Коровина, П.Е. Васильева // Вопросы ихтиологии. - 1971. - Т.11 - Вып.3 - С.502-508.

- Коротаев, Ю.А. Популяционная биология и промысловое значение анадырской кеты: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Коротаев Юрий Александрович. - М.: ВНИРО, 2002. - 158 с.
- Красилов, В.А. Популяция, вид, дем и демогенез / В.А. Красилов // Журнал общей биологии. - 1976. - Т.37. - №4. - С. 506-516.
- Краюшкина, Л.С. Морфо-функциональное становление осморегуляторной системы на ранних этапах эмбриогенеза у осетровых и лососевых / Л.С. Краюшкина // V Всес. конф. по раннему онтогенезу рыб. Астрахань, 1-3 окт., 1991. Тез. докл. - 1991. - С. 78-90.
- Краюшкина, Л.С. Изучение особенностей развития осморегуляторной функции молоди кеты различных популяций в связи с проблемой заводского выращивания лососей / Л.С. Краюшкина, Ю.И. Степанов // Тез. докл. междунар. симп. по соврем. пробл. марикультуры в соц. странах, Больш. Утриш, 25 сент.-10 окт. - 1989. - С. 96-98.
- Краюшкина, Л.С. Морфофункциональный анализ осморегуляторной системы молоди кеты двух популяций / Л.С. Краюшкина, С.Г. Киселева, Л.И. Русакова, Ю.И. Степанов // Физиология и токсикология гидробионтов. - 1989. С. 4-11.
- Крыхтин, М.Л. О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей / М.Л. Крыхтин, А.Г. Смирнов // Вопросы ихтиологии. - 1962. - Т.2. - Вып.1. - С. 29-41.
- Кузищин, К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae): автореф. ... д-ра биологических наук в форме научного доклада: 03.02.06. - М., 2010. - 49 с.
- Кузищин, К.В. Структура локальной популяции и особенности биологии кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) реки Коль (Западная Камчатка) / К.В. Кузищин, М.А. Груздева, Д.С. Павлов, К.А. Савваитова, А.М. Малютина // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы IX Междунар.

- науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 25-26 нояб. 2008 г.). - Петропавловск-Камчатский, 2008. - С. 74-77.
- Кузицин, К.В. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки / К.В. Кузицин, М.А. Груздева., К.А. Савваитова, Д.С. Павлов, Д.А. Стэнфорд // Вопросы ихтиологии. - 2010. - Том 50. - № 2 - С. 202-215.
- Кузицин, К.В. Особенности структуры локальных стад проходных тихоокеанских лососей реки Кроноцкой (Восточная Камчатка) / К.В. Кузицин, М.А. Груздева // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тезисы докладов XII международной научной конференции, посвященной 300-летию со дня рождения С.П. Крашенинникова. – 2011. - 234-237 с.
- Кузнецов, И.И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей / И.И. Кузнецов // Известия ТИНРО. - 1928. - Т.2. - Вып.3. - С. 3-187.
- Куликова, Н.И. Локальные стада кеты советского Дальнего Востока: автореф. дис. ... канд. биол. наук: Куликова Н.И. - Владивосток, 1970а. -19 с.
- Куликова, Н.И. О структуре вида *Oncorhynchus keta* (Walb.) / Н.И. Куликова // Исследования по биологии рыб. - 1970б. - Вып. 4. - С. 29-46.
- Куликова, Н.И. Структура чешуи и характер роста кеты различных стад / Н.И. Куликова // Известия ТИНРО. - 1970в. - Т.74. - С. 81-93.
- Куликова, Н.И. Внутривидовая изменчивость карิโอ типов кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) / Куликова Н.И. // Вопросы ихтиологии. - 1971. - Т. 11. - Вып. 6. - С.1107-1111.
- Куликова, Н.И. Изменчивость и пути формообразования у кеты / Н.И. Куликова // Вопросы ихтиологии. - 1972. - Т.12. - Вып. 2. - С. 211–225.
- Куликова, Н.И. Внутривидовая изменчивость остеологических признаков кеты *Oncorhynchus keta* / Н.И. Куликова // Известия ТИНРО. - 1973. - Т. 87. - С. 163-169.
- Кульбачный, С.Е. Темпоральная дифференциация и условия размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes: Salmonidae) бассейна реки Тугур

- (Хабаровский край) / С.Е. Кульбачный, В.Н. Иванков // Вопросы ихтиологии. — 2011. — Т. 51. - № 1. — С. 70-79.
- Лапшина, А.Е. К методике подсчета пилорических придатков у рыб // Известия ТИНРО. - 2014. - Т. 177. - С. 295-297.
- Лапшина А.Е., Игнатъев Ю.И., Кузнецова Л.Д., Латушкина Е.В. Опыт искусственного воспроизводства летней кеты в Сахалинской области и Хабаровском крае // Научные труды Дальрыбвтуза. 2012. Т. 27. С.
- Лебедев, Н.В. Элементарные популяции у рыб / Н.В. Лебедев. - М.: Пищевая промышленность, 1967. - 212 с.
- Лебедев, В.Д. Спановская В. Д., Савваитова К. А., Соколов Л. И., Цепкин Е. А. Рыбы СССР / В.Д. Лебедев, В.Д. Спановская, К.А. Савваитова, Л.И. Соколов, Е.А. Цепкин. - М.: Мысль, 1969. - 447 с.
- Леванидов, В.Я. Закономерности динамики численности лососей в бассейне Амура и пути воспроизводства запасов / В.Я. Леванидов // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. - М.: Наука, 1964. - С. 49–68.
- Леванидов, В.Я. О гидрологическом режиме нерестилищ кеты и горбуши / В.Я. Леванидов // Известия ТИНРО. - 1968. - Т.64. - С.101-125.
- Леванидов, В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура / В.Я. Леванидов // Известия ТИНРО. - 1969. - Т.67. - С.1-241.
- Линдберг, Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период / Г.У. Линдберг. - Л.: Наука, 1972 - 548 с.
- Ловецкая, Е.А. Материалы по биологии амурской кеты / Е.А. Ловецкая // Известия ТИНРО. - 1948. - Т. 27. - С. 115-137.
- Лукина, Н.А. Гаметогенез у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в зародышево-личиночный период и при подращивании молоди в режимах разных постоянных температур / Н.А. Лукина, Т.Н. Свимонишвили, Ю.Н. Городилов // Сборник трудов ГосНИОРХ. - 1988. - Вып. 276. - С.80-93.
- Любаева, Т.Н. Формирование заводских популяций кеты и их вселение в естественную среду (на примере Охотского ЛРЗ) / Т.Н. Любаева, В.Я.

- Любаев, С.В. Сидорова // Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей. Мат. Российско-Американской конференции по сохранению лососевых. - Хабаровск, 1999. - С. 70-79.
- Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. - М.: Мир, 1968. - 597 с.
- Майр, Э. Методы и принципы зоологической систематики / Э. Майр, Э. Линсли, Р. Юзингер // М.: Изд-во иностранной литературы, 1956. - 352 с.
- Макоедов, А.Н. Генетические и фенетические особенности кеты разного времени нерестового хода / А.Н. Макоедов, Л.Т. Бачевская // Биология моря. - 1992. - №3-4. С. 62-68.
- Макоедов, А.Н. Азиатская кета / А.Н. Макоедов, Ю.А. Коротаев, Н.П. Антонов. - Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2009. - 356 с.
- Материалы по интродукции поронайской летней кеты в р. Заветинка: отчет о НИР (промежуточн.), инв. №4043: Хоревина Н.Б. – Южно-Сахалинск: СахТИНРО, 1978. - 34 с.
- Матишов, Г. Г. Перспективные методы сохранения популяционного разнообразия проходных видов лососевых рыб в северных и дальневосточных регионах России / Г.Г. Матишов, Е.Г. Берестовский, В.Г. Мартынов, П.А. Балыкин // Вестник МГТУ. - 2010. - Том 13. №4/1. - С. 647-654.
- Махинов, А.Н. Заломы в нижнем течении р. Гур и их влияние на динамику нерестилищ осенней кеты / А.Н. Махинов, С.Ф. Золотухин // Амур на рубеже веков. Ресурсы, проблемы, перспективы: материалы междунар. науч. эколог. конф. и 2-й Хабар. конф. по охране природы. - Хабаровск, 1999. - Ч.3. - С. 26-28.
- Мацак, Е.А. Популяционная структура горбуши южной части острова Сахалин / Е.А. Мацак // III Всесоюзн. совещ. по лососевидным рыбам. - Тольятти, 1989. - С 199.
- Медников, Б.М. Температура как фактор развития / Б.М. Медников // Внешн. среда и развиг. организм. - М.: Наука, 1977. - С.7 - 52.
- Медников, Б.М. Структура нерестовой популяции кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Тауй (по данным молекулярной гибридизации

- ДНК) / Б.М. Медников, В.В. Волобуев, В.А. Горшков и др. // Вопросы ихтиологии. - 1988. - Т.28. - Вып.5. - С.724–730.
- Микодина, Е.В. Гистология для ихтиологов: опыт и советы / Е.В. Микодина, М.А. Седова, Д.А. Чмилевский, А.Е. Микулин, С.В.Пьянова, О.Г. Полуэктова. - М.: Изд-во ВНИРО, 2009. - 112 с.
- Микулина, Ю.А. Исследование аномальных ооцитов у кеты и горбуши в связи с их искусственным воспроизводством: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.32 / Микулина Юлия Александровна. - М., 2007. - 26 с.
- Мина, М.В. Популяции и виды в теории и в природе / М.В. Мина // Уровни организации биологических систем. - 1980. - С 20-40.
- Моисеев, П.А. Ихтиология: учеб. пособие / П.А. Моисеев, Н.А. Азизова, И.И. Куранова - М.: Легкая и пищ. промышленность, 1981. - 384 с.
- Морозов, А.В. К методике расовых исследований рыб вообще и воблы в частности. Труды Волго-Каспийской рыбохозяйственной станции / А.В. Морозов. - Саратов, 1932. - 75 с.
- Мосягина, М.В. Гистологическое исследование яичников молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) из рек о.Итуруп / М.В. Мосягина, Ю.К. Кузнецов // Проблемы надежности функционирования репродуктивной системы у рыб. - СПб.: Изд-во СПбГУ, 1997. - С. 18–28.
- Мурза И.Г. Определение степени зрелости гонад и прогнозирования возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи / И.Г. Мурза, О.Л. Христофоров. - Л.: ГосНИОРХ, ФНИИ им. Ухтомского ЛГУ, 1991. - 102 с.
- Николаева, Е.Т. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке / Е.Т. Николаева, К.А. Овчинников // Вопросы ихтиологии. -1988. - Т. 28 - Вып. 3. - С. 493-497.
- Никольский, Г.В. Частная ихтиология / Г.В. Никольский. - М.: "Советская наука", 1950. - 436 с.
- Никольский, Г.В. Рыбы бассейна Амура / Г.В. Никольский. - М., 1956. - 551 с.

- Никольский, Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г.В. Никольский. - М.: Пищевая промышленность, 1980. - 184 с.
- Новиков, Г.Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе / Г.Г. Новиков. М.: Эдиториал УРСС, 2000. - 296 с.
- Отчеты Побединского ЛРЗ об экспериментальных работах по искусственному воспроизводству летней кеты - С. Рыбоводное: Сахалинрыбвод, 2010-2015.
- Павловский, Е.Н. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / Е. Н. Павловский. – М., 1961. - 265 с.
- Персов, Г.М. Состояние половых желез у кеты и горбуши при переходе к морскому этапу жизни и темп их полового созревания / Г.М. Персов // Сборник трудов ММБИ. – 1965. – Вып. 9(13). – С. 95-104.
- Персов, Г.И. Дифференцировка пола у рыб / Г.И. Персов // Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. - 148 с.
- Платошина, Л.К. Биологические показатели летней кеты из разных рек бассейна Амура / Л.К. Платошина // Биология проходных рыб Дальнего Востока. - Владивосток, 1984. - С.57-64.
- Плохинский, Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1970. - 367 с.
- Подорожнюк, Е.В. Характеристика нерестовой миграции кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) реки Уссури / Е.В. Подорожнюк // Пресноводные экосистемы бассейна р. Амур. – Владивосток: Дальнаука, 2008. - С. 312-320.
- Полякова, Н.Е. Изменчивость митохондриальной ДНК кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и ее связь с палеогеографическими событиями в северо-западной части Пацифики / Н.Е. Полякова, А.В. Семина, В.А. Брыков // Генетика. - 2006. - Т.42. - №10. - С.1388-1396.
- Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб: учебное пособие / И.Ф. Правдин. — Л.: ЛГУ, 1939. — 245 с.
- Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин // М.: Пищ. пром-сть, 1966. - 376 с.

- Приказ №25 Министерства сельского хозяйства РФ «Об утверждении Методики расчета объема добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыбоводных хозяйств, при осуществлении рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства)» от 30 января 2015 г. - М.: Минсельхоз, 2015.
- Прокофьев, В.В. Морфофункциональный анализ развития пищеварительного тракта молоди *O. keta* (Walb.): дипломная работа / В.В. Прокофьев. - Л.: ЛГУ, 1991 - 75 с.
- Путивкин, С.В. О формировании гидрологического режима нерестилищ анадырской кеты / С.В. Путивкин // Вопросы ихтиологии -1989. -Т.29. - Вып. 1. - С. 96-103.
- Путивкин, С.В. Топография нерестилищ и распределение тихоокеанских лососей в водоемах берингоморского побережья Чукотки / С.В. Путивкин // Комплексные исследования морских гидробионтов и условия их обитания. - Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1994. - С.130-138.
- Путивкин, С.В. Биология и динамика численности анадырской кеты: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Путивкин Сергей Викторович. - Владивосток: ТИНРО-центр, 1999. - 24 с.
- Роскин, Г.И. Микроскопическая техника / Г.И. Роскин // М.: Наука, 1951. - 448 с.
- Рослый, Ю.С. Влияние условий обитания в пресноводный период жизни на численность и структуру популяций молоди амурской кеты: автореф. ... дис. канд. биол. наук: 03.00.10 / Рослый Юрий Сергеевич. - Хабаровск, 1974. - 21с.
- Рослый, Ю.С. Возрастная структура популяций тихоокеанских лососей из бассейна Амура / Ю.С. Рослый // Биология проходных рыб Дальнего Востока. - 1984. - С. 37-42.
- Рослый, Ю.С. Динамика и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура / Ю.С. Рослый. - Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 2002. - 210 с.
- Рубцова, Г.И. Дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) по микросателлитным и аллозимным маркерам: сравнительный анализ / Г.И.

- Рубцова, К.И.Афанасьев, Т.В. Малинина, М.В. Шитова, Т.А. Ракицкая, В.Д. Прохоровская, Л.А. Животовский // Генетика. - 2008. -44. - №7. - С. 964-971.
- Рухлов, Ф.Н. К характеристике естественного воспроизводства осенней кеты на Сахалине / Ф.Н. Рухлов // Вопросы ихтиологии. - Т.9. -1969. - Вып.2. - С.285-291.
- Рыжков, Л.П. Ихтиологические исследования на водоемах: учебное пособие для студентов эколого-биологического и агротехнического факультетов / Л. П. Рыжков, И. М. Дзюбук, Т. Ю. Кучко. - Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. - 2013. - 69 с
- Савин, В.А. Межрегиональная и межпопуляционная изменчивость гаплотипов митохондриальной ДНК кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Азии / В.А. Савин, Н.Ю. Шпигальская, Н.В. Варнавская // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. -Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009. - Вып.12. - С.16–32.
- Салменкова, Е.А. Основные результаты и задачи популяционно-генетических исследований лососевых рыб / Е.А. Салменкова // Генетика в аквакультуре. - 1989. - С. 7-29.
- Салменкова, Е.А. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР / Е.А. Салменкова, Ю.П. Алтухов, Р.М. Викторовский, В.Т. Омельченко, Л.Т. Бачевская, Л.Н. Ермоленко, Э.А. Рудминайтис, Б.А. Семенов // Журнал общей биологии. - 1986. - Т. 47. - С. 529-549.
- Салменкова, Е.А. Различия в генетической структуре летней и осенней рас амурской кеты / Е.А. Салменкова, В.Т. Омельченко, Ю.С. Рослый // Генетика в аквакультуре. - Л.: Наука, 1989. - С. 80-88.
- Салменкова, Е.А. Геногеографическое исследование популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в азиатской части видового ареала / Е.А. Салменкова, В.Т. Омельченко, Ю.П. Алтухов // Генетика. — 1992. — Т. 28, № 1. — С. 76–92.

- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рослый Ю.С. и др. Генетическая дифференциация кеты бассейна Амура // Генетика. 1994. Т. 30. № 4. С. 518-528.
- Самарский, В.Г. Формирование размерного состава молоди кеты и структуры ее чешуи в условиях искусственного воспроизводства: дис. ... канд. биол наук: 03.00.18 / Самарский Владимир Григорьевич. - М., 2005. - 167 с.
- Седова, М.А. Состояние гонад заводской молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) в зависимости от сроков начала ее кормления / М.А. Седова, В.Г. Самарский, Е.Д. Павлов // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. - 2008. - Вып.4. - 339-345.
- Семенченко, А.Ю. 2000. Проблемы взаимодействия природных и заводских популяций лососей в Приморье / А.Ю. Семенченко // Сб. научн. докл. рос.-америк. конф. по сохранению лососевых: Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей. - Хабаровск: ХоТИНРО. - С. 110-113.
- Сергеенко, Т.М. Морфофизиологическая характеристика молоди кеты (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) при ее воспроизводстве на лососевых рыбоводных заводах Сахалина: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10. - Южно-Сахалинск, 2007. - 153 с.
- Сергиенко, А.В. Остеологические особенности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) отдельных локальных стад / А.В. Сергиенко // Систематика и экология костистых рыб. - 1982. - Т. 114. - С.23-29.
- Световидов, А.Н. О зависимости между характером пищи и количеством пилорических придатков / А.Н. Световидов // Очерки по общим вопросам ихтиологии. - 1953. - 320 с.
- Световидова, А.А. Локальные стада летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) бассейна Амура / А.А. Световидова // Вопросы ихтиологии. - 1961. - Вып.17. - С. 14-23.
- Смирнов, А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей / А.И. Смирнов. - М.: Изд-во МГУ, 1975. - 336 с.

- Смирнов, Б.П. Можно ли длительное время подращивать молодь кеты в пресной воде? / Б.П. Смирнов, Л.Б. Кляшторин // Рыбное хозяйство. - 1988.- №7. С. 59-61.
- Смирнов, Б.П. Осморегуляторные способности молоди кеты *Oncorhynchus keta* при длительном выращивании в пресной воде / Б.П. Смирнов, Л.Б. Кляшторин // Вопросы ихтиологии. - 1989. - Т.29. - Вып.4. - С. 617-623.
- Смирнов, Б.П. Осморегуляция у молоди кеты при изменениях температуры и солености / Б.П. Смирнов, Л.Б. Кляшторин // Сборник научных трудов ВНИРО. Эколого-физиологические и токсикологические аспекты и методы рыбохозяйственных исследований. - 1990. - С.82-102.
- Смирнов, Б.П. Адаптация заводской молоди кеты *O. keta* и *O. tshawytscha* к питанию в естественной среде и влияние голодания на физиологическое состояние молоди / Б.П. Смирнов, В.В Чебанова, Т.Л. Введенская // Вопросы ихтиологии. - 1993. - Т.33. - №5. - С. 637-643.
- Солдатов, В.К. Исследования биологии лососевых Амура / В.К. Солдатов // Рыбные промыслы Дальнего Востока. - 1912. - № 7. - 223 с.
- Сычева, Н. Амур под охраной [Электронный ресурс] / Н. Сычева // Сетевое издание «Интернет-портал Fishnews.ru». - 2016. - Режим доступа: <http://fishnews.ru/rubric/krupnyim-planom/10266>
- Таранец, А.Я. К вопросу об ихтиофауне Верхнего Амура и районов соприкосновения бассейнов Ингоры, Селенги и Витима / А.Я. Таранец // Вест. Дальневост. филиала АН СССР. - 1937а. - №27. - С.108-109.
- Таранец, А.Я. Краткий очерк ихтиофауны бассейна Среднего Амура / А.Я. Таранец // Известия ТИНРО. - 1937б. - Т.12. - С. 51–69.
- Таранец, А.Я. О рыбах и рыболовстве в Норо-Селемджинском районе / А.Я. Таранец // Известия ТИНРО. - 1937в. - Т.12. - С. 71–77
- Тарасюк, Е.В. Применимость метода безразмерных характеристик и уравнения Таути для прогнозирования длительности стадий эмбриогенеза рыб / Е.В. Тарасюк, С.Н. Тарасюк // Ранний онтогенез объектов марикультуры. – 1989.– С.102–113.

- Тарасюк, Е.В. Влияние возраста начала кормления на темп роста молоди кеты при ее подращивании на рыбноводном заводе / Е.В. Тарасюк, С.Н. Тарасюк // Труды ВНИРО. - М., 2010. - Т. 148. - С.180-193.
- Тарасюк Е.В. Метод масштабных характеристик и его применение для совершенствования биотехники искусственного разведения горбуши / Е.В. Тарасюк, С.Н. Тарасюк. – 2007.– 149 с.
- Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Готов. — М.: Наука, 1973. -277 с.
- Удалова, Г.П. Оценка способности адаптации к морской воде у молоди кеты популяции реки Рейдовая, о. Итуруп / Г.П. Удалова, Ю.А. Феклов // Поведение и распределение рыб: Докл. 2 Всерос. совещ. "Поведение рыб". - 1996. - С. 153-163.
- Факторович, К.А. Об особенностях жирового обмена в печени некоторых видов рода *Salmo* в связи с различиями их биологии / К.А. Факторович // Обмен веществ и биохимия рыб. - М.: Изд-во «Наука», 1967. С. 112 – 121.
- Факторович, К.А. Гистофизиологический контроль за состоянием печени селекционируемой радужной форели / К.А. Факторович // Известия ГосНИОРХ. - 1971. - Т.74. - С.104-116.
- Федоров, К.Е. Рост и развитие личинок горбуши (*O. gorbuscha* (Walb.)) в условиях разных температур и режимов кормления / К.Е. Федоров, Л.С. Богданова // Вопросы ихтиологии. - 1978. - Т.18. - Вып.4 - С.650-659.
- Феклов, Ю.А. Гистопатология печени рыб как биомаркер загрязнения среды / Ю.А. Феклов, Е.А. Гуничева // XI Междун. симпозиум по биоиндикаторам. Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: тез. докл. - Сыктывкар, 2001. - С. 195.
- Фомин, А.В. Влияние состава кормов на рост и физиологические показатели молоди кеты и оптимизация режимов ее выращивания на рыбноводных заводах Магаданской области: автореф. ... канд. биол.наук: 03.00.10 / Фомин Александр Владимирович. - СПб, 1996. - 21 с.

- Хованский, И.Е. Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства (на примере искусственного разведения тихоокеанских лососей на северном побережье Охотского моря): дисс. ... докт. биол. наук: 03.00.10 / Хованский Игорь Евгеньевич. - Хабаровск, 2005. - 597 с.
- Хованская, Л.Л. Биологические и физиологические особенности искусственного разведения кеты в Магаданской области: дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Хованская Лариса Леонидовна. - Магадан, 2007. - 314 с.
- Хоревина, Н.Б. Суточная ритмика питания мальков кеты при подращивании на искусственных кормах / Н.Б. Хоревина // Экологические основы рационального природопользования на Сахалине и Курильских островах: тез. докл. IV науч.-практ. конф. (19-20 апр.). -Южно-Сахалинск, 1990. -С.189-190.
- Хоревина, Н.Б. Выращивание молоди кеты на сухих гранулированных кормах в условиях сахалинских рыбоводных заводов / Н.Б. Хоревина // Известия ТИНРО, 1994. - Т. 113. - С.140 – 144.
- Хоревина, Н.Б. Совершенствование биотехники искусственного разведения осенней кеты на сахалинских рыбоводных заводах: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Хоревина Надежда Борисовна. - Южно-Сахалинск, 1999. – 189 с.
- Хоревина, Н.Б. Результаты выращивания молоди кеты при использовании стартового корма с витазаром на сахалинских рыбоводных заводах / Н.Б. Хоревина, Т.М. Сергеенко // Труды СахНИРО. - 2003. - Т.5. - С.56-63.
- Хрусталева, А.М. Комплексный метод дифференциации нерки (*Oncorhynchus nerka*) азиатских стад: монография / А.М. Хрусталева. — М.: ВНИРО, 2007. — 165 с.
- Шилов, В.И. О расах Волго-Каспийского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt / В.И. Шилов, Ю.К. Хазов, Г.А. Батычков // Вопросы ихтиологии, 1970. - Т.10. - Вып. 4(63). - С.623-630.
- Шитова, М.В. Микросателлитная изменчивость заводских популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) о. Сахалин / М.В. Шитова, К.И. Афанасьев,

- Г.А. Рубцова, Т.В. Малинина, С.В. Сидорова, Л.А. Животовский // Вопросы рыболовства. - 2009. Т.10. - №1. С.102-115.
- Шубин, А.О. Распределение, кормовая база и питание молоди горбуши в прибрежье юго-востока Сахалина / А.О. Шубин, Н.А.Федотова, И.А. Сенченко // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. - 1996. - Т.1. - С. 21–33.
- Царев, Ю.И. Родственные связи, морфологическая и генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum): автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.10 / Царев Юрий Игоревич. - М.: Московский гос. ун-т им. М.В.Ломоносова. 1990. - 25 с.
- Череватая, А.Е. Сравнительный анализ биологии и динамики численности летней и осенней кеты Хабаровского края на примере рек Дуки и Мы / А.Е. Череватая // Рыбное хозяйство. - 2012. - №1. - С. 48-52.
- Черешнев, И.А. К систематике кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Чукотского полуострова / И.А. Черешнев // Фауна пресных вод Дальнего Востока. - 1980. - С.113-135.
- Черешнев, И.А. Новые данные по биологии малоизученных популяций и видов тихоокеанских лососей Северо-Востока Азии / И.А. Черешнев, А.С. Агапов // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. - 1992. - С. 5-41.
- Чугунова, Н.И. Руководство по изучению возраста и роста у рыб / Н.И. Чугунова. М.: Изд-во АН СССР, 1959. - 164 с.
- Augerot, X. Atlas of Pacific salmon / X. Augerot. - Los Angeles: University of California Press, 2005.- 151 pp.
- Beacham, T.D. Biochemical Genetic Survey and Stock Identification of Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia / T.D. Beacham, A.P. Gould, R.E. Withler, C.B. Murray, L.W. Barner // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. - 1987. - 44(10). - P. 1702-1713.
- Bergot, P. Relationship between number of pyloric caeca and growth in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) / P. Bergot, J.M. Blanc, A.M. Escaffre // Aquaculture. - 1981a. - V.22. - P.81-96.

- Bergot, P. Effect of selecting sires according to their number of pyloric caeca upon the growth of offspring in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) / P. Bergot, J.M. Blanc, A.M. Escaffre, H. Poisson // *Aquaculture*. - 1981b. - V.25. - P.207-215.
- Buddington, R.K. Aristotle revisited: the function of pyloric caeca in fish / R.K. Buddington, J.M. Diamond // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. - 1986. - V.83(20). - P.8012-8014.
- Chen, J.P. Genetic analysis of four wild chum salmon *Oncorhynchus keta* populations in China based on microsatellite markers / Chen, J.P., Sun D.J., Dong Ch.Zh. et al. // *Environmental Biology of Fishes*. — 2005. — Vol. 73. — P. 181–188.
- Dobzhansky, Th.G. *Evolution, Genetics and Man* / Th.G. Dobzhansky. - New York: John Wiley & Sons, Inc., 1955. - IX. - 398 p.
- Dobzhansky, Th.G. *Genetics of the Evolutionary Process* / Th.G. Dobzhansky. - New York; London: Columbia U. P., 1970. - XIII. - 505 p.
- Falk, K. Intestinal morphology of the wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) / K. Falk, I. Bjerkås, E.O. Koppang // *Journal of Morphology*. - 2013. - V.274(8). - P.859-876.
- Hartman, W.L. Tributary homing of sockeye salmon at Brooks and Karluk Lakes, Alaska / W.L. Hartman, R.F. Raleigh // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. - 1964. - Vol. 21. - №3. - P. 485-504.
- Hayes, F.R. The growth, general chemistry and temperature relations of salmonid eggs / F.R. Hayes // *The Quarterly Review of Biology*. - 1949. - Vol. 24. - №4. - P.281-308.
- Jonsson, B.. Early environment influences later performance in fishes / B. Jonsson, N. Jonsson // *Journal of Fish Biology*. - 2014. - V.85(2). - P.151-188.
- Kaev, A.M. Some Results of Studying the Kunashir Island Pink Salmon (Kuril Islands) / A.M. Kaev, L.V. Romasenko // *NPAFC Doc. 671*. - 2003. - 15 c.
- Larkin, P.A. *The stock concept and management of Pacific salmon: Lectures in Fisheries* / P.A. Larkin, H.R. MacMillan. - Univ. British Columbia, Vancouver. 1972. 231 pp.
- Lewis, P.O. *Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c)* / P.O. Lewis, D. Zaykin. - 2001. - Free program distributed by

the authors over the internet from
<http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>

- McGregor, A.J. Migration timing, a life history trait important in the genetic structure of pink salmon / A.J. McGregor, S. Lane, M.A. Thomason, L.A. Zhivotovsky, W.W. Smoker, A.J. Gharrett // NPAFC Bulletin. - 1998. -V.1. - P.262-273.
- Meet color guide "Wild Alaska keta salmon". - Alaska seafood Marketing Institute, 2013.
- McLellan, S.E. Guide for sampling structures used in age determination of pacific salmon / S.E. McLellan // Department of Fisheries and Oceans, Fisheries Research Branch. - Pacific Biological Station Nanaimo, B.C, 1987. - 27 p.
- Okazaki, T. 1983. Genetic structure of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) / T. Okazaki // Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. - №49. - P.189-196.
- Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot & L. Margolis. - Vancouver: USC Press, 1991. - 567 pp.
- Palamarchuk, A.Y. Organization and expression of the chum salmon insulin-like growth factor II gene / A.Y. Palamarchuk, P.E. Holthuizen, W.E. Müller, J.S. Sussenbach, V.M. Kavsan // FEBS Letters. - 1997. - V.416(3). - P. 344-348.
- Ricker, W.E. Hereditary and environmental factor affecting certain salmonid populations, in The Stock Concept in Pacific Salmon / W.E. Ricker // Institute of Animal Resource Ecology, University of British Columbia, 1972. - P. 19-160.
- Rungruangsak-Torrissen, K. Effects of varying rearing temperatures on expression of different trypsin isozymes, feed conversion efficiency and growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) / K. Rungruangsak-Torrissen, G.M. Pringle, R. Moss, D.F. Houliha // Fish Physiology and Biochemistry. - 1998. - V.19(3). - P.247-255.
- Salo, E.O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). In Pacific Salmon Life Histories (edited by C. Groot and L. Margolis) / E.O. Salo. - UBC Press, Vancouver. - 1991. 231-310 pp.
- Sano S. Salmon of the North Pacific ocean. Part III//A review of the life history of North. Pacif. Fish. Commiss. -1966. -№ 18. -P. 37-41.

- Shablott, M.J. Appearance of insulin-like growth factor mRNA in the liver and pyloric caeca of a teleost in response to exogenous growth hormone / M.J. Shablott, C.M. Cheng, D. Bolt, T.T. Chen // Proceedings of the National Academy of Sciences. - 1995. - V.92(15). - P.6943-6946.
- Small, M.P. Genetic structure of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) populations in the lower Columbia River: are chum salmon in Cascade tributaries rem-nant populations? / Small M.P., Frye A.E., Von Bargen J.F., Young S.F. // Conservation Genetics. — 2006. — Vol. 7. — P. 65–78.
- Svendsen, G.E. Behavioral and Environmental Factors in the Spatial Distribution and Popualtion Dynamics of a Yellow-Bellied Marmot Population / G.E. Svendsen // Ecology. - 1974. - 55 - 760–771 p.
- Toyota, E. Kinetic properties of three isoforms of trypsin isolated from the pyloric caeca of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) / E. Toyota, D. Iyaguchi, H. Sekizaki, K. Itoh, K. Tanizawa // Biological and Pharmaceutical Bulletin. - 2007. - V.30(9). - P.1648-1652.
- Waples, R.S. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity / R.S. Waples, O. Gaggiotti // Molecular Ecology. - 2006. - 15. - P. 1419–1439.
- Weber, J.L. Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the polymerase chain reaction / Weber J.L., May P.E. // Am. J. Hum. Genet. 1989. V. 44. P. 388-396.
- Weir B.S. Genetic Data Analysis II: Methods for Discrete Population Genetic Data. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 1996. 445 p.
- Yoon, M.S. Genetic variation among chum salmon population in the Pacific Rim inferred from the mitochondrial and microsatellite DNA analyses: NPAFC Doc.898 / Yoon, M.S., Sato J.E., Seeb R.L. et al. // Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Japan, 2005. — 20 p.
- Zimmerman, A.M. Composite interval mapping reveals three QTL associated with pyloric caeca number in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* / A.M. Zimmerman,

P.A Wheeler, S.S. Ristow, G.H. Thorgaard // Aquaculture. 2005. - V.247. - P.85–95.

Chevassus, B. Déterminisme génétique du nombre de cæca pyloriques chez la Truite fario (*Salmo trutta*, Linné) et la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Richardson). II. - Effet du génotype du milieu d'élevage et de l'alimentation sur la réalisation du caractère chez la Truite arc-en-ciel / B. Chevassus, J.M. Blanc, P. Bergot // Annales de génétique et sélection animale. -1979. - V.11. - P.79-92.

Heincke, F. Naturgeschichte des Herings. I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Bering in der europäischen Meeren / F. Heincke. - Abhandlungen der Deutschen Seefischereivereins, 1898. - Ver. 2. - 128 s.

Vibert, R. Pêches continentales. Biologie et aménagement / R. Vibert, G.F. Lagler. - Dunod, Paris, 1961. - 64: 173-175.