

Министерство образования Российской Федерации  
Московский государственный университет технологий и управления  
(МГУТУ)

На правах рукописи

**САМАРСКИЙ ВЛАДИМИР ГРИГОРЬЕВИЧ**

**ФОРМИРОВАНИЕ РАЗМЕРНОГО СОСТАВА МОЛОДИ КЕТЫ И СТРУКТУРЫ  
ЕЕ ЧЕШУИ В УСЛОВИЯХ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА**

Специальность 03.00.18 – гидробиология

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



Москва, 2005

Работа выполнена на Охотском рыбоводном заводе Сахалинской области (ООО «Салмо»)

Научный руководитель: доктор биологических наук, Микулин Александр Евгеньевич, профессор кафедры биоэкологии и ихтиологии Московского государственного университета технологий и управления, г. Москва.

Научный консультант: кандидат биологических наук, Любаев Валентин Яковлевич, ООО «Салмо», г. Южно-Сахалинск.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, Кловач Наталья Владимировна, Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва.

кандидат биологических наук, Пукова Наталья Викторовна  
Департамент рыбохозяйственной политики  
Минсельхоза России, г. Москва

Ведущая организация: Всероссийский научно-исследовательский институт пресноводного рыбного хозяйства (ВНИИПРХ)

Защита состоится 22 апреля 2005 г. в 11 часов на заседании диссертационного Совета К 212.122.03 при Московском государственном университете технологий и управления (МГУТиУ) по адресу: г. Москва, ул. Болотниковская, 15.

Отзывы на автореферат просьба присылать в двух экземплярах по адресу: 117149, г. Москва, ул. Болотниковская, 15, МГУТиУ, ученому секретарю диссертационного Совета К 212.122.03, факс (095) 317-29-27.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Московского государственного университета технологий и управления.

Автореферат разослан «    марта 2005 г.

Ученый секретарь диссертационного Совета, кандидат биологических наук

Фельдман М.Г.

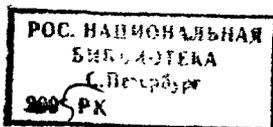
2005-4  
47936

2064501

Актуальность темы. Одной из задач гидробиологии является изучение закономерностей роста гидробионтов, в том числе и рыб. Дифференциация рыб по размерам часто является основой формирования и сохранения популяционного разнообразия. Знание основных закономерностей изменчивости роста на фоне влияния экологических факторов внешней среды позволяет уже в начале онтогенеза кеты прогнозировать и управлять процессом ее роста. Размерная изменчивость является важным атрибутом дифференциации популяции рыб на разные экологические формы. В большой степени с формированием изменчивости роста связаны многие случаи образования у рыб сложной внутривидовой структуры (Мина, Клевезаль, 1976; Никольский, 1980; Дгебуадзе, 2001).

Одной из целей гидробиологической науки является получение максимального количества продуктов питания для человечества без нанесения ущерба объектам водной среды. Важнейшими объектами морского промысла являются дальневосточные лососи, и в частности кета. Успех возврата в реки производителей этого вида в значительной мере зависит от правильно организованного процесса выращивания выпускаемой молодежи. Для выявления особенностей роста любого гидробионта важнейшее значение имеет создание стабильных условий внешней среды. Такая стабильность химического состава и температуры воды отмечается на Охотском рыбоводном заводе (Сахалин). Однако целый ряд вопросов, касающихся выращивания молодежи кеты, остаются не вполне решенными. Так, не ясно с какого момента резорбции желтка необходимо начинать кормление личинок, как влияет на их последующий рост наличие больших запасов желтка или, с другой стороны, голодание? Влияет ли на дальнейший рост потомков разнокачественность самок кеты и получаемой от них икры? Кроме этого сам вопрос о значении разноразмерности ооцитов производимых гидробионтами и их влияние на особенности последующего их роста остается слабо исследованным, а, следовательно, актуальным.

Цели и задачи исследования. В связи с вышеизложенным, целью настоящей работы являлось изучение процессов роста, формирования



размерного состава молоди кеты и структуры ее чешуи в искусственных условиях Охотского лососевого рыбоводного завода.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи.

1. Оценить причины разнокачественности потомства кеты на примере молоди, полученной от самок с различными размерами икры.

2. Исследовать влияние иерархических взаимоотношений на рост молоди кеты.

3. Выявить значение раннего начала питания личинок кеты при наличии у них большого желточного мешка на формирование размерной структуры полученной от них молоди.

4. Выявить значение голодания на этапе перехода на смешанное питание на формирование размерной структуры молоди кеты.

5. Оценить возможности использования прироста количества склеритов на чешуе для обратного расчисления темпов роста у молоди кеты.

Научная новизна. Впервые показано, что в условиях стабильной температуры воды темп эмбрионального развития кеты не зависит от исходной массы икринки, в то время как к моменту вылупления зародыша из оболочки масса свободного эмбриона, масса его желточного мешка, время резорбции желтка, а также масса малька в течение 60 дней положительно зависят от массы икринки, из которой потомок вылупился. Установлено, что дальнейший рост молоди кеты также определяется размерами икры, однако наибольшей удельной скоростью роста обладают потомки самок с мелкой икрой.

Впервые показано, что в течение первых от начала кормления 70 суток роста удельная (мгновенная) скорость роста массы тела молоди кеты примерно одинакова в потомстве от любой самки и не зависит от того, была ли у самки крупная или мелкая икра. При этом рост массы тела имеет экспоненциальный характер, определяя возрастание и последующую стабилизацию коэффициента вариации массы тела молоди.

Впервые показано, что после 70 суток кормления молоди кеты удельная скорость роста ее массы тела снижается, но при этом, становится большей у

потомства полученного от самок с мелкой икрой, чем от самок с крупной икрой.

Впервые показано наличие правой асимметрии в распределении индивидуальной скорости роста массы тела у молоди кеты.

Установлено, что голодание личинок кеты в течение 26 суток, на этапе перехода на внешнее питание приводит к увеличению их разнокачественности, но не отражается на удельной скорости роста при возобновлении питания. Показано, что у молоди кеты компенсаторного роста нет, нет и иерархического влияния крупных экземпляров молоди кеты на рост массы тела мелких. Раннее начало кормления молоди кеты с запасами желточного мешка около 1/3 от первоначального не только не вредит, но и позволяет получить более крупную молодь.

Показано, что голодание при переходе на смешанное питание приводит к уменьшению числа склеритов на чешуе. Одноразмерная (одновозрастная) молодь кеты, развитие которой проходит при постоянной температуре воды и стандартных условиях кормления, имеет значительные различия по количеству склеритов на ее чешуе.

**Практическая значимость.** Материалы, полученные в работе, могут быть использованы: для прогнозирования и управления длительностью периода выдерживания личинок кеты в условиях заводского выращивания; при составлении биологических нормативов выпускаемой с рыбоводных заводов молоди кеты в части оценки количества стандартной и нестандартной молоди; при исследовании структур чешуи кеты, как у молоди, так и у производителей.

**Апробация работы.** Основные положения и результаты исследований были представлены в виде докладов на: научной конференции молодых ученых Московской государственной технологической академии (Москва, 2002); Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб» (Москва, 2004); конференции «Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных» (Саранск, 2005); на совместном коллоквиуме Московского государственного

университета технологии и управления и Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Москва, 2005).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 4 статьи.

**Состав и структура диссертации.** Диссертация изложена на 167 страницах машинописного текста, включая 28 таблиц, 53 рисунка и содержит следующие разделы: введение, 10 глав с 10 подглавами, обсуждение результатов, выводы и список литературы, включающий отечественных 251 и иностранных авторов 184.

### **Глава I. Материал и методы исследования**

Объектом исследования послужила кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) в ранние периоды онтогенеза. Сбор материала производили в период с 1998 по 2004 гг. на базе Охотского лососевого рыбоводного завода (Сахалин).

Получены материалы биологических анализов покатной молоди кеты, мигрирующей в море после подращивания на Охотском рыбоводном заводе, а также данные биологических анализов свободных эмбрионов, личинок и молоди кеты, выращиваемых в питомниках завода, данные измерения массы набухших икринок, а также эмбрионов на стадии начала пигментации глаз и перед вылуплением, а также использованы данные биологических анализов производителей кеты.

Общий биологический анализ рыб осуществляли по общепринятым методикам (Правдин, 1966). Возраст производителей определяли по чешуе (Чугунова, 1959). Чешую брали во 2-3 рядах над боковой линией на оси, соединяющей конец основания спинного и начало основания анального плавников (McLellan, 1987). Определение массы ооцитов, свободных эмбрионов, личинок и мальков проводили на электронных весах Sartorius LC 621 S с точностью до 0,01г.

Для оценки влияния размеров икры на формирование размерной структуры и темпов роста молоди была собрана икра от 5-ти разных самок

кеты (2 повторности) в течение двух часов и произведена ее дальнейшая раздельная инкубация и подращивание молоди. Осеменение икры кеты осуществляли сухим русским способом (Бушуев, 1994). Икру от каждой самки осеменяли отдельным самцом. Самцов отбирали случайно. Самок с различными размерами икры отбирали таким образом, чтобы по возможности представить весь спектр внутрипопуляционной изменчивости ее икры. После набухания икры измеряли массу отдельных икринок в количестве 100 шт. от каждой самки. Инкубацию икры и выдерживание свободных эмбрионов производили в аппаратах Аткинса, прикрытых крышками из светозащитного оргстекла. Весь период инкубации температура воды составляла  $6 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ , содержание кислорода в воде - 7,5 мг/л.

Кормление осуществляли после перевода личинок из аппаратов Аткинса, где происходило их выдерживание, в инкубационные аппараты типа «бокс» с габаритами 790x630x450 мм. Кормление производили десять раз в день с 9 утра до 6 вечера, с интервалом в 45 минут гранулированными кормами производства Дании (Aller 514 Oil). Кормили молодь кеты избыточно, чтобы поставить все партии молоди и все размерные группы в пределах партии в одинаковые условия кормления. Гранулы комбикорма по своему размеру были доступны как наиболее мелким экземплярам, так и наиболее крупным. В каждом боксе подращивали по 500 шт. молоди от каждой самки в стандартных условиях (расход воды 0,8 л/с, содержание кислорода в воде 8 мг/л, температура воды  $6 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ ). Молодь, полученная от каждой самки в количестве по 200 шт., через два месяца была переведена для раздельного содержания в бассейны с габаритами 800x700x1200 мм.

Для обездвиживания молоди применяли анестетик 2-феноксизтанол (Климонов и др., 1995). Все данные получены на живом, нефиксированном материале.

Для исследования влияния начальных размеров икринок из смешанной партии (икра получена от разных производителей), на формирование размерной структуры молоди кеты, было отобрано 500 шт. икринок на стадии

пигментации глаз с массой  $271 \pm 5$  мг. Подращивание производили в аппарате «бюкс» по методике и в условиях описанных выше. От момента начала кормления еженедельно проводили взвешивания молоди по 100 шт. Наблюдения проводили в течение 50 сут.

С целью изучения влияния длительного голодания личинок кеты, на формирование их размерной структуры и дальнейшего роста, личинок от одной самки после окончания резорбции их желточного мешка разделили на две партии по 500 шт. Одних начали кормить по общему режиму (по исчерпанию запасов желточного мешка – "контроль"), других - на 26 сут. позже. В течение 55 сут. еженедельно проводили взвешивание и измерение длины молоди по 100 шт. из каждой партии.

Для изучения влияния голодания на этапе перехода личинок на смешанное питание на формирование числа склеритов на ее чешуе часть потомства одной самки в количестве 500 шт. начали кормить по общему режиму (по исчерпанию запасов желточного мешка – "контроль"), остальную часть - 500 шт. продолжали не кормить еще 9 сут. Далее партию «голодавших» начали кормить по общему режиму (избыточное кормление). В конце наблюдения у 50 экз. из «голодавшей» и контрольной партии были проведены измерения массы и длины тела, взята чешуя.

Для выяснения последствий раннего начала питания личинок кеты, на их дальнейший рост и формирование размерной структуры молоди, потомство от одной самки разделили на две группы по 500 шт. Контрольную группу начали кормить при уменьшении массы желтка до 4,3 мг или 1% массы тела (время стандартного начала кормления). Опытной группе корм начали давать раньше, когда масса их желтка составляла в среднем 60 мг (15% от массы тела). В течение всего периода наблюдений (116 сут.) еженедельно проводились измерения массы и длины тела молоди по 100 шт. из каждой группы.

Для исследования иерархических взаимоотношений молоди кеты, и в первую очередь, влияние крупных особей на рост мелких, была взята молодь из двух смешанных партий, отличавшихся по срокам начала ее инкубации.

Партию с «крупной» молодью уже кормили 25 сут., с «мелкой» – 9 сут. Из обеих партий в один день были отобраны наиболее крупные особи. Из партии с крупной молодью - 63 экз. со средней массой тела 806 мг (739–911 мг), из партии с мелкой – 66 шт. со средней массой тела 547 мг (508–631 мг). Всю крупную молодь поместили путем ампутации жирового плавника, мелкую – не метили. Крупную и мелкую молодь смешали и совместно кормили. От момента начала кормления у всей молодежи ежедекадно проводили индивидуальные измерения массы тела. Наблюдения длились 50 сут.

На чешуе молодежи кеты измеряли ее ширину от крайней левой до крайней правой точки через центр чешуйной пластинки, просчитывали количество склеритов. Все просчеты и измерения производили под микроскопом МБС-10. У всей молодежи измеряли линейные размеры и массу тела. У молодежи, полученной от потомства каждой самки с различными размерами икры, в 2001-2002 гг. пробы чешуи от 50 рыб брали дважды, в период ее закладки и в конце наблюдений т. (масса молодежи достигала в среднем 1500 мг). У молодежи, полученной от потомства каждой самки с различными размерами икры, в 2002-2003 гг. первый раз чешую брали при ее средней массе 1500 мг, второй раз при массе 10 г, также от 50 рыб. Кроме этого анализировали чешуйные материалы, собранные в течение 2000-2003 гг., у молодежи кеты, выпускаемой на нагул после заводского периода подращивания, и у молодежи скатывающейся в море после нагула в озере Тунайча.

Общий объем исследованного материала представлен в таблице 1.

Обработку данных производили при помощи компьютерной программы Microsoft Excel. Статистическую обработку материала проводили общепринятыми методами (Плохинский, 1970).

Удельную скорость роста массы тела молодежи рассчитывали по формуле -  $(\ln W_t - \ln W_0 / t - t_0)100\%$ , где  $W_0$  – начальная масса тела;  $W_t$  – конечная масса тела;  $t - t_0$  – рассматриваемый промежуток времени. Коэффициент «к» из уравнения экспоненциального роста  $W_t = W_0 e^{kx}$ , где  $W_0$  – начальная масса тела;  $W_t$  – конечная масса тела;  $x$  – сутки роста;  $k$  – «коэффициент роста», также

Таблица 1. Объем исследованного материала

Область исследований, объект	Виды работ	Промерено
Общий биологический анализ производителей кеты	промеры, взвешивание сбор чешуи, шт.	2000
Исследования возраста производителей кеты	количество просмотренных чешуй, шт.	800
Икринки кеты на разных стадиях развития	взвешивание, шт.	4450
Свободные эмбрионы и личинки	промеры и взвешивание, шт.	925
Выращиваемая молодь	промеры и взвешивание, шт.	11100
Покатники кеты	промеры и взвешивания, шт.	125
Сбор и изучение чешуи молоди кеты	просчет числа склеритов и промеры ширины чешуи, шт.	1003
Изучение строения чешуи производителей	просчет числа склеритов в ядерной части, шт.	800

указывает на удельную скорость роста, так как равен разнице натуральных логарифмов массы тела за сутки роста ( $k = \ln W_1 - \ln W_0$ , где  $W_1$  – масса тела через сутки роста). При умножении на 100, значение «k» равно удельной скорости роста массы тела за сутки.

## Глава II. Обзор литературы по росту различных видов рыб

Приведены сведения об основных закономерностях роста рыб. Дан обзор биологических и абиотических причин и факторов, приводящих к формированию изменчивости роста рыб. Приведены материалы, указывающие на связь темпов роста рыб и скорости полового созревания, а также на различную экологическую специализацию различающихся по темпам роста экземпляров отдельных видов. Для обзора, в основном, использовали материалы, касающиеся представителей семейства лососевых (*Salmonidae*).

### **Глава III. Биология кеты**

Приведены основные сведения о систематическом положении и морфологии кеты, распространении, численности, миграциях, об имеющейся внутривидовой дифференциации, об особенностях питания, плодовитости и размерах икры. Приведены данные о нерестилищах и нересте кеты, об особенностях эмбрионально-личиночного и малькового периодов развития.

### **Глава IV. Строение чешуи различных видов рыб**

Приведены основные сведения о строении чешуи рыб и связи размеров чешуи и размеров тела рыб. Рассмотрены теории, объясняющие особенности роста склеритов на чешуе.

### **Глава V. Особенности стада кеты Охотского рыбоводного завода**

Являясь полностью искусственным, это стадо кеты имеет все признаки, свойственные диким стадам. Четко выражены градации нерестового хода и, связанные с ними, изменения в размерно-возрастном составе и соотношении полов. Изменчивость плодовитости и размеров икры соответствуют данным, приводимым в литературе. Стадо является многочисленным, о чем свидетельствуют высокие показатели возврата, до 2,5-4%. Приведены средние многолетние данные по возрастному составу производителей. Указано расположение завода по отношению к базовым водоемам, приведены основные показатели абиотических условий развития икры и молоди кеты. К моменту выпуска молодь имеет на чешуе в среднем 2,5 склерита. Приведены микрофотографии образцов чешуи.

### **Глава VI. Причины разнокачественности потомства кеты, полученного от самок с различными размерами икры при выращивании его в стабильных условиях среды**

По нашим данным изменчивость ооцитов у разных самок кеты Охотского рыбоводного завода лежит в диапазоне от 150 до 390 мг. Между массой самок и массой их икринок нами обнаружена корреляция среднего уровня ( $r = 0,4$ ).

По нашим данным вылупление свободных эмбрионов кеты в условиях постоянной температуры происходит на 89-94 сут. и не зависит от исходной массы икринок. Однако, резорбция желтка в условиях стабильности температуры воды у личинок из крупной икры происходит на 22-23 сут. дольше, чем из мелкой. Нами отмечена тесная связь между массой икры и временем, необходимым для полной резорбции запасов желтка у получаемых из нее личинок ( $r=0,94$ ). По окончании резорбции желточного мешка в потомстве отдельных самок с различными размерами ооцитов масса получаемых личинок определяется массой набухших икринок ( $r=0,99$ ).

Значения коэффициента вариации массы набухших икринок у отдельных самок варьировали от 2,3 до 8,5 %. При этом в потомстве каждой самки от начала вылупления личинок и далее в процессе роста возрастает коэффициент вариации массы тела. Чем выше была у самки разнокачественность массы ооцитов, тем больше оказывалась разнокачественность массы личинок во время перехода их на внешнее питание и при дальнейшем подращивании молоди. У мелкой икры выше разнокачественность. По нашим данным, связь между значениями коэффициента вариации массы набухших икринок кеты в потомстве от отдельных самок и таковым у полученной из этой икры молоди через 60 сут. остается тесной ( $r=0,87$ ).

Темп роста массы тела у молоди кеты в потомстве каждой самки носит экспоненциальный характер. При этом рост наиболее крупных экземпляров происходит с большей удельной скоростью, чем наиболее мелких и средних. Это хорошо видно по степенным коэффициентам уравнений описывающих их рост (рис. 1).

Удельная скорость роста наиболее крупных экземпляров, полученных от отдельных самок, примерно одинаковая, вне зависимости от того, были ли они получены от самок с крупной или мелкой икрой. То же самое отмечено и для роста средней и минимальной массы тела молоди (табл. 2). Наблюдаемые различия в массе тела на каждый конкретный день определялись исходной массой тела личинок, а, следовательно, и икры, из которой они были получены.

То есть, удельная скорость роста молоди примерно одинакова для потомков любой самки кеты, а различия заключаются в стартовой массе личинок.



Однако, связь массы тела получаемой молоди с массой набухших икринок (из которых молодь была получена) позволяет достоверно различить их, по крайней мере, в

течение 60 дней ( $r=0,99$ ). Через 180 сут. такая связь значительно ослабевает ( $r=0,38$ ). Это время превышает продолжительность пресноводного периода обитания молоди кеты в крупных речных и озерных системах. Очевидно, что результаты столь длительного пресноводного выращивания кеты нельзя экстраполировать на природные условия.

Таблица 2. Значения удельной скорости роста средних и крайних значений массы тела у молоди кеты

70 сут. от начала кормления						
№ самки	1	2	3	4	5	среднее
Максимальное	2,52	2,48	2,51	2,47	2,33	2,462
Среднее	2,06	2,24	2,12	2,17	1,95	2,108
Минимальное	1,21	1,72	1,18	1,62	1,24	1,394
от 70 сут. до 180 сут. кормления						
Максимальное	1,89	1,88	1,8	1,75	1,87	1,838
Среднее	1,9	1,89	1,82	1,7	1,72	1,806
Минимальное	1,82	1,86	1,48	1,53	1,71	1,664

Полученные нами данные, позволяют выделить два отрезка времени, имеющих специфику роста молоди кеты. В течение первых 70 сут. рост молоди отличается большей удельной скоростью и значительной разницей между

ростом крайних значений массы тела молоди от каждой самки. После 70 сут. удельная скорость роста молоди несколько снижается, а разница между скоростью роста у лидеров и аутсайдеров становится менее заметной. При этом рост средней массы тела и массы тела лидеров происходит практически с одинаковой скоростью (см. табл. 2). Тем не менее, рост молоди кеты за все 180 сут. описывается экспоненциальной функцией с высокой степенью детерминации.

На различных организмах, в том числе и растениях, показано, что экспоненциальный характер роста массы тела и незначительная начальная изменчивость приводят к ее увеличению в процессе дальнейшего роста (Koyama, Kira, 1956). Результаты наших исследований показывают, что именно экспоненциальный характер роста молоди кеты приводит к увеличению изменчивости ее массы тела (см. рис. 1).

Для проверки полученных результатов мы исследовали скорость роста средних максимальных и минимальных значений массы тела с момента начала кормления у молоди заводской смешанной партии, полученной в один день от разных самок. Показано, что и в этом случае, экспоненциальные кривые роста наиболее крупных, средних и наиболее мелких рыб соответствуют таковым в исследованиях темпа роста молоди, полученной от отдельных самок с разным размером икры. Это указывает на то, что наибольшее значение в формировании весовой структуры молоди кеты имеет не происхождение икры (от самки с крупной или мелкой икрой), а ее начальные размеры и изменчивость массы при экспоненциальном характере роста.

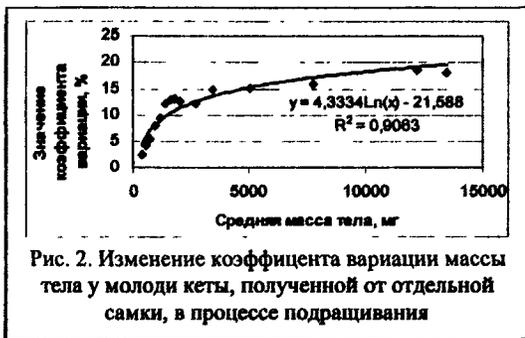
Таким образом, не имеет значения получена ли молодь из икры от одной самки или от разных, величины удельной скорости роста, показанные на отдельных самках, аналогичны таковым у потомства из смешанных партий. В течение первых 70 сут. темпы роста лидеров всегда были выше, чем рост молоди со средними значениями массы тела, а аутсайдеры всегда обладали самым медленным ростом.

Для всех наблюдаемых нами случаев, как в потомстве отдельных самок, так и в смешанных партиях, через 70 суток кормления весовой ряд приобретал правостороннюю (отрицательную), асимметрию с коэффициентом от  $-0,2$  до  $-1,0$ . Известно, что при случайном нормальном распределении скорости роста и при нормальном начальном распределении массы тела, через определенный период экспоненциального роста, возникает левостороннее распределение массы (Кояма, Кига, 1956).

Для проверки того, какой именно вариант распределения удельной скорости роста приводит к наблюдаемым фактически итогам, было проведено моделирование роста. Моделировали рост 100 экз., при этом крайние значения массы тела были приняты 440 и 300 мг (данные значения массы тела приняты для возможности последующего сравнения с ростом уже наблюдаемой молодежи). Необходимо отметить, что по фактическим данным, в период перевода личинок кеты на смешанное питание в распределении массы тела преобладает правосторонняя асимметрия со средним значением  $-0,5$ , но отмечается и близкое к нормальному распределение.

Результаты моделирования показали, что рост массы тела у молодежи кеты в течение первых 70 сут., наиболее соответствует варианту асимметричного распределения индивидуальной удельной скорости роста (коэффициент асимметрии составлял  $-1,0$ ), при ее случайном распределении. В итоге, смоделированный ряд имел асимметрию  $-0,25$ , тогда как в сравниваемой смешанной партии молодежи этот показатель был равен  $-0,28$ , а у потомства отдельной самки  $-0,77$ .

Нами отмечено, что рост коэффициента вариации массы тела у молодежи кеты, происходит логарифмически с ростом самой массы тела, что предполагает его замедление со временем (рис. 2). Аналогичный характер роста вариации массы тела происходит и при моделировании описанным выше способом. Сам экспоненциальный рост предполагает стабилизацию коэффициента вариации. При этом у молодежи кеты после 70-суточного рубежа, происходят изменения в характере скорости роста массы тела. Если до этого



срока скорость роста была выше у лидеров, то после этого срока скорости роста лидеров и аутсайдеров во всех вариантах выращивания молоди кеты значительно приближаются к среднему значению (см. табл. 2), оставаясь специ-

фичными в потомстве каждой самки с исходно различной по размеру икрой (табл. 3).

Таблица 3. Значения удельной скорости роста средней массы тела молоди кеты в период от 70 до 180 сут. роста в сравнении с исходными размерами икры

Средняя начальная масса икринок, мг	136	181	259	288	345
Удельная скорость роста	1,9	1,89	1,82	1,7	1,72

Следует отметить, что при одинаковых значениях удельной скорости роста (средней массы тела и ее крайних значений), дальнейшее увеличение изменчивости невозможно. Именно по этой причине, первоначальное увеличение коэффициента вариации у молоди, достигавшее через 180 сут. в среднем 24,7%, в дальнейшем близко к коэффициенту вариации по массе тела возвращающихся на нерест производителей, варьируя по разным заводам Сахалина в различные годы от 22 до 27%.

Нами установлено, что после достижения возраста 70 сут. от начала кормления и далее по мере роста, корреляционная связь между размерами икры и размерами получаемой из нее молоди снижается. Очевидно, что это происходит в связи с изменениями в характере роста массы тела молоди. Анализ этого явления показал, что дальнейший рост по-прежнему связан с исходными размерами икры, однако наиболее высокая удельная скорость роста

обнаружена нами у потомков самок с наиболее мелкой икрой (табл. 3). Мы предполагаем, что это явление связано с повышенной степенью гетерозиготности потомства, полученного из мелкой икры, и наличием связи между степенью гетерозиготности самок и размерами продуцируемой ими икры. Видимо, именно по этой причине корреляция между массой самки и размерами продуцируемой ею икры достаточно слаба. Характер роста, вероятно, наследуется по матроклинному пути. То есть, на дальнейшую скорость роста потомства размер самцов, участвующих в нересте, не оказывает влияние.

#### **Глава VII. Иерархические взаимодействия в пресноводный период роста молоди кеты**

В литературе отмечается (Мина, Клевезаль, 1976), что существование иерархических взаимоотношений у рыб является одним из факторов, влияющих на формирование ее размерно-весовой структуры. Иерархические отношения отмечены для ряда видов лососей, в том числе молоди радужной форели (Brown, 1946 a, b; Abbot et al., 1985) и кеты (Ryer, Olla, 1995).

Нами исследована возможность наличия иерархического влияния крупной молоди кеты на рост более мелкой. Результаты исследований указывают на отсутствие иерархических взаимоотношений у молоди кеты, ведущей стайный образ жизни.

#### **Глава VIII. Влияние продолжительного голодания молоди кеты на этапе перехода на смешанное питание на формирование ее размерного состава**

Исследовано влияние продолжительного голодания на формирование размерного состава молоди кеты.

Показано, что на 26 сут. голодания молоди после окончания резорбции запасов желточного мешка масса ее тела уменьшается в среднем на 52 мг. Ко времени начала кормления в голодавшей партии молоди увеличился

коэффициент вариации массы ее тела, но сохранилась асимметричность в распределении по сравнению с началом голодания (рис. 3).



Рис. 3. Частотное распределение массы молоди кеты до и после периода голодания

В процессе кормления голодавшая молодь не смогла компенсировать отставание в массе тела, но удельная скорость роста ее средней массы имела такое же значение, как и в контрольной партии, которую кормили с момента завершения резорбции их желточного мешка.

Таким образом, компенсаторного роста у молоди кеты нет, а закономерности роста голодавшей молоди после начала их кормления остаются сходными с кормленными. Различия заключаются только в начальной массе, с которой рыбы начинают расти после голодания.

## Глава IX. Влияние раннего начала кормления при значительных остатках желточного мешка на формирование размерного состава молоди кеты

Исследовано влияние раннего начала питания при значительных остатках желточного мешка на дальнейшую скорость роста и формирование размерного состава молоди кеты. Молодь, имевшая большой запас желтка (60 мг, или 1/3 от первоначально имевшегося при вылуплении), начинает сразу активно питаться. При этом, с начала кормления и на протяжении месяца у молоди с большим запасом желтка, удельная скорость роста остается меньшей, чем у тех, которых начали кормить с малым запасом желтка. К моменту резорбции желтка, в опытной партии скорость роста молоди сравнялась с контролем. Однако поскольку к этому моменту, опытные мальки успели прирасти в среднем на 340 мг и при дальнейшем кормлении они так и оставались крупнее. Таким образом, раннее начало кормления молоди кеты не только не вредит, но и позволяет получить ее более крупной.

## Глава X. Особенности формирования чешуи у молоди кеты

Нами исследованы особенности формирования чешуи у молоди кеты разного размера. По нашим данным, закладка чешуи у молоди кеты происходит при достижении средней длины 48 мм и массы 800 мг.

У разноразмерной и разновозрастной молоди степень связи между числом склеритов на ее чешуе и размерами самой молоди более высокая, чем при рассмотрении одновозрастной молоди.

Проведенные исследования показали, что одномерная (одновозрастная) молодь кеты, развивавшаяся в одинаковых условиях, имеет значительные различия по количеству склеритов на ее чешуе. Однако зависимость между длиной молоди и шириной ее чешуи у этих же рыб, значительно выше (рис. 4).

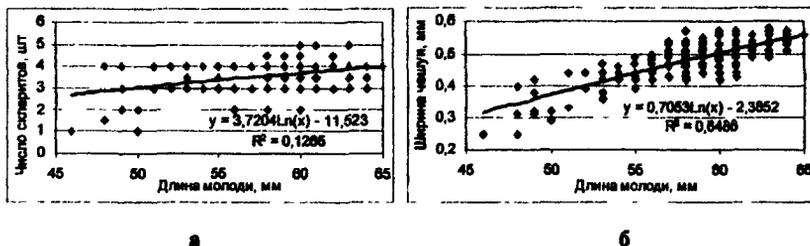


Рис. 4. Зависимость между числом склеритов и длиной тела (а) и между шириной чешуи и длиной тела (б) молоди кеты (по данным потомства от пяти самок)

Количество склеритов на чешуе молоди кеты, полученной от разных самок кеты, не зависит от исходных размеров икры и от того, что это лидеры или аутсайдеры по темпу роста, а также иных факторов, поскольку в наших условиях они были постоянными.

У голодавшей молоди кеты, полученной от одной самки, в течение 11 сут. при переходе ее на внешнее питание отмечено снижение массы тела, по сравнению с кормленной молодью, начавшей получать корм сразу после окончания резорбции желточного мешка. Голодание не изменяет коррелятивной связи между массой тела и шириной чешуйной пластинки.

Однако, у голодавшей молодежи закладка склеритов происходила меньшими темпами, т.е. при одинаковой массе тела у кормящихся рыб количество склеритов было большим.

Таким образом, несоответствие прироста числа склеритов росту самой молодежи, приводит к невозможности достоверной оценки ее начальных размеров, а, следовательно, и темпов роста по приросту склеритов на ее чешуе.

### **Обсуждение результатов**

Полученные нами характеристики размеров икры отдельных самок кеты и всей совокупности самок в целом Охотского рыбоводного завода сходны с ранее опубликованными данными о разнокачественности икры из иных местах обитания (Смирнов, 1954; Ястребков, 1965; Каев, 1986), что позволяет распространить выводы исследований причин изменчивости потомства на всю совокупность данного вида.

По мнению некоторых исследователей, разнокачественность потомства не зависит от исходной разнокачественности икры, а определяется исходными различными факторами биотической и абиотической среды (Привольнев, 1960; Ястребков, 1965; Галкина, 1968). По мнению других авторов, изначальная изменчивость ооцитов влияет на формирование размерного состава личинок и в дальнейшем - молодежи (Sklower, 1930; Мейен, 1940; Морозов, 1951; Fowler, 1972; Gall, 1974; Казаков, 1982; Beacham, 1987; Blanc, 2002; Valdimarsson, et al., 2002; Einum, 2003). Наши результаты подтверждают справедливость второй точки зрения.

Для кеты ранее выявлено, что темп роста массы ее тела носит экспоненциальный характер (Healey, 1980; Яржомбек, 2000). Результаты наших исследований показывают, что именно экспоненциальный характер роста молодежи кеты приводит к формированию наблюдаемой изменчивости ее массы тела. Наличие достоверной корреляционной связи между коэффициентом вариации массы икринок и коэффициентом вариации массы тела у получаемой из них молодежи ( $r=0,87$  в течение 60 сут.) в потомстве от разных самок указывает

на единую закономерность скорости роста массы тела молоди, и на сходство удельной скорости роста лидеров и аутсайдеров, полученных от разных самок.

На примере чавычи показано, что существует тесная связь ( $r = 0,72$ ) между размерами икры и временем дальнейшего начала кормления личинок (Folwer, 1972). Нам отмечено, что такая связь наблюдается и у кеты ( $r = 0,94$ ). Однако из наших данных следует, что при стабильной температуре воды скорость эмбрионального развития не зависит от исходных размеров икры.

По данным литературы, лососевым рыбам свойственна левосторонняя асимметрия распределения массы ооцитов в гонадах вследствие недоразвития части ооцитов (Савостьянова, Слуцкий, 1974; Слуцкий, 1978). Нами у кеты, наоборот, показана правосторонняя асимметрия этого распределения (коэффициент асимметрии в среднем равен  $-0,5$ ).

Приводимые в литературе данные о высоком темпе роста молоди, полученной из крупной икры, верны лишь частично, так как указывают не на удельную скорость роста, а на более высокие приросты у молоди, расположенной выше по экспоненциальному ряду. По нашему мнению, именно отсутствие иерархических отношений у молоди кеты обуславливает возможность проявления наблюдаемого нами единообразия темпов роста в потомстве от отдельных самок, а также связи между начальными размерами личинок и получаемой в последствии молоди и, особенно, в преемственности вариационной структуры молоди по массе их тела.

Учитывая, что некоторые закономерности роста молоди, установленные нами для кеты, отмечены и в литературе для других видов, а также сходство полученных нами биологических характеристик производителей, пришедших на завод и на естественные нерестилища в реки, можно констатировать отсутствие нарушений разнообразия в популяции кеты, выращиваемой в искусственных условиях, относительно дикой.

## Выводы

1. В условиях постоянной температуры воды темп эмбрионального развития у кеты не зависит от исходной массы икринки. В этих условиях масса свободного эмбриона, его желточного мешка, время необходимое для его полной резорбции, а также масса получаемой молоди, положительно коррелируют с массой икринки, из которой она вылупилась. Последняя связь сохраняется в течение первых 60 дней роста молоди, а через 180 дней - значительно ослабевает.

2. Не обнаружено иерархического влияния крупных экземпляров молоди кеты на рост массы тела мелких.

3. Рост массы тела у молоди кеты носит экспоненциальный характер и в течение первых 70 сут. кормления является общей закономерностью для потомства любой самки с любым размером икры, различия заключаются в исходной массе икринок. В стабильных условиях температуры воды личинки, полученные из икры любого размера имеют сходную удельную скорость роста массы тела.

4. В процессе раннего онтогенеза кеты разнокачественность массы тела увеличивается, начиная от этапа вылупления. Чем выше у самки разнокачественность массы ооцитов, тем она больше по массе тела как у личинок, так и молоди.

Именно экспоненциальный характер роста и отсутствие иерархии у молоди кеты приводит к формированию изменчивости массы ее тела. Экспоненциальный рост обуславливает первоначальное увеличение коэффициента вариации массы тела молоди кеты и его дальнейшую стабилизацию.

5. У молоди кеты через 70 сут. роста наблюдается отрицательная асимметрия распределения по массе тела. Рост массы тела у молоди кеты за этот период времени наиболее соответствует варианту отрицательного асимметричного распределения индивидуальных значений удельной скорости

роста при их случайном распределении между отдельными экземплярами вне зависимости от размеров икры и полученных из нее личинок.

6. В возрасте свыше 70 дней с момента начала кормления личинок характер роста молодых кеты меняется. Более высокой скоростью роста обладают потомки от самок с мелкой икрой, чем от самок с крупной.

7. Голодание личинок кеты на этапе перехода на внешнее питание в течение 26 сут. приводит к существенному снижению их массы тела и увеличению ее изменчивости на 33 % по сравнению с личинками, кормящимися этот срок. Гибели личинок не происходит. В дальнейшем такая молодь легко переходит на внешнее питание и темп ее роста соответствует кормившейся молоди аналогичной массы. Компенсаторного роста нет.

8. Личинки кеты легко переходят на внешнее питание при массе желтка в 60 мг, составляющем более 30% от его первоначальной массы при вылуплении. Раннее начало питания кеты приводит к тому, что такая молодь, несмотря на низкий темп роста в первый месяц и большую изменчивость по массе тела, достигает большей средней массы по сравнению с одновозрастной молодь, которую начали кормить к моменту завершения резорбции желточного мешка. Раннее начало кормления молоди кеты не только не вредит, но и позволяет получить более крупную молодь.

9. Одноразмерная (одновозрастная) молодь кеты, развитие которой проходит при постоянной температуре воды и в стандартных условиях кормления, имеет значительные различия по количеству склеритов на ее чешуе. Число склеритов на чешуе у молоди, при прочих равных условиях, не зависит от размеров икры, из которой она вылупилась. Это приводит к невозможности достоверной оценки начальных размеров молоди, а, следовательно, и расчисления темпа ее роста по приросту склеритов на чешуе. Голодание молоди кеты приводит к уменьшению числа склеритов на чешуе по сравнению с равной по массе тела кормящейся молодь. У голодавших рыб изменению подвержен только прирост числа склеритов, связь размер чешуи – размер тела молоди сохраняется.

10. В популяции кеты Охотского ЛРЗ, выращиваемой в искусственных условиях, не выявлено нарушений разнообразия размерного состава относительно дикой.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

Самарский В.Г., Любаев В.Я. 2002. Влияние разнокачественности половых продуктов лососевых на потомство при их искусственном воспроизводстве // Сборник научных трудов молодых ученых МГТА. М.: МГТА. Вып. II. С. 34-43.

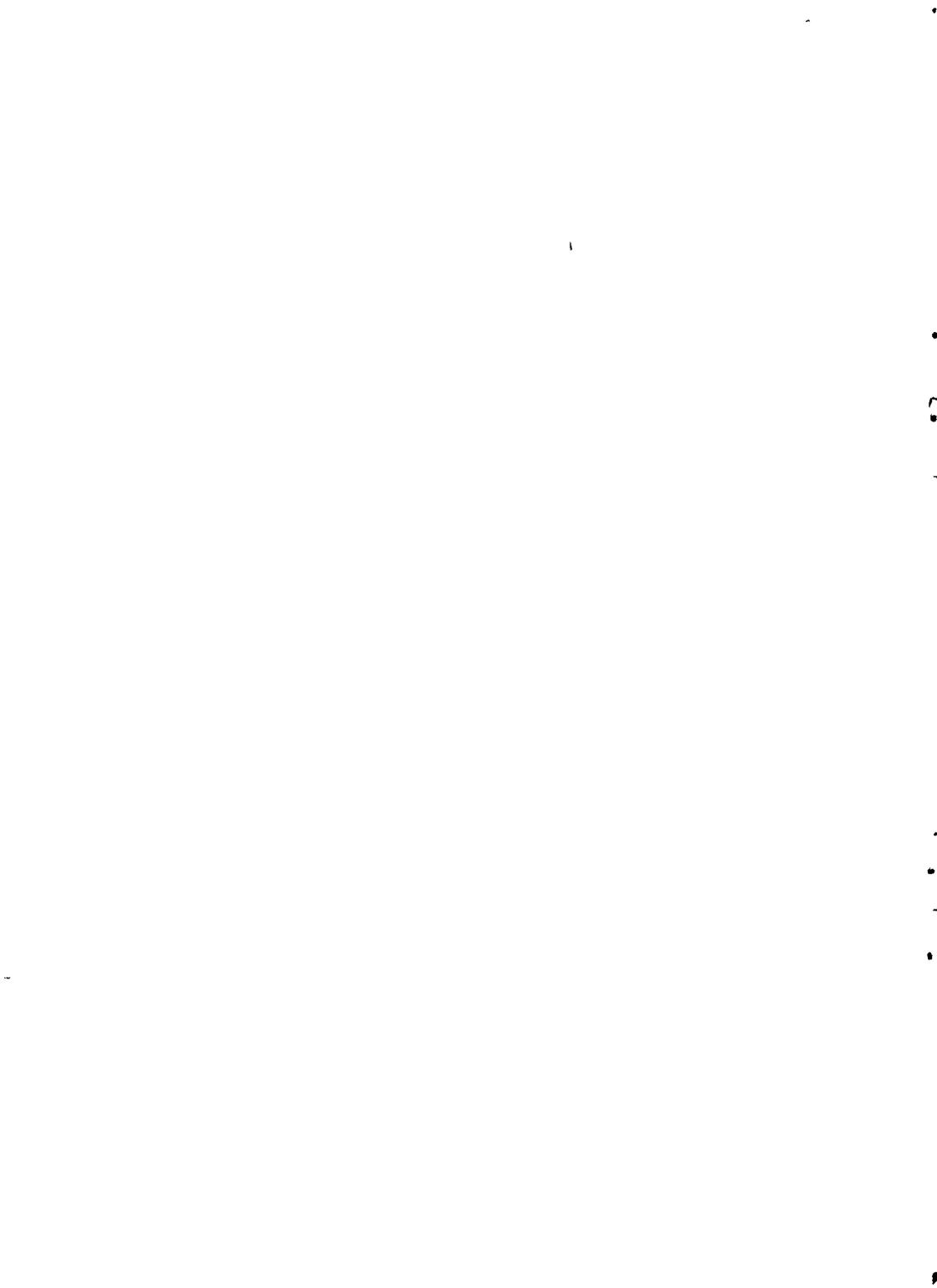
Любаев В.Я., Самарский В.Г. 2002. Особенности структуры чешуи кижуча, выпускаемого с Охотского рыбоводного завода, в связи с особенностями его экологии // Сборник научных трудов молодых ученых МГТА. М.: МГТА, Вып. II. С. 23-33.

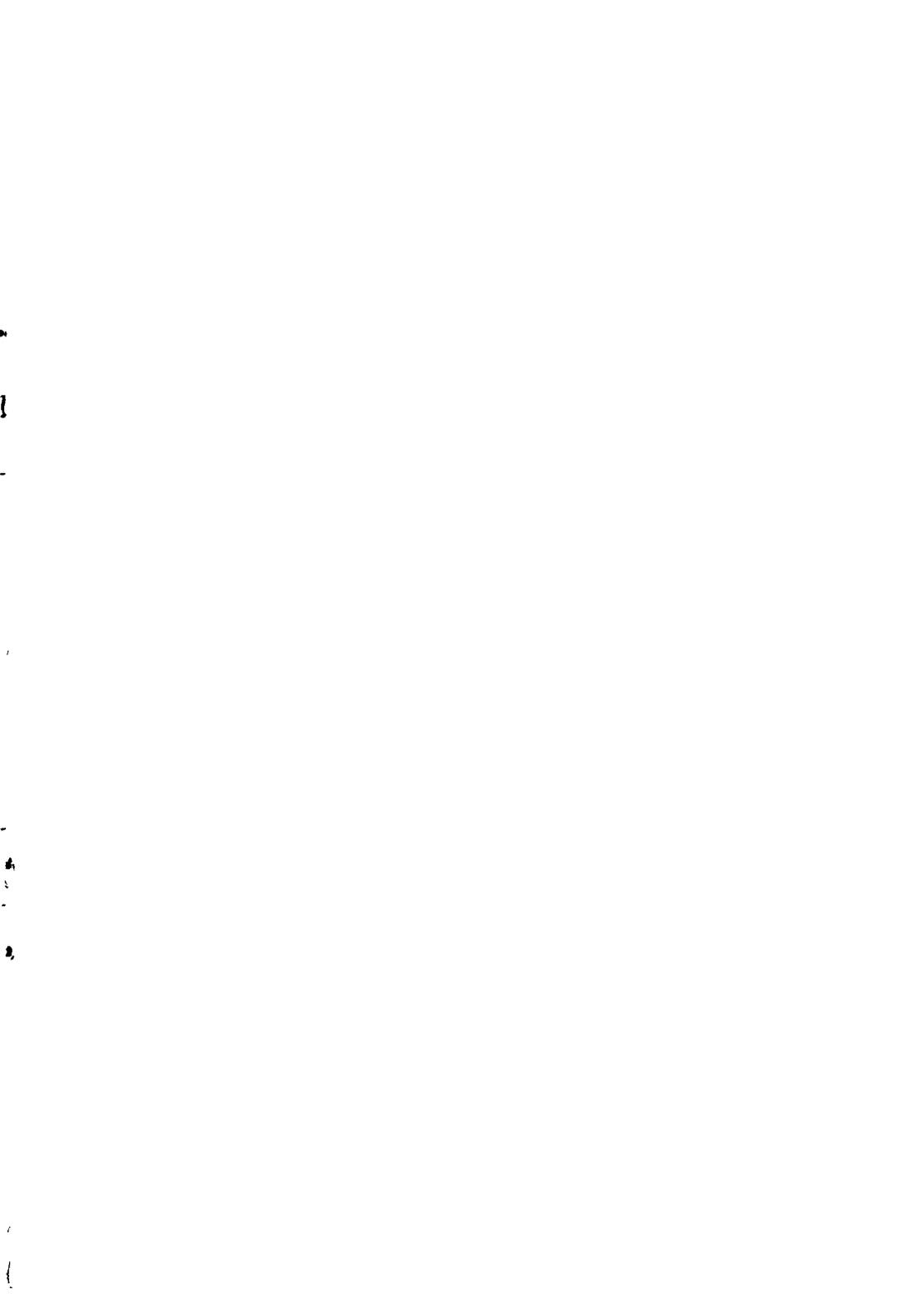
Самарский В.Г., Любаев В.Я., Микулин А.Е. 2004. Последствия разнокачественности икры в онтогенезе кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) // Мат. Всеросс. научно-практич. конф. «Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб» М. С. 504-527.

Самарский В.Г., Любаев В.Я. 2005. Влияние голодания личинок кеты на формирование чешуи и числа склеритов // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных. Саранск: Мордовский гос. ун-т. им. Н.П. Огарева.

Подп. в печать 15.03.05 Объем 15 п.л. Тираж 100 экз. Заказ 35

ВНИРО. 107140, Москва, В. Красносельская, 17





РНБ Русский фонд

2005-4

47936



761

22 МАР 2005