

УДК 597.553.2

ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРОВ ЯЙЦЕКЛЕТОК ЧАВЫЧИ (*ONCORHYNCHUS TSCHAWYTSCHA* (WALBAUM)) НА РАЗМЕРЫ ЛИЧИНОК И МОЛОДИ

Н. И. Виленская



Цель работы — выявить причины различной эффективности воспроизводства самок чавычи старших и младших возрастных групп. На основе многолетних полевых материалов установлено, что у старших (крупных) особей масса зрелых яйцеклеток значительно выше, чем у младших (мелких). Экспериментальные данные 1999 и 2000 гг. позволили выявить высокую корреляцию размеров зрелых яйцеклеток и размеров выклюнувшейся молоди — молодь от крупной икры по своим размерно-весовым параметрам значительно превосходит молодь от мелкой. По мере дальнейшего роста рыбы (в период подращивания) эти различия сохраняются достаточно отчетливо. Результаты экспериментов показали, что у крупной молоди чавычи полная резорбция желточного мешка происходит позже, чем у мелкой. Это обстоятельство может способствовать более позднему выходу крупной молоди из гнезд в наиболее благоприятные сроки, что, в свою очередь, должно положительно сказаться на ее дальнейшей судьбе и, в конечном итоге, определять ее больший возврат.

Чавыча — один из наиболее ценных объектов промысла на Дальнем Востоке. В последние годы численность ее подходов к берегам Камчатки резко снизилась. В предыдущей работе (Виленская, Маркевич, настоящий сборник) мы показали, что снижение численности этого вида напрямую связано со снижением количества самок старших возрастных групп, которые, в основном, и обеспечивают эффективное воспроизводство. Видимо, старшие, наиболее крупные и сильные самки, могут выбирать более удобные нерестовые площадки, а также глубже закапывать икру и тем самым гарантировать ее от выноса течением во время нереста. По мнению Вронского (1972), именно в этот период у чавычи гибнет более 80% икры вследствие ее вымывания из гнезд под воздействием сильного течения воды. Но это, вероятно, не единственный фактор, обеспечивающий более высокую эффективность воспроизводства старших рыб, по сравнению с молодыми. Мы предполагали, что старшие, как правило, наиболее крупные особи, продуцируют более крупную икру. Во всяком случае, при заходе в реку связь размеров яйцеклеток с возрастом рыб прослеживается достаточно отчетливо (Виленская и др., 2000; Виленская, Маркевич, настоящий сборник). В предыдущих наших работах, проведенных на нерке, показано, что из крупных яйцеклеток вылупляются крупные личинки с большим запасом желтка, личинки из мелкой икры имеют меньшие размеры и массу желточного мешка (Виленская, Маркевич, 1987; Маркевич, Виленская, 1991). Сходные зависимости получены и другими авторами (Bilton, 1971; Fowler, 1972). В связи с этим можно предполагать, что у крупных личинок, имеющих изначально больше желтка, полная его резорбция и, соответственно, выход из гнезд, происходит позже, в более благоприятные для активного нагула сроки. Возможно также, что и жизнестойкость крупных личинок выше, чем мелких.

В данной работе нами предпринята попытка выявить влияние размеров яйцеклеток чавычи (от самок разной длины и возраста) на размеры вылупившихся личинок и дальнейший их рост в процессе подращивания. Кроме того, нами уже было показано, что на выживание икры и молоди горбуши и нерки большое влияние оказывает первоначальная температура инкубации яйцеклеток (Виленская, Маркевич, 2000). Подобных экспериментов на чавыче ранее не проводили. Поэтому мы также попытались оценить роль термических условий эмбриогенеза на выживание икры, личинок и молоди этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Оплодотворение икры и ее инкубация, выдерживание личинок. Работа проведена в сезоны 1999–2000 и 2000–2001 гг. на Паратунской экспериментальной геотермальной базе. Рыб отлавливали на Малкинском Вактане (приток р. Быстрой) и в Карымайской протоке р. Быстрой. Для оплодотворения использована икра от 8 самок (табл. 1).

От каждой самки взвешивали по 25 неоплодотворенных икринок с точностью до 1 мг и рас-

Таблица 1. Объем использованного в экспериментальной работе материала

№ самки	Год	Цель работы	
		инкубация икры и выдерживание личинок	подращивание молоди
1	1999–2000	+	+
2	1999–2000	+	+
3	1999–2000	+	–
4	1999–2000	+	–
5	1999–2000	+	–
6	1999–2000	+	–
7	2000–2001	+	+
8	2000–2001	+	+

считывали среднюю их массу. Икру от каждой самки осеменяли индивидуально смесью молок двух самцов, а затем, после двух часов выдерживания, перевозили на Паратунскую экспериментальную базу, где размещали в бассейнах с проточной водой с температурой 7 °С и оставляли до утра следующего дня. Затем, после отбора яйцеклеток, погибших во время транспортировки, по 250 икринок от каждой самки размещали в индивидуальных емкостях в акватроны с заданными термическими режимами, в которых инкубировали икру и выдерживали личинок. Пробы раз в неделю просматривали для учета и удаления отхода. Конечные размерно-весовые параметры у непитающейся молоди определяли к моменту завершения резорбции желтка. Объем пробы составлял 25 особей.

Подращивание молоди. Молодь подращивали в сезоны 1999–2000 и 2000–2001 гг. В каждый из сезонов использовали икру двух самок (табл. 1). В 2000 г. количество завезенной на инкубацию икры от обеих самок было ограниченным. Поэтому этот материал мы используем только как вспомогательный. Остановимся на материале 1999 г.

В 1999 г. массовую закладку икры, для дальнейшего подращивания от нее молоди, произвели от самок № 1 — крупной и № 2 — мелкой. Икру — по 850 икринок от каждой самки — инкубировали в трех различных термических режимах. Ниже мы подробно остановимся на температурах каждого варианта. Инкубацию икры и выдерживание молоди проводили в акватронах в индивидуальных емкостях.

Для подращивания использованы аквариумы объемом 25 л. Поставлено шесть вариантов опыта: подращивание молоди от крупной и мелкой самки отдельно для каждого температурного варианта. В емкостях для подращивания содержали по 600 штук молоди. Плотность посадки составляла 24 шт./л. Воду в емкости подавали из скважины.

Рыб кормили с 9 до 20 часов с интервалом в один час американским стартовым гранулированным кормом. Во всех вариантах опыта подкормку молоди начинали с момента пересадки в емкости для подращивания — при поднятии на плав первых личинок. К началу кормления остаток желтка у молоди составлял 12–20%. Норма кормления — 3% от массы рыбы в емкостях. Погибших особей отбирали и учитывали ежедневно.

Пробы для определения размерно-весовых параметров личинок и молоди брали по следующей схеме: при 50%-ом вылуплении, непосредственно перед началом кормления и далее ежемесячно. Объем пробы составлял 25 особей, объем конечной пробы — 100 особей.

В работе использованы данные полевых наблюдений, взятые из архивов КамчатНИРО. Некоторые методические вопросы обсуждены в последующих главах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температурные режимы инкубации икры, выдерживания личинок и подращивания молоди (от двух самок сезона 1999 г.)

Инкубация икры и выдерживание личинок.

Для того, чтобы выявить влияние температуры на выживание чавычи в эмбриональный и постэмбриональный периоды, икру от самок № 1 и 2 инкубировали в различных термических режимах. Как и в предыдущих работах, проведенных на горбуше и нерке (Виленская, Маркевич, 2000), критерием термических условий развития служил показатель средней температуры воды за первые 1,5 месяца инкубации икры. Использованы три режима инкубации: 1 — теплый, средняя температура за 45 сут составляла 9,6 °С; 2 — контрольный, средняя температура за 45 сут — 7,7 °С; 3 — холодный, средняя температура за 45 сут — 5,7 °С. В контрольном варианте поддерживали температуру близкую к естественной (за эталон взят ход среднемноголетней температуры воды в р. Камчатка — основном районе воспроизводства чавычи), в теплом — на 2 °С выше, а в холодном — на 2 °С ниже контрольного. Личинок до начала кормления выдерживали в акватронах: в теплом режиме до 17 ноября, в контрольном — до 21 января, в холодном — до 16 марта. В зимний период поддерживали температуру 0,8–1,0 °С (по техническим причинам снизить температуру до отметок, наблюдаемых в руслах рек — 0,1–0,4 °С, нам не удалось). В холодном варианте в конце зимнего периода, чтобы несколько ускорить процесс резорбции желтка у личинок, температуру воды в акватроне повысили с 1 до 7 °С.

Подращивание молоди. Молодь (крупную и мелкую) из всех трех термических режимов подращивали три месяца: из теплого — с 17 ноября по 17 февраля, из контрольного — с 21 января по 21 апреля, из холодного — с 16 марта по 16 июня. Температуры за период подращивания варьировали от 5,2 до 7,1 °С, составляя в среднем: для теплого режима — 6,4 °С, для контрольного — 6,9 °С, для холодного — 6,9 °С, т. е. во всех трех вариантах температурные условия были близкими. Ход температур воды в период инкубации икры, выдерживания личинок и подращивания молоди приведен на рис. 1.

Влияние размеров яйцеклеток чавычи на размеры личинок и молоди.

Связь размеров самок, размеров яйцеклеток и размеров молоди (к моменту завершения резорб-

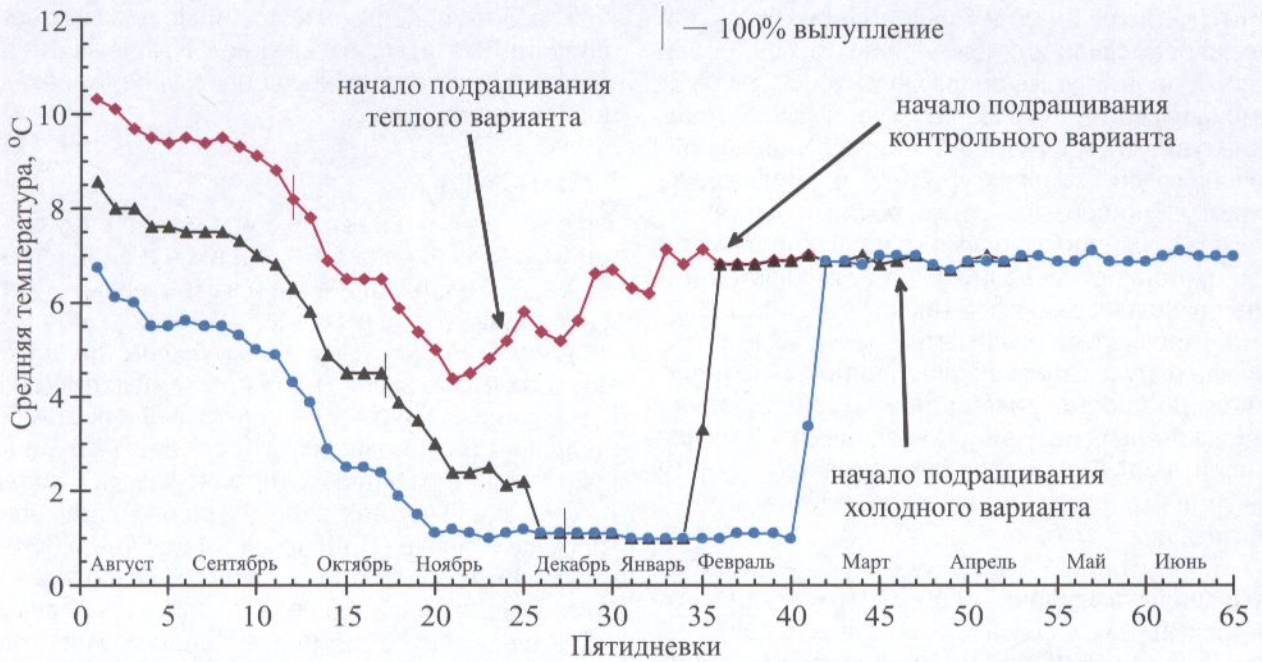


Рис. 1. Термические режимы инкубации икры, выдерживания личинок и подращивания молоди чавычи в 1999–2000 гг. (от самок № 1 и 2)

цаи желтка). Ранее нами уже было показано, что самки чавычи старших возрастных групп (5_+ , 6_+) заметно отличаются от младших (4_+) по ряду характеристик: они намного крупнее, имеют более высокую плодовитость и более крупные ооциты. Последние, в период захода чавычи в реку Камчатку, где проводился анализ, находились на стадии трофоплазматического роста и были еще далеки до дефинитивного размера. Средняя их масса у рыб в возрасте 4_+ составляла 101 мг, 5_+ — 119 мг. Мы предположили, что и к моменту завершения трофоплазматического роста эти различия должны сохраняться (Виленская и др., 2000).

В экспериментах 1999 и 2000 гг., как уже отмечено выше, была использована икра восьми самок. Их возраст, размер и масса яйцеклеток представлены в табл. 2.

Средняя масса яйцеклеток у рыб младших возрастных групп (3_0 , 4_1) составляла 214 мг, старших

(5_1) — 295 мг. Зависимость массы яйцеклеток от размера самок демонстрирует график 2.

Связь между рассматриваемыми параметрами весьма высока. Но объем исследованного материала мал, поэтому к работе привлечены данные Малкинского рыбного завода, на котором хотя и не проводили взвешивание отдельных икринок для определения их средней массы, тем не менее можно было ее вычислить (вероятно, с некоторыми погрешностями) по средней навеске и количеству яйцеклеток в ней. У рыб старшей возрастной группы (5_1) средняя масса икринок составила 271 мг, младшей (4_1) — 232 мг (возраст дан по материалам 1998 г.). Связь массы яйцеклеток с размерами самок (по материалам 1998–2000 гг.) представлена на рис. 3.

Кроме того, в нашем распоряжении имеются данные Карымайского наводательного пункта (1986–1995 гг.), расположенного в среднем течении р. Быстрой. Вся рыба была здесь проана-

Таблица 2. Биологические параметры производителей чавычи (самок), использованных в экспериментах

Год	№	Возраст	Длина, см	Масса яйцеклеток, мг
1999	1	5_1	101	250
	2	4_1	85	195
	3	5_1	106	331
	4	5_1	111	267
	5	5_1	98	291
	6	5_1	108	337
2000	7	4_1	92	233
	8	3_0	82	213

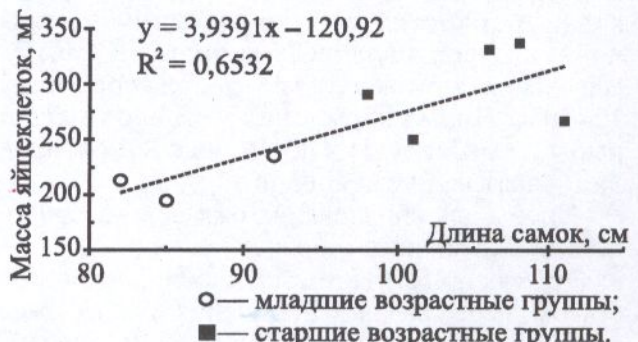


Рис. 2. Связь массы зрелых яйцеклеток с размером самок (в экспериментах)

лизирована в июне. В этот период гонады самок находятся на 3-й и 4-й стадиях зрелости. У одних самок яйцеклетки близки к дефинитивному размеру, у других находятся еще в стадии роста. Но, несмотря на неоднородность материала, положительная связь массы яйцеклеток с размером самок также прослеживается достаточно четко (рис. 4).

Таким образом, все представленные материалы подтверждают предположение о наличии достаточно тесной корреляции между размером (возрастом) рыб и массой яйцеклеток к моменту овуляции.

Размер же яйцеклеток, в свою очередь, может определять и размер вылупившихся из них личинок. Во всяком случае, такая связь довольно чет-

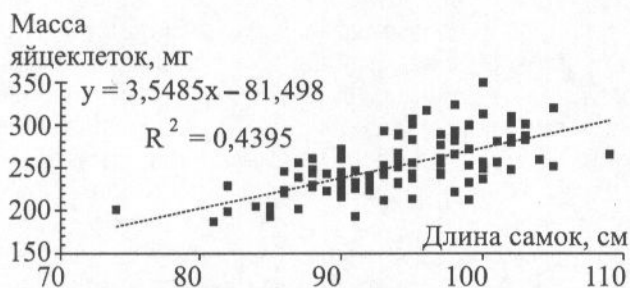


Рис. 3. Связь массы зрелых яйцеклеток с размером самок (Малкинский завод)

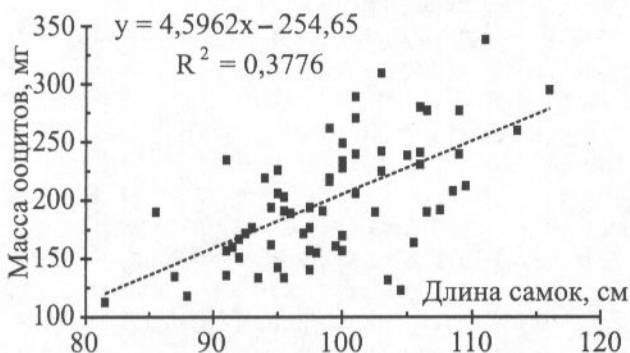


Рис. 4. Связь массы яйцеклеток с размером преднерестовых самок (Карымайский наблюдательный пункт)

ко прослеживается у нерки (Виленская, Маркевич, 1987; Маркевич, Виленская, 1991) и у горбуши (неопубликованные данные). Представляло интерес выяснить, проявляется ли она и у чавычи.

Для ответа на этот вопрос рассмотрим результаты экспериментов 1999–2000 и 2000–2001 гг. Икру всех имевшихся в нашем распоряжении восьми самок инкубировали в индивидуальных емкостях в акватронах при близких температурах воды. Личинки после вылупления содержали в тех же емкостях до практически полного рассасывания желточного мешка. Размер, масса тела и масса остаточного желтка молоди от каждой самки представлены в табл. 3, а связь массы молоди и массы яйцеклетки — на графике 5.

Как видно, связь между двумя анализируемыми параметрами проявляется очень отчетливо. Некоторые, весьма незначительные отклонения от теоретической линии регрессии легко объяснимы. Дело в том, что первоначальная экспертная оценка степени резорбции желтка у живых личинок проводится визуально, и очень трудно провести фиксацию проб таким образом, чтобы на ее момент во всех выборках масса оставшегося желточного мешка у рыб была бы близкой. Разница в массе оставшегося желтка в пробах от разных самок, как это видно из табл. 3, может составлять 20 мг и более. Если бы молодь с большим запасом желтка выдерживали еще несколько дней, то его масса уменьшилась бы, а общая

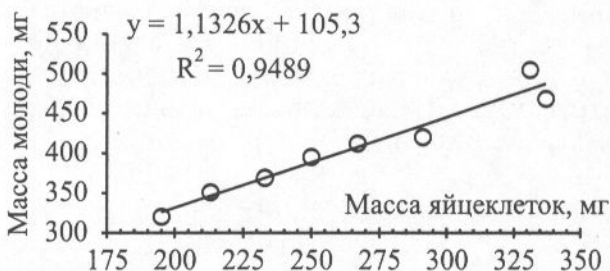


Рис. 5. Зависимость массы молоди к моменту завершения резорбции желтка от исходной средней массы яйцеклеток

Таблица 3. Средняя масса яйцеклеток и параметры молоди к моменту завершения у нее резорбции желтка (эксперименты 1999, 2000 гг.)

№	Самки Масса яйцеклеток, мг	Молодь			Средние температуры по периодам, °С		
		Длина, мм	Масса, мг	Масса желтка, мг	За 45 сут	От оплодотворения до вылупления	От оплодотворения до завершения резорбции желтка
1	250	33,7	395	16	7,7	6,5	3,4
2	195	31,6	320	17	7,7	6,5	3,4
3	331	35,5	505	37	7,5	6,3	3,2
4	267	33,6	412	24	7,5	6,3	3,2
5	291	32,9	420	42	7,4	6,3	3,3
6	337	34,6	468	40	7,4	6,3	3,3
7	233	32,8	369	12	7,7	6,7	3,5
8	213	32,7	351	15	7,7	6,6	3,4

масса молоди — несколько увеличилась. Таким образом, можно предположить, что если бы фиксация всех проб была проведена при близкой массе остаточного желточного мешка, то теснота связи «масса яйцеклеток — масса молоди» проявлялась бы еще четче.

Исходная масса яйцеклеток определяет и возраст завершения резорбции желтка у молоди (рис. 6).

Разница в возрасте завершения рассасывания желточного мешка у молоди, произошедшей от крупной и мелкой икры, может составлять около 20 суток.

У основной массы естественной молоди чавычи, попадающей в ловушку при весенних учетных работах, желток или уже вообще отсутствует, или же его масса не превышает 5 мг (табл. 4).

В естественных условиях молодь остается в грунте практически до момента полного рассасывания желтка. Выход из него происходит при массе остаточного желтка 3–7 мг. По-видимому, завершающий момент резорбции желточного мешка и определяет сроки выхода ее из гнезд. В таком случае, молодь от крупной икры, очевидно, покидает гнезда позже, и, возможно, в более благоприятные сроки, чем от мелкой. В дальнейшем это может сказаться на ее последующем росте и выживании.

Таким образом, результаты проведенного эксперимента позволяют выстроить следующую цепочку. Наиболее крупные самки (как правило, они же и наиболее старшие) продуцируют и наиболее крупную икру. Из крупной икры вылупляется крупная личинка. Различия в размерах личинок от крупной и мелкой икры сохраняются и к моменту выхода молоди из грунта. При этом молодь от крупной икры может дольше задерживаться в грунте и переходить на внешнее питание в наиболее благоприятные сроки.

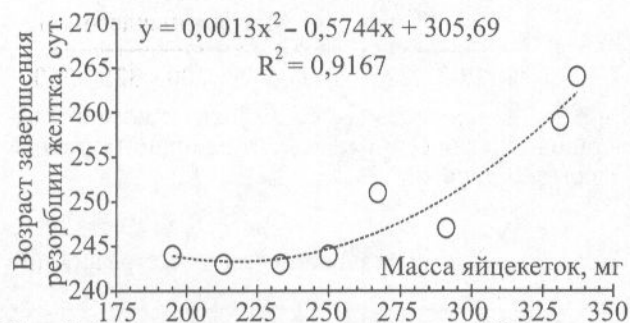


Рис. 6. Связь возраста завершения резорбции желтка у молоди с исходной массой яйцеклеток.

Таблица 4. Процентное распределение массы остаточного желтка у естественной молоди (Карымайская протока 1992–1996 гг.)

Масса остаточного желтка						
0	до 5 мг	до 10 мг	до 20 мг	до 30 мг	до 40 мг	сумма
73	14	8	3	1	1	100

Возникает вопрос, сохраняются ли различия в размере молоди от крупной и мелкой икры при дальнейшем росте рыбы? Для ответа на него мы проинкубировали икру двух самок, отличающихся друг от друга по возрасту, размеру и массе яйцеклеток (табл. 1 и 2) и проследили за ростом их потомства.

Связь размеров яйцеклеток и размеров молоди (от момента завершения резорбции желтка до конца периода подращивания). Как уже отмечено, икру самок, от которых в дальнейшем подращивали молодь, инкубировали в разных термических условиях — теплый, контрольный и холодный варианты.

Теплый вариант. Вылупление личинок в этом варианте произошло в последних числах сентября при температуре воды около 8 °С (рис. 1). По всем показателям личинки от крупной икры заметно отличались от личинок от мелкой: были крупнее по размеру и массе, имели больший запас желтка (табл. 5). К середине ноября (к моменту взятия второй пробы) эти различия не только сохранились, но и увеличились. Размер личинок к этому времени достиг 32,3 и 30,4 мм (соответственно от крупной и мелкой икры), отдельные особи начали подниматься на плав. Масса желтка заметно снизилась и составила 14–15% от общей массы. При таких размерах и массе оставшегося желточного мешка рыба, обычно, начинает питаться. Поэтому 18 ноября личинок от крупной и мелкой икры пересадили в отдельные емкости для подращивания и начали подкармливать. После пересадки основная масса личинок от крупной икры практически сразу же начала подниматься на плав и активно питаться. У личинок от мелкой икры массовое поднятие на плав началось лишь через 5–10 суток после пересадки, хотя доля оставшегося желтка у тех и других на момент пересадки была близкой (соответственно, 15 и 14%). В дальнейшем, на протяжении всего периода подращивания молодь от мелкой икры по размерно-весовым параметрам отставала от крупной. Причем эти различия от начала к концу опыта увеличивались (табл. 5, рис. 7).

Контрольный вариант. Вылупление личинок в этом варианте произошло в середине октября. Температура воды в акватроне в это время составляла 4,5 °С (рис. 1). На момент вылупления, как и в предыдущей серии, личинки от мелкой икры по всем показателям заметно отставали от личинок от крупной (табл. 5). К концу периода выдерживания размерно-весовые различия между личинками двух групп сохранились достаточно отчетливо. В конце второй декады января единичные личинки как от мелкой, так и от крупной икры начали подниматься на плав. Поэтому

21 января обе группы пересадили в емкости для подращивания и сразу же начали подкармливать. Через день после пересадки практически все крупные личинки поднялись на плав и начали активно питаться. Среди мелких массовое поднятие личинок началось только через 10 суток после пересадки, возможно из-за более высокой доли у них остаточного желтка. После первого месяца подращивания разница в размере личинок от крупной и мелкой икры достигла 3,5 мм, в общей массе — более 200 мг. После второго — эти различия еще больше увеличились. Некоторое снижение их к концу третьего месяца пока остается не совсем понятным (табл. 5, рис. 7). Мы склонны их отнести к несколько различным условиям содержания крупной и мелкой молоди.

Из-за плохой технической оснащенности Паратунской экспериментальной базы, во второй и третьей сериях опытов (в контрольном и холодном вариантах) условия содержания молоди от мелкой икры были лучше, чем от крупной: во-первых, в емкостях с молодькой от мелкой икры была более удачная система водоснабжения; во-вторых, часть корма, подаваемого в емкости с молодькой от крупной икры потоком воды сносила в смежную емкость с молодькой от мелкой. В результате молодь от крупной икры получила относительно меньше корма. Таким образом, можно предположить, что если бы условия содержания крупной и мелкой молоди во второй и третьей сериях опыта сохранялись бы абсолютно одинаковыми, то наблюдаемые различия в

Таблица 5. Размерно-весовые параметры личинок и молоди чавычи в периоды вылупления, выдерживания и подращивания

Дата взятия пробы, периоды	Возраст от оплодотв., сут	Средняя T °C по периодам	Крупная икра (самка №1)				Мелкая икра (самка №2)			
			Длина, мм	Масса, мг	Масса желтка, мг	Число экз.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желтка, мг	Число экз.
Теплый вариант (средняя T за первые 45 сут инкубации — 9,6 °C)										
24.09.99 (вылупл.)	27	9,4	20,5	266	71	25	20,1	210	66	25
18.11.99 (выдерж.)	82	6,0	32,3	391	59	25	30,4	311	43	25
16.12.99 (1 месяц подращ.)	110	5,6	35,5	494	19	25	33,2	394	14	25
17.01.00 (2 месяц)	142	6,7	44,1	1008	0	25	40,5	774	0	25
16.02.00 (3 месяц)	172	6,9	50,9	1560	0	100	48,1	1320	0	100
Контрольный вариант (средняя T за первые 45 сут инкубации — 7,7 °C)										
19.10.99 (вылупл.)	52	6,7	22,2	265	100	25	20,2	197	67	25
21.01.00 (выдерж.)	146	1,8	31,8	383	61	25	29,5	286	57	25
24.02.00 (1 месяц подращ.)	180	6,9	37,9	670	10	25	34,4	466	6	25
21.03.00 (2 месяц)	206	6,9	46,8	1291	0	25	40,6	812	0	25
21.04.00 (3 месяц)	237	6,9	49,2	1357	0	100	46,7	1187	0	100
Холодный вариант (средняя T за первые 45 сут инкубации — 5,7 °C)										
2.12.99 (вылупл.)	96	3,5	21,1	246	76	25	19,9	193	60	25
16.03.00 (выдерж.)	107	3,2	31,8	378	46	25	30,2	307	36	25
16.04.00 (1 месяц подращ.)	138	6,9	37,9	624	5	25	35,3	504	1	25
16.05.00 (2 месяц)	168	6,9	43,2	957	0	25	41,2	838	0	25
16.06.00 (3 месяц)	199	7,0	49,8	1568	0	100	49,7	1543	0	100

Примечание: различия по длине и массе во всех вариантах (за исключением последней пробы холодного режима) высоко достоверны при уровне значимости $P < 0,01$

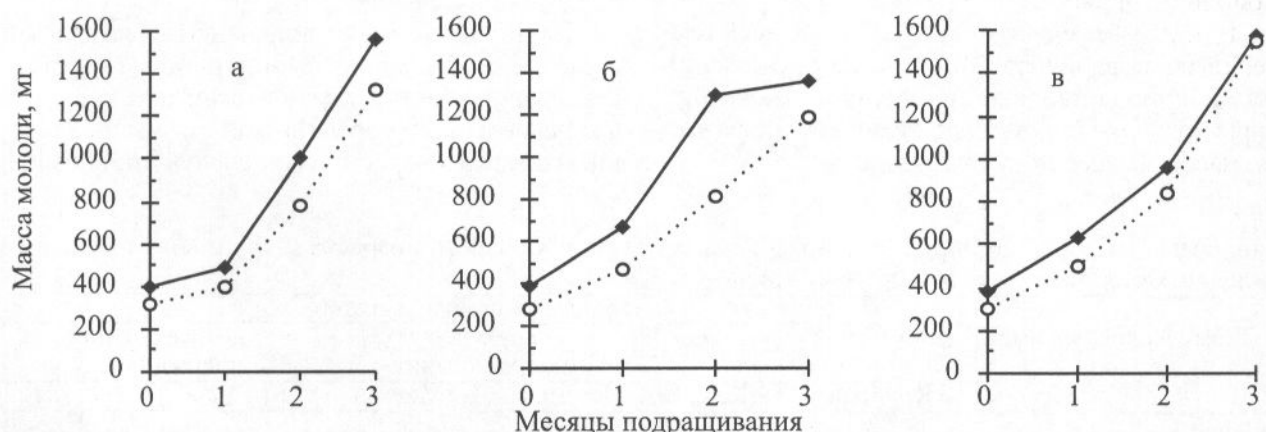


Рис. 7. Масса молоди от крупной (сплошная линия) и мелкой (пунктирная линия) икры за период подращивания для разных температурных вариантов: а — теплый, б — контрольный, в — холодный.

размере и массе рыб от разной икры были бы еще выше. Напомним, что в первом варианте опыта различия размерно-весовых параметров молоди от икры разного размера нарастали на протяжении всего периода исследования — в течение трех месяцев наблюдений.

Холодный вариант. Вылупление личинок в этом варианте опыта произошло в середине декабря при температуре воды в акватроне около 1 °С (рис. 1). При вылуплении личинки от мелкой икры, как и в двух предыдущих сериях, заметно отставали по своим размерно-весовым параметрам от личинок от крупной (табл. 5). После завершения вылупления выдерживание личинок при температуре около 1 °С продолжали еще около двух месяцев, а затем, для ускорения резорбции желтка и завершения эксперимента в разумные сроки, температуру воды в акватроне повысили до 7 °С (рис. 1). Первые личинки, как среди крупных, так и среди мелких, начали подниматься на плав в середине марта. К этому времени они достигли примерно такого размера и массы, как и личинки из двух предыдущих серий. Но масса остаточного желтка у них была несколько меньше. Причиной последнего, возможно, является длительный период выдерживания их сначала при низких температурах, а затем, непосредственно перед началом кормления, при высоких. На момент начала кормления различия размерно-весовых параметров крупной и мелкой молоди сохранялись достаточно высокими (табл. 5). Как и в предыдущих сериях, на активное питание быстрее перешла крупная молодь. После первого месяца подращивания разница между размером и массой крупных и мелких личинок, как и в других термических вариантах, существенно увеличилась. После второго — сохранилась на достаточно высоком уровне. Сближение размерно-весовых параметров после третьего месяца подращивания (табл. 5, рис. 7) мы объясняем различными условиями содержания молоди от икры разного размера.

В целом же можно отметить, что во всех температурных вариантах опыта и на протяжении всего периода наблюдений молодь от крупной икры превосходила молодь от мелкой: по размеру, массе и массе остаточного желтка.

Выживание икры, личинок и молоди от самок разного размера и возраста (с разной массой яйцеклеток) при инкубации икры в различных термических условиях. Во всех трех термических режимах выживание эмбрионов от самки возраста 5₁ с крупной икрой было несколько ниже, чем от самки возраста 4₁ с мелкой. Разница в выживании составляла около 10% (табл. 6).

В период выдерживания личинок — от момента завершения вылупления до начала подращивания — ни в одном из вариантов отход практически не наблюдался (табл. 6). Стабилизация выживания, после завершения вылупления, отмечена нами и для других видов лососевых рыб (Виленская, Маркевич, 2000). В период трехмесячного подращивания отход молоди составлял не более 3%.

Что касается влияния первоначальной температуры инкубации икры на выживание, то как у крупной, так и у мелкой икры наименьший отход наблюдался в самом теплом режиме. В контрольном и холодном он был несколько выше. Но в целом можно говорить о достаточно высокой термолабильности икры чавычи. Пороговые температуры инкубации лежат, видимо, за пределами предложенных нами температурных диапазонов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашей предыдущей работе (настоящий сборник) было показано, что численность поколений чавычи определяется, главным образом, количеством пропущенных на нерест самок старших возрастных групп: чем их больше, тем больший можно ожидать в конечном итоге и возврат. Связь же численности поколений с количеством пропущенных на нерест самок младших возрастных групп практически не выражена. Мы предполагаем, что столь различная эффективность воспроизводства самок старших и младших возрастных групп может быть связана, по крайней мере, с двумя причинами:

1. Старшие, как правило наиболее крупные и сильные особи, могут выбирать более удобные нерестовые участки, глубже закапывать икру, что, в конечном итоге, гарантирует ее от выноса течением во время нереста и в последующий период.

Таблица 6. Выживание икры, личинок и молоди от самок разного возраста с крупными и мелкими яйцеклетками, % от оплодотворенной икры

Термические режимы	Периоды от оплодотворения					
	до 100% вылупления личинок		до начала подращивания		до завершения подращивания	
	Крупная	Мелкая	Крупная	Мелкая	Крупная	Мелкая
Теплый	88	98	88	98	85	97
Контрольный	87	95	86	95	84	92
Холодный	85	94	84	94	82	93

2. У старших (крупных) особей масса зрелых яйцеклеток значительно выше, чем у младших (мелких). В свою очередь, молодь, произошедшая от крупной икры, превосходит по своим размерно-весовым параметрам молодь от мелкой икры. По мере дальнейшего роста рыбы, на протяжении первых трех месяцев активного питания, эти различия выявляются достаточно отчетливо. Вероятно, они сохраняются и в дальнейшем. Это положение находит свое подтверждение в ходе проведенной нами дополнительной работы. В нескольких словах остановимся на ней.

После завершения основного опыта 1999–2000 гг., оставшуюся молодь из теплого и контрольного вариантов еще довольно продолжительное время продолжали подкармливать:

— из теплого — с 17 февраля по 16 июня (дополнительно 4 месяца);

— из контрольного — с 21 апреля по 16 июня (дополнительно почти 2 месяца).

16 июня из обоих вариантов были взяты пробы для определения средней навески молоди. В теплом варианте масса ее составляла: у молоди от крупной икры 6648 мг; от мелкой — 6418 мг (разница 230 мг); в контрольном, несмотря на различные условия содержания крупной и мелкой молоди, на что уже указывалось выше, соответственно, 3203 мг и 3017 мг (разница 186 мг).

Вполне вероятно, что различия в размерах естественной молоди, выходящей из гнезд, в конечном итоге обуславливают и различия в размерах производителей, т. е. звенья цепочки таковы: крупные производители — крупная икра — крупная молодь — крупные производители дочернего поколения. О возможности существования такой зависимости упомянуто и в зарубежной литературе (Donaldson, 1970; Ricker, 1980). Видимо, дальнейший анализ полевых и экспериментальных материалов позволит внести ясность в эту проблему.

Есть также основания предполагать, что жизнестойкость крупной молоди в естественных условиях выше, чем мелкой. Этот аспект может иметь решающее значение и определять дальнейшие более высокие возвраты рыбы от самок старшего возраста с крупной икрой. Кроме того, судя по полученным материалам, у крупной молоди полная резорбция желточного мешка происходит позже, чем у мелкой. Это может способствовать и более позднему выходу ее из гнезд — в наиболее благоприятные сроки, что также должно положительно сказаться на ее дальнейшей судьбе и, в конечном итоге, определять ее большие возвраты.

Выживание в период эмбриогенеза в различных вариантах опыта 1999 г. составляло 85–98%. Во всех термических режимах выживание эмбрионов от молодой самки (4₁+) с мелкой икрой

оказалось выше, чем от старшей (5₁+) с крупной. Разница в выживании составила ~10%. Но повышенный отход крупной икры, по сравнению с мелкой, возможно и не связан с ее размерами, а определяется, например, качеством производителей (самок и самцов), или же условиями перевозки оплодотворенной икры, или же другими причинами. Во всяком случае, в опытах 2000 г. выживание как от мелкой, так и от крупной икры в теплом и контрольном режимах было очень высоким и составляло 99–100%.

Что касается влияния первоначальной температуры на выживание, то наименьший отход как крупной, так и мелкой икры наблюдался в теплом режиме при средней температуре за первые 45 суток 9,6 °С; наибольший — в холодном при средней температуре за соответствующий период 5,7 °С. После завершения вылупления выживание во всех термических режимах стабилизировалось, и в дальнейшем, в периоды выдерживания личинок и подращивания молоди, отход практически не наблюдался. В целом можно говорить о высокой термоустойчивости икры чавычи к предложенным температурам. По-видимому, пороговые температуры инкубации лежат за пределами данных температурных диапазонов. В опытах 2000 года наиболее высокая средняя температура за первые 45 суток инкубации составила 11,3 °С. Но и при такой температуре воды конечное выживание оказалось очень высоким — 99–100%. В естественных водоемах Камчатки (в реках юго-западного района), по имеющимся у нас многолетним данным, средняя температура воды за условные 45 суток (с июля по середину августа) может достигать и более высоких значений, чем заданная в 1999 и 2000 гг. в экспериментах — 14,2 °С (р. Утка). В дальнейшей работе мы попытаемся установить верхний предел пороговой температуры для икры и молоди чавычи. Но не следует забывать, что в естественных условиях чавыча может реагировать на температуру несколько иначе. Как показали наши предыдущие полевые эксперименты, проведенные на горбуше в естественных водоемах — в Карымайском ключе и Карымайской протоке, высокие, хотя и не выходящие за пределы оптимума температуры в начальный период эмбриогенеза, влекут за собой форсированное развитие эмбрионов и повышенную их гибель, значительно большую, чем в «чистых» экспериментах — постоянно контролируемых условиях (Маркевич, Виленская, 1995). Возможно, высокая гибель икры и личинок связана с интенсивным развитием сапролегнии, преждевременным разрывом оболочек икры и выходом нежизнеспособных личинок. Кроме того, можно предположить, что высокие температуры в естественных водоемах, приводящие к форсированному разви-

тию икры, личинок и молоди, в конечном итоге ведут и к раннему выходу последних из гнезд, в сроки, когда нагул еще практически невозможен.

Низкие температуры в период эмбриогенеза влекут повышенную гибель икры и личинок. Такая картина наблюдалась в экспериментах 2000 года, где минимальная заданная температура за 45-дневный период составляла 4,6 °С. Отход икры и личинок при этом превышал 20%. Кроме того, низкие температуры могут приводить к задержке выхода из гнезд, что также, вероятно, отрицательно сказывается на последующем росте и развитии молоди. Таким образом, температуры в периоды эмбриогенеза и постэмбриогенеза, влияющие на сроки завершения реорбции желтка у молоди, наряду с исходным размером яйцеклеток, могут определять дальнейшее ее выживание.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виленская Н.И., Маркевич Н.Б. 1987. Зависимость между весом икры нерки и размерно-весовыми показателями ее потомства на ранних этапах развития // Биологические ресурсы камчатского шельфа, их рациональное использование и охрана. Тез. докл. научно-практ. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 32–33.
- Виленская Н.И., Маркевич Н.Б. 2000. Влияние термических условий на возраст, выживание и размер эмбрионов и молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и нерки *Oncorhynchus nerka* в условиях эксперимента // Исслед. биологии и динамики числен. пром. рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 5. С. 124–132.
- Виленская Н.И., Вронский Б.Б., Маркевич Н.Б. 2000. Характеристика нерестовых подходов и биологической структуры стада чавычи реки Камчатка. // Исслед. биологии и динамики числен. пром. рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 5. С. 56–69.
- Виленская Н.И., Маркевич Н.Б. К уточнению методики прогнозирования численности поколений чавычи стада р. Камчатка // Исслед. биологии и динамики числен. пром. рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО (настоящий сборник).
- Вронский Б.Б. 1972. Материалы о размножении чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 2 (73). С. 293–308.
- Маркевич Н.Б., Виленская Н.И. 1991. Выживание и весовой рост личинок нерки *Oncorhynchus nerka*, проходившей ранние этапы эмбриогенеза при различном термическом режиме. // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 5. С. 756–765.
- Маркевич Н.Б., Виленская Н.И. 1995. Выживание горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в период эмбриогенеза в связи с термическим режимом инкубации икры // Исслед. биологии и динамики числен. пром. рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 25–33.
- Bilton, H.N. 1971. A hypothesis of alteration of age of return in successive generations of Skeena River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol. 28. No. 4. P. 513–516.
- Donaldson, L.R. 1970. Selective breeding of salmonid fishes // Marine Aquaculture. Oregon State University. P. 65–74.
- Fowler, L.G. 1972. Growth and mortality of fingerling chinook salmon as affected by egg size // The Progressive Fish Culturist. Vol. 34. No. 2. P. 66–70.
- Ricker, W.E. 1980. Causes of the decrease in age and size of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Canadian technical report of fisheries and aquatic sciences. No. 944. 25 pp.