

639.3
Т 19



Е.В. Тарасюк
С.Н. Тарасюк

**МЕТОД МАСШТАБНЫХ
ХАРАКТЕРИСТИК И ЕГО
ПРИМЕНЕНИЕ ДЛЯ
СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ
БИОТЕХНИКИ
ИСКУССТВЕННОГО
РАЗВЕДЕНИЯ
ГОРБУШИ**

Издательство ВНИРО

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное агентство по рыболовству

Федеральное государственное унитарное предприятие
“Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии” (ВНИРО)

Ministry of Agriculture of the Russian Federation
Federal Agency for Fisheries

Federal State Unitary Enterprise
“Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography” (VNIRO)



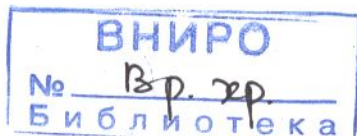
E.V. TARASYUK, S.N. TARASYUK

**SCALE-CHARACTERISTIC METHOD
AND APPLICATION OF IT FOR PERFECTION
BIOENGINEERING OF PINK SALMON
ARTIFICIAL PROPAGATION**

**MOSCOW
VNIRO PUBLISHING
2007**

Е.В. ТАРАСЮК, С.Н. ТАРАСЮК

**МЕТОД МАСШТАБНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК
И ЕГО ПРИМЕНЕНИЕ ДЛЯ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ
БИОТЕХНИКИ ИСКУССТВЕННОГО
РАЗВЕДЕНИЯ ГОРБУШИ**



**МОСКВА
ИЗДАТЕЛЬСТВО ВНИРО
2007**

Тарасюк Е.В., Тарасюк С.Н.

Т19 Метод масштабных характеристик и его применение для совершенствования биотехники искусственного разведения горбуши.– М.: Изд-во ВНИРО, 2007.– 149 с.

В представленной работе разработан и апробирован на фактических данных новый метод (метод масштабных характеристик), предназначенный для количественного описания биологического возраста горбуши и прогнозирования сроков наступления этапов ее развития в раннем онтогенезе при искусственном разведении.

Особое внимание уделено разработке способа управления скоростью развития и роста молоди горбуши на лососевых рыбоводных заводах с помощью терморегуляции. Цель такого управления – получение молоди горбуши с заданными размерно-весовыми показателями в заранее планируемые оптимальные сроки.

Выявлены регрессионные зависимости биологических показателей эмбрионов, свободных эмбрионов и личинок от биологического возраста, что позволяет проводить численное моделирование процессов развития и роста. Результаты моделирования могут быть использованы для разработки схем терморегуляции, планирования и оптимизации биотехнических процессов и экономических показателей лососевых рыбоводных заводов, воспроизводящих горбушу.

Для ихтиологов, рыбоводов, практиков рыбного хозяйства

Tarasyuk E.V., Tarasyuk S.N.

Scale-characteristic method and application of it for perfection bioengineering of pink salmon artificial propagation.– М.: VNIRO Publishing, 2007.– 149 p.

This new method (scale-characteristic method) for a quantitative description of biological age and prediction the time beginning stages of early development of pink salmon was elaborated and approved on the facts of artificial propagation in presented book.

The special emphasis was devoted for the development and growth speed of pink salmon management on fish rearing plants by means of temperature regulation. The purpose of management is getting pink salmon rearing production with prescribed length and size characteristics by a specified date, and optimization of terms for fry release.

Due to the fact that, by using regression analysis the quantitative dependence between embryo, free embryo, larvae of pink salmon biological characteristics and their biological age was determined, become possible to computational modeling of the development and growth speed of pink salmon. The results of modeling may be used for procedure temperature regulation selection, for planning and optimization of bioengineering process and economic indexes on artificial plants rearing pink salmon.

For ichthyologists, fish-breeders and experts in fish industry may be useful.

Введение

В настоящее время объемы выпуска молоди проходных и полупроходных рыб, являющихся объектами искусственного воспроизводства в России, превышают 6 млрд. экз. в год. Хотя для отдельных объектов искусственное воспроизводство признано эффективным, однако, фактические промысловые возвраты от заводской молоди зачастую остаются не высокими. Это обусловлено устаревшей стратегией искусственного воспроизводства, не учитывающей, что искусственно пополняемые популяции являются структурными звеньями водных экосистем и подчиняются общим закономерностям их функционирования [Маслова, Микодина, 2004].

В полной мере вышесказанное относится к популяциям тихоокеанских лососей, воспроизводимым в водоемах Дальнего Востока России. Лососевыми рыбободными заводами (ЛРЗ) Сахалинской, Камчатской, Магаданской областей, Приморского и Хабаровского краев, ежегодно выпускается искусственно воспроизведенная молодь горбуши, кеты, кижуча, чавычи, нерки, обеспечивая пополнение популяций этих видов.

В Сахалинской области основу уловов прибрежного рыболовства составляют два вида дальневосточных лососей – горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) и кета (*Oncorhynchus keta*). В конце 1990-х – начале 2000-х гг. с ЛРЗ Сахалина и Курил ежегодно выпускалось в море около 600 млн. шт. мальков, чем обеспечивался заметный вклад в увеличение численности популяций этих видов, среднегодовой вылов которых составлял около 80 тыс. т при колебаниях уловов от 50 до 120 тыс. т.

Более чем полувековая история разведения горбуши на Сахалине позволила выработать и внедрить эффективную схему биотехнического цикла [Смирнов, 1963; 1975; Канидьев, 1984; Рухлов, 1989; Каева, Тарасюк, 1986; Тарасюк, 1994 а,б], тем самым обеспечив стабильность коэффициентов возврата заводской горбуши и доведение ее доли в общих уловах в некоторых районах до 20–40% [Коряковцев, 2001]. Резервом для дальнейшего увеличения доли рыб заводского разведения является совершенствование существующей биотехники искусственного воспроизводства горбуши через управление ее развитием и ростом в раннем онтогенезе. Известно, что скорость развития эмбрионов и личинок лососей, как и других костистых рыб, зависит от температуры [Иванов, 1949; Вернидуб, 1949, 1963; Канидьев, 1966, 1967 а,б; Канидьев, Фроленко, 1965; Яндовская, 1964, 1976]. Следовательно, воздействие соответствующего температурного режима позволит нам получить рыбободную продукцию не только в заранее планируемые сроки, но и с заданными морфо-физиологическими параметрами [Таманская, 1980; Прокуренко, Марковцев, 1986; Новиков, Строганов, 1991; Новиков, 2000]. Так при планировании строительства новых предприятий и реконструкции действующих ЛРЗ оценку температурного режима водоисточника, на котором располагается рыбободный завод, можно провести методом математического моделирования. Результаты моделирования покажут, насколько температурный режим водоисточника соответствует требованиям по обеспечению эффективного роста горбуши, и таким образом позволят определить экономическую эффективность предприятия. Однако, до настоящего времени, отсутствуют научные разработки, которые позволили бы выполнить количественное описание изменения биологических показателей молоди горбуши на ранних этапах онтогенеза в зависимости от температуры и разработать метод регулирования сроков инкубации икры, подращивания личинок и выпуска молоди горбуши с учетом эволюционно сформировавшихся сроков ската [Тарасюк, 1994б].

Показатель количества градусо-дней, применяемый в рыбоводной практике для количественного описания, не является достаточно надежным из-за его зависимости от температуры [Наyes, 1949; Смирнов, 1975; Медников, 1977; Городилов, 1986]. Во второй половине XX века в качестве альтернативы градусо-дням были предложены относительные характеристики биологического времени развития. Одним из первых, еще в 1936 г., способ определения так называемого «биологического времени» рассмотрел французский физиолог Лекомт дю Нуи, принявший за единицу биологического времени длительность заживления раны [Детлаф, 2001]. Беррил (Berril, 1935), сравнивая продолжительность периода от осеменения до начала гастрюляции, выразил его числом интервалов между появлением борозд 1-го и 2-го делений дробления. Т.А. и А.А. Детлафы в своей работе впервые поставили вопрос о возможности использования продолжительности определенного периода развития пойкилотермных животных в качестве общей меры времени и об условиях, которым должен отвечать выбранный в качестве такой меры времени период, для того чтобы эти характеристики были сопоставимы между собой [Детлаф, Детлаф, 1960а,б]. Результаты исследований, проведенных в этом направлении, позволили Детлафам сформулировать понятие «биологического времени» и затем, вместе со своими учениками и последователями, на протяжении многих лет, развивать принципы его применения [Детлаф, 1962, 1965, 1977, 1984, 1985, 1986, 1989, 1990, 1996, 1998, 2001; Детлаф Т.А., Детлаф А.А., 1960а,б; Детлаф, Детлаф, Зубова, 1995; Игнатъева, 1969, 1970, 1973, 1974, 1975, 1979, 1985, 1991; Игумнова, 1975, 1985].

Разработчиками метода безразмерных характеристик впервые было предложено определение биологического возраста: «*Биологическим возрастом зародыша называется численное выражение определенной степени морфологического развития, причем его величина постоянна и независима от условий среды, при которой происходит развитие*» [Городилов, Свимонишвили, 1979].

К сожалению, сложность оценки биологического возраста с использованием безразмерных показателей препятствовала широкому распространению этих методов в практическом рыбоводстве. Так, практическое применение относительных характеристик биологического возраста («тау-нулевое» и «тау-сомит») для количественного описания возраста эмбрионов и личинок горбуши основано на табличных значениях показателей безразмерных характеристик. До настоящего времени детального описания развития горбуши методом безразмерных характеристик, позволяющего использовать его на практике, в отечественной литературе не приведено, хотя такого рода наблюдения по данному виду проводились [Городилов, 2001]. Следует отметить, что составление подобных табличных материалов требует проведения значительного количества экспериментов, выполняемых с использованием биотехнических систем, позволяющих проводить инкубацию икры при различных постоянных температурных режимах, и привлечения высококвалифицированных специалистов эмбриологов.

Положительные результаты были получены при использовании в качестве меры времени процента или доли продолжительности всего периода зародышевого развития животных от осеменения до вылупления — 1 % DT (Developmental Time method) [Детлаф, Гинзбург, 1954]. Данный метод был успешно применен Г.Г. Новиковым [2000] для описания скорости развития целого ряда костистых рыб (треска, пинагор, белорыбица, семга, балтийский лосось и микижа).

Для решения ряда задач практического плана нами предпринята попытка определения показателя биологического возраста с помощью нового метода, свободного от ограничений, присущих методу относительных характеристик.

Ключом к его разработке явилось то обстоятельство, что еще в 1960-х гг. Б.М. Медниковым [1965] и Г.Г. Винбергом [1968] было доказано, что связь между длительностью развития пойкилотермных животных и температурой наилуч-

шим образом описывается экспоненциальной функцией. Нам удалось выяснить, что между показателями экспоненциального уравнения и безразмерными характеристиками имеется математическая связь, а масштабный коэффициент экспоненциального, а также экспоненциального квадратичного уравнения, можно использовать в качестве показателя биологического возраста [Тарасюк, 1988, 2001а; Тарасюк, Тарасюк, 1989]. Определенный с помощью коэффициентов экспоненциального квадратичного уравнения биологический возраст горбуши явился той методической основой, благодаря которой нами были получены количественные закономерности ее роста на ранних этапах онтогенеза.

Кроме того, несомненный интерес представляет вопрос о длительности эмбриогенеза и сроках выпуска молоди с рыбоводных предприятий. При искусственном разведении развитие горбуши протекает быстрее, чем в естественных условиях, и она раньше дикой достигает готовности к скату [Канидьев, 1984; Марковцев, 1989]. Обычно скат молоди с естественных нерестилищ в реках восточной части Сахалина происходит в мае – июне. В 1960–1970-е гг. выпуск молоди с заводов, как правило, производился уже с конца апреля, в результате она попадала в прибрежье, когда условия для ее нагула еще не были благоприятными. Коэффициенты возврата заводской горбуши в эти годы были невелики и изменялись от 0,2 до 2,95%, в среднем составив 1,4% [Рухлов, Шубин, 1986]. Важность своевременного выпуска молоди с ЛРЗ подчеркивалась еще в 1960-х гг. [Смирнов, 1963; Смирнов, Камышная, 1965; Канидьев, 1965; Фроленко, 1965]. Необходимость синхронизации выпуска заводской молоди с периодом наступления благоприятных условий в прибрежье и скатом молоди с естественных нерестилищ обосновывалась во многих работах [Баранникова, 1975; Вронский, 1980; Кобаяси, 1988; Марковцев, 1989; Кляшторин, Смирнов, 1992; Карпенко, 1998]. Результаты проведенного нами изучения динамики покатной миграции молоди горбуши из рек Юго-Восточного Сахалина показали, что ее массовый скат с нерестилищ соответствует времени наступления благоприятных условий в прибрежье [Тарасюк, 1994б]. С этим периодом и был синхронизирован выпуск, что на месяц увеличило сроки выдерживания молоди на ЛРЗ. Логично было использовать это время для улучшения качества выпускаемой молоди [Канидьев, Гамыгин, 1979; Марковцев, 1989], так как ее выживаемость повышается с увеличением длины тела [Бирман, 1953; Канидьев, 1967а,б, 1984; Казаков, 1989; Леман, Чебанова, 2002; Каев, Чупахин, 2003]. Вместе с тем, достигнуть увеличения размерных показателей горбуши без ее искусственного кормления невозможно. О необходимости кормления горбуши на рыбоводных заводах известно еще с 1960-х гг. [Двинин, 1953; Фроленко, 1960, 1964; Бакштанский, 1961; Канидьев, Фроленко, 1965; Канидьев, 1965, 1966; Смирнов, 1975]. Экспериментальные работы по кормлению горбуши, проводившиеся с 1980-х гг. в СахТИНРО [Каева, 1983; Каева, Тарасюк, 1981, 1982, 1986, 1988а,б; Тарасюк, 1988, 1994а, 2000, 2001а,б, 2003; Тарасюк, Кушнарева, 1997], позволили дать четкий положительный ответ о целесообразности кормления личинок и мальков горбуши в прудах ЛРЗ. Однако, подращивание молоди горбуши с применением искусственных кормов было начато на сахалинских лососевых рыбоводных заводах лишь в 1990-е гг. В немалой степени этому способствовало внедрение рекомендаций СахНИРО по оптимизации сроков выпуска и включению в биотехнический цикл этапа кормления молоди. Внедрение результатов исследований позволило увеличить коэффициент возврата заводских рыб с 2,3 (1980-е гг.) до 3,9 % (1990-е гг.) [Tarasyuk et al., 2003; Тарасюк и др. 2004].

После проведенной в конце 1980-х гг. реконструкции ЛРЗ Сахалина на многих из них стало возможным использование смешанного водоснабжения – как из подрусовых водозаборов, так и из глубинных скважин. Это предопределило появление реальной технической возможности управления скоростью роста для получения молоди с заданными параметрами в сроки, благоприятные для ее выпу-

ска. Вместе с тем, для каждого конкретного предприятия стала актуальной задача регулирования сроков инкубации икры, выбора времени начала кормления молоди и создания благоприятного для ее подращивания температурного режима.

Результаты проведенных нами исследований дали реальный инструмент для осуществления количественного и качественного анализа имеющегося на ЛРЗ температурного режима на предмет его соответствия оптимальным условиям для разведения горбуши и его последующей корректировки.

Таким образом, цель данной работы состояла в разработке нового метода количественного описания процессов развития и роста горбуши, базирующегося на концепции биологического возраста, для подготовки на его основе рекомендаций по совершенствованию биотехники искусственного разведения этого вида.

Предлагается следующая структура книги. В первых главах представляется обоснование метода определения биологического возраста горбуши на ранних этапах онтогенеза с применением квадратичного экспоненциального уравнения новым методом — «масштабных характеристик». Приводятся хронологическое описание развития горбуши в единицах биологического возраста, а также количественные характеристики роста эмбрионов и личинок. В последующих главах рассматриваются материалы по срокам выпуска искусственно воспроизводимой и ската дикой молоди горбуши и соответствующим им коэффициентам возврата. Завершает изложение пример расчета оптимальной модели терморегуляции, выполненного на основе данных по температурному режиму ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина. Моделирование динамики биологических показателей проведено с учетом выявленных количественных связей на основе метода масштабных характеристик.

Авторы выражают искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору Е.В. Микодиной, за ценные замечания и рекомендации, сделанные в процессе подготовки работы, а также своим коллегам по работе в Сахалинском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы исследований, проведенных авторами в 1985–1995 гг. на ЛРЗ Пугачевский, Соколовский, Залом, Березняковский, Лесной, Охотский и Анивский, расположенных в юго-восточной части острова Сахалин и на побережье залива Анива (рис. 1).

Изучение длительности развития эмбрионов горбуши в зависимости от температуры проводилось на ЛРЗ Лесном, Березняковском, Соколовском, Анивском и Заломе в 1974–1995 гг. (569 производственных партий). Анализировались данные по продолжительности инкубации икры горбуши до вылупления свободных эмбрионов и температуре, при которой проходило развитие эмбрионов. Температура воды в начале инкубации составляла 6,8–16,4 °С, в конце инкубации – 0,1–7,5 °С. Средняя температура за весь период эмбриогенеза изменялась в диапазоне от 1,9 до 10,9 °С. Продолжительность развития до вылупления варьировала в пределах от 49 до 150 сут. и в среднем составляла около 85 сут. (табл. 1).

Описание развития горбуши на ранних этапах онтогенеза проводили в ходе экспериментальных работ по инкубации икры на ЛРЗ Лесной. Для этого отдельные партии икринок инкубировали на рыбоводных рамках, размером 31×31 см, составленных в стопки по 10 рамок каждая (3,0 тыс. икринок на рамке) и помещенных в проточную воду в питомнике-инкубаторе. Партии икры были заложены на инкубацию в начале (31 августа), середине (10 сентября) и конце (18 сентября) рыбоводной путины (Приложение 1, варианты № 1–3). Средняя температура инкубации в варианте № 1 составила 8,1, варианте № 2 – 5,1 и варианте № 3 – 3,7 °С. Содержание кислорода в воде составляло от 9 до 12 мг/л. В ходе инкубации ежедневно контролировали температуру воды и скорость потока, проводили отбор проб. Отбор проб осуществляли ежедневно до наступления VIII этапа развития («глазок»), а затем – один раз в декаду. Всего было отобрано 113 проб развивающейся икры по 15 экз. каждая, в целом – 1695 экз. (Приложение 2, табл. 2). Описание стадий развития горбуши проводили с использованием принятой для данного вида схемы [Смирнов, 1975]. Для идентификации наступления отдельных стадий развития руководствовались описанным в вышеприведенной работе комплексом отличительных признаков как маркеров. Большая часть наблюдений проведена на живых зародышах. С зародыша снимали оболочку, помещали на предметное стекло и изучали его функциональные системы и морфологические особенности под микроскопом, проводили подсчет числа сегментов и плавниковых лучей, визуально оценивали степень развития кровеносной и других систем, длину эмбриона измеряли с помощью окуляр-микрометра. Для каждой просмотр-

ренной стадии получали показатели ее временной продолжительности при данной температуре, считая с момента оплодотворения икры.

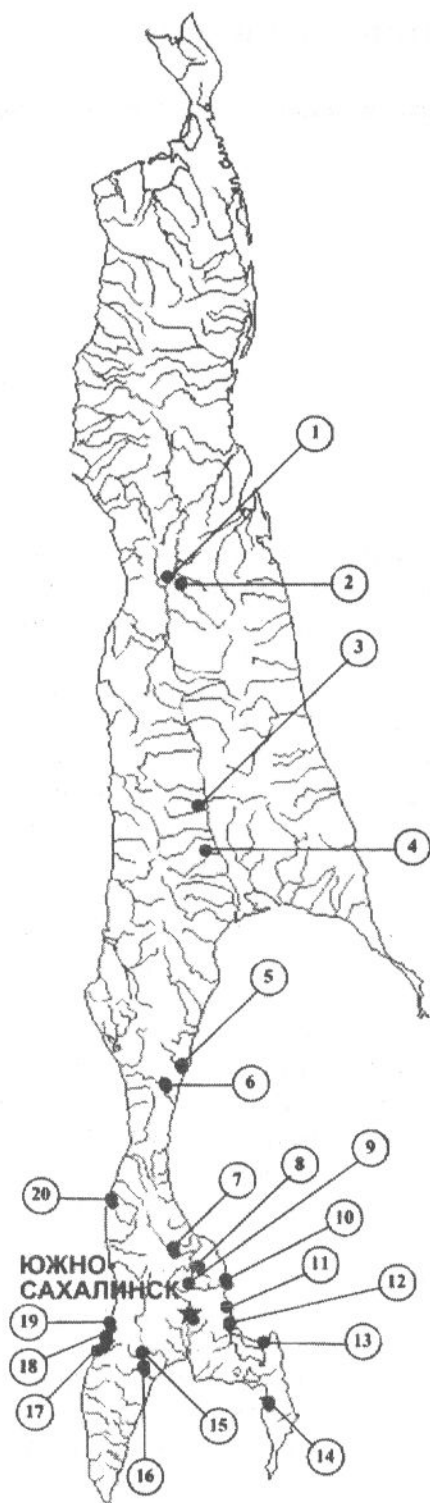


Рис. 1. Схема расположения лососевых рыбодоводных заводов на острове Сахалин:
1 – Адо-Тымовский; 2 – Пиленга-98; 3 – Побединский; 4 – Буюкловский; 5 – Лазовой;
6 – Пугачевский; 7 – Залом; 8 – Березняковский; 9 – Соколовский; 10 – Бахура;
11 – Долинка; 12 – Лесной; 13 – Охотский; 14 – Монетка; 15 – Анивский; 16 – Таранайский;
17 – Ясноморский; 18 – Сокольниковский; 19 – Калининский; 20 – Урожайный

Таблица 1. Температура воды и длительность инкубации икры горбуши на некоторых ЛРЗ

ЛРЗ	Годы	Число партий, шт.	Температура воды, °С			Длительность инкубации, сут.
			в начале инкубации	в конце инкубации	в среднем за инкубацию	
Лесной	1974–1990	192	6,8–15,4/11,7	0,1–5,7/0,8	1,9–10,9/5,3	62–150/98,4
Березняковский	1979–1989	155	8,5–15,5/11,9	0,2–7,0/2,1	3,0–10,4/6,4	49–134/85,0
Анивский	1974–1985	147	8,6–16,4/11,6	0,1–7,5/2,3	6,5–10,0/8,3	58–76/68,6
Соколовский	1974–1980	70	9,9–14,4/11,4	0,6–6,8/2,1	2,9–10,3/6,8	56–132/80,8
Залом	1994–1995	5	7,3–7,6/7,4	6,3–7,2/6,7	7,4–7,5/7,5	76–79/77,4
<i>Всего:</i>	1974–1995	569	6,8–16,4/11,7	0,1–7,5/1,8	1,9–10,9/6,6	49–150/84,7

Примечание. Перед чертой – интервал значений, за чертой – среднее значение.

Эксперименты по выдерживанию свободных эмбрионов горбуши в питомнике проводили на ЛРЗ Лесном, Соколовском, Березняковском и Заломе (см. Приложение 1, варианты № 1–13, 16–17, 20–26, 36–43). Свободные эмбрионы содержались в прямооточных бетонных бассейнах при плотности от 7,5 до 40 тыс. шт/м². В качестве субстрата использовали гравий и пластиковые трубки диаметром 2,5 см, плотно уложенные на дно. Пределы колебаний средних значений температуры воды составляли 0,4–1,7 °С. Содержание кислорода в воде изменялось от 9 до 12 мг/л. Пробы отбирали еженедельно, эмбрионы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Всего было отобрано 216 проб по 25 экз. каждая, в целом – 6125 экз. (Приложение 2, табл. 2). Длину эмбрионов измеряли с точностью до 1 мм; массу тела, массу тушки и массу желточного мешка – на торсионных весах с точностью до 1 мг. Перед взвешиванием объекты обсушивались фильтровальной бумагой.

Выдерживание личинок без искусственного кормления производили в 12 экспериментальных вариантах (Приложение 1, варианты № 1–5, 7–13) на Лесном, Соколовском и Березняковском заводах. Личинок содержали в садках площадью 1 м² при уровне воды 0,2 м до конца мая, в некоторых вариантах – включая первую декаду июня. Плотность посадки составляла от 28,6 до 150 тыс. шт/м³. Пробы на биологический анализ отбирали еженедельно, личинок фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида для последующей камеральной обработки. Было собрано и проанализировано 47 проб по 50 экз. каждая, всего 2350 экз. (приложение 2, табл. 2). В ходе анализов измеряли длину тела от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника (АС) и от конца рыла до основания хвостового плавника (AD) с точностью до 1 мм; массу тела, массу желточного мешка и массу тушки – с точностью до 1 мг.

Работы по подращиванию молоди горбуши в пресной, солоноватой (17,6 ‰) и соленой воде (31,9 ‰) были проведены на ЛРЗ Лесной, Охотский и Залом (см. Приложение 1, варианты № 6, 18–43), а также на оз. Изменчивое (варианты № 14–17). Молодь содержали в садках, изготовленных из металлического сита размером 1,0 × 1,0 × 0,5 м, установленных в пруду завода (варианты № 6, 18–39), в пластиковых боксах объемом 1,0 м³ (варианты № 14–17), в прямооточных бассейнах площадью 38 м² (варианты № 40–43). Уровень воды составлял 0,2–0,5 м. Содержание кислорода в воде не опускалось ниже 9–11 мг/л. Были проведены опыты по подращиванию личинок и мальков при плотности посадки от 10 до

83,3 тыс. шт/м³. При кормлении использовали гранулированный корм японского производства, рацион составлял около 3,0 % от массы тела и являлся нормативным в соответствии с температурой воды. В некоторых экспериментальных вариантах рацион составил 6,0 и 1,4 % (варианты № 39 и 43). Корм подавался в светлое время суток на водное зеркало от 4 до 12 раз. В ходе исследований ежедневно в 8, 14 и 20 ч измеряли температуру воды, по результатам измерений определяли ее среднесуточные значения, которые в дальнейшем использовали в расчетах. Средняя температура воды при подращивании варьировала от 5,5 до 12,8 °С. Пробы для проведения биологического анализа отбирали ежедекадно и фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральная обработка заключалась в измерении длины тела (АС, АД), массы тела, массы тушки, массы желточного мешка, массы пищевого комка. Отобрано на биологический анализ 132 пробы (6600 экз.) личинок и мальков (см. Приложение 2, табл. 2).

Вся совокупность экспериментальных данных по подращиванию молоди была подразделена на пять групп, в зависимости от возраста, с которого было начато кормление. В первую группу были включены материалы по молоди, которую начали приучать к корму до достижения этапа смешанного питания, в биологическом возрасте 400 и менее сут. (варианты № 20, 22–26, 36–43). Вторую группу молоди начали кормить в возрасте от 401 до 425 сут. (варианты № 18, 14, 28–30, 34–35). В третью группу вошли личинки в возрасте от 426 до 450 сут. (варианты № 6, 21, 27, 31–33). Четвертую группу составила молодь из экспериментальных вариантов № 15–17, которую начали кормить при достижении биологического возраста 451–475 сут. Последнюю, пятую группу составляли личинки в экспериментальном варианте № 19, которых начали кормить с возраста более 490 сут. Кроме того, при анализе скорости перехода молоди на экзогенное питание каждую группу подразделили на более мелкие подгруппы, в зависимости от температуры воды, при которой производилось кормление.

Для установления возрастных границ готовности личинок к питанию использовали данные экспериментальных наблюдений за молодью, выдерживаемой без кормления, которая служила контролем вариантам № 32–43. Всего была отобрана на биологический анализ 61 проба некормленной молоди общим объемом 3050 экз. (Приложение 2, табл. 2).

Камеральная обработка материала проведена по общепринятым в ихтиологических исследованиях методикам [Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974; Ланге и др., 1974, 1981]. Вариационно-статистическую обработку данных осуществляли с помощью электронных программных средств, реализованных в Microsoft EXCEL (линейная регрессия, общие статистики, нелинейный тренд – логарифмический, экспоненциальный, полиномиальный второй и более степени). Для статистической обработки данных по выяснению влияния факторов среды на рост молоди горбуши использовали процедуру пошагового регрессионного анализа с включением на каждом последующем шаге наиболее значимой независимой переменной, регрессия членов которой обеспечивает наибольшую величину множественного коэффициента регрессии [Afifi, Azen, 1979].

Скорость перехода молоди горбуши на экзогенное питание описывали с помощью уравнения логистической функции:

$$F = 100 / (1 + e^{-b \cdot a_i}), \quad [1.1]$$

где F – доля особей, перешедших на экзогенное питание, %; a_i – биологический возраст, сут.; c и b – коэффициенты уравнения.

Рост молоди горбуши описывали параболой второго порядка:

$$W = c \cdot a_i^2 + b \cdot a_i + d, \quad [1.2]$$

где b , c и d – коэффициенты уравнения параболы; W – масса тела, мг.

Возрастом начала перехода личинок на смешанное питание считали возраст, на который пришлось 25 % особей, у которых в желудочно-кишечном тракте отмечено наличие пищи, массового перехода – 50 % и завершения – 75 % особей. Моделирование биологических показателей горбуши на ранних этапах онтогенеза проводили на основе полученных и описанных в работе количественных связей с помощью электронных таблиц Microsoft EXCEL. При этом длину тела измеряли по АС. Подробное описание моделей приведено в главе 5.

Коэффициенты уравнений вычислялись способом наименьших квадратов. Статистическая оценка моделей выполнена с применением показателей коэффициента детерминации R^2 и среднего квадратичного остатка RMS по следующим уравнениям [Elliott et al., 1987]:

$$R^2 = 1 - (1 - r_s^2)(n - 1)/(n - k), \quad [1.3]$$

$$RMS = \Sigma(d - d_{pred})^2/n, \quad [1.4]$$

где n – количество пар значений длительности и температуры (пар значений наблюдаемой и рассчитанной по модели длительности); k – количество параметров функции; r_s^2 – отношение суммы квадратов регрессии к общей сумме квадратов средних значений зависимой переменной; $d - d_{pred}$ – разность между наблюдаемым d и рассчитанным по модели d_{pred} значением зависимой переменной (в данном случае – длительности развития).

Достоверность аппроксимации тем выше, чем выше значение R^2 . Наименьшее значение показателя RMS свидетельствует о более высокой достоверности выбранной для описания математической модели.

Всего при проведении экспериментов в ходе инкубации, выдерживания и подращивания было проанализировано 16670 экз. (515 проб) горбуши (табл. 2).

Для изучения динамики покатной миграции молоди горбуши с естественных нерестилищ использованы архивные материалы СахНИРО, собранные в апреле – июне 1971–1988 гг. на реке Бахура. Учет молоди проводили согласно методике выборочных обловов [Таранец, 1939; Воловик, 1967]. На основании полученных

Таблица 2. Объем биологического материала, собранного в ходе экспериментальных работ на лососевых рыбоводных заводах Юго-Восточного Сахалина (Лесной, Охотский, Соколовский, Березняковский, Залом) в 1985–1994 гг.

Годы	Инкубация		Выдерживание		Подращивание		Всего	
	пробы	экз.	пробы	экз.	пробы	экз.	пробы	экз.
1985	113	1690	44	1100	4	200	161	2990
1986	6	90	64	1550	36	1800	106	3440
1988	1	15	31	775	14	700	46	1490
1989	3	50	50	1425	59	3000	112	4475
1990			7	225	25	1150	32	1375
1991					16	800	16	800
1992			6	300	6	300	12	600
1993			10	500	6	300	16	800
1994			4	200	10	500	14	700
<i>Итого</i>	123	1845	216	6075	176	8750	515	16670

данных строили кумуляты, которые для каждого года наблюдений аппроксимировали функцией:

$$S = 100 / (1 + e^{c - b \cdot D_i}), \quad [1.5]$$

где S — доля скатившихся особей, %; D_i — дата, в относительных значениях, с началом отсчета 1 мая; c и b — коэффициенты уравнения.

В качестве даты, принятой за индекс пика ската, использовали значение абсциссы кривой, в которой наблюдался перегиб функции, соответствующий 50 % от числа скатившейся молодежи. Сезонную динамику температуры поверхности воды в прибрежье в период катадромной миграции анализировали с использованием информации по среднепентадным ее значениям в апреле — июне 1977–1988 гг. на гидрометеостанции Стародубское (Юго-Восточный Сахалин). Сроки выпуска анализировали по фактическим данным на Лесном, Березняковском, Соколовском, Пугачевском федеральных рыбноводных заводах, а начиная с 1990-х гг. и на частных ЛРЗ Бахура и Долинка, расположенных в юго-восточной части острова Сахалин.



Метод масштабных характеристик как новый метод количественного описания температурно-временных закономерностей раннего развития горбуши



Сравнительный анализ степени аппроксимации данных по длительности развития эмбрионов горбуши и температуре воды математическими уравнениями

Для оценки влияния температуры на продолжительность развития рыб привлекаются различные эмпирическим образом подобранные уравнения. Их обзор и анализ эффективности применения достаточно подробно представлены Б.М. Медниковым [1965, 1977], Г.Г. Винбергом [1968, 1983], Д. Крипом [Crisp, 1981]. Установлено, что чаще для этой цели используются три группы уравнений, описывающие гиперболические, экспоненциальные и степенные функции.

Для пяти видов лососевых, в том числе двух, относящихся к роду *Oncorhynchus* (*O. keta* и *O. tshawytscha*), использовали пять различных уравнений, которые хорошо аппроксимировали исходные наблюдения [Crisp, 1981]. Д.А. Павлов [1989] применил для 11 представителей семейства лососевых экспоненциальное уравнение Таути. А.И. Жульков [1984] описал скорость развития кижуча с помощью уравнения квадратичной параболы.

Наиболее полный статистический анализ результатов применения математических уравнений для описания длительности развития пресноводных рыб в зависимости от температуры сделан Эллиотом с соавторами [Elliot et al., 1987]. Было исследовано 11 различных уравнений в применении к шести видам пресноводных рыб: *Parasalmo mykiss*, *S. trutta*, *Salvelinus alpinus*, *S. fontinalis*, *Hucho hucho*, *Thymallus thymallus*. Было выяснено, что из двухпараметрических функций наиболее предпочтительной является степенная, в то же время она хуже описывает данные, чем любая из трехпараметрических функций. Из группы трехпараметрических функций наилучшим образом описывала эмпирические данные квадратичная функция.

Самым известным из математических описаний скорости развития в зависимости от температуры является уравнение так называемой «суммы градусо-дней», введенное еще в XIX веке для описания роста растений Эттингеном [1878], а для рыб – Метцгером [цитировано по Медникову, 1977]:

$$d = a / (T - T_0), \quad [2.6]$$

где a — константа; d — продолжительность развития; T — температура и T_0 — нижний термический порог развития.

Часто на практике эта формула применяется без определения T_0 , что и приводит к заведомо неверным результатам [Винберг, 1968]. Хотя полученные без учета нижнего термического порога развития величины градусо-дней не могут сколь-либо удовлетворительно описывать длительность развития при той или иной температуре [Hayes, 1949; Медников, 1965, 1977; Никифоров, 1956; Городилов, Свимонишвили, 1979; Городилов, 1986; Детлаф, 1986], этот способ применения уравнения довольно широко распространен. Например, на сахалинских заводах, где температуры различаются весьма значительно, количество градусо-дней до вылупления, подсчитанное без определения T_0 , колеблется в пределах от 300 до 740 [Смирнов, 1975], что наглядно показывает неприменимость такого описания.

Известно, что связь между длительностью развития пойкилотермных животных и температурой хорошо описывается экспоненциальной функцией [Медников, 1965, 1977; Винберг, 1983; Кафанов, Суханов, 1983; Павлов, 1989]. Впервые экспоненциальное уравнение Вант-Гоффа — Аррениуса, предназначенное для определения скорости химических реакций в целях описания скорости развития биологических объектов, было применено Крозье [Crozier, 1926]. Размерность используемых в уравнении коэффициентов, не поддающаяся однозначному биологическому толкованию, привела к тому, что его применение стало чисто формальным приемом [Винберг, 1968; Медников, 1977]. В преобразованном виде, приближенном к биологическим процессам, это уравнение было впервые применено Таути [Higurashi, Tauti, 1925]:

$$d = a \cdot e^{-bT}, \quad [2.7]$$

где e — основание натурального логарифма; b — коэффициент «термолабильности» ($b < 0$); a — константа, равная продолжительности развития при 0°C ; при этом, величина a имеет биологический смысл только для особо холодостойких организмов [цитировано по Медникову, 1977].

Для описания зависимости длительности развития от температуры используются и степенные функции, имеющие общий вид:

$$d = a \cdot T^{-b}, \quad [2.8]$$

где b — показатель степени.

Достаточно известным является эмпирическое уравнение, предложенное Белерадеком [Belehradek, 1935], чаще используемое в варианте, введенном Крипом [Crisp, 1981]:

$$d = a(T - T_0)^{-b}, \quad [2.9]$$

где a , T_0 и b — константы, а выражение в скобках, по-видимому, представляет собой попытку учесть нижний порог развития, как в уравнении [2.6].

К применяемым трехпараметрическим функциям относятся несколько вариаций квадратичных уравнений:

$$d = a \cdot e^{(-b_1 T - b_2 T^2)}, \quad [2.10]$$

где a , b_1 и b_2 — коэффициенты;

$$d = a \cdot T^{(-b_1 - b_2 \ln T)}, \quad [2.11]$$

где a , b_1 и b_2 — коэффициенты;

и

$$d = a - b \cdot T + c / T^2 \quad [2.12]$$

где a , b и c — коэффициенты.

В представленной группе уравнений только коэффициенты квадратичного экспоненциального уравнения [2.10] имеют биологический смысл. Ранее оно было использовано при изучении длительности развития лососей Крипом [Crisp, 1981] и Городиловым [1992]. Последним, в частности, было показано, что коэффициент термолабильности экспоненциального уравнения Таути [2.7], описывающего изменение времени образования одной пары сомитов у атлантического лосося в зависимости от температуры, не является константой и, в свою очередь, также изменяется в зависимости от температуры. Причем, эта связь прямолинейна. Уравнение [2.10] легко выводится из экспоненциального уравнения Таути [2.7], куда внесен дополнительный модуль, отражающий линейный характер изменения коэффициента «термолабильности».

Дэвидсоном [1944] [цитировано по Медникову, 1977] для описания зависимости длительности развития от температуры было предложено уравнение логистической функции. В дальнейшем, после некоторого преобразования [Alderdice, Velsen, 1978], уравнение использовалось в следующем виде:

$$d = a \cdot [1 + e^{b-cT}] \quad [2.13]$$

и

$$d = a + b \cdot e^{-cT}, \quad [2.14]$$

где c , a и b – коэффициенты.

Широкого применения данные уравнения не нашли.

Для описания скорости развития сахалинской горбуши в зависимости от температуры применялись лишь некоторые из приведенных выше уравнений: гиперболическое уравнение, использованное в упрощенном виде [Смирнов, 1975]; уравнение Таути и квадратичное экспоненциальное уравнение, примененное нами [Тарасюк, Тарасюк, 1989; Тарасюк, 2001a]. Сравнительного анализа успешности аппроксимации данных по длительности развития эмбрионов горбуши при различной температуре воды ранее никем сделано не было.

Сравнение результатов применения тех или иных уравнений имеет смысл лишь в том случае, если развитие горбуши происходит в диапазоне температур, не превышающем пределы температурной толерантности вида [Медников, 1977]. На лососевых рыболовных заводах Сахалина, использующих речное водоснабжение, закладка оплодотворенной икры на инкубацию производится в тех же температурных условиях, что и естественный нерест горбуши. Нижней летальной температурой для развития горбуши считается $0\text{ }^{\circ}\text{C}$, а верхней принято считать $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Канидьев, Фроленко, 1965; Канидьев, 1967аб, 1984]. Разница в сроках закладки первых и последних партий икры в некоторых случаях достигает месяца и более. В это время происходит быстрое осеннее выхолаживание естественных источников, используемых для водоснабжения заводов. Поэтому разница в температуре воды на момент закладки икры каждой из производственных партий на отдельных лососевых заводах может составлять несколько градусов. Оптимум термических условий начального периода эмбриогенеза, установленный экспериментально, составил от 4 до $11\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Виленская, Маркевич, 2000].

Инкубация икринок горбуши на ЛРЗ, расположенных на побережье Юго-Восточного Сахалина, протекает в довольно широком диапазоне температур от 2 до $11\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 2). Партии икринок, заложенные на инкубацию в начале нерестового хода, обычно развиваются при более высоких температурах, чем те, что были заложены в конце рыболовной путины. Чаше инкубация протекает при средней температуре около $7\text{--}8\text{ }^{\circ}\text{C}$, длительность инкубации при этом составляет около 80 сут. При более высоких температурах период развития сокращается до 60 сут., а при низких – увеличивается до 150 сут. (рис. 3). В целом температурный диапазон входит в зону температурной толерантности и близок к границам температурного оптимума для эмбрионального развития горбуши.

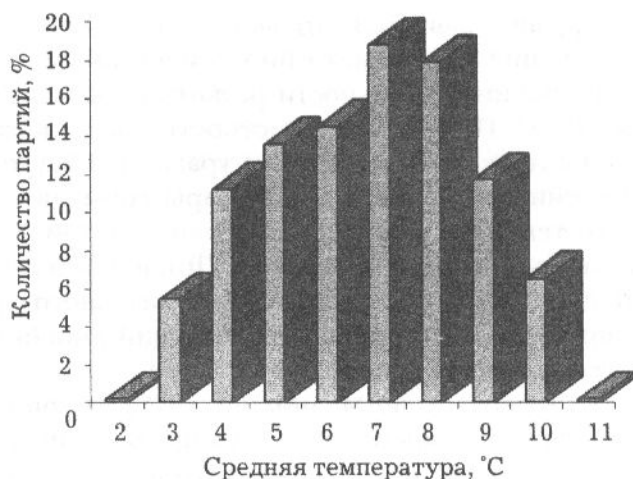


Рис. 2. Средняя температура воды на ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина при инкубации икры горбуши

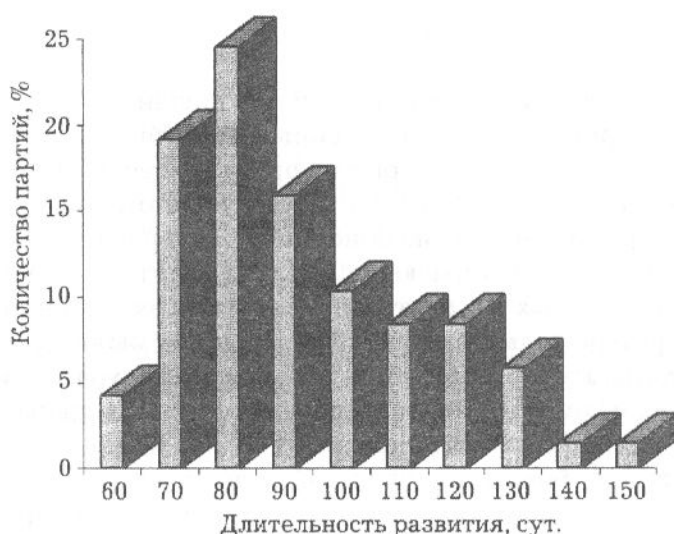


Рис. 3. Продолжительность инкубации икры горбуши на ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина

В табл. 3 приведены уравнения, примененные нами для количественного описания связи между длительностью развития горбуши и температурой.

Данные по длительности инкубации горбуши позволили определить коэффициенты приведенных выше уравнений методом наименьших квадратов (табл. 4).

Хотя использование результатов наблюдений за инкубацией икры производственных партий горбуши вносит определенные погрешности в измерения, они компенсируются большим числом наблюдений. Уравнения регрессии, коэффициенты которых определены методом наименьших квадратов, позволили получить статистические характеристики достоверности регрессии.

Было выяснено, что все использованные уравнения достаточно хорошо аппроксимировали имеющиеся данные, объясняя от 90,5 до 95,6 % дисперсии зависимой переменной. Из двух- и трехпараметрических функций наилучшим образом описывали исходные данные 5 уравнений, при применении которых коэффициент детерминации был во всех случаях максимален и достигал 95,6%, а средний квадратичный остаток варьировал в небольших пределах от 19,15 до 19,44 (табл. 5).

Таблица 3. Уравнения, использованные для количественного описания связи температуры воды (Т, °С) и длительности инкубации (d, сут.), до вылупления 50% эмбрионов (ссылки на литературные источники цитированы из работы [Elliott et al., 1987] с нашими дополнениями)

Функциональный тип уравнения и номер	Общий вид уравнения	Авторы, использовавшие уравнения для различных видов рыб
Гиперболический [2.6]	$d = a/(T-T_0)$	Lindroth (1946), Hayes (1949), Hayes et al. (1953), Kwain (1975), Guma'a (1978), Alderdice & Velsen (1978), Crisp (1981), Elliott (1984), Павлов (1989)
Экспоненциальный [2.7]	$d = a \cdot e^{(-bT)}$	Higurashi, Tauti (1925), Kawajiri (1927a,b), Leiner (1932), Yamamoto (1933), Embody (1934), Lindroth (1946), Blaum (1964), Kamler & Kato (1983), Тарасюк, Тарасюк (1989)
Степенной [2.8]	$d = a \cdot T^{-b}$	Lillelund (1966), Crisp (1981), Elliott (1984), Humpesch (1985), Павлов (1989)
Белерадека [2.9]	$d = a(T-T_0)^{-b}$	Alderdice & Velsen (1978), Crisp (1981), Jungwirth & Winkler (1984), Herzig & Winkler (1985), Павлов (1989)
Квадратичный экспоненциальный (а) [2.10]	$d = a \cdot e^{(-b_1 T - b_2 T^2)}$	Colby & Brooke (1973), Brooke (1975), Crisp (1981), Luczynski & Kirklewska (1984), Павлов (1989), Городилов (1992), Тарасюк (2001a,б)
Квадратичный логарифмический (б) [2.11]	$d = a \cdot T^{(-b_1 - b_2 \ln T)}$	Colby & Brooke (1973), Brooke (1975), Crisp (1981), Luczynski & Kirklewska (1984), Павлов (1989)
Квадратичный (в) [2.12]	$d = a - b \cdot T + c/T^2$	Жульков (1984)
Логистический (а) [2.13]	$d = a \cdot [1 + e^{(b-cT)}]$	Alderdice & Velsen (1978)
Логистический (б) [2.14]	$d = a + b \cdot e^{(-cT)}$	Alderdice & Velsen (1978)

Таблица 4. Значения параметров уравнений, описывающих количественную связь между температурой воды (Т, °С) и временем (d, сут.), необходимым для инкубации до вылупления 50% эмбрионов горбуши

Номер уравнение	Параметры уравнений			
	а	T ₀	b (или b ₁)	b ₂ (или С)
[2.6]	765,1271	-3,0455	-	-
[2.7]	178,5340	-	0,120698	-
[2.8]	244,7605	-	0,598900	-
[2.9]	955,1641	-3,6004	1,071246	-
[2.10]	212,7427	-	0,192295	0,006427
[2.11]	184,8471	-	0,202512	0,130012
[2.12]	122,5743	-	7,041300	204,344400
[2.13]	42,8984	-	1,369203	0,2333310
[2.14]	34717,2500	-	34566,500000	-0,000297

По величине возрастания среднего квадратичного остатка они ранжировались следующим образом: минимальное его значение пришлось на квадратичное уравнение [2.11], затем следовали уравнения Белерадека [2.9], гиперболическое [2.6], логистическое [2.13] и квадратичное экспоненциальное [2.10].

Таблица 5. Статистические показатели, характеризующие степень аппроксимации уравнениями, описывающими связь между длительностью инкубации икры горбуши (d , сут.) и температурой воды (T , °C)

Уравнение	R	R ²	RMS
[2.11]	0,978	0,956	19,154
[2.9]	0,978	0,956	19,162
[2.6]	0,978	0,956	19,191
[2.13]	0,978	0,956	19,432
[2.10]	0,978	0,956	19,442
[2.12]	0,975	0,950	21,855
[2.8]	0,974	0,948	22,900
[2.7]	0,972	0,944	24,548
[2.14]	0,952	0,905	41,674

Примечание. R – множественный коэффициент корреляции; R² – коэффициент детерминации; RMS – средний квадратичный остаток.

Чуть меньшая величина аппроксимации (от 94,4 до 95,0 %) была достигнута с применением квадратичного [2.12], степенного [2.8] и экспоненциального [2.7] уравнений. Минимальная (90,5 % дисперсии) степень аппроксимации была получена с использованием логистического уравнения [2.14].

По существу, результаты применения восьми из девяти двух- и трехпараметрических уравнений оказались практически одинаковыми по степени аппроксимации исходных данных. Следовательно, любое из них может быть эффективно применено для описания зависимости между длительностью эмбриогенеза горбуши и температурой.

Более высокую степень аппроксимации обеспечивало использование пяти из них, поэтому выбор этих уравнений предпочтителен. Между тем, весьма важно, чтобы математическое описание биологического процесса, кроме высокой статистической достоверности, имело биологический смысл.

Для квадратичного уравнения значение среднего квадратичного остатка составило 19,154. График уравнения (рис. 4) хорошо описывает совокупность эмпирических точек, в том числе и в краевых областях. К его недостаткам можно отнести только отсутствие какого-либо биологического толкования имеющихся в нем коэффициентов (см. табл. 3):

$$d = 184,8471 \cdot T^{-0,2025-0,1300 \ln T} \quad [2.15]$$

Уравнение Белерадека (рис. 5) имеет следующие коэффициенты регрессии:

$$d = 955,1641 (T + 3,6004)^{1,071246} \quad [2.16]$$

Значение среднего квадратичного остатка составило 19,162.

Коэффициент, соответствующий нижнему температурному порогу (T_0), имеет значение минус 3,60. Очевидно, что столь низкое значение коэффициента лишено биологического смысла, так как развитие горбуши не может протекать при отрицательных значениях температуры, тем более что пресная вода, в которой происходит развитие, замерзает уже при 0 °C. Вторым моментом, который не позволяет рекомендовать применение данного уравнения, является отсутствие полной сходимости в ходе реализации метода наименьших квадратов.

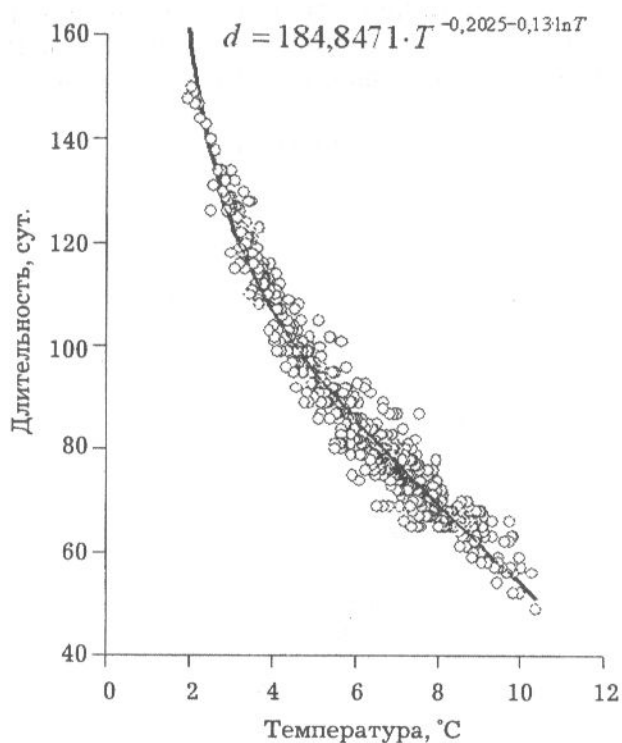


Рис. 4. График квадратичного логарифмического уравнения, использованного для описания зависимости между длительностью эмбрионального развития горбуши и температурой

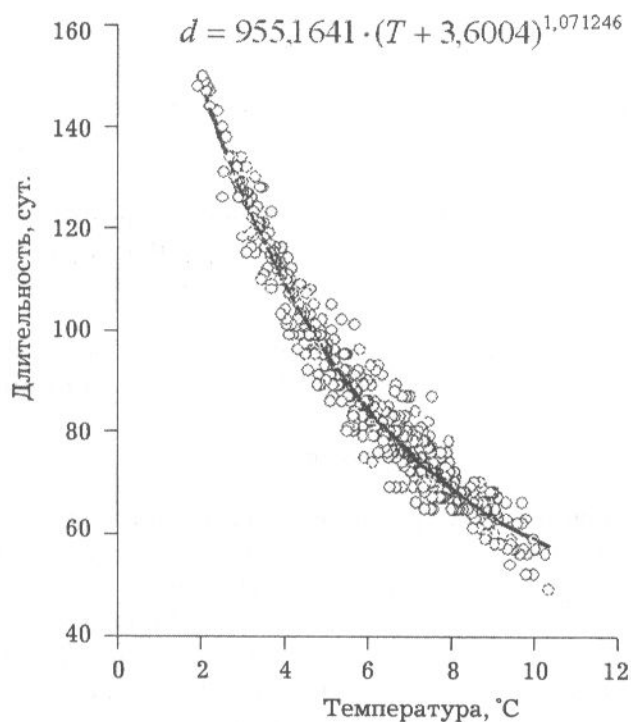


Рис. 5. График уравнения Белерадека, использованного для описания зависимости между длительностью эмбрионального развития горбуши и температурой

На третьем месте по степени аппроксимации стоит гиперболическое уравнение – при коэффициенте детерминации 0,956 средний квадратичный остаток оказался равен 19,191 (рис. 6). С коэффициентами регрессии оно имеет следующий вид:

$$d = 765,1271 / (T + 3,0455) \quad [2.17]$$

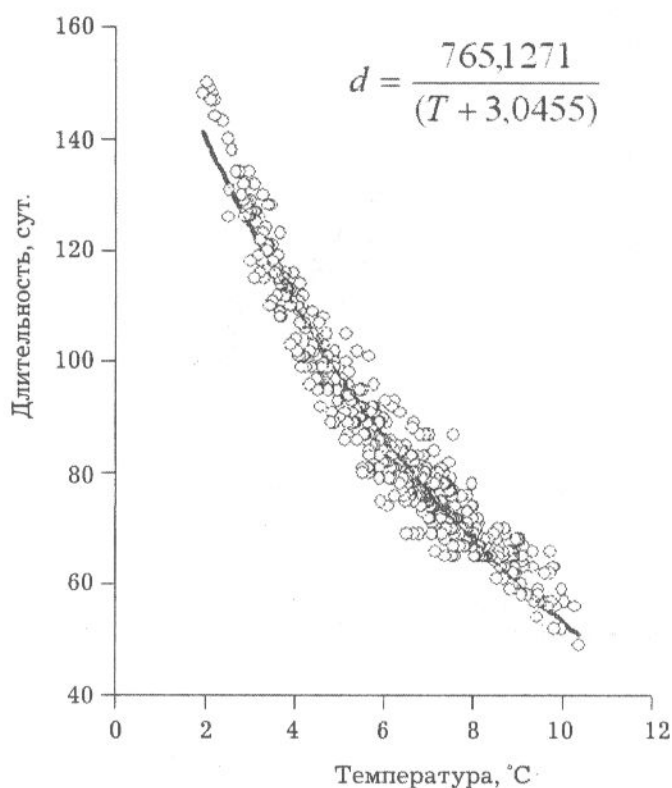


Рис. 6. График гиперболического уравнения, использованного для описания зависимости между длительностью эмбрионального развития горбуши и температурой

Вместе с тем, это уравнение имеет тот же недостаток, который был характерен и для уравнения Белерадека, а именно, чрезвычайно низкое значение пороговой температуры ($-3,04$ °C). Следовательно, коэффициенты уравнения не имеют биологического смысла.

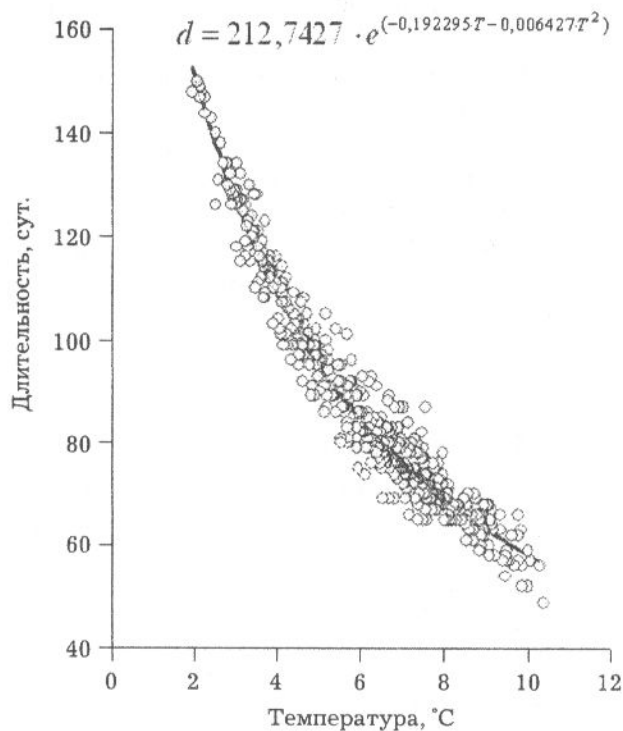
Квадратичное экспоненциальное уравнение (рис. 7) характеризуется коэффициентом детерминации 0,956 и показателем $RMS = 19,442$. Оно имеет следующие коэффициенты:

$$d = 212,7427 \cdot e^{(-0,192295 T - 0,006427 T^2)} \quad [2.18]$$

Уравнение [2.18] является модификацией экспоненциального уравнения Таути, применяемого в исследованиях для описания скорости развития и коэффициенты которого имеют биологический смысл. В частности, для описания развития эмбрионов горбуши до вылупления значение 212,7427 соответствует длительности эмбриогенеза до вылупления 50% эмбрионов при условной температуре 0 °C, а коэффициенты экспоненты характеризуют линейный характер изменения коэффициента термоллабильности Медникова в зависимости от температуры.

График уравнения (см. рис. 7) также хорошо описывает совокупность эмпирических точек на всем протяжении температурного диапазона, в том числе и в крайних областях. Высокая степень аппроксимации и наличие биологической интерпретации коэффициентов уравнения [2.18] позволяют рекомендовать его

Рис. 7. График квадратичного экспоненциального уравнения, использованного для описания зависимости между длительностью эмбрионального развития горбуши и температурой



для прогнозирования длительности эмбриогенеза горбуши в зависимости от температуры.

Легко преобразуется в экспоненциальную форму и логистическое уравнение (рис. 8), находящееся на пятой позиции по степени аппроксимации. Оно характеризуется коэффициентом детерминации 0,956, практически близким к предыдущему уравнению значением показателя $RMS = 19,442$, и имеет следующие коэффициенты:

$$d = 42,8984 [1 + e^{(1,3692 - 0,23333T)}]. \quad [2.19]$$

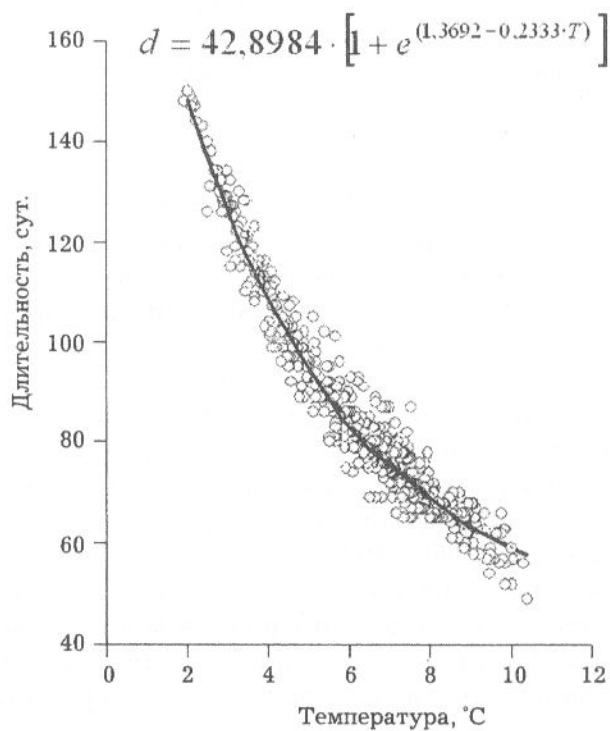


Рис. 8. График логистического уравнения, использованного для описания зависимости между длительностью эмбрионального развития горбуши и температурой

Перевод логистического уравнения в экспоненциальный вид осуществляется путем умножения коэффициента (a) на выражение, заключенное в квадратные скобки. В результате данного преобразования получается экспоненциальное уравнение со свободным членом. Вместе с тем, свободный член этого уравнения не имеет биологического толкования, что ограничивает область его применения.

Таким образом, учитывая наличие биологического смысла коэффициентов и статистические критерии, характеризующие успешность аппроксимации данных по развитию эмбрионов горбуши в зависимости от температуры, необходимо признать квадратичное экспоненциальное уравнение [2.18] наиболее предпочтительным.

Связь показателей метода безразмерных характеристик с масштабным коэффициентом квадратичного экспоненциального уравнения

Т.А. Детлаф [1953], изучая температурно-временные закономерности развития рыб, обнаружила, что продолжительность одного синхронного деления дробления у зародышей осетра, севрюги и травяной лягушки при разной, но оптимальной температуре равна $1/3$ продолжительности периода оплодотворения. Пропорциональность изменения продолжительности этих периодов развития у разных видов животных и при разной температуре позволила Т.А. Детлаф высказать предположение, что продолжительность одного синхронного деления ядер, впоследствии названного «тау-нулевое» (τ_0), может служить мерой длительности других периодов развития [Детлаф, Детлаф, 1960б]. Оказалось, что у многих видов пойкилотермных животных зависимость продолжительности развития от температуры имеет сходный характер и изображается одинаковым типом кривых: в зоне средних температур наклон их почти не изменяется, при повышении температуры уменьшается, а при понижении температуры становится все более крутым [Детлаф, 2001]. Был сделан вывод, что пропорциональность изменения продолжительности разных периодов развития, при изменении температуры в границах оптимальных температур позволяет использовать в качестве меры для определения относительного времени развития продолжительность любого четко засекаемого периода развития τ_x при той же температуре [Детлаф, Детлаф, 1960 а,б].

Частное от деления τ_n (время развития в астрономических единицах времени) на τ_0 или τ_x показывает, во сколько раз τ_n больше или меньше, чем τ_0 или τ_x при любой оптимальной температуре развития. Получаемая в результате деления величина не зависит от температуры и остается постоянной, что может служить мерой времени развития. Пропорциональность изменения продолжительности разных процессов развития, происходящих при одинаковых изменениях температуры в границах биологического оптимума, присуща многим пойкилотермным животным и обеспечивает их приспособление к жизни в колеблющихся условиях внешней среды [Детлаф, 1977, 1986]. Использование безразмерных критериев (τ_n/τ_x) позволяет измерять продолжительность развития с учетом видовой специфичности скорости развития [Детлаф, Детлаф, 1960; Детлаф, 2001].

Ю.Н. Городиловым была предложена иная эталонная мера – «тау-сомит» τ_s [Городилов, 1980, 1983а,б, 1985, 1986, 1988, 1990, 1991; Городилов и др., 1988; Gorodilov, 1992, 1995, 1996], представляющая собой время вычленения одного сегмента в период синхронной метамеризации осевой мезодермы τ_s или одной пары сомитов. Характер изменения τ_s от температуры является аналогичным соответствующему изменению от температуры величины τ_0 . Автором был выявлен

равномерный ритм синхронной сегментации сомитов при разной, но постоянной в каждом случае температуре, и была рассчитана продолжительность τ_s для ряда видов рыб при одной из средних оптимальных температур. Предложенная эталонная мера с успехом использовалась в качестве меры времени для относительной безразмерной характеристики времени развития зародышей и личинок костистых рыб [Городилов, 1980; 1983а,б; 1985; 1988; Городилов, Свимонишвили, 1979].

Методы количественного описания длительности развития пойкилотермных животных в зависимости от температуры, с одной стороны, с привлечением безразмерных характеристик, а с другой — с использованием математических уравнений, развивались параллельно, не пересекаясь. Эта особенность сузила возможные области общего применения их результатов. Очевидно, что концепция биологического возраста, разработанная на основе метода безразмерных характеристик, может быть дополнена математическими уравнениями. Синтез этих подходов мог бы позволить исследователям, с одной стороны, упростить процедуру подсчета возраста, отойдя от табличных значений, а с другой — экстраполировать способ определения возраста на более поздние периоды развития, нежели эмбриональный.

С этой целью нами была предпринята попытка выразить функциональную зависимость безразмерных характеристик «тау-сомит» τ_s и «тау-ноль» τ_0 от температуры (рис. 9, 10).

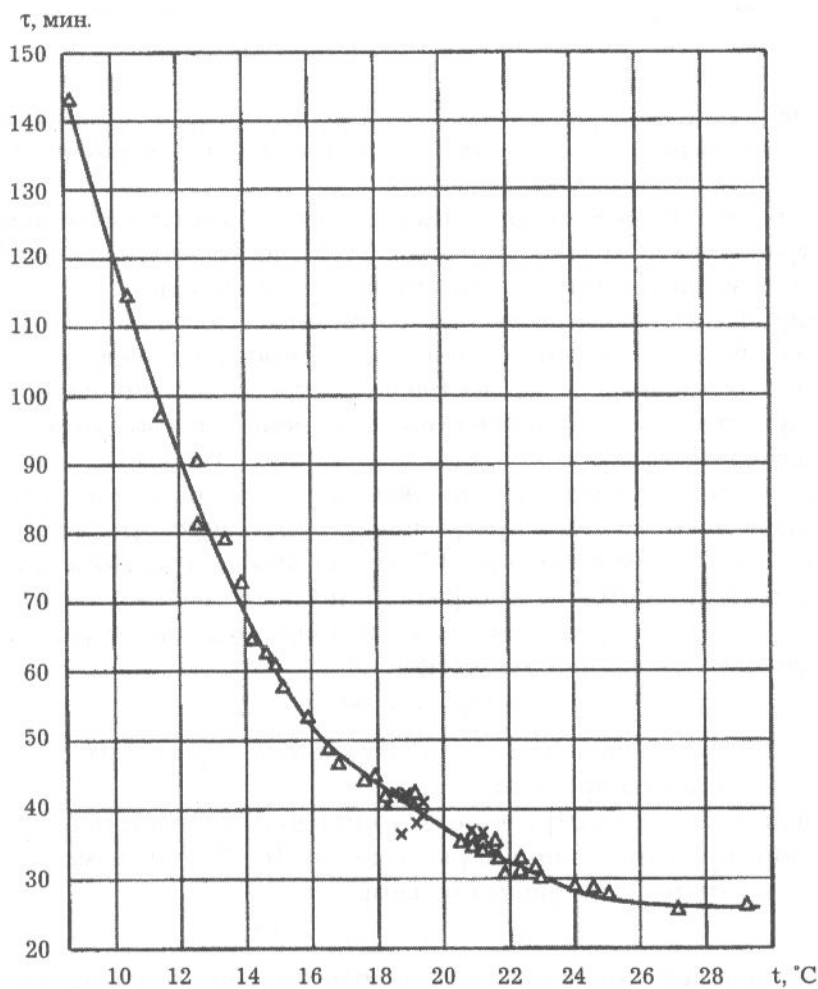


Рис. 9. Зависимость продолжительности одного клеточного цикла в период синхронных делений дробления (τ_0) от температуры воды у зародышей севрюги [по Детлаф, 2001]

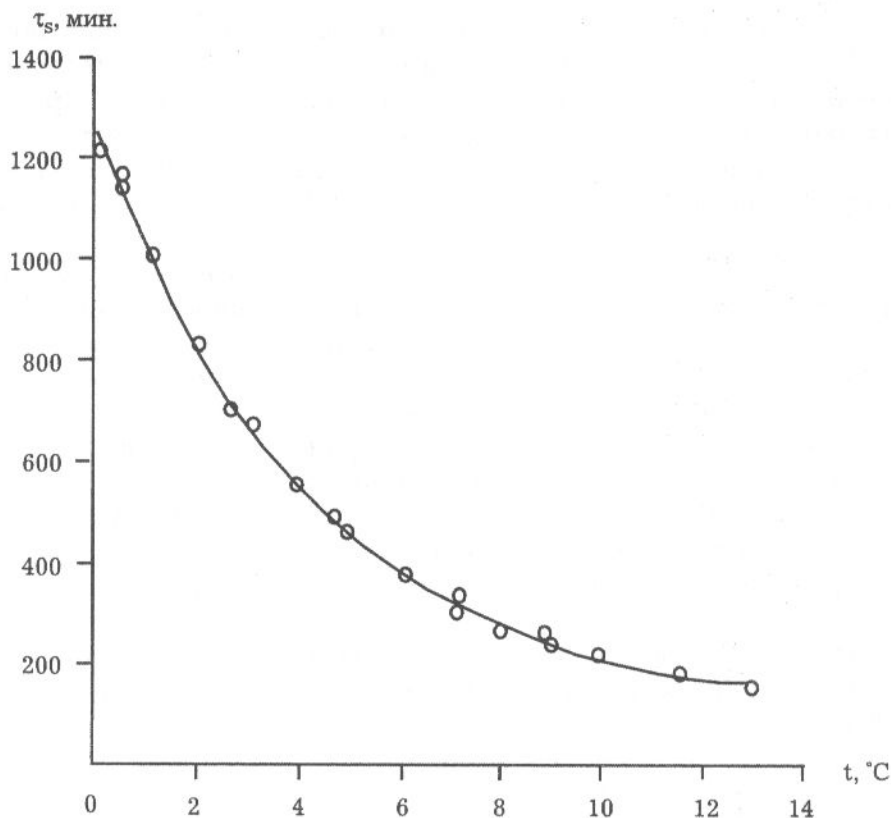


Рис. 10. Зависимость продолжительности морфогенеза одной пары сомитов (τ_s) от температуры воды у атлантического лосося [по Городилову, 1986]

Мы предположили, что эту зависимость можно описать с помощью экспоненциального уравнения [Тарасюк, Тарасюк, 1989]. Ю.Н. Городиловым [1992] было показано, что изменение показателя «тау-сомит» в зависимости от температуры, при его логарифмировании, лучше всего описывается уравнением логарифмической параболы второй степени, а без логарифмирования — квадратичным экспоненциальным уравнением. Следовательно, между коэффициентами безразмерных характеристик и коэффициентами экспоненциального уравнения имеется математическая связь.

Рассмотрим одно из основных положений, на котором базируется метод безразмерных характеристик на примере показателя «тау-сомит». Так, Ю.Н. Городиловым [Городилов, Свимонишвили, 1979] был выявлен равномерный ритм синхронной сегментации сомитов при разной, но постоянной в каждом случае температуре, и рассчитана продолжительность τ_s для ряда видов рыб при одной из средних оптимальных температур по формуле:

$$\tau_s = (N_2 - N_1) / (H_2 - H_1), \quad [2.20]$$

где N_1 и N_2 — время в начале и в конце изучаемого периода; H_1 и H_2 — числа сомитов в эти же моменты времени.

Из уравнений [2.7] и [2.20] следует, что продолжительность одного тау-цикла, т. е. время формирования одной пары сомитов $(H_2 - H_1) = 1$, изменяется в зависимости от температуры следующим образом:

$$\tau_s = (N_2 - N_1) = (a_2 - a_1) e^{bt}, \quad [2.21]$$

где N_1 и N_2 — длительность развития от оплодотворения до начала формирования первой и второй пары сомитов; a_2 и a_1 — соответствующие масштабные коэффициенты; b — коэффициент термочувствительности. В данном случае величина $(a_2 - a_1)$ является условным показателем продолжительности формирования одной пары

сомитов при температуре 0 °С, следовательно, величиной постоянной. Обозначив ее как t'_s , получили следующее уравнение [Тарасюк, Тарасюк, 1989]:

$$\tau_s = (N_2 - N_1) = (t'_s) \cdot e^{bt}. \quad [2.22]$$

С учетом зависимости коэффициента b от температуры, выраженной квадратичным экспоненциальным уравнением [2.10], полученное нами выражение преобразуется в уравнение вида:

$$\tau_s = (t'_s) \cdot e^{(a+bt)t}. \quad [2.23]$$

Аналогичное уравнение было ранее предложено Ю.Н. Гордиловым [1992], показавшим, что оно позволяет с высокой точностью описать изменение величин «тау-сомит» и «тау-ноль» в зависимости от температуры.

Описание метода количественной оценки биологического возраста горбуши, основанного на использовании коэффициентов квадратичного экспоненциального уравнения (метод масштабных характеристик)

Как показала Т.А. Детлаф [2001], при одинаковом изменении температуры продолжительность разных этапов развития изменяется пропорционально. Следовательно, квадратичное экспоненциальное уравнение [2.10], описывающее длительность развития в зависимости от температуры, можно использовать для аппроксимации продолжительности этапов раннего онтогенеза. Эти уравнения будут отличаться друг от друга только масштабными коэффициентами, прочие же коэффициенты, имеющие смысл термоллабильности, являются видоспецифичными [Медников, 1977] и остаются постоянными.

Данная гипотеза позволяет предложить, в дополнение к уже существующим мерам биологического возраста («число градусо-дней», количество «тау-ноль», количество «тау-сомит», процент от длительности развития), еще одну, новую, меру возраста, а именно, значение масштабного коэффициента (a_i) в квадратичном экспоненциальном уравнении [Тарасюк, 1988, 1994а, 2001а].

Эта мера имеет смысл длительности развития горбуши до любого произвольно выбранного момента времени (i), протекающего при стандартной, условной температуре 0 °С. В качестве единицы измерения этой меры мы приняли меру времени, соотношенную с биологическими особенностями развития, которую назвали «сутками (часами, минутами) биологического возраста», а метод ее определения – методом масштабных характеристик.

В пользу правомочности существования такой меры биологического возраста говорит то, что величина масштабного коэффициента (a_i) по определению не зависит от температуры, так как она уже соотносена с конкретным ее значением. Оно предопределено математическим смыслом натурального логарифма, принимающего значение единицы при температуре 0 °С, и не несет дополнительного биологического смысла. В зависимости от способа оценки и размерности исходных данных величина (a_i) является количественным выражением биологического времени, или биологического возраста – сутки биологического возраста (сут. б.в.), часы биологического возраста (ч б.в.), минуты биологического возраста (мин б.в.). Название метода определено тем, что в качестве единицы измерения биологического возраста в нем используется *масштабный коэффициент* квадратичного экспоненциального уравнения (a_i), который может определяться на каждый момент календарного времени. Поскольку при его вычислении возможно использование единиц измерения календарного времени, название метода дано во множественном числе.

Для количественного описания процессов роста эмбрионов и личинок горбуши более удобной единицей измерения биологического возраста являются «сутки биологического возраста», далее – сут. б.в. При этом, масштабный коэффициент (a_i) рассчитывается с использованием коэффициентов уравнения [2.18]:

$$a_i = d_i \cdot e^{(0,192295T - 0,00647T^2)} \quad [2.24]$$

На практике, когда температура воды не является постоянной и колебания ее значительны, при расчете величины a_i следует уменьшить период усреднения температур до одних суток, рассчитывая по уравнению [2.23] величину биологического возраста a_i на каждые сутки развития.

Для этого воспользуемся понятием суточного прироста возраста, т. е. величиной приращения биологического возраста за одни календарные сутки.

Например, биологический возраст горбуши на i -е сутки развития равен a_i , а на следующие календарные сутки, соответственно, a_{i+1} . Тогда, поскольку интервал наблюдений ($d_i - d_{i+1}$) равен одним календарным суткам:

$$a_i - a_{i+1} = (d_i - d_{i+1}) \cdot e^{(0,192295T - 0,00647T^2)} = e^{(0,192295T - 0,00647T^2)}. \quad [2.25]$$

Уравнением становится удобно пользоваться при исчислении биологического возраста, начиная от нулевого значения, соответствующего дате оплодотворения горбуши. На каждые последующие сутки необходимо к аккумулярованному значению биологического возраста добавить соответствующее его приращение за прошедшие сутки, расчет которого проводится с использованием среднего значения температуры за двое смежных суток. Схема расчетов биологического возраста горбуши на каждые сутки наблюдений с использованием среднесуточной температуры показана в таблице (табл. 6).

Таблица 6. Пример подсчета биологического возраста эмбрионов горбуши на каждый день наблюдений на примере партии, заложенной на инкубацию 14.09.91, Лесной ЛРЗ

Дата наблюдений	Среднесуточная температура T, °C	Приращение биологического возраста за календарные сутки, сут. б.в.	Биологический возраст, сут. б.в.
14.09.1991	10,60	0	0,00
15.09.1991	9,90	3,51	3,51
16.09.1991	10,00	3,53	7,04
17.09.1991	10,10	3,54	10,58
18.09.1991	10,10	3,46	14,04

В первой колонке приводятся даты наблюдений, начиная с момента оплодотворения. Во второй проставляются среднесуточные температуры, рассчитанные как средняя арифметическая величина двух соседних значений. Например, через одни календарные сутки после оплодотворения, на дату 15 сентября, берется средняя температура на даты 14 и 15 сентября, т. е. $T = (10,6 + 9,9) / 2$. Для последующих суток наблюдений, на дату 16 сентября, используется значения температуры $T = (9,9 + 10,0) / 2$ и так далее. В третьей колонке подсчитывается среднесуточное приращение биологического возраста на каждый день наблюдений. В последней, четвертой колонке, суммируются приращения биологического возраста, и на каждую дату развития определяется его нарастающее значение. Так, на дату 16 сентября биологический возраст составил 7,04 сут. б.в., исходя из суммы 3,51 и 3,53.

Таким образом, на каждые сутки наблюдений можно определить биологический возраст эмбриона или личинки горбуши (см. табл. 6). Учитывая, что ско-

рость развития пойкилотермных животных, в том числе и горбуши, видоспецифична [Медников, 1977], вероятно, что характер ее связи с температурой не изменится и на последующих этапах раннего онтогенеза горбуши. Применение метода позволяет унифицировать экспериментальные данные, полученные в ходе проведения работ при различных температурах и не только выявить закономерности развития, но и описать количественные характеристики роста молоди горбуши.

Для применения предложенного нами метода масштабных характеристик для других видов рыб-объектов разведения следует на основе имеющихся на любом рыбноводном заводе массивов наблюдений, рассчитать коэффициенты квадратичного экспоненциального уравнения и соотнести их с основными количественными показателями развития и роста. Безусловно, при описании самых ранних этапов развития определение биологического возраста методом масштабных характеристик может уступать по точности методу безразмерных характеристик. Это в определенной мере ограничивает его использование при проведении тонких эмбриологических исследований, но благодаря своей простоте и доступности, метод может применяться в практическом рыбноводстве, где не требуется столь высокой точности.

Хронологическое описание развития горбуши в единицах метода масштабных характеристик

В морфологии под стадией развития принято подразумевать любое произвольно взятое состояние организма [Васнецов, 1953]. Совокупность последовательных стадий определенного интервала онтогенеза, в течение которого развивающийся организм и его связи со средой существенно не меняются, называется этапом развития. Каждый из этапов отличается от других специфическим строением, физиологией и биологией, причем, и строение, и физиология приспособлены к данной биологии и данным специфическим условиям [Васнецов, 1953]. В течение этапа происходят не только количественные, но и мелкие качественные изменения, не меняющие, однако, основного качества, характеризующего этап. Только после накопления количественных изменений количество переходит в новое основное качество, а организм — на новый этап развития. Совокупность последовательных этапов, объединенных одинаковой качественной спецификой, составляет период развития [Крыжановский, 1950; Крыжановский и др., 1953].

Лососевые рыбы подсемейства *Salmoninae*, отнесенные С. Г. Соиным [1980] по типу раннего онтогенеза к лососево-ленковой группе, обладают значительным сходством в развитии. Анализ представлений о периодизации раннего онтогенеза рыб этого подсемейства показал, что разные авторы в интервале от активации яйца до вылупления выделяют от 7 до 11 этапов [Павлов, 1989]. Если по вопросу о выделении первых 4–6 этапов мнения исследователей в целом совпадают, то более поздние этапы выделяются авторами на основании различных принципов [Дислер, 1957; Европейцева, 1960; Лебедева, Мешков, 1969; Смирнов, 1975; Рыжков, 1976]. Большинство исследователей при описании этих этапов руководствуются в первую очередь характером перестроек в кровеносной системе зародыша.

Работ по описанию развития на ранних этапах онтогенеза дальневосточных лососей не так много [Дислер, 1954, 1957; Соин, 1954; Фроленко, 1959, Смирнов, 1975]. Н.Н. Дислер выделял в эмбриональном периоде развития осенней кеты 12 этапов, в личиночном периоде один этап смешанного питания и в мальковом периоде жизни 2 этапа (нагула и ската). Разработанная им периодизация онтогенеза тихоокеанских лососей принята многими авторами [Крыхтин, 1962; Фроленко, 1959; Лукина, 1966, 1973]. Эта схема с некоторыми изменениями была принята А.И. Смирновым [1975] для описания развития видов р. *Oncorhynchus*.

Мы не делали попыток внести изменения в схему описания раннего онтогенеза горбуши. Руководствуясь комплексом характерных морфологических призна-

ков как маркеров, приведенном в монографии А.И. Смирнова [1975], мы идентифицировали моменты наступления отдельных этапов и периодов раннего эмбриогенеза горбуши, поставив себе целью отметить момент наступления очередного этапа и рассчитать соответствующий этому времени биологический возраст.

Внутри периода эндогенного питания выделяют интервал развития, который эмбрионы проводят в икринке, его с точки зрения рыбоводства называют инкубационным [Смирнов, 1975]. После выхода зародышей из оболочки эмбрионы проходят этап пассивного состояния свободных зародышей, этот интервал рыбоводы называют выдерживанием. С указанными интервалами эмбрионального развития тесно связаны особенности биотехнического цикла разведения горбуши, имеющие свою специфику. По этой причине мы изложили материал, рассматривая его соответственно рыбоводным циклам.

Развитие эмбрионов до вылупления (инкубация)

В эмбриональный период онтогенеза зародыши питаются материнскими запасами пищи, заключенными в желтке. Эндогенное питание свойственно не только зародышам, находящимся под оболочками икринок, или собственно эмбрионам, но сохраняется определенное время и после их вылупления у свободных зародышей. По этой причине данный интервал онтогенеза называют зародышевым периодом, или периодом эндогенного питания [Крыжановский, 1950; Крыжановский и др., 1953; Шатуновский, 1980; Озернюк, 1988, 2000].

Расчет соответствующих значений биологического возраста в единицах a_i — сутках биологического возраста, в соответствии с методом масштабных характеристик, позволил количественно описать время наступления тех или иных этапов развития при различных температурах.

К сожалению, мы не смогли проследить первые четыре быстро протекающие этапы эмбриогенеза: I этап — обводнение осемененных икринок и образование зародышевого диска, II этап — дробление зародышевого диска, III этап — бластула, и IV этап — образование зародышевых пластов. Согласно А.И. Смирнову [1975], продолжительность первого этапа составляет около 10 ч при температуре 10 °С, первая бороздка дробления появляется через 11–12 ч, бластула формируется к концу третьих суток, а образование зародышевых пластов отмечается к исходу седьмых суток после оплодотворения.

Хронологическое описание развития горбуши мы провели, начиная с пятого этапа развития.

V этап — формирование головы и туловища зародыша (рис. 11). В наших экспериментальных вариантах при температуре 10,5–9,7 °С эмбрионы достигли возраста начала этапа через 9–10 сут. после оплодотворения (табл. 7).

Биологический возраст, определенный методом масштабных характеристик, на начало этапа составлял во втором и третьем вариантах 32,4–34,6 сут. б.в., в среднем 33,5 сут. б.в. В начале этапа диаметр зародышевого диска 3,6–4,0 мм, длина эмбрионов 1,6–2,5 мм. Отмечено формирование мозговых пузырей, в глазных пазухах — зачатков глазных бокалов. На каудальном конце хорошо виден Купферов пузырек. Отмечается начало метамеризации осевого комплекса зародыша — закладка 3–4 сомитов. На протяжении этапа длина эмбрионов во втором варианте возросла с 1,9 до 4,5 мм и с 2,5 до 4,2 мм в третьем. У эмбрионов наблюдалось формирование жаберных карманов и вычленение зачатков хрусталиков в глазных пузырях. В области заднего мозга образовано 5 нейромеров, происходит закладка перикардиальной полости, сердечной и кишечной трубки, желудочно-печеночного отдела. Степень обрастания желтка — 1/2, число пар сомитов — 32–33.

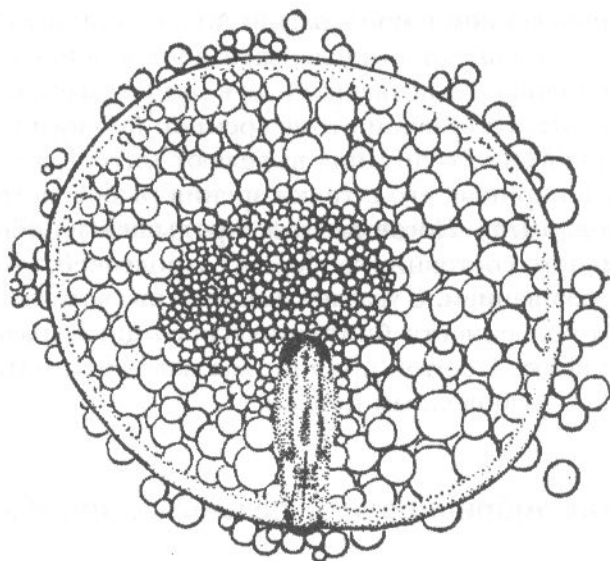


Рис. 11. V этап эмбрионального развития горбуши. Начало формирования туловищных сегментов, длина эмбриона 1,5 мм [по Смирнову, 1975]

Таблица 7. Хронология наступления этапов эмбриогенеза горбуши в период инкубации, выраженная в единицах биологического возраста

Этап развития	Показатели	1 вариант (31.08)	2 вариант (10.09)	3 вариант (18.09)	Средний биологический возраст
V	Дата	—	19.09	27.09	33,5
	T	—	10,5	9,7	
	a_i	—	32,4	34,6	
VI	Дата	16.09	28.09	05.10	61,1
	T	12,1	10,0	9,2	
	a_i	59,7	63,0	60,6	
VII	Дата	19.09	30.09	09.10	70,7
	T	11,8	9,8	9,0	
	a_i	70,5	69,3	72,7	
VIII	Дата	22.09	03.10	11.10	80,0
	T	11,6	9,7	9,0	
	a_i	81,1	79,4	79,4	
IX	Дата	27.09	09.10	17.10	99,4
	T	11,1	9,4	8,9	
	a_i	98,0	98,0	99,0	
X	Дата	30.09	13.10	22.10	110,0
	T	10,8	9,4	8,4	
	a_i	107,4	111,3	111,3	
XI	Дата	20.10	07.11	17.11	167,0
	T	9,8	7,5	6,5	
	a_i	170,2	168,7	162,0	
XII	Дата	06.11	12.12	06.01	211,3
	T	8,1	5,1	3,7	
	a_i	204,9	214,4	215,2	

Примечание. T — средняя температура, °C; a_i — биологический возраст, сут. б.в. (по результатам наблюдений, проведенных на Лесном ЛРЗ в 1985–1986 гг. по вариантам); в скобках — дата оплодотворения икры.

VI этап – обособление задней части туловища от поверхности желточного мешка. В начале этапа, в биологическом возрасте 61,1 сут. б.в (в первом варианте 59,7, во втором – 63,0 и в третьем – 60,6 сут. б.в.), впереди глаз отмечена закладка обонятельных плакоидов, в жаберных зачатках по 4 кармана, в 1-й паре карманов обозначилась жаберная дуга. Степень обрастания желтка достигла $2/3$, а сегментация – уровня будущего ануса (40–42 сегмента). Сердечная трубка слабо пульсирует. С момента оплодотворения икры в 1 варианте до начала этапа прошло 16 сут., биологический возраст составил 59,7 сут. б.в., длина эмбриона достигла 4,9 мм. Во втором и третьем вариантах наступление этапа было зарегистрировано через 18 сут. после оплодотворения в возрасте 63,0 и 60,6 сут. б.в. при длине эмбрионов 5,2 и 5,3 мм соответственно. Завершение этапа характеризовалось следующими морфо-физиологическими признаками: кольцо blastomeric обрастания почти сомкнуто, задняя часть тела на 1 мм отделена от желточного мешка, в 3-й паре жаберных карманов имеются зачатки жаберных дуг, а в слуховых капсулах кристаллы мелких отолитов. Количество сегментов 52–54, из которых 40–43 туловищные, длина эмбрионов 5,5–5,9 мм. Светлоокрашенная кровь по дорзальной аорте проталкивается до зачатка ануса, возвращается по дорзальной вене и на уровне 12–14 сегмента уходит на желточный мешок и по желточной вене в сердце.

VII этап – развитие подкишечно-желточной системы кровообращения (рис. 12).

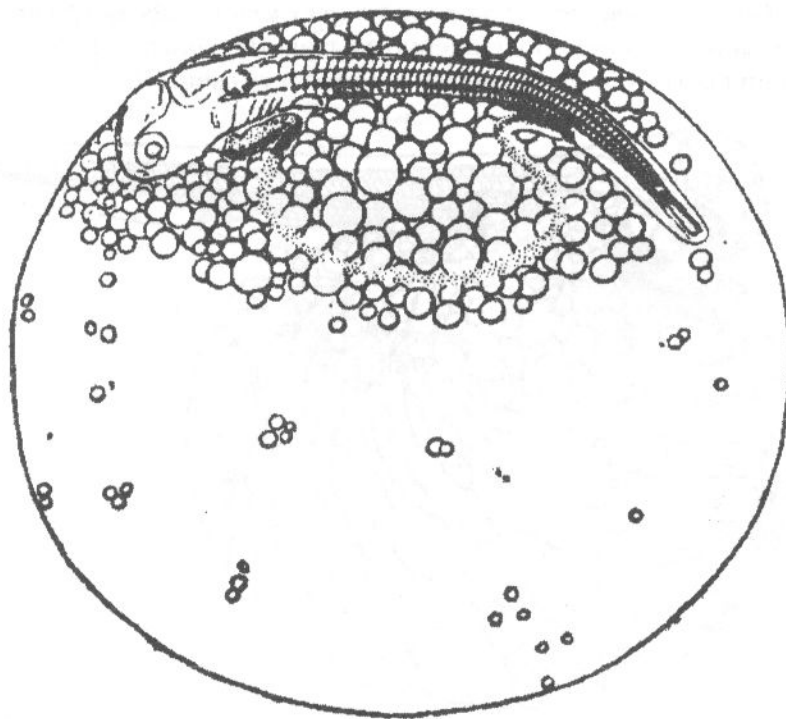


Рис. 12. Начало кровообращения эмбрионов горбуши, длина эмбриона 5,7 мм [по Смирнову, 1975]

Наступление этапа диагностировали в биологическом возрасте 70,7 сут. б.в. (70,5 сут. б.в. в первом варианте, 69,3 – во втором и 72,7 – в третьем), по отделению головы от желточного мешка, началу развития грудных плавников и ротовой воронки, появлению тока крови и зачатков жаберных крышек. В этом возрасте началось обособление печени от желудка. Кровь движется по спинной аорте до уровня хвостовых сегментов, затем направляется вниз и по дуге подкишечной вены уходит на желточный мешок и далее по развивающейся желточной вене к сердцу. Наступление этапа было отмечено в первом варианте через 19 сут. после

оплодотворения, во втором — через 20 сут. и в третьем — через 22 дня. На протяжении этапа длина эмбрионов увеличилась на 0,2 мм и составила 6,3 мм, 6,0 мм и 6,2 мм, соответственно. Количество пар сомитов возросло с 56–58 до 59–60. С появлением на желточном мешке тонких капилляров и началом поступления тока крови в передний край глазных пузырей этап завершился.

VIII этап — возникновение кардинальных вен и смешанного подкишечно-желточного и печеночно-желточного кровообращения. Его наступление хорошо определяется по появлению пигментных зерен по верхней границе глазных пузырей. В рыбоводной практике наступление этого этапа называют «глазком». Голова зародыша остается прикрепленной к желточному мешку от уровня глаз. Число сегментов 67–68 пар, из которых 22–24 позади ануса. Васкуляризация желточного мешка составляет 1/5. Кровообращение по хвостовой артерии достигает 14–15 хвостовых сегментов. В обратном направлении кровь поступает в каудальную вену, переходит в подкишечную, откуда по желточной вене попадает в полость сердца. Для этапа характерно завершение метамеризации осевого комплекса зародыша. Начало этапа отмечено через 22, 23 и 24 дня в 1, 2 и 3 вариантах соответственно, в возрасте 79,4–81,1 сут. б.в. (см. табл. 7). Длина эмбрионов увеличилась в первом варианте с 6,4 до 8,2 мм, во втором — с 6,8 до 8,0 мм и в третьем — с 7,0 до 7,8 мм. К завершению этапа общее число сегментов достигает 75–77, каудальный конец хорды делает изгиб вверх, голова свободна от связи с желтком до уровня нижней губы.

IX этап — формирование печеночно-желточной системы кровообращения. Этап характеризуется запустеванием подкишечно-желточной вены, серой окраской глаз, покрытием капиллярами до двух третей поверхности желточного мешка (рис. 13).

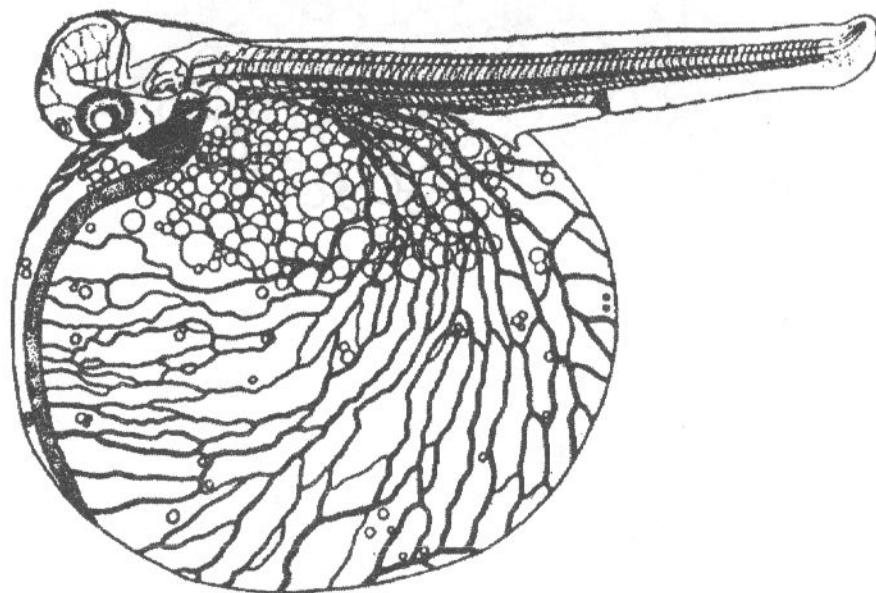


Рис. 13. Начальная стадия формирования желточного кровообращения эмбрионов горбуши, длина эмбриона 10,4 мм [по Смирнову, 1975]

Наступление этапа регистрировалось нами через 27–30 сут. после оплодотворения, в зависимости от варианта. Возраст эмбрионов при этом составлял 98,0–99,0 сут. б.в. (см. табл. 7). Размер эмбрионов 8,3–8,9 мм, желточный мешок снабжался кровью только печеночными венами, васкуляризация желточного мешка достигла 3/4.

К завершению этапа длина эмбрионов достигла 9,1–9,8 мм. Глаза видны через оболочку, васкуляризация желточного мешка 4/5. Венозная кровь, собираемая в подкишечную вену, вся проходит через печень. Нижняя губа свободна от желточ-

ного мешка. В кишечнике появилась желчь. В зоне дорзального, анального и каудального плавников наблюдается скопление мезенхимных клеток. Кровообращение через 3 жаберные дуги, в хвосте достигает последних сегментов.

X этап – дифференциация верхних и нижних конусов миотомов. На этом этапе отмечено, что жаберной крышкой прикрывается первая жаберная щель, глаза становятся черными, капиллярами покрыт весь желточный мешок. Появляются верхние и нижние конусы миотомов в хвосте эмбрионов (рис. 14).

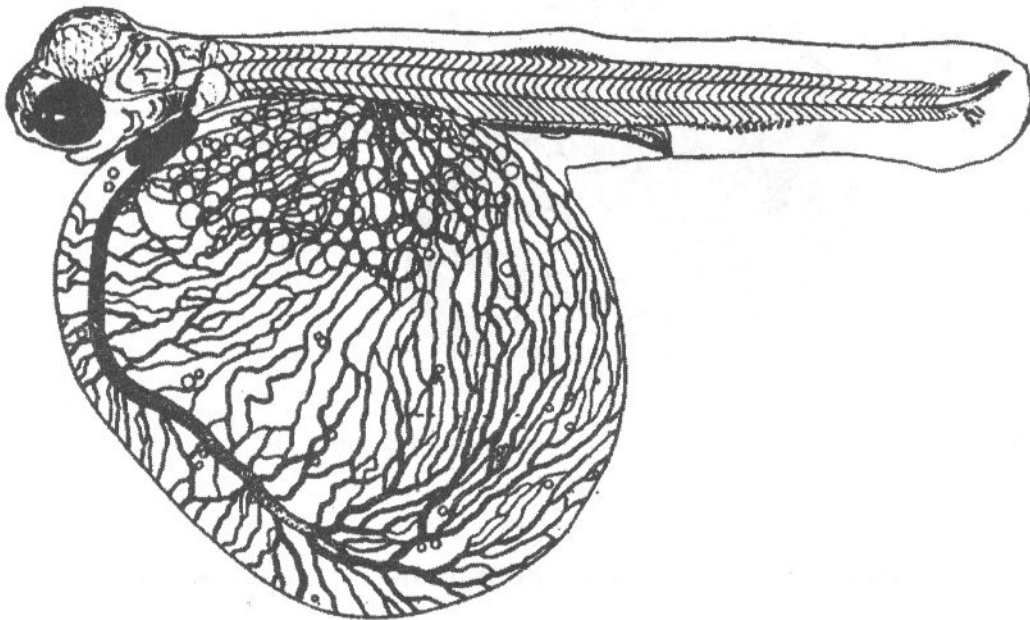


Рис. 14. Развитие верхних и нижних конусов миотомов эмбрионов горбуши, длина эмбриона 14,1 мм [по Смирнову, 1975]

Этап наступил у зародышей первого варианта через 30 сут. после оплодотворения, во втором и в третьем вариантах – через 33 и 35 сут. соответственно. В первом варианте биологический возраст начала этапа составил 107,4; во втором и в третьем – 111,3 сут. б.в. (см. табл. 7). В строении эмбрионов отмечено начало процесса преобразования сегментов, до сих пор имевших вид прямоугольных полосок, в структуру W-образной формы и возникновение мускульных почек в зоне анального и дорзального плавников. Глаза большие, черные. Происходит закладка и начинается рост жаберных крышек. В нижней части головы обозначились железы вылупления, в грудных плавниках по 1 кровеносному сосуду. К завершению этапа размеры эмбрионов увеличились с 10,5 до 14,0 мм (вариант 1), с 9,4 до 12,5 мм (вариант 2), с 9,2 до 13,3 мм (вариант 3). В хвостовом плавнике 7–8 лепидотрихий. Ниже подкишечной вены начинается развитие брюшных плавников. Жаберные крышки закрывают 2 пары жабр. На поверхности головы обнаруживаются первые меланофоры. Преобразование сегментов в W-образную форму достигает каудальных.

XI этап – развитие подвижности челюстей, жаберных крышек, завершение инкубации. Им завершается развитие эмбрионов внутри оболочки икринки (рис. 15).

В начале этапа отмечено развитие подвижных верхней и нижней челюстей, жаберная крышка прикрывает 2–3 пары жабр, на которых образуются жаберные лепестки, в которых, в свою очередь, формируются капилляры. В хвостовом плавнике 9–10 хвостовых лучей. Грудные плавники ритмично колеблются. Отростки миотомов в области спинного плавника в 30–40 сегментах, в области анального плавника в 45–53. Этап начался через 50, 58 и 61 сутки после оплодотворения в зависимости от варианта, биологический возраст варьировал от 162,0 до

170,2 сут. б.в. (см. табл. 7). В течение этапа размер эмбрионов увеличился до 18,1 мм (вариант 1), 18,5 мм (вариант 2), 18,4 мм (вариант 3). К этому моменту в хвостовом плавнике эмбрионов образовалось 13–14 хвостовых лучей, на покровах тела множество меланофоров. Наиболее интенсивно пигментирована теменная часть головы — «пигментная шапочка». Жаберные крышки прикрывают последнюю пару жабр. Наметился контур жирового плавника.

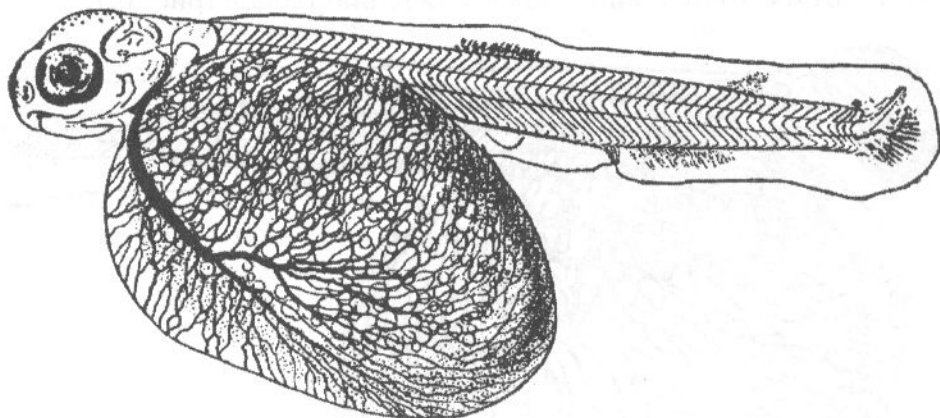


Рис. 15. Развитие нижней челюсти, достигшей линии переднего края глаз эмбриона горбуши, длина эмбриона 17,8 мм [по Смирнову, 1975]

Развитие свободных эмбрионов («выдерживание»)

Завершается эмбриональный период развития двумя этапами, продолжающимися до момента готовности свободного эмбриона к смешанному питанию и превращения его в личинку.

XII этап — пассивное состояние зародышей. Характеризуется состоянием зародышей после вылупления (рис. 16). Вылупление зародышей является слож-

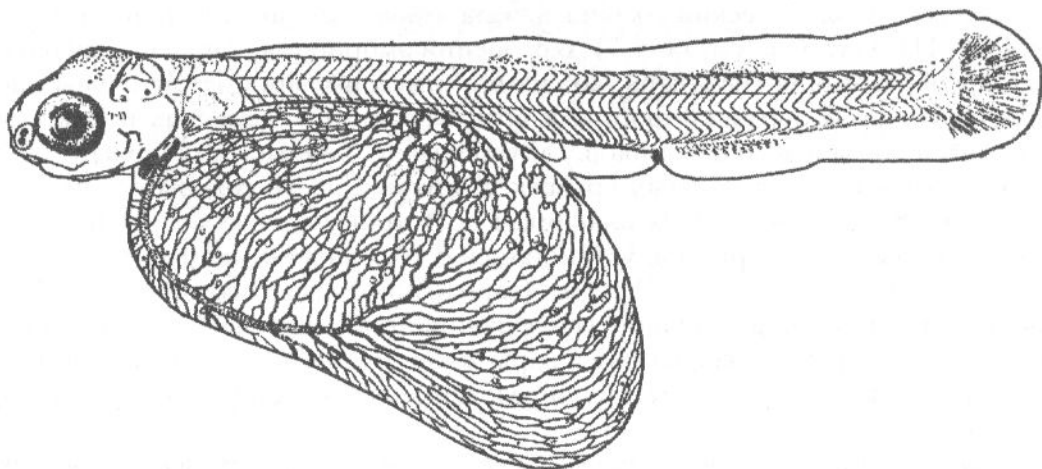


Рис. 16. Вылупившийся эмбрион горбуши, длина 18,9 мм [по Смирнову, 1975]

ным процессом, который может нормально осуществляться только при наличии определенных экологических условий. В момент вылупления снимается защитное действие оболочки и перивителлиновой жидкости. При этом резко изменяются условия окружающей среды, улучшаются условия дыхания и появляется воз-

возможность свободных движений [Казаков, 1982]. Данный процесс для лососевых рыб достаточно подробно описан Д.А. Павловым [1989]. В процессе вылупления движения грудных плавников эмбриона становятся непрерывными, а перемещения зародыша – частыми и интенсивными. Вследствие интенсивного движения грудных плавников перемешивается перивителлиновая жидкость, что способствует выделению и равномерному распределению фермента вылупления – хорионазы. После выделения секрета желез вылупления начинается ферментативный лизис оболочки яйца, который в наибольшей степени идет лишь в некоторых участках. Только в этих участках оболочка значительно утончается, меняются ее структурные свойства. Наружный слой оболочки остается практически не лизированным. В конце периода инкубации толщина оболочки становится неравномерной, диаметр ее канальцев увеличивается, перегородки в них разрушаются. В результате этого под оболочку засасывается некоторое количество воды, а прочность ее снижается. В результате энергичных движений хвостового отдела зародыша оболочка прорывается. При нормальном процессе вылупления эмбрион выходит из оболочки хвостовой частью вперед [Павлов, 1989].

Процесс вылупления растянут во времени, и его различные периоды в биотехническом цикле условно подразделяются на три фазы – начало вылупления (выклева), массовое вылупление и конец вылупления. Длительность периода вылупления из икринок одной самки или икры одной партии от нескольких самок, собранной одновременно и инкубируемой в одинаковых условиях, как считает Р.В. Казаков [1982], может служить одним из показателей состояния зародышей. Так, для атлантического лосося вылупление эмбрионов из икры одной партии обычно длится от 3 до 5 дней, а более растянутые сроки могут быть обусловлены наследственными причинами, но чаще это свидетельствует о неблагоприятном воздействии каких-либо факторов среды. В любом случае, растянутость процесса вылупления заводских партий икры приводит к увеличению разнокачественности зародышей и личинок и повышению их смертности [Казаков, 1982].

По данным А.И. Смирнова, на сахалинских заводах продолжительность вылупления бывает весьма значительной. Так, на Лесном ЛРЗ длительность вылупления большей части эмбрионов горбуши на завершающем этапе инкубации, которая проходила при температуре 8,9–9,7 °С, составляла до 21 сут., при 6,7–7,3 °С – до 24, при 5,2–5,6 °С – до 34, а при 3,8–4,4 °С – до 50 сут. [Смирнов, 1975]. Из приведенных материалов видно, что снижение средней температуры инкубации приводит к большей растянутости вылупления. На естественных нерестилищах выход эмбрионов горбуши из икринок происходит при более низкой температуре воды. Так, в 1960-е гг. на реке Лесной температура воды в нерестовых буграх на момент вылупления составляла 0,15–0,20 °С [Канидьев, 1966, 1967б, 1984].

По результатам наших наблюдений, проведенных на ЛРЗ Лесной, вылупление экспериментальных партий также не было единовременным. Экспериментальные варианты различались температурой воды в период вылупления: в первом варианте вылупление протекало при температуре от 3,8 до 0,6 °С; во втором – от 5,1 до 0,2 °С, в третьем – от 3,7 до 0,2 °С. Начало процесса в первом варианте отмечалось 6 ноября, через 67 сут. после оплодотворения в биологическом возрасте 204,9 сут. б.в., массовое вылупление – 13 ноября, через 74 дня, а конец вылупления был зарегистрирован 21 ноября 1985 г., через 82 дня. Вылупление длилось около 15 сут. Начало процесса вылупления эмбрионов второго варианта было зарегистрировано в биологическом возрасте 214,4 сут. б.в. Календарные даты начала, середины и конца вылупления пришлось на 12 декабря, 23 декабря и 2 января. Процесс длился 21 сут.

Сходными были показатели и в третьем экспериментальном варианте, где вылупление началось 6 января в биологическом возрасте 215,2 сут. б.в. Процесс вылупления длился 30 сут.

В целом экспериментальные данные соответствовали классической ситуации, когда с понижением температуры продолжительность этапа вылупления возрастала, в нашем случае с 15 до 30 сут.

На сахалинских рыболовных предприятиях температура в период массового вылупления, в основном, довольно низка. Из табл. 8 следует, что на холодноводном Лесном ЛРЗ процесс вылупления протекает при температурах 0,01–5,7 °С (в среднем – около 0,7 °С), на Соколовском – при 0,4–6,8 °С (в среднем 2,38 °С), а на Анивском ЛРЗ – при 0,2–7,0 °С (в среднем 2,28 °С), и не превышает 30 сут.

Таблица 8. Температурные показатели водоисточников в период массового вылупления эмбрионов горбуши на некоторых лососевых рыболовных заводах Сахалина, воспроизводящих горбушу

Температура воды в период вылупления, °С	Лососевые рыболовные заводы (ЛРЗ)			
	Лесной	Соколовский	Березняковский	Анивский
Количество партий	183	121	153	145
Минимальная температура	0,01	0,40	0,20	0,10
Максимальная температура	5,70	6,80	7,00	7,50
Средняя температура	0,74	2,14	2,14	2,28
Стандартное отклонение	1,19	1,49	1,79	1,94
Годы инкубации	1974–1990	1974–1987	1979–1989	1974–1985

Значительная растянутость процесса вылупления может объясняться несколькими причинами. Как в естественных, так и заводских условиях вылупление эмбрионов происходит при низких температурах, что обуславливает незначительное приращение биологического возраста эмбрионов в этот период. Развитие любой экспериментальной (либо производственной) партии икры в условиях нерегулируемого суточного хода температур протекает при условно одинаковой температуре, так как эмбрионы пространственно расположены в различных слоях инкубационной емкости и омываются разно-уровневыми водными потоками. Вероятно, суточные колебания температур более значимы для одних слоев икры и менее значимы для других. Следовательно, при такой «условной» однородности температур этот фактор среды для всей совокупности индивидуальных развивающихся эмбрионов имеет некоторые фактические различия. А это означает, что величина биологического возраста для наблюдаемых партий является, по существу, интегрированным показателем и имеет вероятностное значение. Индивидуальная разнокачественность эмбрионов определяет соответствующие отличия в темпе эмбриогенеза и в случае развития эмбрионов в условно одинаковых температурных условиях одной и той же экспериментальной либо производственной партии. По всей видимости, не одновременное вылупление горбуши является результатом как естественной разнокачественности исходного биологического материала, так и температурных условий развития, а усиливает этот эффект низкая температура в данный период.

После выхода эмбрионов из-под оболочки наступает последний, *XIII этап эмбрионального периода – формирование непарных брюшных плавников и плавательного пузыря*, который свободные эмбрионы проводят в покое. Границей начала этапа следует считать биологический возраст 240 сут. По данным А. И. Смирнова, при температуре 8–9 °С период покоя длится около недели, а при 3–4 °С этот срок

почти удваивается [Смирнов, 1975]. В нашем случае, при температуре 0,2–0,6 °С, продолжительность спокойного состояния эмбрионов после вылупления составляла 20–22 дня (от 22 до 24 сут. б.в.). К морфологическим признакам этапа следует отнести развитие органов, соответствующее наступлению физиологической готовности к экзогенному питанию (рис. 17).

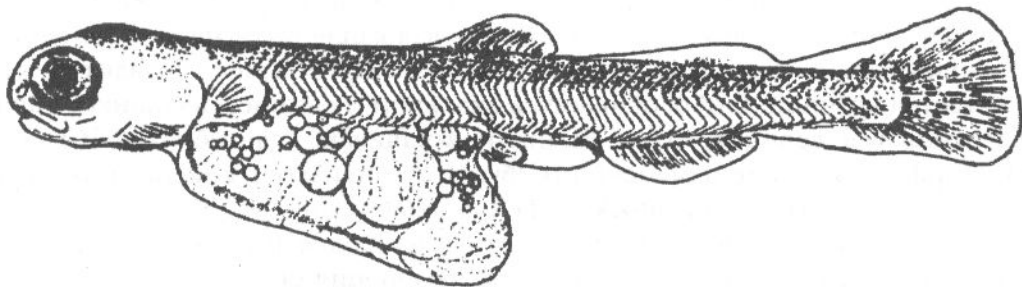


Рис. 17. Свободный эмбрион горбуши длиной 26,2 мм [по Смирнову, 1975]

К началу этапа рот уже принял полуконечное положение, непарная плавниковая складка впереди спинного плавника резорбирована. В хвостовом плавнике происходит ускоренный рост верхних и нижних лучей, и в лопасти хвоста появляется выемка. Формируются лучи в грудных и брюшных плавниках. При длине 27–28 мм отмечается начало серебрения жаберных крышек, а при длине 30–31 мм они становятся полностью серебристыми.

В течение этапа быстро растет зачаток плавательного пузыря, увеличивается количество жаберных тычинок и их размеры, дифференцируются отделы желудочно-кишечного тракта, закладываются пилорические придатки и при длине 27–28 мм личинки способны захватывать частички пищи в воде. В конце этапа в коже появляются ксантофоры, которыми интенсивно пигментируется брюшина. Завершается этап в возрасте 400 сут. б.в. В этом возрасте молодь приобретает возможность перехода на активное внешнее питание.

Выявленная хронология наступления соответствующих этапов эмбрионального развития, выраженная в единицах биологического возраста, может быть использована для прогнозирования наступления этапов раннего эмбриогенеза в области толерантных значений температур (рис. 18).

Заметим, что при использовании метода масштабных характеристик, в отличие от метода безразмерных характеристик, для выявления характерной для наступления каждого этапа зависимости от температуры не требуется проведения большого количества наблюдений. Относительно низкая вариабельность средних значений биологического возраста (см. табл. 7) позволяет применить их для прогнозирования. При этом используется квадратичное экспоненциальное уравнение [2.18], полученное для описания длительности развития до массового вылупления, с тем отличием, что в место масштабного коэффициента в него проставляются соответствующие значения биологического возраста, при которых зарегистрированы моменты наступления этапов эмбрионального развития.

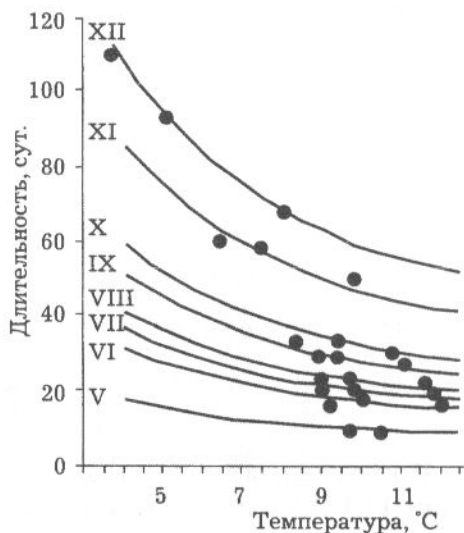


Рис. 18. Зависимость продолжительности развития зародышей горбуши от температуры до наступления указанных этапов развития, описанная с помощью метода масштабных характеристик

Развитие личинок (подращивание)

Личиночный период имеет только один этап развития – этап смешанного питания. Морфологически личинка выглядит к этому моменту следующим образом. К началу активного питания на челюстях появляются зубы, развивается хватательная функция рта. Большая часть желточного мешка прикрывается миотомами. Желток становится вязким, крупная жировая капля вытягивается. Желудок и петля кишечника погружаются в остаток желтка. Преанальная складка по-прежнему остается крупной. В обособившихся анальном и спинном плавниках начинают расчленяться лепидотрихии. Личинки утрачивают светобоязнь [Смирнов, 1975]. Морфологические изменения горбуши при переходе в мальковый период развития мало заметны. У крупных особей появляется чешуя. В то же время в реках чешуя у мальков не закладывается, поэтому наиболее выраженным признаком завершения личиночного периода является резорбция остатка желточного мешка и исчезновение преанальной складки.

Известно, что одним из ответственных моментов при выращивании лососевых рыб является переход молоди на внешнее питание [Механик, 1957; Владимиров, 1975]. Вместе с тем, для того чтобы точно определить момент, когда следует начинать кормить горбушу, необходимо прежде всего ориентироваться на ее морфофизиологическую готовность к питанию, которая выражается наступлением личиночного периода развития. В качестве основного признака наступления этапа мы использовали момент первого появления пищи в желудочно-кишечных трактах молоди горбуши в условиях экспериментальных вариантов, когда кормление было начато в относительно молодом возрасте. При температуре 5–11 °С следы пищи впервые были зарегистрированы в возрасте 396–400 сут. б.в. (табл. 9).

Таблица 9. Дата и возраст начала перехода на смешанное питание личинками горбуши, получающими искусственный корм с биологического возраста менее 400 сут., в различных экспериментальных вариантах

№ варианта	Дата начала кормления	Биологический возраст в начале кормления, сут. б.в.	Дата появления пищи в желудочно-кишечных трактах	Биологический возраст на дату появления пищи, сут. б.в.
10	12.05.1987	348	02.06.1987	402
37	14.05.1993	376	25.05.1993	398
38	14.05.1993	376	25.05.1993	398
39	14.05.1993	376	25.05.1993	398
40	07.05.1994	348	28.05.1994	396
41	07.05.1994	348	28.05.1994	396
42	25.04.1995	378	05.05.1995	400
43	25.04.1995	378	05.05.1995	400

Показатели массы желточного мешка на начало личиночного периода составляли 14,1 мг, или 5,6% от массы тела (7,0% от массы тушки), средняя длина к этому моменту составляла 33,0 мм, средняя масса – 249,4 мг. Полная резорбция желточного мешка, как это демонстрирует тренд уменьшения массы желточного мешка по мере увеличения биологического возраста, наступает при достижении биологического возраста 485 сут. б.в. и более (рис. 19).

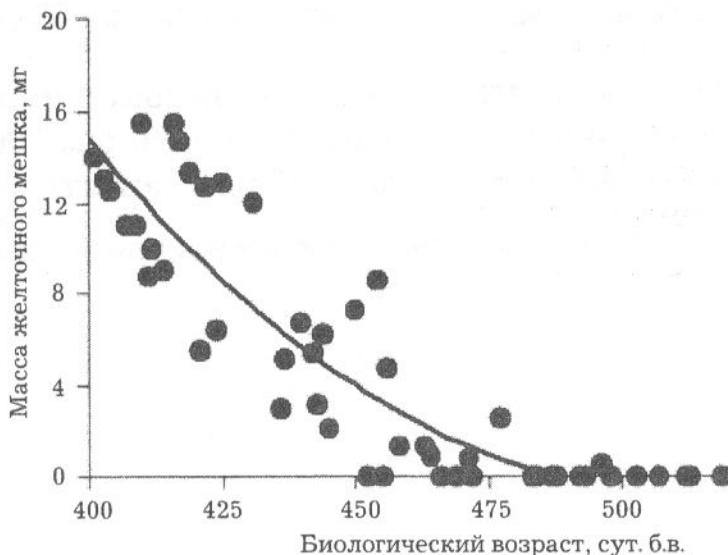


Рис. 19. Темп расходования запасов желточного мешка личинками горбуши после перехода на смешанное питание

Таким образом, проведенные наблюдения позволили проследить хронологию этапов развития горбуши в пределах толерантного диапазона температуры воды и описать ее в сутках биологического возраста (рис. 20). Выяснено, что V этап наступает в биологическом возрасте 33,5 сут. б.в., VI – 61,1 сут. б.в., VII – 70,7 сут. б.в., VIII – 80,0 сут. б.в., IX – 99,4 сут. б.в., X – 110,0 сут. б.в., XI – 167,0 сут. б.в., XII – при 211,3 сут. б.в., XIII – при 240,0 сут. б.в.; этап смешанного питания начинается в возрасте 400,0 сут. б.в. и завершается при 485,0 сут. б.в. На первые четыре этапа пришлось в сумме 33,5 сут. б.в., или 6,9 % от общей продолжительности эмбрионального и личиночного развития в условиях ЛРЗ, которая в сумме составляет 485 сут. б.в. Минимальную длительность имели VI и VII этапы развития – 2,0 и 1,9 %, а максимальную – XIII этап (160,0 сут. б.в., или 33,0 %). На эмбриональный период развития пришлось 400,0 сут. б.в. (82,5 %), на личиночный – 85,0 сут. б.в., или 17,5% относительной длительности развития.

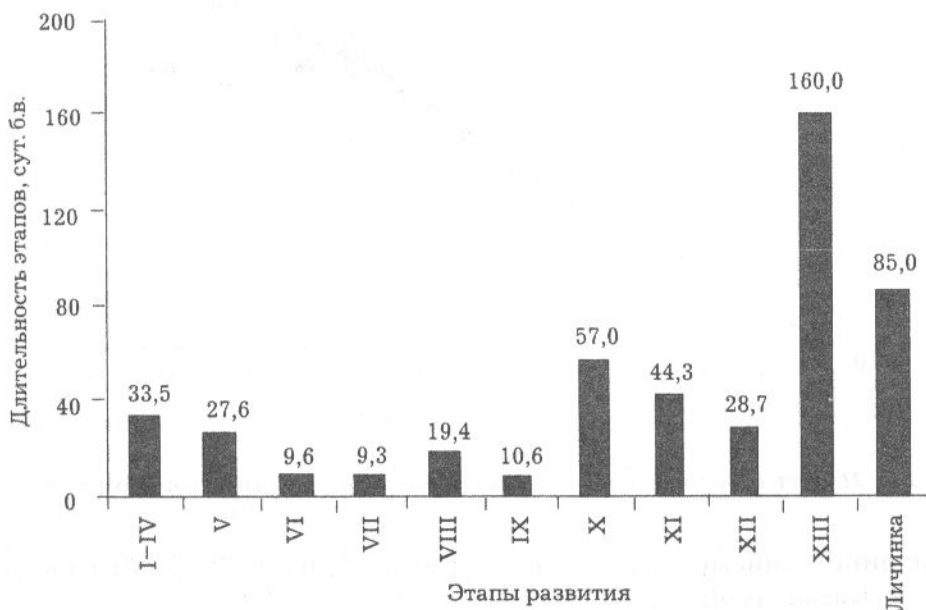


Рис. 20. Продолжительность этапов эмбрионального и личиночного развития горбуши, описанная в сутках биологического возраста

Количественное описание роста эмбрионов и личинок
горбуши в процессе их искусственного разведения
с применением метода масштабных характеристик

Рост эмбрионов и свободных эмбрионов горбуши

Использование метода масштабных характеристик позволило количественно описать рост эмбрионов. Рост длины тела эмбрионов, находящихся внутри оболочки был прослежен, начиная с биологического возраста около 30 сут. б.в. и вплоть до массового вылупления зародышей из икринки, которое происходило при достижении ими возраста около 205–215 сут. б.в. В трех вариантах наблюдений (Приложение 1, № 1–3), не зависимо от температуры, при которой происходил рост зародышей, точки наблюдений расположились на одной линии (рис. 21).

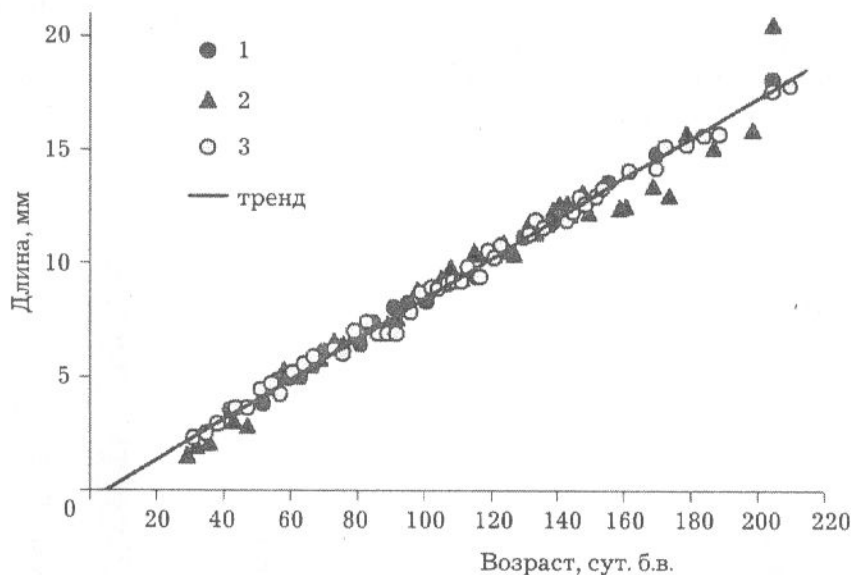


Рис. 21. Рост эмбрионов горбуши в зависимости от биологического возраста

График линии описывается уравнением прямой, на 96,78 % объясняющей вариабельность зависимой переменной:

$$L = 0,0882 \cdot a_i - 0,4035, \quad [4.26]$$

где L — длина эмбриона горбуши по АС, мм; a_i — биологический возраст, сут.

Для сравнения рассмотрим график изменения длины эмбрионов горбуши, в зависимости от длительности развития, выраженной в календарных сутках (рис. 22). Здесь, в отличие от графика, приведенного на рис. 21, те же исходные данные описываются уже нелинейной функцией.

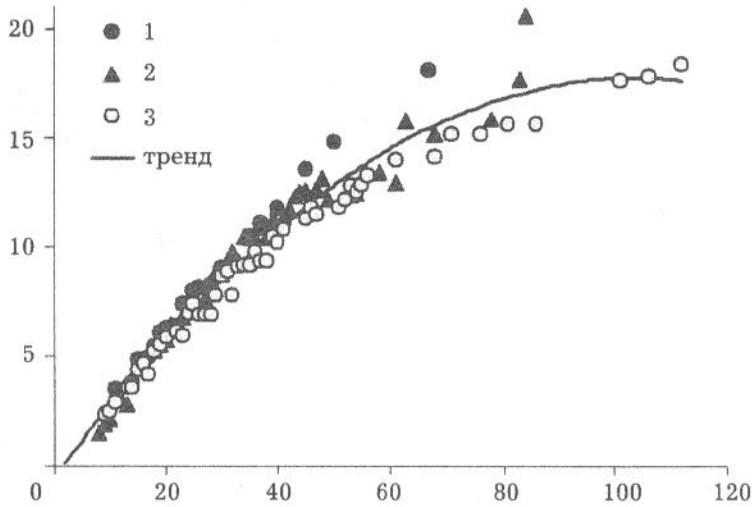


Рис. 22. Рост эмбрионов горбуши в зависимости от возраста, выраженного в календарных сутках

В отличие от графика, построенного с использованием биологического возраста, здесь визуально заметно замедление темпа роста. Отмечено и снижение доли объясненной дисперсии до 96,40%. Как видно на графике (см. рис. 22), темп роста эмбрионов в первом варианте, который развивался при наибольшей средней температуре, максимален; во втором варианте он занимает промежуточное положение, а в третьем, темп роста самый низкий. В то же время, использование в качестве шкалы времени биологического возраста, который сам по себе уже учитывает температуру развития, очевидно, не показывает такого разброса значений и, кроме того, не противоречит энергетическим принципам роста. Кажущееся замедление роста, наблюдаемое в условиях достаточной обеспеченности эмбриона энергетическими ресурсами, имеющимися в желточном мешке, вызвано влиянием температуры, которая в этот период развития понижалась. Следовательно, для количественного описания роста горбуши на эмбриональных этапах развития в качестве временной шкалы предпочтительнее использовать значения биологического возраста.

Рост свободных эмбрионов горбуши (от 216 до 400 сут. б.в.) происходил также прямолинейно, причем этой зависимости подчинялась динамика всех рассмотренных нами биологических показателей (рис. 23).

Изменение длины тела (по АС) L со степенью аппроксимации 91,68 % описывается уравнением

$$L = 0,0632 \cdot a_i + 7,2979. \quad [4.27]$$

Средняя масса тела W изменяется в соответствии с уравнением

$$W = 0,5783 \cdot a_i + 9,9404, \quad [4.28]$$

степень аппроксимации 82,11 %.

Масса тушки W_b в зависимости от возраста увеличивается в соответствии с уравнением (степень аппроксимации 89,69 %)

$$W_b = 0,9245 \cdot a_i - 173,65. \quad [4.29]$$

Масса желточного мешка W_{fat} убывает в соответствии с уравнением

$$W_{fat} = -0,4447 \cdot a_i + 189,51, \quad [4.30]$$

степень аппроксимации составляет 93,23 %.

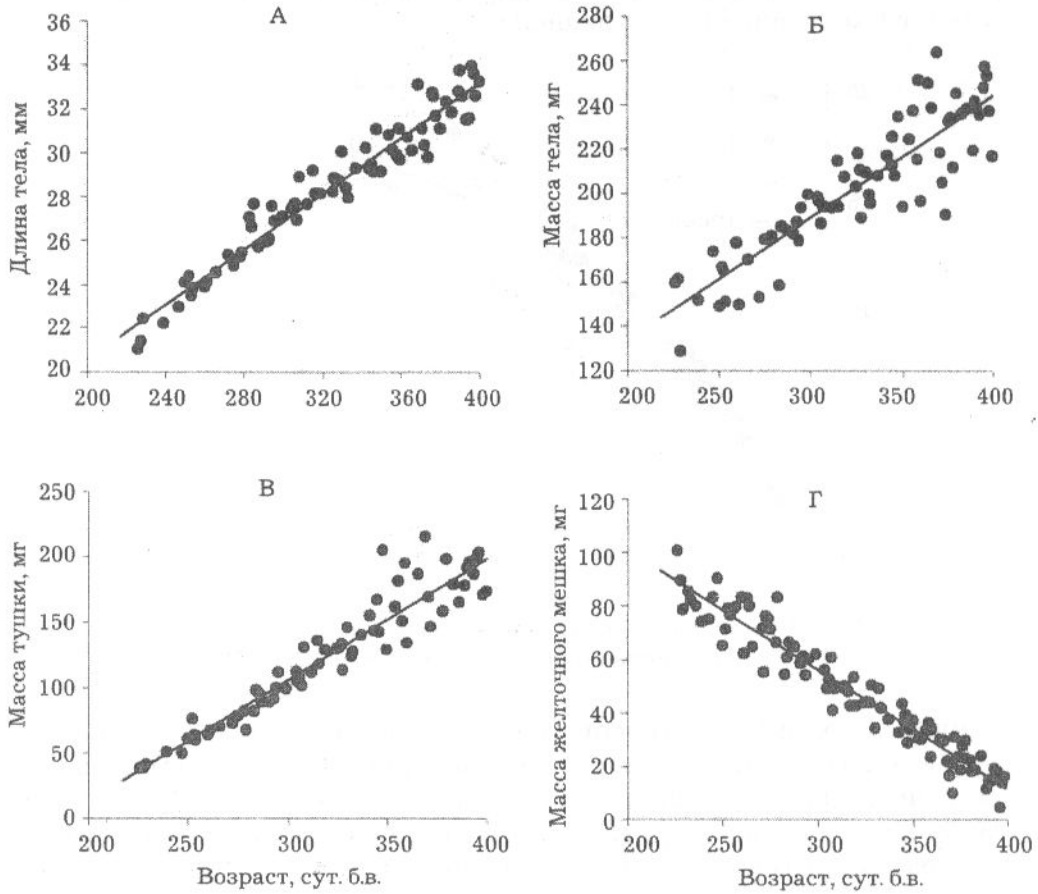


Рис. 23. Динамика биологических показателей свободных эмбрионов горбуши в зависимости от биологического возраста:
 А — длина тела; Б — масса тела; В — масса тушки; Г — масса желточного мешка

Приросты длины и массы тела эмбрионов горбуши за одни сутки биологического возраста после вылупления и до достижения ими способности к экзогенному питанию можно оценить с помощью вышеприведенных уравнений следующим образом. За интервал в 184 сут. биологического возраста длина тела возрастала в среднем с 20,95 до 32,58 мм, следовательно, за одни сутки б.в. прирост составлял в среднем 0,063 мм. Масса тела изменялась за этот же промежуток времени с 134,85 до 241,26 мг, т. е., приращение составляло 106,41 мг. Средний прирост массы тела составлял 0,578 мг/сут. б.в. Масса тушки изменялась от 26,04 до 196,15 мг, а ее прирост составлял 0,925 мг/сут. б.в. Масса желточного мешка, напротив, уменьшалась, с 93,45 до 11,63 мг к концу периода, т. е., за сутки б.в. утилизация желточного мешка составляла в среднем 0,445 мг.

Возвращаясь к оценке результатов применения биологического возраста для описания роста свободных эмбрионов, мы вновь сравнили полученные закономерности с результатами описания динамики биологических показателей, приведенными в обычной временной шкале, с использованием тех же исходных данных (рис. 24).

Оказалось, что в этом случае динамику биологических показателей можно описать самыми разнообразными уравнениями — прямой линии, логарифмической и степенной функции. Хотя выбор аппроксимирующей функции в каждом

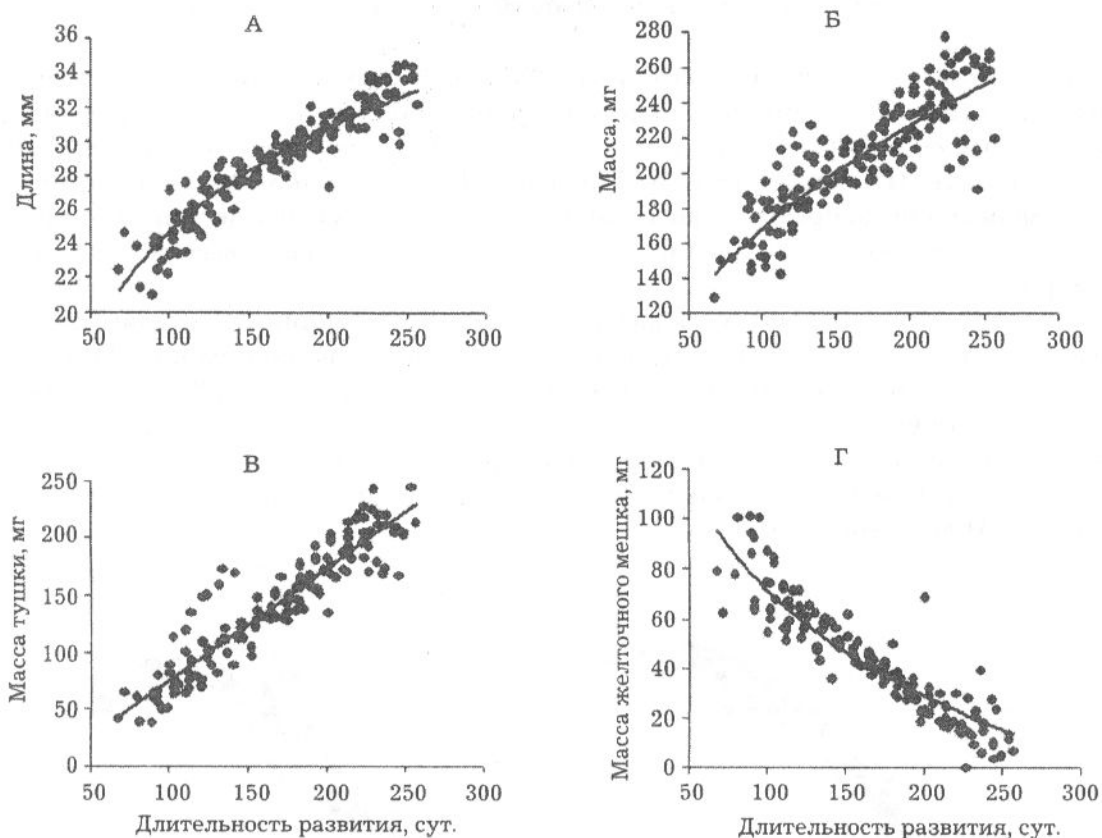


Рис. 24. Динамика биологических показателей свободных эмбрионов горбуши в зависимости от календарной длительности развития:

А – длина тела; Б – масса тела; В – масса тушки; Г – масса желточного мешка

конкретном случае осуществлялся по критерию максимального значения показателя детерминации, степень аппроксимации исходных данных при использовании в качестве временной оси календарного возраста была ниже, чем с применением биологического возраста. Так, при описании изменения биологических показателей горбуши в зависимости от длительности, выраженной в календарных сутках, коэффициент детерминации по длине тела уменьшился на 3,7%, по массе тела – на 6,0%, по массе тушки – на 2,9 %, а по массе желточного мешка – на 11,1 %. Следовательно, при описании динамики биологических показателей свободных эмбрионов горбуши, использование биологического возраста обеспечивает более надежные статистические показатели, чем возраста, выраженного в обычных календарных сутках.

Рост личинок горбуши

Известно, что рост рыб – это итог различных физиологических процессов, которые, взаимодействуя, влияют на конечный результат. При изучении роста лососевых Стоффер (цит. по Хоар и др., 1983] пришел к выводу, что при любой попытке моделирования, в качестве важнейших независимых переменных должны быть рассмотрены по меньшей мере три из них – температура воды, размеры тела и рацион питания. При этом рацион является единственной движущей силой роста, температура – основным фактором скорости процесса, размеры – масштабным коэффициентом.

Рост личинок при выдерживании в отсутствие кормления

В 1985–1988 гг. личинок горбуши на ЛРЗ не кормили. Анализ данных, собранных в эти годы, позволил проследить изменение биологических показателей молоди в ходе ее выдерживания и определить возраст, с которого ее следует начинать кормить. (Приложение 1, № 1–5, 7–12). При этом исходили из гипотезы, что уменьшение энергетического запаса желточного мешка до определенного предела в процессе расходования энергии на рост и дыхание вызовет торможение роста.

Изменение биологических показателей свободных эмбрионов и личинок горбуши в экспериментах без искусственного кормления показано на рис. 25. До достижения свободными эмбрионами биологического возраста 400 сут., их рост был прямолинеен. По мере превращения эмбрионов в личинок и дальнейшего выдерживания без кормления скорость их роста замедлялась и для ее описания на данных этапах развития более подходила уже не прямолинейная, а криволинейная функция (рис. 25, А).

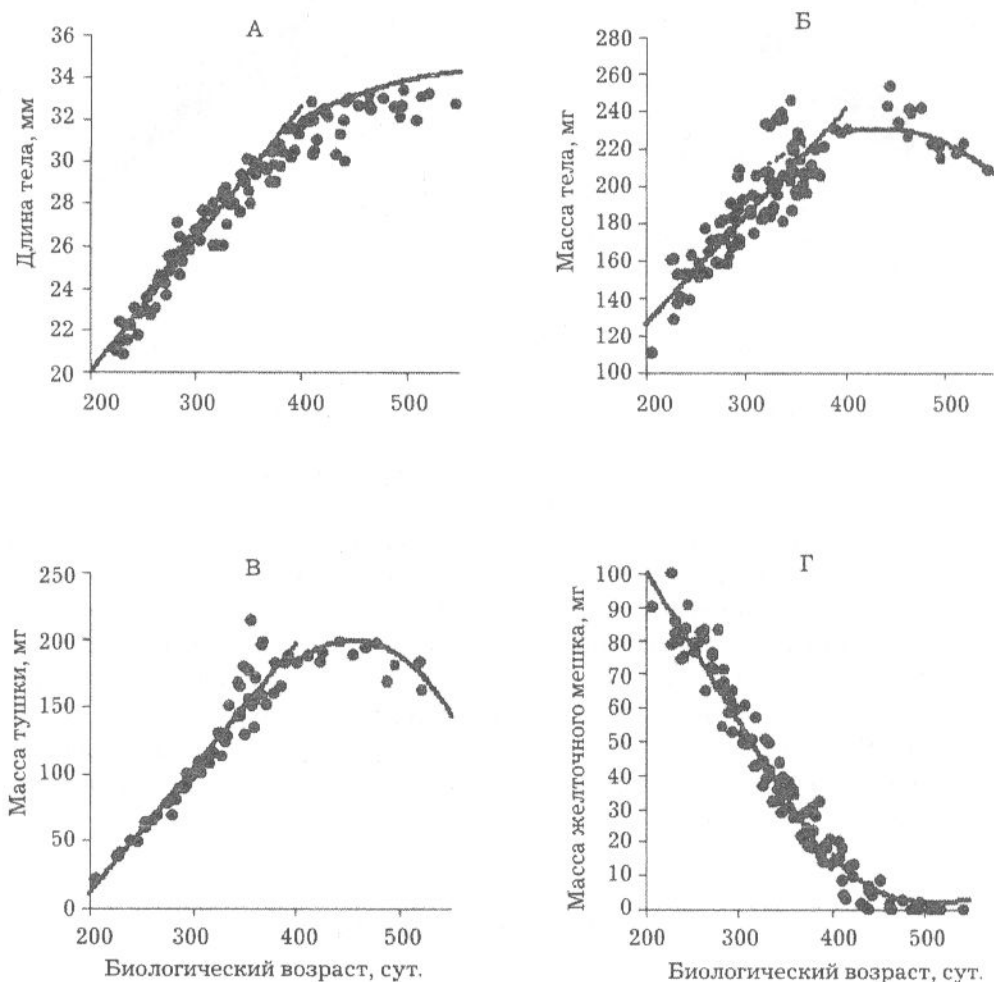


Рис. 25. Динамика биологических показателей эмбрионов и личинок горбуши, выдерживаемых без кормления:

А – длина тела; Б – масса тела; В – масса тушки; Г – масса желточного мешка

Рост массы тела молоди был также прямолинеен до наступления возраста 400 сут. б.в., затем он замедлялся, а после 450 сут. б.в. масса тела начинала уменьшаться (см. рис. 25, Б).

Масса изменялась аналогичным образом. После достижения возраста около 400 сут. б.в., нарастание массы тела тушки переставало быть пропорциональным и начинало замедляться. К возрасту около 450 сут. б.в. ее значения достигали предела (190–200 мг), после чего наблюдалось уменьшение этого показателя (см. рис. 25, В).

Темп расходования желточного мешка в зависимости от возраста был прямолинейным до биологического возраста 400–410 сут. б.в., а затем замедлялся (см. рис. 25, Г).

Результаты наблюдений позволили прийти к выводу, что при отсутствии внешнего питания, начиная с биологического возраста около 400 сут. б.в., свободные эмбрионы горбуши начинают испытывать недостаток энергетических запасов желточного мешка. Это приводит к торможению роста и в дальнейшем к потере массы и возникновению дистрофических проявлений, связанных с вынужденным голоданием. В наших экспериментах к возрасту примерно 530 сут. б.в. масса тела личинок уменьшалась до 190–200 мг, а потеря массы составляла 18–33%. С этого момента резко возрастала смертность ослабленной молодежи, достигавшая 68%.

В.С. Ивлевым [1977] было показано, что потеря массы тела молодой рыб вследствие голодания на 25–30 % от исходных значений летальна. К.Е. Федоров и Л. С. Богданова [1978] также отмечали возрастание количества погибших личинок горбуши до 53%, вызванное запаздыванием перевода их на искусственное кормление.

Таким образом, длительное выдерживание личинок горбуши в пресной воде, без искусственной подкормки может явиться причиной их массовой гибели и недопустимо в практике рыбоводства.

Кроме фактора обеспеченности пищей, на рост личинок горбуши может влиять множество иных факторов, среди которых необходимо определить основные.

Оценка влияния факторов среды на рост личинок горбуши в ходе подращивания

Задачей проводимого нами анализа являлось выделение тех факторов среды, которые способствуют интенсивному росту и дают возможность получать качественную, жизнестойкую молодь при ее подращивании. В качестве абиотических факторов мы рассмотрели среднюю температуру (Т) в ходе подращивания личинок в вариантах 6, 18, 19–22, 26–43 (Приложение 1; табл. 10).

Температура – важнейший показатель в жизни рыб. Она влияет на скорость потребления и переваривания пищи, эффективность ее конвертирования, на поддерживающие функции – стандартный обмен, пищевой обмен и поддерживающий рацион и в конечном итоге, – на темп роста. Диапазон значений средней температуры в наших экспериментах составлял от 5,4 до 12,8 °С, при котором у лососей отмечено максимальное потребление и усвоение пищи (см. табл. 10) [Душкина, 1998].

Другим важнейшим абиотическим фактором может являться содержание кислорода в воде. Значение этого показателя варьировало в очень небольших пределах (от 9 до 12 мг/л) и соответствовало оптимальному уровню для содержания молодежи горбуши [Кожин, 1971]. В анализе степени влияния различных факторов на рост молодежи этот фактор нами не рассматривался.

Из биотических факторов были выбраны рацион (R), плотность посадки (P), возраст молодежи в конце эксперимента (At) и в начале кормления (Af) (см. табл. 10).

Величина рациона (R) изменялась в пределах от 1,4 до 6,0 % от массы тела, чаще рацион составлял 3,0%. Данное значение соответствует оптимальному

рациону при подращивании молоди горбуши в указанном диапазоне температур [Смирнов, 1963].

Таблица 10. Значения переменных, использованных для выявления влияния факторов среды на рост личинок при их подращивании в пресной воде

№ варианта	Wt	At	R	P	T	Af
6	408,2	556	3	28,6	5,54	426
18	750,5	575	3	10	6,05	417
19	473,2	575	3	10	12,75	497
20	563,8	521	3	10	10,38	364
21	300,6	521	3	10	11,56	445
22	772,7	584	3	10	9,19	364
26	265,1	446	3	16,7	7,86	364
27	318,3	502	3	10	6,66	430
28	327,7	488	3	40	6,80	416
29	335,7	488	3	50	6,80	416
30	364	488	3	60	6,80	416
31	247,5	511	3	50	6,22	436
32	271,4	512	3	67	6,22	436
33	241,4	512	3	83,3	6,22	436
34	237,1	492	3	50	6,22	417
35	277,3	493	3	67	6,22	417
36	310,4	452	3	67	8,56	377
37	394,6	455	3	40	8,19	376
38	335,2	455	4,5	40	8,19	376
39	336,9	455	6	40	8,19	376
40	283,6	434	3	40	5,94	348
41	354,4	434	1,5	40	5,94	348
42	274,1	448	2,8	40	5,50	378
43	282,9	448	1,4	40	5,50	378

Примечание. W₁ – конечная масса тела, мг; R – рацион, % от массы тела; P – плотность, тыс. шт./м³; T – средняя температура, °C; Af – биологический возраст на начало кормления, сут. б.в.; At – биологический возраст на дату завершения кормления, сут. б.в.

Плотность посадки (P) варьировала в широких пределах – от 10 до 83,3 тыс. шт./м³. Измерение плотности посадки, в отличие от принятого в рыбоводстве показателя тыс. шт./м², представляется нам более правильным, поскольку уровень воды в выростных водоемах ЛРЗ при подращивании сильно различается – от 0,15–0,20 м до 0,50–0,60 м. Так, при нормативном показателе 15 тыс., выраженном в тыс. шт./м², но неодинаковом уровне воды фактическая плотность посадки личинок будет различаться в несколько раз.

Диапазон возрастов (Af), с которых было начато кормление молоди, изменялся с 348 до 497 сут. б.в., что соответствует степени развития молоди: в одном случае – наступление XIII этапа развития, в другом – полное рассасывание желточного мешка у личинки и начало превращения ее в малька.

Показателем длительности процесса подращивания служил возраст (At) личинки, в котором кормление завершилось. Он также широко варьировал – от 434 до 584 сут. б.в.

В качестве зависимой переменной использовали средние значения массы тела W_t на дату завершения подращивания. Она изменялась в различных вариантах подращивания от 237,1 до 772,7 мг.

Корреляционный анализ показал, что ряд переменных, использованных в анализе в качестве показателей факторов среды, связаны между собой. Коэффициенты корреляции, достоверные на уровне значимости $p < 0,05$, имели между собой следующие факторы: возраст личинок в конце подращивания – с возрастом в начале подращивания ($r = +0,61$), и температура воды – с плотностью посадки молоди ($r = -0,50$) (табл. 11). Между тем, выявленные в данном случае корреляционные связи представляются нам формальными, так как отсутствуют сколь-либо правдоподобные причины, которые могли бы объяснить их наличие.

Таблица 11. Коэффициенты корреляции между признаками, использованными для выявления влияния факторов среды на рост личинок горбуши в ходе ее подращивания (обозначения как в табл. 10)

Признак	W_t	A_t	R	P	T	Af
W_t	1,00	-	-	-	-	-
A_t	0,66*	1,00	-	-	-	-
R	0,01	0,00	1,00	-	-	-
P	-0,59*	-0,40	0,00	1,00	-	-
T	0,32	0,34	0,25	-0,50*	1,00	-
Af	-0,09	0,61*	0,01	0,03	0,23	1,00

*Имеют значимость при $p < 0,05$.

Очевидно, что плотность посадки не может зависеть от температуры, так как плотность задается экспериментатором, в то время как температура определяется особенностями водоисточника. Биологический возраст на день завершения кормления может быть связан с температурой и календарной продолжительностью процесса подращивания молоди, так как по мере подращивания температура в прудах увеличивается, но не может зависеть от возраста начала кормления.

Вместе с тем, выявленные с помощью корреляционного анализа достоверные связи между конечной массой тела молоди и биологическим возрастом в конце кормления ($r = +0,66$), а также конечной массой тела молоди и плотностью посадки ($r = -0,59$) имеют вполне очевидный биологический смысл. Так, увеличение длительности подращивания, при прочих, не лимитирующих условиях среды приводит к увеличению навески на дату завершения эксперимента, и связь здесь положительная. Напротив, увеличение плотности посадки приводит к повышенному потреблению кислорода и ухудшению ростовых показателей. По этой причине, связь между рассмотренными показателями оказалась отрицательной.

В результате применения метода пошагового регрессионного анализа из группы предикторов были выбраны последовательно четыре из них: биологический возраст, с которого начинали кормление, биологический возраст при завершении кормления, плотность посадки и температура.

На первом шаге анализа, когда привлекались все независимые переменные и в регрессию был включен свободный член, оценили статистические показатели полученного уравнения множественной нелинейной регрессии. Показатель аппроксимации зависимой переменной составлял $R^2 = 0,839$, стандартная ошибка оценки равнялась 65,19 (табл. 12). Уровень значимости коэффициентов регрессии, соответствующих возрасту начала кормления и возрасту завершения кормления, был максимален ($p < 0,001$), в то время как значимость коэффициента ре-

грессии, соответствующего рациону, была минимальной ($p = 0,962$). Следовательно, применявшиеся в наших экспериментах величины рациона не лимитировали рост молоди горбуши. Варианты с его повышенными значениями (до 6,0%) не приводили к улучшению ростовых показателей, и напротив, понижение рациона (до 1,4% от массы тела) не вызывало торможения роста.

Таблица 12. Степень влияния факторов среды на рост личинок горбуши, рассчитанная с применением пошагового регрессионного анализа

Фактор среды	B	St error	t(n), n=24	p
<i>1. В анализе задействованы все переменные:</i>				
$R^2 = 0,839$; $F(5, 24) = 18,78$; $p = 0,000$; St. error = 65,19				
Свободный член	-98,709	186,37	-0,53	0,603
At	3,235*	0,441	7,33	0,000
R	0,814	17,040	0,05	0,962
P	-0,854	0,839	-1,02	0,322
T	5,823	8,802	0,662	0,517
Af	-2,851*	0,517	-5,514	0,000
<i>2. После вывода переменной (R):</i>				
$R^2 = 0,839$; $F(4, 24) = 24,78$; $p = 0,000$; St. error = 63,46				
Свободный член	-96,759	177,00	-0,55	0,591
At	3,235*	0,430	7,53	0,000
P	-0,848	0,809	-1,05	0,307
T	5,948	8,186	0,73	0,476
Af	-2,853*	0,503	-5,68	0,000
<i>3. После вывода свободного члена регрессии:</i>				
$R^2 = 0,979$; $F(4, 24) = 229,73$; $p = 0,000$; St. error = 62,34				
At	3,111*	0,359	8,67	0,000
P	-1,030	0,724	-1,42	0,170
T	5,111	7,899	0,65	0,525
Af	-2,907*	0,484	-6,01	0,000

*Имеют значимость при $p < 0,05$.

Примечание. R^2 – степень аппроксимации; F – критерий Фишера со степенями свободы (в скобках); B – коэффициент регрессии; St. error – стандартная ошибка; t(n) – критерий Стьюдента; p – уровень значимости.

Для проведения дальнейшего анализа на втором шаге исключили из расчетов переменную, соответствующую динамике рационов. Результаты расчетов показали, что величина стандартной ошибки оценки несколько уменьшилась (с 65,19 до 63,46), в то время как степень аппроксимации осталась прежней. Анализ значимости коэффициентов регрессии показал, что из уравнения следует исключить и свободный член, значимость которого не велика ($p = 0,591$).

На третьем шаге расчетов исключили из анализа свободный член. В результате степень аппроксимации возросла до $R^2 = 0,979$, а стандартная ошибка оценки уменьшилась до 62,34 (см. табл. 12). Значимость оставшихся коэффициентов регрессии также возросла – для показателя плотности посадки она увеличилась до $p = 0,170$, а для показателя температуры – до $p = 0,525$.

Хотя уровень значимости этих показателей (температура и плотность) относительно двух других (возраст начала кормления и возраст завершения кормления) оказался ниже, исключать их из зависимости было бы неправильно, поскольку их влияние на рост общеизвестно. Недостаточно высокая значимость, на наш взгляд, вызвана незначительной вариабельностью этих переменных.

Степень аппроксимации конечной массы тела при использовании в качестве независимых переменных указанных четырех факторов составила 0,98. Уравнение множественной линейной регрессии приведено ниже, а график аппроксимации исходных данных показан на рис. 26:

$$W_t = 3,111 \cdot A_t - 1,030 \cdot P + 5,111 \cdot T - 2,907 \cdot A_f, \quad [4.31]$$

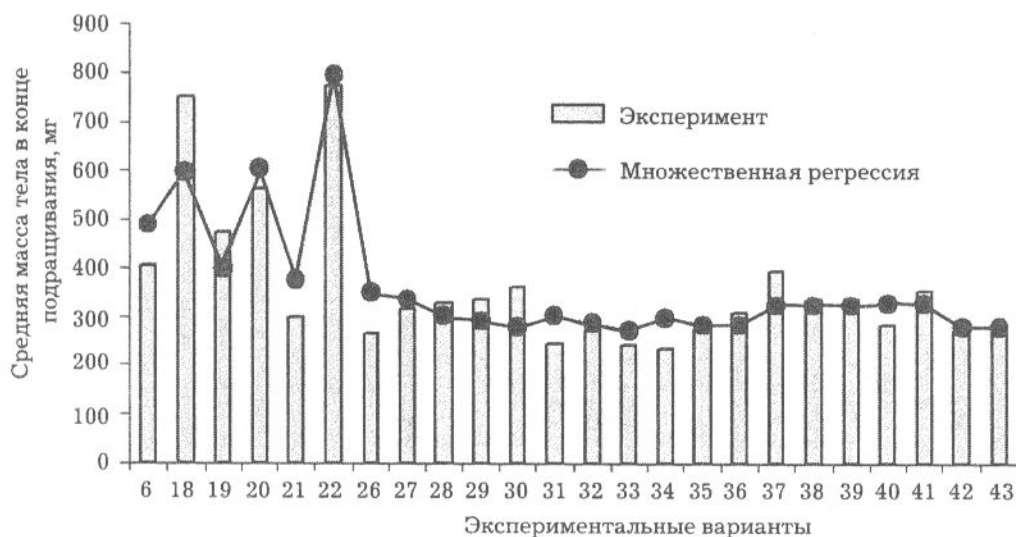


Рис. 26. Аппроксимация конечной массы тела личинок горбуши уравнением множественной линейной регрессии

Приведенное уравнение учитывает влияние значимых факторов — температуры, плотности посадки, возраста начала и завершения кормления и хорошо описывает изменение конечной массы тела молоди горбуши. Оно может быть использовано для прогнозирования результатов подращивания при условии не лимитирующего рост рациона (1,4–6,0% от массы тела) и оптимального содержания кислорода (9,0–12,0 мг/л).

Влияние возраста начала кормления и температуры воды на скорость перехода личинок горбуши на экзогенное питание

Для определения оптимального биологического возраста, с которого личинок горбуши следует начинать кормить, проанализировали данные по относительно-му количеству личинок, перешедших на смешанное питание, и температуре воды. Оказалось, что этот процесс можно описать логистическими кривыми. Степень аппроксимации экспериментальных данных в большинстве случаев составляла 62–95 % на уровне значимости $p < 0,05$ (табл. 13). При значении ординаты от 25 до 75% графики имеют спрямленный участок (рис. 27).

Это позволило рассчитать линейную скорость перехода на питание как приращение относительного количества особей, перешедших на питание за одни сутки биологического возраста. Личинок, которых начали приучать к корму в возрасте 325–394 сут. б.в., в экспериментальных партиях содержали при четырех диапазонах средних значений температур кормления: 5–6, 7–8, 8–9 и 10–11 °С (см. рис. 27, А–Г). Быстрее всех перешли на экзогенное питание личинки при температуре 7–8 °С, скорость перехода на питание оказалась в данном случае максимальной, составив 3,33 %/сут. б.в.

Несколько уступала по скорости перехода на питание молодь, которую кормили при температуре 8–9 °С (2,38 %/сут. б.в.). Для групп молоди, подращиваемых

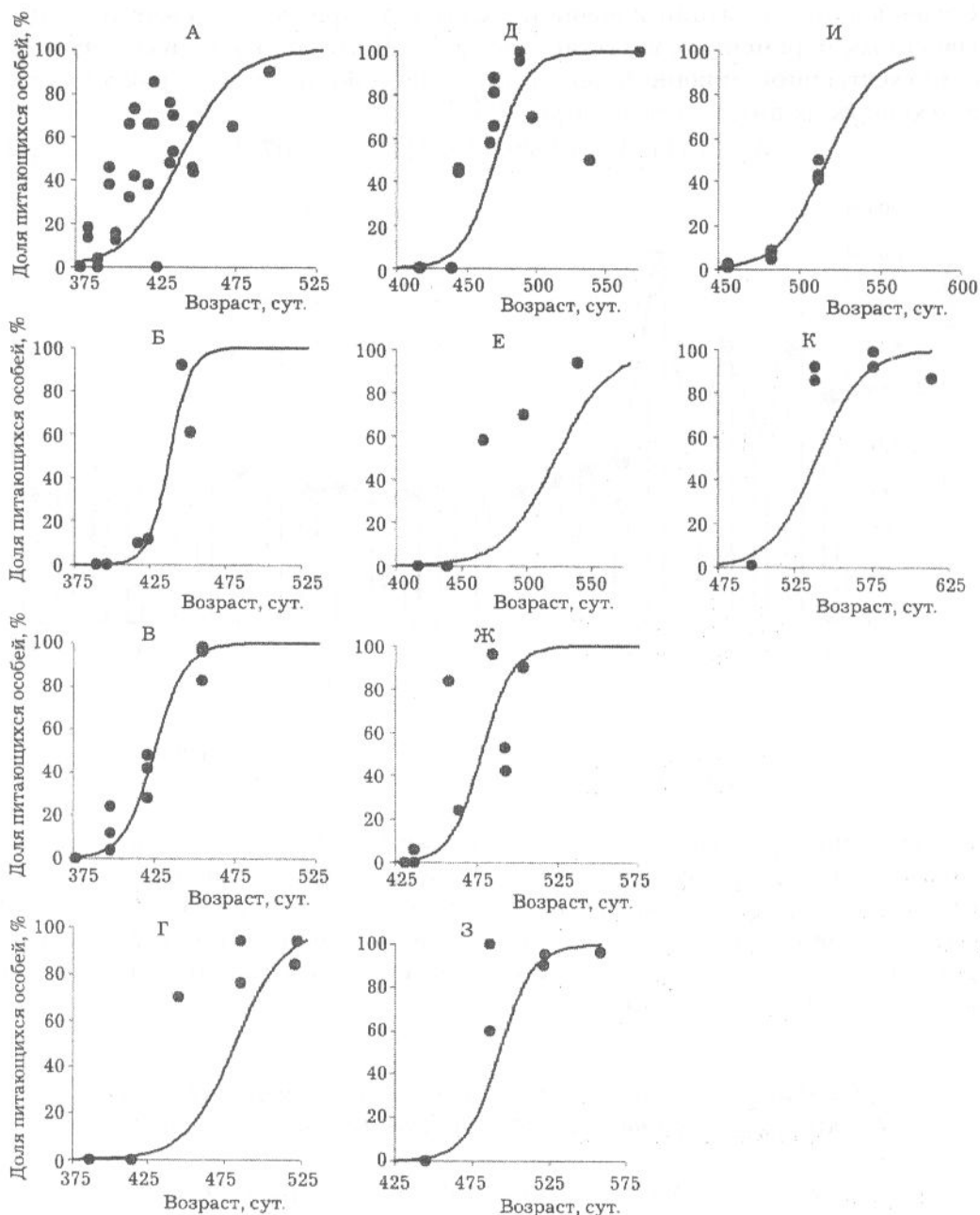


Рис. 27. Динамика перехода молоди горбуши на внешнее питание:

- А – возраст менее 400 сут. б.в., температура 5–6 °С; Б – возраст менее 400 сут. б.в., температура 7–8 °С; В – возраст менее 400 сут. б.в., температура 8–9 °С;
 Г – возраст менее 400 сут. б.в., температура 10–11 °С; Д – возраст менее 425 сут. б.в., температура 6–7 °С; Е – возраст менее 425 сут. б.в., температура 9–10 °С;
 Ж – возраст менее 450 сут. б.в., температура 6–7 °С; З – возраст менее 450 сут. б.в., температура 11–12 °С; И – возраст менее 475 сут. б.в., температура 7–8 °С;
 К – возраст менее 500 сут. б.в., температура 12–13 °С

при температуре 5–6 и 10–11 °С, скорость перехода на питание была минимальной (1,32–1,43%/сут. б.в.). Длительность перехода на питание составляла от 15 до 38 сут. б.в.

Увеличение возраста начала кормления личинок приводило к замедлению скорости их перехода на экзогенное питание. Так, динамика перехода личинок на питание при начале кормления в возрасте 401–425 сут. б.в., при температуре

6–7 °С, продемонстрировала более высокую скорость (1,92 %/сут. б.в.), чем при температуре 9–10 °С (1,11 %/сут. б.в.) (см.рис. 27, Д, Е). Переход на питание был довольно дружным и протекал в течение 26–45 сут. б.в. Личинки, которых начали кормить с возраста 426–450 сут. б.в., переходили на питание при 6–7 °С со скоростью 2,38 %/сут. б.в.(см. рис. 27, Ж).

Таблица 13. Аппроксимация данных по переходу молоди горбуши на смешанное питание уравнениями логистической функции

Показатели	Биологический возраст на начало кормления Af, сут. б.в.									
	375–400			401–425		426–450		451–475		476–500
	Средняя температура за период кормления T, °С									
	5–6	7–8	8–9	10–11	6–7	9–10	6–7	11–12	7–8	12–13
a	25,95	63,72	44,76	29,80	40,54	25,49	50,72	44,92	34,92	35,95
b	0,059	0,1454	0,1052	0,0618	0,0863	0,0488	0,1062	0,0913	0,0675	0,0667
R ²	0,62	0,90	0,87	0,78	0,60	0,61	0,59	0,53	0,95	0,62
p	0,000	0,002	0,000	0,000	0,000	0,023	0,010	0,064	0,000	0,036
n	36	6	10	13	18	7	9	7	9	7
A _{e25}	422	431	415	465	457	500	467	480	501	523
A _{e75}	460	446	436	500	483	545	488	504	534	556
F	1,32	3,33	2,38	1,43	1,92	1,11	2,38	2,08	1,52	1,52

Примечание. a, b – коэффициенты логистической функции; R² – степень аппроксимации; p – уровень значимости; n – количество проб, шт.; A_{e25}, A_{e75} – биологический возраст, в котором на внешнее питание перешло соответственно 25 и 75% особей, сут. б.в.); F – скорость перехода на внешнее питание ($F = 50 / (A_{e75} - A_{e25})$).

Мы исключили из анализа группу молоди, которую кормили при температуре 11–12 °С (см. рис. 27, З), поскольку уровень значимости аппроксимации для нее был меньшим, чем принято в биологических исследованиях ($p > 0,05$). Для молоди, кормление которой было начато с возраста 451–475 и 476–500 сут. б.в. (см. рис. 27, И, К), длительность перехода на экзогенное питание оказалась одинаковой (33 сут. б.в.), хотя подращивалась она при разной температуре. В первом случае температура составляла в среднем 7–8 °С, во втором – 12–13 °С. Скорость перехода на питание для обеих групп оказалась равной 1,52 %/сут. б.в. К моменту начала кормления желточный мешок был резорбирован полностью. Часть мальков начала питаться с возраста 501–523 сут. б.в., однако половина особей перешла на экзогенное питание лишь при достижении возраста 517–539 сут. б.в.

В последней группе в возрасте 570 сут. б.в. часть мальков так и не перешла на экзогенное питание (см. рис. 27, К). При этом появлялись особи, которые имели тонкое удлинненное туловище и увеличенную голову, их масса тела была на 20–22% меньше, чем у нормальных рыб. На теле у такой молоди отмечался голубоватый налет, свидетельствующий о заболевании кожных покровов как результате дистрофии. Наблюдалась повышенная смертность рыб.

Наглядно зависимость скорости перехода на смешанное питание от температуры воды и возраста начала кормления иллюстрируется изоплетной диаграммой, построенной путем интерполяции (рис. 28). В левой нижней части диаграммы выделяется область, в которой скорость перехода на смешанное питание мак-

симальна и составляет 2 %/сут. б.в. и более. Если при начале кормления с возраста менее 400 сут. б.в. диапазон благоприятных температур еще достаточно широк и изменяется в пределах от 6 до 10 °С, то в следующей возрастной группе (401–425 сут. б.в.) он сужается до 6–8 °С, а в очередной группе (возраст 426–450 сут. б.в.) — до 6–7 °С.

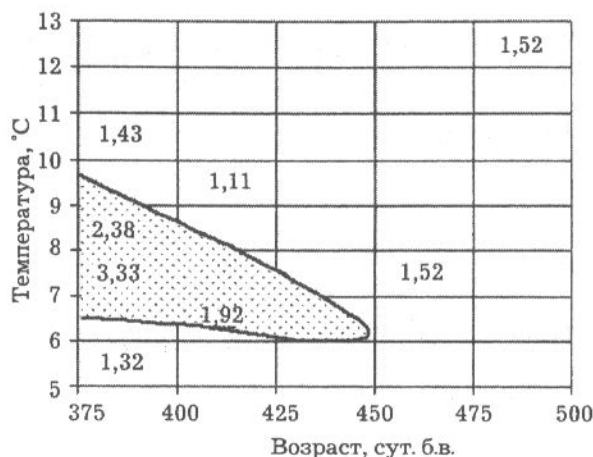


Рис. 28. Изоплетная диаграмма, иллюстрирующая переход молоди горбуши на смешанное питание в зависимости от возраста начала кормления и температуры подращивания (выделена область со значениями более 2 % питающихся особей за одни сутки биологического возраста)

Вероятно, выделенная область значений температур и возрастов начала кормления является оптимальной для эффективного и быстрого перехода на экзогенное питание. Начало кормления в более старшем возрасте, после 450 сут. б.в., приводит к замедлению темпа перехода на смешанное питание. Кроме того, запаздывание с началом кормления приводит к голоданию молоди и к увеличению числа ослабленных особей. Сходные результаты при задержке начала кормления были получены в экспериментах, проводимых с молодьё атлантического лосося [Яндовская, 1976].

Влияние возраста начала кормления и температуры на темп роста массы тела личинок горбуши

Скорость весового роста лососей тесно связана с переходом личинок на внешнее питание, а задержка начала кормления оказывает отрицательное влияние на рост личинок и в дальнейшем [Рыжков, 1976; Федоров, Богданова, 1978].

Действительно, более высоким темпом роста массы тела обладали личинки горбуши, которых начали приучать к корму еще на этапе свободного эмбриона, и напротив, самым медленным накоплением массы характеризовалась молодь, которую начали кормить в возрасте более 450 сут. (табл. 14). Степень аппроксимации данных, характеризующих рост массы тела молоди горбуши уравнением параболы второго порядка, оказалась достаточно высокой. Величина R^2 лишь в трех случаях была менее 60 %, а в остальных вариантах колебалась от 0,61 до 0,99 (табл. 15).

В выделенных в зависимости от возраста начала кормления и температуры 11 группах молоди конечные результаты подращивания были различными. В значительной степени это определялось продолжительностью периода подращивания. Так, максимальный возраст личинок второго варианта первой температурной группы (температура 7–8 °С) составил всего 452 сут. б.в., а максимальная

средняя масса тела 310,4 мг (см. табл. 15). В третьем варианте второй группы (температура 9–10 °С) и в пятой группе максимальный возраст составил 613 сут. б.в, а средняя масса тела – 1011,9 и 728,4 мг соответственно. Используя полученные уравнения регрессии, мы рассчитали теоретические значения массы тела, которые могли бы наблюдаться в различных вариантах эксперимента к возрасту 500 сут. б.в. Оказалось, что молодь первой группы при различных температурах может достигать массы тела 295,5–579,4 мг, второй группы – от 300,8 до 361,0 мг, третьей – от 297,4 до 297,9 мг, четвертой – 240,7 мг и пятой – всего 233,1 мг (см. табл. 15).

Таблица 14. Результаты аппроксимации уравнением параболы второй степени экспериментальных данных по скорости роста массы тела молоди горбуши в зависимости от биологического возраста

Показатели	Биологический возраст на начало кормления Af, сут. б.в.										
	375–400			401–425			426–450		451–475		476–500
	Средняя температура за период кормления T, °С										
	5–6	7–8	8–9	10–11	5–6	6–7	9–10	6–7	11–12	7–8	12–13
a	0,0084	0,1468	0,0000	0,0259	0,0234	0,0235	0,0328	0,0212	0,0837	0,0113	0,0233
b	-7,367	-125,544	2,739	-20,387	-20,314	-20,292	-30,099	-18,809	-78,299	-10,530	-21,669
c	1867,2	27057,4	-890,2	4275,6	4664,6	4621,8	7147,6	4404,4	18527,3	2670,5	5255,0
R ²	0,43	0,99	0,85	0,95	0,58	0,96	0,97	0,61	0,89	0,59	0,97
n	21	4	6	9	8	17	12	10	7	11	8
A _{max}	556	452	455	558	466	575	613	503	558	512	613
W _{max}	408,2	310,4	336,9	954,0	297,4	750,7	1011,9	318,3	897,5	241,4	728,4

Примечание. a, b, c – коэффициенты уравнения параболы второй степени; R² – степень аппроксимации; n – количество реализаций, шт.; A_{max} – максимальный биологический возраст, сут. б.в.; W_{max} – максимальная масса на конец эксперимента, мг.

Таблица 15. Рассчитанные с помощью уравнений регрессии значения массы тела личинок горбуши (мг), подкармливаемой с различного биологического возраста при различной температуре, соответствующие различному возрасту

Биологический возраст a _r , сут. б.в.	Биологический возраст на начало кормления Af, сут. б.в.										
	375–400			401–425			426–450		451–475		476–500
	Средняя температура за период кормления T, °С										
	5–6	7–8	8–9	10–11	5–6	6–7	9–10	6–7	11–12	7–8	12–13
425	262,0	270,5	274,0	282,6	260,2	242,5	241,9	-	-	-	-
450	262,6	293,6	324,4	338,7	264,5	249,3	247,2	231,7	237,6	-	-
475	273,8	350,2	410,9	427,1	298,1	285,8	253,5	251,6	255,2	227,6	-
500	295,5	570,6	579,4	547,9	361,0	351,1	300,8	297,9	297,4	240,7	233,1

В пределах первой группы минимальные показатели массы тела отмечены при 5–6 °С, затем при 7–9 °С, наблюдались максимальные значения, а при дальнейшем возрастании температуры масса вновь несколько уменьшалась. Хуже были ростовые показатели при высоких температурах (9–10 °С) и во второй группе. Очевидно, что, как и при переходе на смешанное питание, на темп роста массы тела одновременно влияют как возраст начала кормления, так и температура. С помощью изоплетной диаграммы, позволяющей выделить область максимальных значений конечной массы тела на определенный возраст в зависимости сразу от двух факторов, получили график изменения расчетной массы тела молоди горбуши в биологическом возрасте 500 сут. б.в. в зависимости от возраста начала кормления и температуры подращивания (рис. 29).

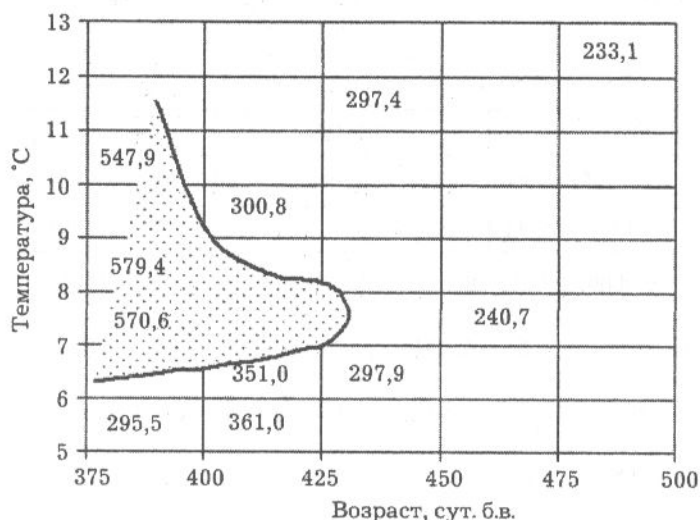


Рис. 29. Изоплетная диаграмма, иллюстрирующая изменение значений рассчитанной по уравнениям регрессии массы тела молоди горбуши в биологическом возрасте 500 сут. б.в. в зависимости от возраста начала кормления и температуры подращивания (выделена область со значением массы тела 400 мг и более)

Область с максимальными значениями массы тела пришлась на левую часть графика. Следовательно, максимальных значений массы на один и тот же биологический возраст молодь может достигать при совокупности значений температуры от 6 до 11 °С при условии перевода на кормление в возрасте менее 400 сут. б.в., а в диапазоне температур от 7 до 8 °С – при кормлении, начиная с возраста 401–425 сут. б.в. Таким образом, выявленные условия перевода личинок на искусственное кормление способствуют не только быстрому их переходу на смешанное питание, но и максимальному темпу роста.

Если исходить из того, что диапазон температур от 6 до 11 °С является благоприятным для кормления молоди в начальный период ее подращивания, то очевидно, что в этом диапазоне темп роста будет определяться исключительно возрастом, с которого было начато кормление. Это дает возможность отыскать еще более интегрированные количественные зависимости, позволяющие в дальнейшем использовать их для моделирования динамики биологических показателей в ходе подращивания молоди горбуши.

Данные объединили в 5 групп, соответственно возрасту начала питания, отобрав только те варианты, в которых кормили при температуре, не выходящей за пределы диапазона от 6 до 11 °С. Объединенные таким образом данные обрабатывали путем полиномиального сглаживания (рис. 30, 31). Оказалось, что самым высоким темпом линейного роста в диапазоне биологических возрастов от 401 до 575 сут. б.в. обладали личинки, которых начали приучать к корму еще на этапе

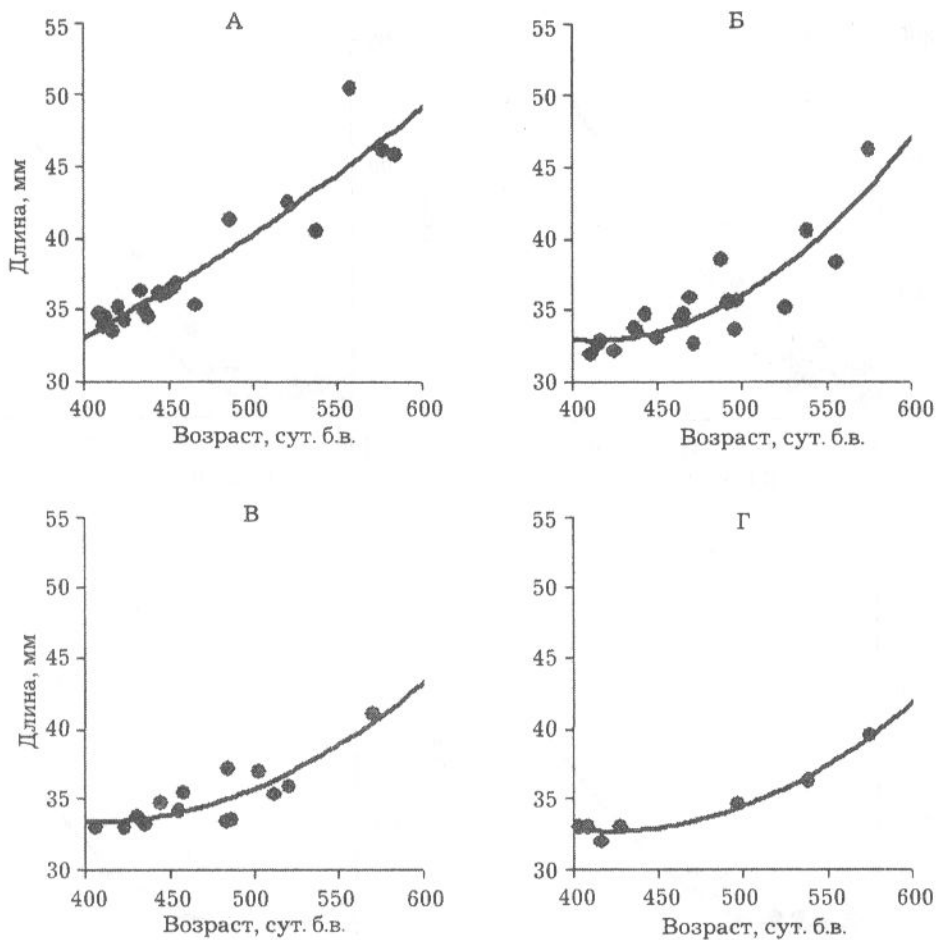


Рис. 30. Динамика длины тела молоди горбуши в зависимости от биологического возраста, с которого начато кормление:

А — с возраста 375–400 сут. б.в.; Б — с возраста 401–425 сут. б.в.;

В — с возраста 426–450 сут. б.в.; Г — с возраста 476–500 сут. б.в.

свободного эмбриона. Темп нарастания в длину описывался линией, сходной с прямой, поскольку первый коэффициент «а» в уравнении параболы был близок к нулю. Степень аппроксимации данных уравнением регрессии составила 0,88, а уравнение имело вид:

$$L_{a<400} = 0,0000915 \cdot a_i^2 - 0,01112 \cdot a_i + 22,92. \quad [4.32]$$

Легко рассчитать, что в течение личиночного периода развития молодь горбуши прирастает на 5,3 мм, а к концу наблюдений (в возрасте 575 суток б.в.) достигает 46,8 мм (табл. 16, рис. 30, А).

Начало кормления после наступления возраста 400 сут. б.в. (см. рис. 30, Б) показало также достаточную эффективность, хотя линия на графике приобрела заметную кривизну. В то же время для линейного роста характерно сокращение в отставании роста к конечному этапу наблюдений. Так, если в возрасте 550 сут. б.в. различие между двумя первыми экспериментальными группами составляет 4,1 мм, то к возрасту 575 сут. б.в. оно сокращается до 3,4 мм. Отмечается явление так называемого «компенсационного роста», наблюдающегося у молоди многих рыб после исчезновения ограничений в обеспеченности пищей [Никольский, 1974].

Уравнение, описывающее рост личинок и мальков в длину при их кормлении с возраста 401–425 сут. б.в, имело следующий вид:

$$L_{a<425} = 0,000402 \cdot a_i^2 - 0,3322 \cdot a_i + 101,5; R^2 = 0,77. \quad [4.33]$$

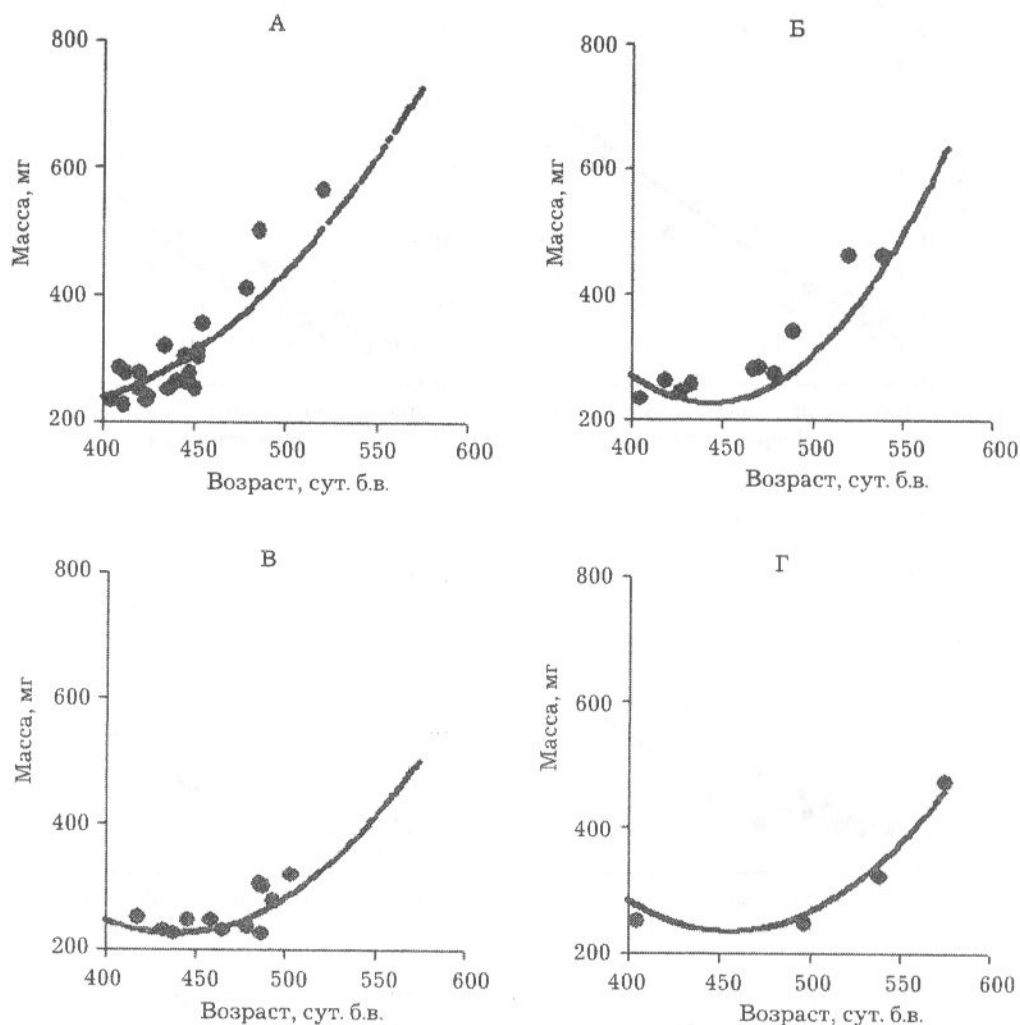


Рис. 31. Динамика массы тела молоди горбуши в зависимости от биологического возраста, с которого начато кормление:

А — с возраста 375–400 сут. б.в.; Б — с возраста 401–425 сут. б.в.;

В — с возраста 426–450 сут. б.в.; Г — с возраста 476–500 сут. б.в.

Таблица 16. Рассчитанные с помощью уравнений регрессии значения длины тела личинок горбуши, подкармливаемых с различного биологического возраста

Биологический возраст a_i , сут. б.в.	Начало кормления с биологического возраста, сут. б.в.				Без кормления 5 группа
	1 группа 375–400	2 группа 401–425	3 группа 426–450	4 группа 476–500	
400	33,0	33,0	33,0	33,0	33,0
475	38,3	34,4	33,6	33,5	32,8
550	44,5	40,4	38,8	37,4	31,7

В противоположность первым двум группам, личинки, кормление которых было начато в более позднем биологическом возрасте (от 425 до 450 и 475–500 сут. б.в.), уже не проявляли признаков компенсационного роста (см. рис. 30, В, Г). Различия в темпе роста с первой группой молоди по мере увеличения возраста все более нарастали. Так, если к возрасту 475 сут. б.в. различие между первой и

третьей, первой и четвертой группами составляло 4,7 и 4,8 мм, то к концу наблюдений оно увеличилось до 6,0 и 6,6 мм соответственно. Графики уравнений, аппроксимирующих темп линейного роста для третьей и четвертой групп, были довольно схожи между собой, а сами уравнения имели следующий вид:

$$L_{a<450} = 0,000258 \cdot a_i^2 - 0,2090 \cdot a_i + 75,7; R^2 = 0,74. \quad [4.34]$$

$$L_{a<500} = 0,000284 \cdot a_i^2 - 0,2395 \cdot a_i + 83,7; R^2 = 0,97. \quad [4.35]$$

Весьма сходные закономерности открываются при рассмотрении динамики массы тела молоди горбуши (см. рис. 31, А–Г). Уравнения 4.36–4.39 для групп с различным стартовым биологическим возрастом кормления приведены ниже:

$$W_{a<400} = 0,011067 \cdot a_i^2 - 8,0105 \cdot a_i + 1672,23; R^2 = 0,92; \quad [4.36]$$

$$W_{a<425} = 0,023583 \cdot a_i^2 - 20,9161 \cdot a_i + 4864,23; R^2 = 0,83; \quad [4.37]$$

$$W_{a<450} = 0,014831 \cdot a_i^2 - 13,0122 \cdot a_i + 3078,40; R^2 = 0,85; \quad [4.38]$$

$$W_{a<500} = 0,015593 \cdot a_i^2 - 14,2139 \cdot a_i + 3473,75; R^2 = 0,90. \quad [4.39]$$

У первой группы молоди темп накопления массы был наиболее высоким. В течение личиночного периода развития масса тела возрастала на 114,8 мг. К возрасту 575 сут. б.в. масса тела могла бы достичь 725,2 мг. Компенсационный рост для личинок второй группы по массе тела также четко прослеживался: если в возрасте 550 сут. б.в. различие между двумя группами по массе составляло 120 мг, то к концу наблюдений оно уменьшилось до 90,6 мг. Личинки третьей и четвертой групп по мере роста все более отставали от первой группы, разница в указанных возрастах увеличивалась с 206,1 и 241,2 мг до 225,3 и 269,0 мг соответственно (табл. 17).

Таблица 17. Масса тела личинок горбуши, подкармливаемых с различного биологического возраста (рассчитана с помощью уравнений регрессии)

Биологический возраст a_i , сут. б.в.	Начало кормления с биологического возраста, сут. б.в.				Без кормления 5 группа
	1 группа 375–400	2 группа 401–425	3 группа 426–450	4 группа 476–500	
400	249,4	249,4	249,4	249,4	249,4
475	364,2	250,0	243,8	240,3	235,5
550	614,2	494,2	408,1	373,0	190,7
575	725,2	634,6	499,9	456,2	–

Еще более был заторможен темп роста у голодающей молоди (рис. 32, А, Б). Как было отмечено в предыдущих разделах, отсутствие экзогенного питания приводит не только к торможению роста, но и к некоторому снижению средних размеров.

Приведенные материалы свидетельствуют о необходимости кормления молоди горбуши со времени достижения ею морфофизиологической готовности к переходу на смешанное питание (в возрасте около 400 сут. б.в.). Постепенное приучение к внешнему корму в несколько меньшем возрасте, от 375 до 400 сут. б.в. при температурах 6–10 °С позволит выработать положительную пищевую реакцию на наличие корма и достичь быстрого перехода на смешанное питание. Вполне допустимым является начало кормления с возраста 401–425 сут. б.в., когда при температуре 6–7 °С скорость перехода на смешанное питание также высока.

Однако, в этом случае средняя масса тела личинок к моменту выпуска будет несколько меньше. Она составит около 400 мг против 550–580 мг в первом случае. Запаздывание с началом кормления молоди при ее переводе на смешанное питание с возраста 450 сут. б.в. и более приводит к ухудшению ростовых показателей, дистрофии и гибели ослабленной молоди.

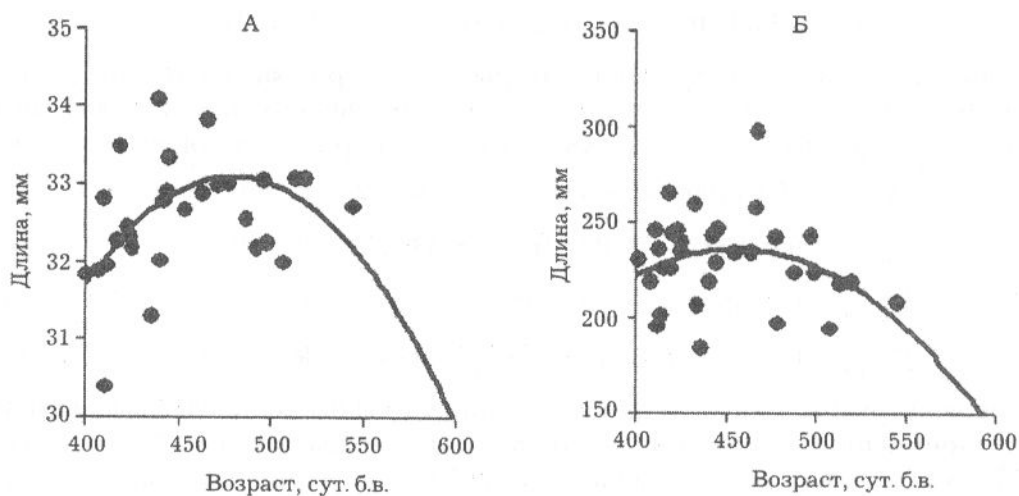




Рис. 32. Динамика длины (А) и массы тела (Б) молоди горбуши, не получавшей искусственного корма



Оптимизация сроков выпуска и перспективы управления скоростью развития и роста молоди горбуши на рыбоводных заводах Юго-Восточного Сахалина



Сроки выпуска искусственно воспроизводимой и ската дикой молоди горбуши и коэффициенты возврата

Обычно скат молоди с естественных нерестилищ в реках Сахалина происходит в мае – июне [Смирнов, 1975; Смирнов, Камышная, 1965; Иванков, 1984; Иванков и др., 1999; Гриценко, 2002]. Изучение динамики естественной покатной миграции горбуши в 1971–1988 гг. на реке Бахура, расположенной на юго-восточном побережье острова Сахалина, позволило уточнить сроки миграции и выявить их связь с динамикой прогрева прибрежных вод. При этом рассматривали отдельно скат четных и нечетных лет, различающийся общим количеством скатывающейся молоди (в среднем $11,95 \pm 1,25$ и $4,89 \pm 1,25$ млн. шт. соответственно; $t_{(18)} = 4,00$; $p < 0,05$).

Первые особи скатывающейся «дикой» молоди горбуши отмечались в конце апреля – первой декаде мая. Начало ската было весьма протяженным во времени – 5 % молоди скатывалось в нечетные годы лишь к 23–29 мая, а в четные – к 19–29 мая. Длина скатывающейся с естественных нерестилищ молоди варьировала в пределах 29–40 мм (в среднем 33,9 мм), масса тела изменялась от 185 до 219 мг, в среднем составив 192,6 мг. Пик ската в четные годы приходился на 2 июня – 16 июня, а в нечетные – на период со 2 по 15 июня (рис. 33, 34). Достоверных различий средней арифметической численного эквивалента даты ската в четные и нечетные годы не наблюдалось – в первом случае средняя величина составляла $8,6 \pm 1,5$ сут., во втором $8,9 \pm 1,3$ сут. ($t_{(18)} = 0,15$). Средняя дата пика интенсивности ската за весь период наблюдений соответствовала дате 9 июня. С учетом 95% вероятности дата наступления массового ската из р. Бахура пришлось на 7–11 июня ($8,7 \pm 1,9$ сут.).

Температура воды в прибрежье юго-восточного шельфа Сахалина в весенний период после освобождения акватории ото льда быстро возрастает. Динамика этого процесса в апреле – июне хорошо описывается уравнением прямой линии, которая позволяет оценить сглаженное значение среднесуточной температуры на любую дату (рис. 35, 36).

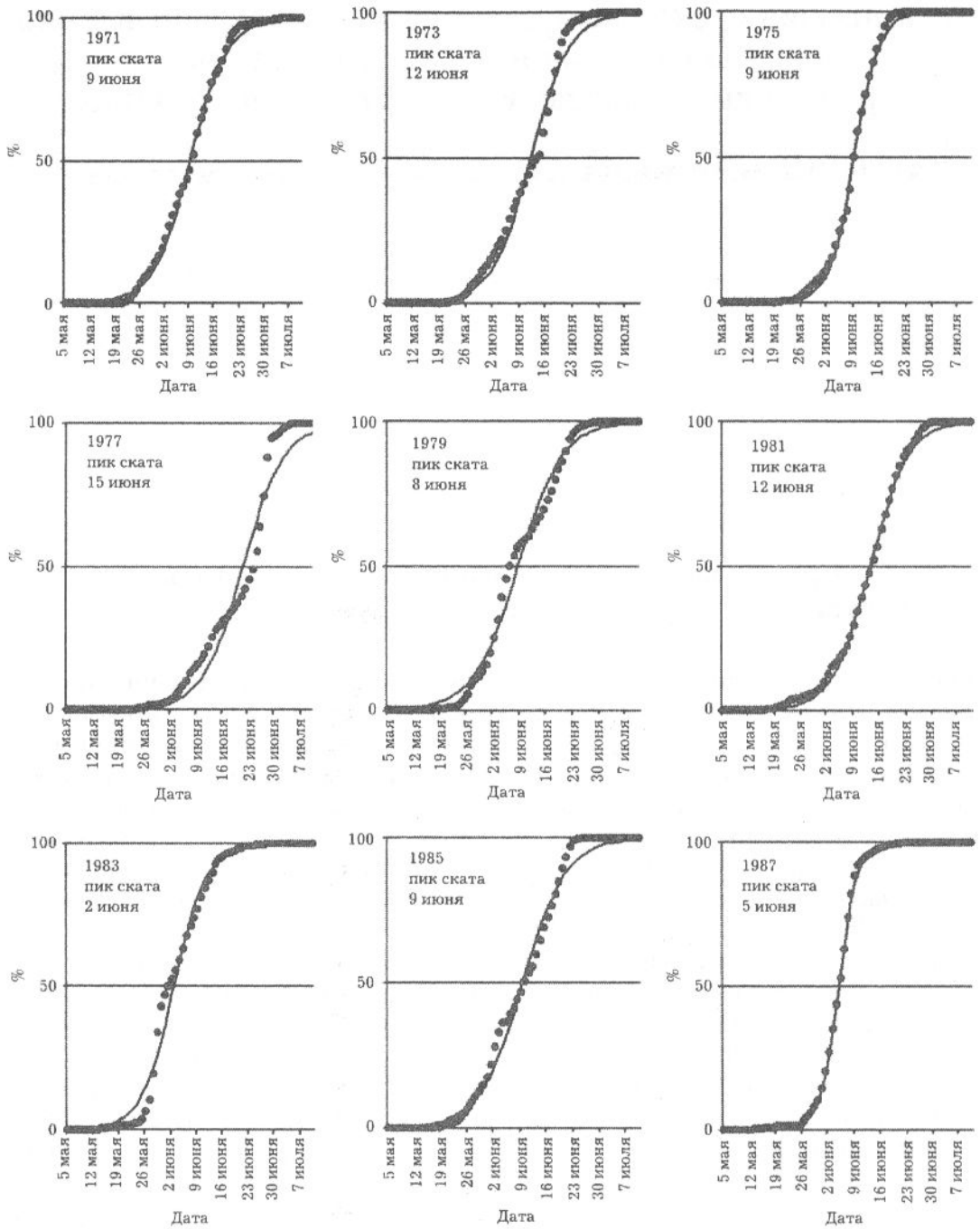


Рис. 33. Динамика ската молоди горбуши из р. Бакура (Юго-Восточный Сахалин) в нечетные годы и ее аппроксимация логистической функцией

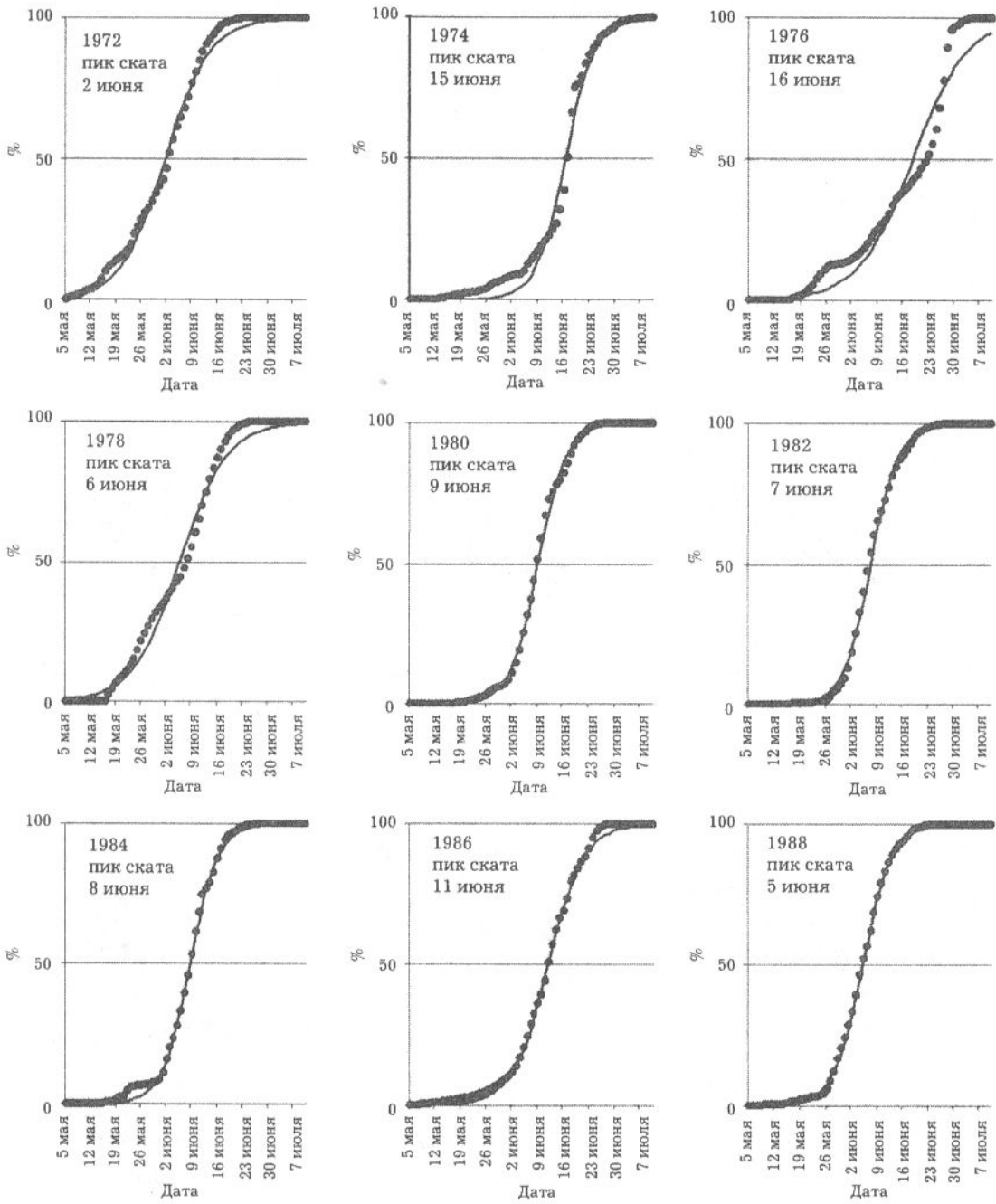


Рис. 34. Динамика ската молоди горбуши из р. Бахура (Юго-Восточный Сахалин) в четные годы и ее аппроксимация логистической функцией

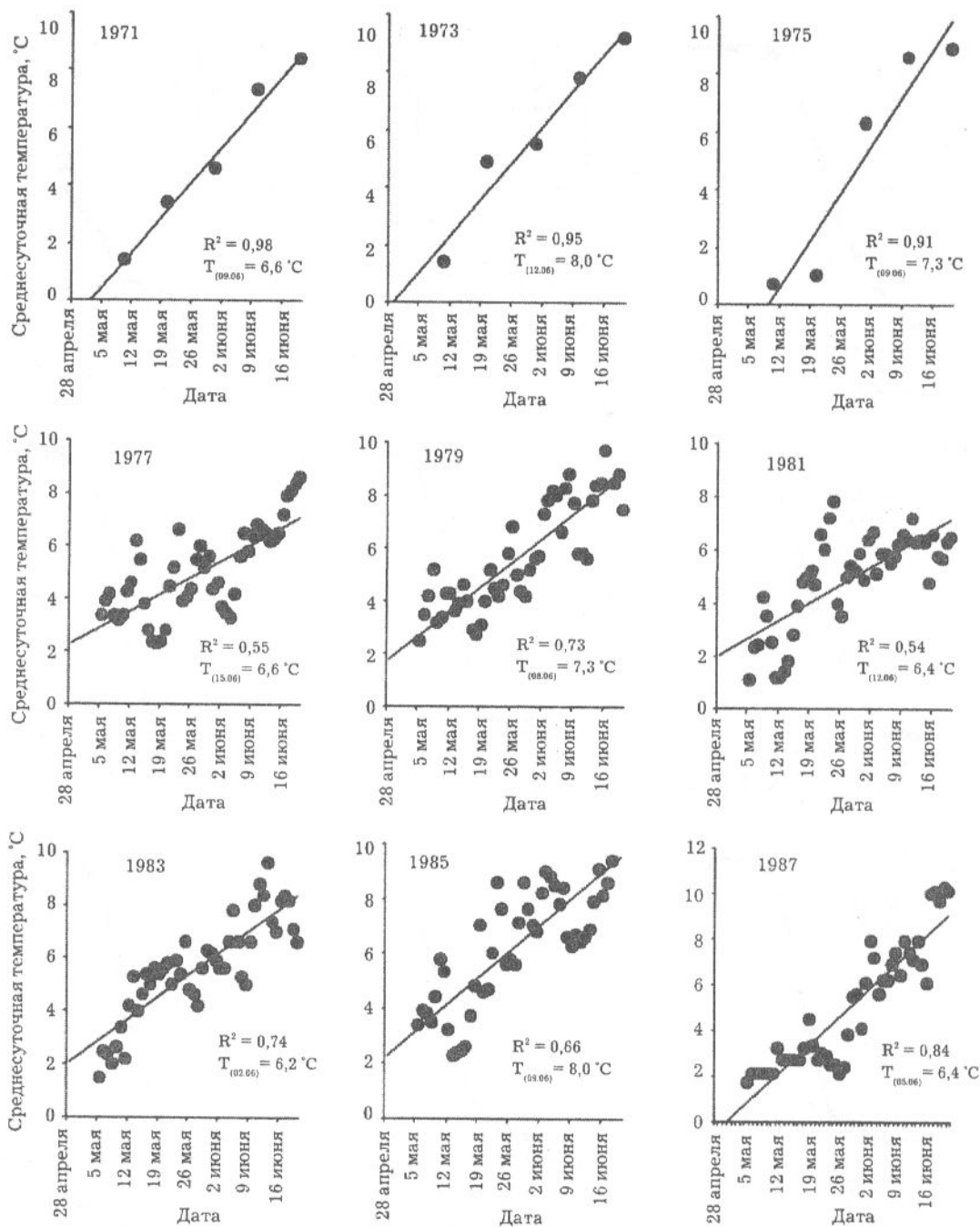


Рис. 35. Линейная аппроксимация динамики температуры воды поверхности моря (апрель — июнь) у побережья Юго-Восточного Сахалина в нечетные годы и ее среднесуточные значения на дату массового ската молоди горбуши

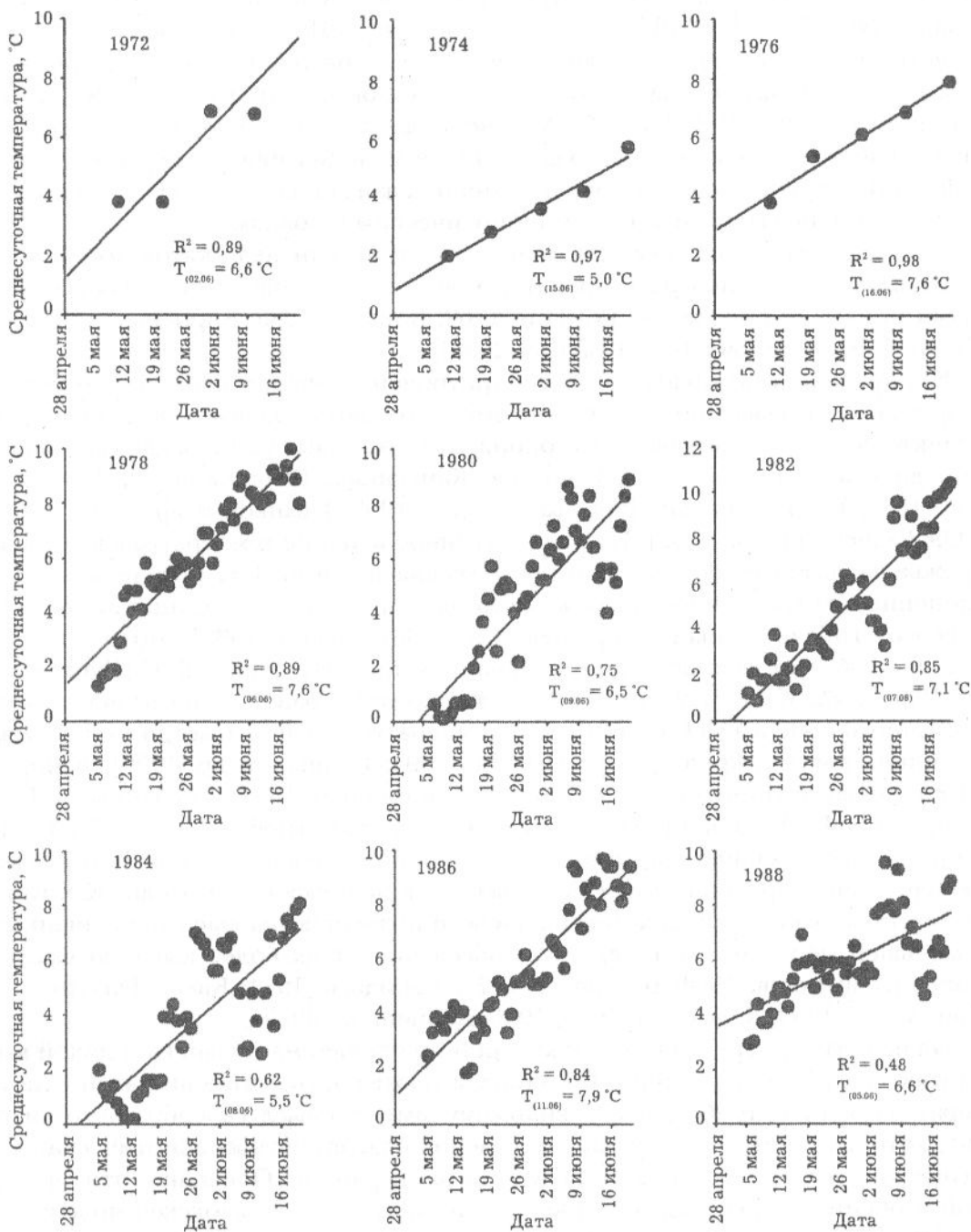


Рис. 36. Линейная аппроксимация динамики температуры воды поверхности моря (апрель — июнь), у побережья Юго-Восточного Сахалина, в четные годы и ее среднесуточные значения на дату массового ската молоди горбуши

Оказалось, что дата массового ската, независимо от того, в четные или нечетные годы он происходил, соответствовала прогреву прибрежной части моря до температуры $6,7-7,0$ °С ($6,7\pm 0,35$ °С в четные и $7,0\pm 0,25$ °С — в нечетные годы). С учетом 95% вероятности средняя температура поверхности воды на время прохождения пика ската молоди горбуши по всей совокупности данных за 1971–1988 гг. составляет $6,8\pm 0,6$ °С ($6,2-7,4$ °С). Можно полагать, что столь узкая временная вариабельность периода массового ската дикой молоди горбуши из рек юго-восточной части Сахалина является эволюционной адаптацией к наблюдающимся в это время в прибрежье абиотическим и биотическим условиям.

Известно, что после ската молоди отсутствие или недостаток корма в прибрежных участках, низкие температуры воды, пресс хищников являются основными причинами ее гибели [Vernon, 1962; Бирман, 1985; Карпенко, 1994, 1998; Heard, 1991, 1998; Sweeting, Beamish, 2002].

Как правило, скат молоди горбуши приурочен к началу весеннего прогрева вод в прибрежье и связанному с ним одному из годовых максимумов вегетации зоопланктона. Это обеспечивает благоприятные кормовые условия для скатившейся молоди [Бакштанский, 1961; Смирнов, Камышная, 1965; Карпенко, 1981; Иванов, 1984; Каев, Чупахин, 1986; Каев и др., 1993; Иванов и др. 1999; Vragina, 1999; Радченко и др., 2002]. Непосредственное влияние температуры воды в прибрежье на выживаемость молоди также весьма значимо. Так, даже небольшие отклонения в гидрологическом режиме моря в сторону похолодания приводили к массовой гибели молоди [Шершнева и др., 1987; Ефанов, 1983]. Молодь горбуши активно избегает участков моря, имеющих температуру менее 3 °С [Чупахин, Каев, 1980, 1982; Каев, Чупахин, 1986], а в некоторых районах, в частности, у юго-восточного побережья Сахалина, при температурах 5–6 °С быстро откочевывает из прибрежья в открытое море [Шубин, 1994; Иванов и др. 1999]. В море до 30% генераций уничтожается хищниками [Карпенко, 1994]. По данным С.П. Воловика и О.Ф. Гриценко [1970], потребление молоди горбуши кунджей в реках и в прибрежье Сахалина достигает 4–5 миллионов особей за сезон. В этой связи, немаловажной представляется роль размеров выпускаемой молоди. Как известно, крупные мальки тихоокеанских лососей подвергаются выеданию хищниками в меньшей мере, чем мелкие, что и обеспечивает их более высокую выживаемость [Леванидов, 1964; Шершнева, 1973; Канидьев, 1984; Каев, Чупахин, 1986; Коновалов, 1989; Kaeriyama, 1989, 1996; Карпенко, 1994].

На наш взгляд, средняя дата, к которой приурочен массовый скат дикой молоди горбуши у Юго-Восточного Сахалина, а также соответствующая этой дате температура воды в прибрежье, по-видимому, имеют смысл своеобразного «маркера», который обозначает время наступления благоприятных абиотических и биотических условий среды в исследуемом нами районе. Очевидно, что учет данной особенности необходим и при организации выпуска заводской молоди лососей. Японские рыбоводы используют в качестве такого «маркера» дату наступления устойчивого прогрева воды в прибрежье до 6,0 °С и более, после чего осуществляют выпуск рыбоводной продукции. Это позволяет получать стабильно высокие возвраты кеты [Кобаяси, 1988].

Выпуск молоди с сахалинских ЛРЗ в 1960–1970 гг. проводили без учета наступления оптимальных температур в прибрежье. Молодь начинали выпускать в период с 23–26 апреля по 8–10 мая. В 1980–1990-е гг. сроки начала выпуска постепенно сместились на более поздние и выпуск молоди стали производить с 13 по 22 мая, а затем с 27 мая по 4 июня (табл. 18).

Таблица 18. Даты начала выпуска и значения средней массы (мг) выпускаемой молоди горбуши на ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина в 1961–2000 гг. (данные Сахалинрыбвода)

Год выпуска	Пугачевский		Лесной		Соколовский		Березняковский	
	дата	масса	дата	масса	дата	масса	дата	масса
1961	н.д.	258,0	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1962	04. IV	231,0	10.V	н.д.	03.V	н.д.	н.д.	н.д.
1963	22. IV	238,0	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1964	22. V	195,6	06.V	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1965	02. V	240,0	28.V	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1966	01.V	241,3	29.IV	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1967	15.IV	253,2	24.IV	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1968	12.IV	253,6	14.IV	н.д.	25.IV	н.д.	н.д.	н.д.
1969	18.IV	224,7	18.IV	н.д.	12.V	н.д.	н.д.	н.д.
1970	28.IV	218,5	20.IV	н.д.	22.V	н.д.	н.д.	н.д.
В среднем	23.IV	235,4	29.IV	н.д.	08.V	н.д.	н.д.	н.д.
1971	15.IV	246,6	20.IV	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
1972	н.д.	214,7	28.IV	н.д.	12.V	н.д.	н.д.	н.д.
1973	20.IV	213,3	28.IV	н.д.	05.VI	н.д.	н.д.	н.д.
1974	26.IV	205,0	13.V	н.д.	19.IV	н.д.	н.д.	н.д.
1975	15.V	219,6	04.V	н.д.	08.V	н.д.	н.д.	н.д.
1976	26.IV	193,5	13.V	н.д.	28.IV	н.д.	н.д.	н.д.
1977	26.IV	н.д.	07.V	234,3	30.IV	224,9	05.V	239,0
1978	н.д.	215,0	10.V	239,0	03.V	190,9	03.V	246,0
1979	н.д.	229,7	15.V	219,0	04.V	221,0	15.V	253,0
1980	н.д.	256,0	18.V	257,0	23.V	250,0	19.V	241,3
В среднем	26.IV	221,5	06.V	237,3	08.V	221,7	10.V	244,8
1981	01.V	219,0	14.V	243,0	04.V	228,6	19.V	254,0
1982	10.V	191,0	10.V	256,0	10.V	206,8	20.V	236,4
1983	15.V	210,6	06.V	242,0	28.IV	222,6	13.V	247,0
1984	10.V	213,2	10.V	240,2	05.V	213,2	28.V	194,0
1985	10.V	202,7	08.V	225,0	11.V	217,8	20.V	205,5
1986	11.V	208,4	12.V	223,0	05.V	252,0	12.V	211,9
1987	11.V	н.д.	04.VI	185,0	04.VI	255,1	04.VI	225,0
1988	25.V	226,0	18.V	181,3	24.V	258,1	25.V	250,0
1989	15.V	239,5	19.V	244,0	01.VI	260,4	01.VI	254,5
1990	31.V	313,4	13.V	280,8	23.V	278,6	23.V	249,9
В среднем	13.V	224,9	14.V	231,1	14.V	239,3	22.V	232,8
1991	25.V	243,5	16.V	252,6	21.V	287,2	21.V	254,6
1992	12.V	246,0	28.V	264,9	02.VI	268,3	30.V	270,0
1993	28.V	242,0	07.VI	269,3	19.VI	277,5	23.V	279,6
1994	01.VI	239,0	24.V	272,0	14.VI	243,0	27.V	251,0
1995	28.VI	366,0	25.V	300,0	25.V	242,0	30.V	312,0
1996	20.V	274,0	25.V	310,0	05.VI	282,0	27.V	322,0
1997	09.VI	251,0	26.V	270,0	04.VI	249,0	25.V	262,0
1998	04.VI	279,0	25.V	321,0	06.VI	277,0	04.VI	281,0
1999	10. VI	296,0	30.V	281,0	01.VI	221,0	н.д.	н.д.
2000	10. VI	286,0	04.VI	303,0	08.VI	242,0	28.V	275,0
В среднем	30. VI	272,3	27.V	284,4	04.VI	259,0	27.V	236,0

Примечание. Здесь и далее н.д. — нет данных.

Средняя масса тела молоди горбуши, выпускаемой ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина, в 1960-е гг. составляла в среднем 235,4 мг. В 1970-е гг. этот показатель варьировал на ЛРЗ в пределах от 221,5 до 246,7 мг. В 1980-х гг. средние навески горбуши по сравнению с предшествующим периодом уменьшились, изменяясь от 224,9 до 239,3 мг. По нашему мнению, уменьшение массы тела было вызвано тем, что производимая рыбододами в эти годы задержка выпуска в отсутствие кормления приводила к ухудшению биологических показателей, о чем говорилось при описании результатов экспериментов по выдерживанию молоди без кормления.

В 1990-е гг. личинок горбуши перед выпуском начали подкармливать. Это позволило большинству заводов выпускать молодь со средней навеской 236,0–284,4 мг, а в отдельные годы – 322,0–366,0 мг. Достигнутые показатели сохранялись и в последующем десятилетии, варьируя в пределах 324,0–371,0 мг [Итоги..., 2002].

Можно полагать, что увеличение размеров молоди горбуши при организации ее выпуска в оптимальные сроки приведет к увеличению коэффициентов возврата [Леванидов, 1964; Ландышевская, 1967; Яндовская, 1976; Коновалов, 1989]. Так, увеличение навески кеты на каждые 100 мг при условии выпуска молоди в оптимальные сроки повышает коэффициент возврата на 0,2 % [Леман, Чебанова, 2002]. По оценкам Ф.Н. Рухлова и А.О. Шубина [1986], проведенным расчетным методом, значения коэффициентов возврата заводской горбуши поколений 1970–1982 гг. изменялись от 0,2 до 2,9% (в среднем 1,4%). Они оказались вполне сопоставимы с результатами определения коэффициентов возврата молоди, проводимыми методом ампутации плавников в 1975–1980 гг. [Рухлов, Любаева, 1977, 1980]. По данным авторов, для Соколовского ЛРЗ коэффициенты возврата составляли 0,1–3,1 (в среднем 0,9%), для Лесного – 0,2–6,2% (в среднем 2,1%), и для Пугачевского – 1,2–3,9% (в среднем 2,8%). В дальнейшем мечение молоди не проводилось. Начиная с 1989 г., значения коэффициентов возврата рассчитывались по фактическому вылову на участках, примыкающих к рекам, на которых базировались ЛРЗ [Коряковцев, 2001]. Для Соколовского ЛРЗ значения коэффициентов возврата составили 0,1–6,0 (в среднем 2,5%), для Лесного – 0,5–11,3% (в среднем 6,8%), для Березняковского – 0,5–6,0% (в среднем 2,9%) и для Пугачевского – 0,4–4,6% (в среднем 2,0%). Судя по приведенным данным, на ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина произошло увеличение коэффициентов возврата заводской молоди. Особенно заметным оно оказалось для Лесного ЛРЗ, где коэффициент возврата увеличился в среднем в 3,2 раза. При этом масса тела выпускаемой молоди возросла в среднем на 32 мг, а дата начала выпуска сместилась на 2 недели позже. В то же время, в 1989–1997 гг. для Пугачевского ЛРЗ не отмечено увеличения коэффициентов возврата. Напротив, они оказались меньшими, чем в 1975–1983 гг., составив 2,0 против 2,8%. Нам представляется, что для ЛРЗ, использующих для разведения горбуши одинаковые биотехнические приемы и расположенных на небольшом удалении друг от друга, проявление противоположных тенденций, при оценке возврата, не могут иметь серьезных причин. По всей видимости, применение расчетного метода для определения коэффициента возврата горбуши для отдельных ЛРЗ вносит в расчеты погрешности, связанные с искажениями данных по фактическому вылову. Метод может быть применим лишь для района в целом. Так, оценки коэффициентов возврата, полученные для района Юго-Восточного Сахалина [Рухлов, Шубин, 1986], по-видимому, более достоверны, чем рассчитанные тем же методом, но для отдельных ЛРЗ. Для сравнения полученных данных современного периода по возврату горбуши для района в целом мы воспользовались коэффициентами возврата, определенными для отдельных ЛРЗ [Коряковцев, 2001]. Подсчитав их средневзвешенные на вылов значения, получили возврат заводской горбуши для района в целом [Тарасюк и др., 2004; Tarasyuk et al., 2003]. Расчеты показали, что коэффициенты возврата за-

водской горбуши, определенные для района Юго-Восточного Сахалина, в 1989–1997 гг. варьировали в пределах от 2,4 до 8,6%, в среднем составляя 5,74% (табл. 19). Различие среднего значения коэффициента возврата в 1989–1997 гг. и в 1971–1983 гг. статистически достоверно ($t_{(22)} = 9,52$; $p < 0,05$).

Поколения горбуши 1971–2000 гг. рождения, воспроизводившиеся на побережье Юго-Восточного Сахалина, имели общий возврат в пределах от 0,2 до 36,4 млн. особей (см. табл. 19). Коэффициенты общего возврата (K_n), полученные как относительная величина возврата поколения, выраженная в процентах к общему числу скатившейся молодежи ($J_{v_{tot}}$), изменялись от 0,17% (1984 г.) до 11,28% (1997 г.), в среднем составляя 2,39%. Имея коэффициент общего возврата (K_n) и коэффициент возврата молодежи, выпущенной с ЛРЗ (K_{ra}), а также относительную долю выпущенной заводами молодежи в общем скате поколения (A_p), можно определить значения коэффициентов возврата дикой молодежи (K_m), считая его одним из множителей при оценке средневзвешенной величины, соответствующей коэффициенту общего возврата.

Коэффициент возврата дикой молодежи (K_m) определяется как разность между коэффициентом общего возврата (K_n), умноженного на 100, и произведением доли молодежи, выпущенной с ЛРЗ (A_p), на коэффициент возврата заводской молодежи (K_{ra}), поделенные на долю дикой молодежи. Так, для поколения 1970 г. рождения:

$$K_m = \frac{(100 \cdot K_n) - (A_p \cdot K_{ra})}{(100 - A_p)} = \frac{(100 \cdot 2,15) - (23,89 \cdot 0,20)}{(100 - 23,89)} = 2,76\%. \quad [5.40]$$

В сравниваемые периоды коэффициенты возврата дикой молодежи также изменились, увеличиваясь с 1,68 до 2,66% (табл. 20). Однако, уровень значимости различий, определенный по t-критерию Стьюдента, составил $p < 0,10$ ($t_{(21)} = 2,00$), что несколько меньше, принятого для биологических исследований ($p < 0,05$), следовательно, эти различия не являются достоверными (см. табл. 20).

Значимых различий коэффициенты возврата дикой и выпущенной с ЛРЗ молодежи в период 1971–1983 гг. не имели. И напротив, достоверные различия по коэффициенту возврата имела молодежь горбуши, выпущенная в сравниваемые периоды с рыбоводных заводов, а также молодежь горбуши, выпущенная в 1989–1997 гг. с ЛРЗ и скатившаяся с естественных нерестилищ. Следовательно, в увеличение общего возврата, наблюдающееся в сравниваемые периоды лет, основной вклад внесла молодежь, выпущенная с рыбоводных заводов.

Какие же причины могли вызвать увеличение возврата заводской молодежи горбуши в 1990-х гг. прошлого столетия? Нам представляется, что одной из причин могло явиться изменение в этот период биотехники разведения, заключавшееся в задержке сроков выпуска молодежи до наступления благоприятных условий в прибрежье и связанное с этим искусственное кормление, что в свою очередь определило увеличение размеров выпускаемой молодежи. Другой возможной причиной могло стать снижение фактического выпуска молодежи с ЛРЗ, которое привело к уменьшению влияния фактора плотности, проявляющегося в прибрежье после выпуска.

Для проверки данной гипотезы провели корреляционный анализ влияния указанных выше факторов на коэффициент возврата заводской молодежи (табл. 21).

Оказалось, что фактор плотности не имел определяющего влияния на увеличение возврата. Коэффициент корреляции возврата заводской молодежи с показателями общего ската молодежи имел низкое значение $r = 0,13$. Не отмечено значимой связи возврата заводской молодежи и с количеством скатившейся дикой молодежи, в то время как с числом выпущенной молодежи с ЛРЗ отмечена слабая отрицательная связь. Наличие слабо выраженной связи коэффициента возврата с объемами выпуска рыбоводной продукции может свидетельствовать о незначительном

Таблица 19. Показатели естественного и искусственного воспроизводства поколений горбуши юго-восточного побережья о. Сахалин в 1970–1990-х гг.

Нерест рыб	Скат молоди, млн. экз.				Возврат поколения				Рыбоводные показатели	
	Дикая ($V_{\text{н}}$)	ЛРЗ ($V_{\text{лт}}$)	Всего ($V_{\text{от}}$)	Доля молоди, выпущенной с ЛРЗ, % (A_p)	Общий возврат, млн. экз. (Retn)	Коэффициент возврата поколения, % (K_p)	Коэффициент возврата с ЛРЗ, % (K_m)	Коэффициент возврата дикой молоди, % (K_m)	Средняя масса молоди, мг (W_a)	Средняя дата начала выпуска (Date _a)
1970	244,40	76,70	321,10	23,89	6,89	2,15	0,20	2,76	246,60	17.IV
1971	276,95	131,10	408,05	32,13	9,00	2,21	1,10	2,73	214,70	05.V
1972	439,71	112,10	551,81	20,31	4,68	0,85	1,00	0,81	213,30	08.V
1973	315,19	193,00	508,19	37,98	15,03	2,96	2,90	2,99	205,00	29.IV
1974	142,09	215,70	357,79	60,29	7,89	2,21	1,90	2,67	219,60	09.V
1975	447,98	235,10	683,08	34,42	19,50	2,85	2,70	2,94	193,50	02.V
1976	177,23	168,60	345,83	48,75	6,12	1,77	1,60	1,93	232,73	02.V
1977	48,05	152,40	200,45	76,03	2,76	1,38	1,40	1,30	222,73	05.V
1978	572,51	196,50	769,01	25,55	16,38	2,13	2,60	1,97	230,68	11.V
1979	308,47	181,70	490,17	37,07	3,30	0,67	1,10	0,42	241,08	20.V
1980	76,99	259,40	336,39	77,11	1,03	0,31	0,30	0,33	236,15	09.V
1981	1136,75	222,70	1359,45	16,38	9,64	0,71	1,00	0,65	222,55	12.V
1982	84,70	117,70	202,40	58,15	0,38	0,19	0,10	0,31	230,55	08.V
1983	534,79	233,40	768,19	30,38	11,76	1,53	н.д.	н.д.	215,15	13.V
1984	64,84	55,42	120,26	46,08	0,20	0,17	н.д.	н.д.	212,75	12.V
1985	863,52	175,80	1039,32	16,91	12,52	1,20	н.д.	н.д.	223,83	10.V
1986	192,21	26,50	218,71	12,12	0,95	0,43	н.д.	н.д.	221,70	29.V
1987	1241,92	135,50	1377,42	9,84	33,72	2,45	н.д.	н.д.	228,85	23.V
1988	258,20	50,00	308,20	16,22	6,10	1,98	н.д.	н.д.	249,60	24.V
1989	849,18	161,00	1010,18	15,94	36,41	3,60	8,65	2,65	280,68	22.V
1990	187,91	78,80	266,71	29,55	9,59	3,60	4,56	3,19	259,48	20.V

Нерест рыб Год нереста (закладки)	Скат молоди, млн. экз.				Возврат поколения					Рыбоводные показатели	
	Дикая ($V_{нт}$)	ЛРЗ ($V_{лт}$)	Всего (V_{tot})	Доля молоди, выпущенной с ЛРЗ, % (A_p)	Общий возврат, млн. экз. (Retn)	Коэффициент возврата поколения, % (K_{nl})	Коэффициент возврата с ЛРЗ, % (K_{lt})	Коэффициент возврата дикой молоди, % (K_m)	Средняя масса молоди, мг (W_d)	Средняя дата начала выпуска (Date _s)	
1991	395,90	133,50	529,40	25,22	7,71	1,46	2,38	1,14	262,30	25.V	
1992	1041,39	96,60	1137,99	8,49	27,17	2,39	2,97	2,33	267,10	03.VI	
1993	333,65	117,30	450,95	26,01	15,85	3,51	6,60	2,43	251,25	01.VI	
1994	93,24	69,50	162,74	42,71	4,68	2,88	4,34	1,78	305,00	27.V	
1995	347,13	103,40	450,53	22,95	21,56	4,79	5,87	4,46	297,00	27.V	
1996	263,93	102,20	366,13	27,91	15,42	4,21	6,67	3,26	258,00	31.V	
1997	175,00	100,56	275,56	36,49	31,09	11,28	3,71	н.д.	289,50	02.VI	
1998	284,01	74,05	358,06	20,68	2,93	0,82	н.д.	н.д.	266,00	03.VI	
1999	269,67	111,71	381,38	29,29	22,70	5,95	н.д.	н.д.	276,50	04.VI	
2000	156,35	69,87	226,22	30,89	3,34	1,48	н.д.	н.д.	295,67	12.VI	

Таблица 20. Статистическая оценка различий между средними значениями коэффициентов возврата, полученными для разных периодов лет для молоди горбуши естественного и искусственного происхождения

№ выборки	Происхождение молоди	Период ската, гг.	Коэффициент возврата		
			M	$\pm m$	N
1	с ЛРЗ	1971–1983	1,38	0,27	13
2	с ЛРЗ	1989–1997	5,08	0,76	8
3	дикая	1971–1983	1,68	0,31	13
4	дикая	1989–1997	2,66	0,38	8
5	смешанная	1971–1983	1,57	0,27	13
6	смешанная	1989–1997	4,19	1,07	8

Сравниваемые пары выборок

Критерий Стьюдента	1–2	1–3	2–4	3–4	5–6
	4,59*	0,73	2,85*	2,00	2,37*

*При $p < 0,05$.

Таблица 21. Корреляционная матрица переменных, характеризующих естественное и искусственное воспроизводство поколений горбуши юго-восточного побережья о. Сахалин в 1970–1990-х гг.;

Переменные	$J_{v_{nt}}$	$J_{v_{art}}$	$J_{v_{tot}}$	K_{ra}	K_{rt}	W_a	$Date_a$
$J_{v_{nt}}$	1,00	0,28	0,99*	0,19	-0,05	-0,10	0,07
$J_{v_{art}}$	0,28	1,00	0,44*	-0,31	-0,14	-0,48*	-0,48*
$J_{v_{tot}}$	0,99*	0,44*	1,00	0,13	-0,07	-0,18	-0,02
K_{ra}	0,19	-0,31	0,13	1,00	0,53*	0,59*	0,65*
K_{rt}	-0,05	-0,14	-0,07	0,53*	1,00	0,50*	0,35
W_a	-0,10	-0,48*	-0,18	0,59*	0,50*	1,00	0,71*
$Date_a$	0,07	-0,48*	-0,02	0,65*	0,35	0,71*	1,00

*При $P < 0,05$; $N = 31$ (22).

воздействию фактора плотности, который, по-видимому, мог проявляться при выпуске молоди заводами раньше сроков естественного ската. Дикая и заводская молодь горбуши в этом случае разобщены во времени, поэтому связь между возвратом и общим количеством скатившейся молоди слаба (рис. 37).

Высокая связь коэффициента возврата отмечена со сроками выпуска $r = 0,65$ (рис. 38). Значимая ($p < 0,05$) положительная связь коэффициентов возврата наблюдается также и с размерами выпускаемой молоди $r = 0,59$ (рис. 39). Между тем, эти два показателя оказались коррелированными между собой ($r = 0,71$). Такая связь вполне закономерна, так как значительные задержки выпуска молоди с ЛРЗ сопровождалась ее искусственным кормлением.



Рис. 37. Коэффициенты возврата горбуши на рыболовные заводы Юго-Восточного Сахалина и количество выпущенной и скатившейся молоди в 1971-1983, 1989-1997 гг.



Рис. 38. Коэффициенты возврата горбуши на рыболовные заводы Юго-Восточного Сахалина и даты начала выпуска молоди с ЛРЗ

По-видимому, было бы неправильно по имеющимся данным определять, какой из этих факторов вносит больший вклад в повышение выживаемости заводской молоди горбуши. Поэтому, мы, применив множественную линейную регрессию, провели оценку влияния совокупности смещения сроков выпуска и кормления молоди на ее выживаемость как общий вклад в дисперсию коэффициента возврата заводской молоди горбуши (табл. 22). Коэффициенты регрессии вычисляли в два этапа. Сначала в расчетах использовали все реализации зависимой переменной (коэффициента возврата заводской молоди). Результаты расчетов показали, что полученное уравнение множественной регрессии объясняет 72,4% дисперсии зависимой переменной. Анализ дисперсий показал, что одно из значений зависимой переменной отклоняется от расчетного значения на более чем удвоенную величину дисперсии, что может свидетельствовать о его ошибочности

($K_{ra} = 8,65$). После удаления этого значения переменной из расчетов доля объясненной дисперсии возросла и составила 74,84% (см. табл. 22).

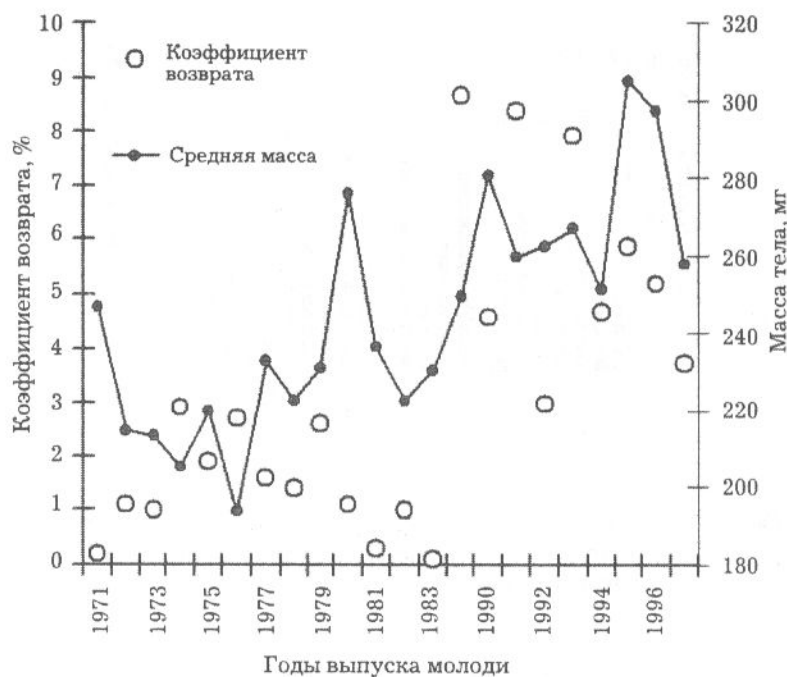


Рис. 39. Коэффициенты возврата горбуши на рыболовные заводы Юго-Восточного Сахалина и средняя масса выпускаемой с ЛРЗ молоди

Таблица 22. Результаты применения регрессионного анализа для оценки коэффициентов множественной линейной регрессии

Факторы	B	St. error	t(n), n=20	p
$R^2 = 0,748$; $F(2, 19) = 29,78$; $p = 0,000$; St. error of estimate = 1,728				
W_a	0,037245*	0,012955	2,87	0,0097
Date	-0,000170*	0,000084	-2,03	0,0509

*Имеют значимость при $p < 0,05$.

Примечание. W_a — средняя масса тела выпущенной с ЛРЗ молоди; Date — дата выпуска (даты имеют числовой формат, с началом отсчета 1 января 1900 г.; расчеты приведены на 2003 г., т. е. 10 июня = 37782); R^2 — степень аппроксимации; F — критерий Фишера со степенями свободы (в скобках); B — коэффициент регрессии; St. error — стандартная ошибка; t(n) — критерий Стьюдента, p — уровень значимости.

Полученное уравнение множественной линейной регрессии имело вид:

$$K_{ra} = 0,0372 \cdot W_a - 0,00017 \cdot Date, \quad [5.41]$$

где K_{ra} — коэффициент возврата заводской молоди; Date — дата выпуска молоди с завода; W_a — средняя масса тела выпущенной с ЛРЗ молоди.

Динамика коэффициента возврата заводской молоди, полученная по опубликованным данным и рассчитанная по уравнению множественной линейной регрессии [5.41], приведена на рис. 40.

Отметим, что коэффициент регрессии показателя даты имеет отрицательный знак. На первый взгляд, такое значение коэффициента представляется ошибочным, поскольку, как показал корреляционный анализ, влияние смещения даты выпуска на коэффициент возврата положительно. Между тем, высокая коррелированность переменных (сроков выпуска и массы тела) привела к тому, что коэф-

коэффициент регрессии по массе в ходе анализа был определен более значимым и включил в себя влияние сроков выпуска.



Рис. 40. Аппроксимация коэффициентов возврата горбуши на рыбоводные заводы Юго-Восточного Сахалина по уравнению множественной линейной регрессии

Как было отмечено выше, в уравнении множественной регрессии учтено одновременно положительное влияние смещения сроков выпуска и кормления молоди на ее выживаемость. Полученный вывод дает нам возможность оценить изменение коэффициента возврата, обусловленное этими причинами, в ретроспективе (табл. 23). Оказалось, что смещение средних сроков выпуска с 6 на 30 мая и увеличение средней массы тела выпускаемой молоди на 28,4 мг явились причиной увеличения коэффициента возврата на 2% (с 1,9 до 3,9%). Поскольку в 1990-е гг. средняя дата выпуска не соответствовала оптимальной (10 июня), а пришлось на 30 мая, то для ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина имеется резерв в увеличении эффективности разведения горбуши за счет дальнейшего смещения сроков выпуска и связанного с увеличением периода подращивания возрастания навески выпускаемой молоди.

Так, расчеты, проведенные с применением уравнения множественной линейной регрессии показали, что коэффициент возврата горбуши, выпущенной 10 июня, может составить: при навеске 300 мг – 5,07%; при навеске 400 мг – 9,14%.

Таблица 23. Усредненные по десятилетиям показатели эффективности искусственного воспроизводства горбуши у Юго-Восточного Сахалина и рассчитанные по уравнению множественной линейной регрессии средние значения коэффициента возврата заводской горбуши

Годы рождения поколений	Показатели искусственного воспроизводства		
	Средняя навеска, мг	Средняя дата выпуска	Коэффициент возврата, %
1970–1980 гг.	223,3	06.V	1,90
1981–1990 гг.	234,5	19.V	2,32
1991–2000 гг.	251,7	30.V	3,89

Следовательно, подращивание молоди до наступления оптимального срока выпуска при условии ее эффективного кормления, обеспечивающего увеличение массы тела, дает значительное увеличение возврата: на каждые 10 мг добавочной массы – 0,4%.

Моделирование динамики биологических показателей молоди горбуши на ЛРЗ

В конце 1980-х гг. на основании предварительных исследований нами были подготовлены рекомендации для ФГУ «Сахалинрыбвод» по регулированию продолжительности эмбрионально-личиночного развития молоди горбуши на ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина [Тарасюк, 1988]. В рекомендациях предлагалось внести изменения в существующий к тому времени биотехнический цикл, предусматривающие:

- приведение сроков выпуска рыболовной продукции в соответствие с датой наступления благоприятных температурных условий в прибрежье;
- проведение искусственного регулирования температуры воды в период инкубации икры и выдерживания личинок таким образом, чтобы на начало выпуска получить молодь, не испытывающую физиологических последствий от вынужденного голодания в результате нехватки запасов желточного мешка;
- введение в биотехнический цикл искусственного разведения горбуши рыболовного этапа кормления личинок. При достижении температуры воды в выростных водоемах в результате естественного весеннего прогрева 6 °С и вплоть до выпуска молоди в прибрежье, ее масса может достигнуть 400 мг [Тарасюк, 20016].

Были учтены рекомендации, касающиеся организации кормления молоди в прудах и синхронизации выпуска молоди со временем устойчивого прогрева прибрежья до 7,0 °С. Вместе с тем, та часть рекомендаций, которая относилась к управлению скоростью развития и роста молоди путем терморегуляции, так и не была в полной мере апробирована на ЛРЗ. Отчасти это было связано с отсутствием технических возможностей для управления температурным режимом на большинстве ЛРЗ.

Применяемый для искусственного разведения горбуши температурный режим характеризуется тремя фазами: осенним понижением температуры (1 сентября – 30 ноября), зимней (1 декабря – 31 марта) стабилизацией температуры на низком уровне и весенним повышением температуры воды (с 1 апреля). На рис. 41 приведен график динамики температур водоисточников трех ЛРЗ, типичных для района юго-восточного побережья острова. Средние значения температуры за весь период биотехнического цикла на этих заводах практически совпадают и составляют 3,5–3,6 °С (табл. 24).

Между тем, сезонный ход изменения температуры воды на этих заводах различен. В осенний период максимальная температура отмечается на Березняковском, в зимний – на Соколовском, а в весенний – на Лесном ЛРЗ. Минимальные значения температуры в осенне-зимний период зарегистрированы на Лесном, а в весенний на Соколовском ЛРЗ. Эти фазы изменения температур, в целом соотносятся с основными периодами биотехнического цикла, соответственно, инкубацией икры, выдерживанием свободных эмбрионов и подращиванием личинок и определяют успешность разведения.

Результаты изучения скорости развития и роста горбуши дали реальный инструмент для проведения количественного и качественного анализа температурного режима ЛРЗ и его соответствия оптимальным условиям для разведения горбуши.

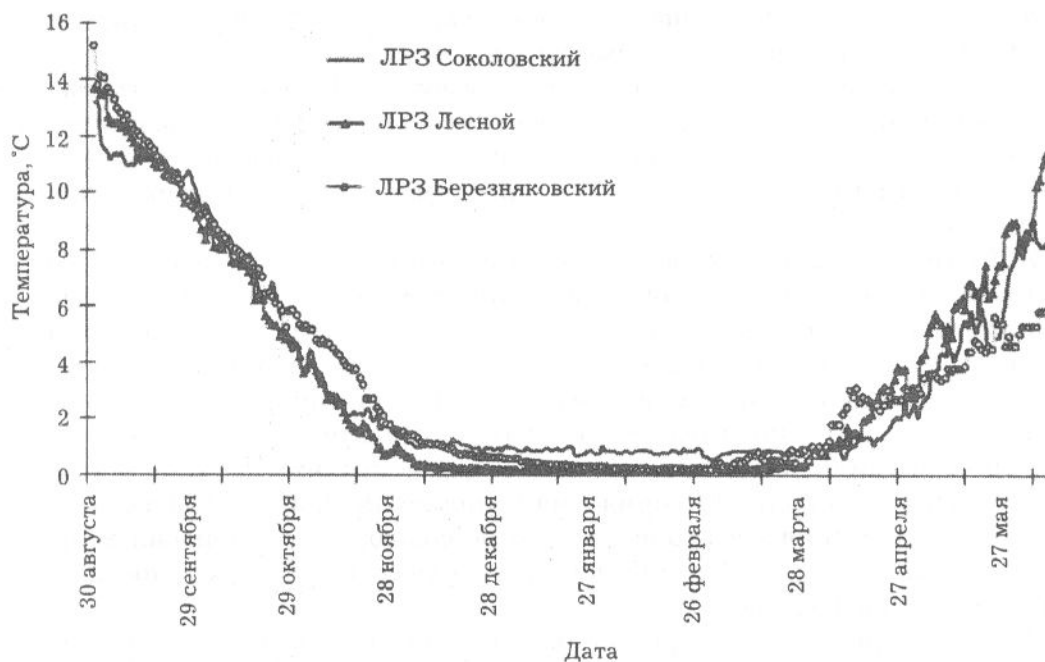


Рис. 41. Среднегодовое (1974–1994 гг.) изменение среднесуточных температур воды на ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина

Таблица 24. Средние значения сезонного хода температуры воды на некоторых лососевых рыболовных заводах Юго-Восточного Сахалина

ЛРЗ	Осень (1 сентября – 30 ноября)	Зима (1 декабря – 31 марта)	Весна (1 апреля – 10 июня)	Весь рыболовный цикл (1 сентября – 10 июня)
Лесной	6,9	0,2	4,8	3,5
Соколовский	7,1	0,9	3,7	3,6
Березняковский	7,7	0,5	3,5	3,6

Для проведения анализа используется информация по среднесуточным значениям температуры воды за весь период развития горбуши на ЛРЗ. Реализуется анализ путем расчета биологического возраста и соответствующих ему значений биологических показателей эмбрионов, личинок и мальков горбуши с использованием выявленных количественных связей. Анализ проводится с учетом прохождения рыболовных этапов биотехнического цикла. К рыболовным этапам мы отнесли следующие:

I. Начало инкубации икры горбуши (закладка икры на инкубацию – «закладка»). С этого времени начинается развитие эмбриона. Температура воды в пределах от 7 до 16 °С, при которой происходит закладка икры на ЛРЗ Сахалина, определяет успешность дальнейшего развития. Важными в биотехническом процессе являются первые партии икры, которые закладываются на инкубацию в начале сентября, эмбрионы начинают развиваться при высоких осенних температурах, а личинки к моменту выпуска имеют максимальный возраст;

II. Наступление VIII этапа развития эмбрионов горбуши, который характеризуется появлением пигментных зерен на глазных пузырях (пигментация глаз – «глазок»). Важно прогнозирование наступления этапа (80,0 сут. б.в.), поскольку чувствительность эмбрионов к внешним воздействиям в это время снижается.

После наступления этого этапа развития можно начинать проводить необходимые профилактические рыбоводные мероприятия;

III. Массовое вылупление эмбрионов горбуши из оболочек (массовое вылупление эмбрионов – «выклев») происходит в возрасте 215–216 сут. б.в. при температуре 0,1–7,5 °С. К этому времени икра должна быть перемещена из инкубаторов в питомник и размещена на субстрат, подготовленный для выдерживания свободных эмбрионов;

IV. Достижение дефицита запасов желточного мешка, когда масса желточного мешка свободных эмбрионов горбуши достигает 8% от первоначального (ограниченность запасов желточного мешка – «дефицит»), наступает в биологическом возрасте 400 сут. б.в. Свободный эмбрион превращается в личинку, и с этого времени ее рекомендуется переводить на смешанное питание, приучая к внешнему корму. Начало кормления следует проводить при температуре 6–12 °С, обеспечивающей быстрый переход личинок на смешанное питание;

V. Начало искусственного кормления («кормление»). Молодь должна быть перемещена в пруд. В идеале это время должно совпадать с наступлением предыдущего рыбоводного этапа. Фактически может осуществляться сразу после повышения температуры воды до 6 °С;

VI. Выпуск рыбоводной продукции в прибрежье («выпуск») рекомендуется начинать после достижения устойчивого прогресса прибрежных вод до температуры 6,8–7,0 °С. В некоторые годы дата наступления прогресса до указанной температуры варьирует в пределах двух-трех недель, что определяет необходимость заблаговременного прогноза наступления благоприятных для выпуска молоди сроков.

В качестве примера приводится процедура моделирования биологических показателей молоди горбуши, полученной из икры, заложенной на инкубацию 1 сентября в условиях среднемноголетнего термического режима Лесного рыбоводного завода (Приложение 3). Реализуется модель с помощью электронных таблиц. Расчеты проводятся на основании зависимости биологических показателей длины (L) и массы тела (W) с биологическим возрастом (a_i) и выражаются следующими уравнениями 4.26–4.30:

– от оплодотворения до вылупления:

$$L = 0,0882 \cdot a_i - 0,4035;$$

– от вылупления до возраста 400 сут. б.в.:

$$L = 0,0632 \cdot a_i + 7,2979, \quad W = 0,5783 \cdot a_i + 9,9404$$

– и далее, в зависимости от возраста, с которого начато кормление, до выпуска уравнениями 4.32–4.39:

$$L_{a < 400} = 0,0000915 \cdot a_i^2 - 0,01112 \cdot a_i + 22,92, \quad W_{a < 400} = 0,011067 \cdot a_i^2 - 8,0105 \cdot a_i + 1672,23$$

$$L_{a < 425} = 0,000402 \cdot a_i^2 - 0,3322 \cdot a_i + 101,5, \quad W_{a < 425} = 0,023583 \cdot a_i^2 - 20,9161 \cdot a_i + 4864,23$$

$$L_{a < 450} = 0,000258 \cdot a_i^2 - 0,2090 \cdot a_i + 75,7, \quad W_{a < 450} = 0,014831 \cdot a_i^2 - 13,0122 \cdot a_i + 3078,40$$

$$L_{a < 500} = 0,000284 \cdot a_i^2 - 0,2395 \cdot a_i + 83,7, \quad W_{a < 500} = 0,015593 \cdot a_i^2 - 14,2139 \cdot a_i + 3473,75$$

Проведенные расчеты показали, например, что среднемноголетняя динамика суточных температур на ЛРЗ Лесной определяет следующий стандартный вариант развития: 22 сентября – наступление этапа пигментации глаз («глазок»), 11 ноября – массовое вылупление эмбрионов из оболочек («выклев») (табл. 25).

Физиологическая готовность личинок к смешанному питанию наступает 23 апреля. Однако, температура воды на эту дату составляет менее 6,0 °С, что не может обеспечить эффективного роста при кормлении. В то же время, следует учитывать, что дальнейшее выдерживание личинок без кормления приведет к торможению роста. Весеннее развитие тепловых процессов на юго-восточном побе-

режье острова определяет среднюю дату перехода температуры через значение 6 °С только 14 мая, и с этого момента можно начинать кормить молодь. К этому времени ее биологический возраст достигнет 442 сут. б.в., что предопределяет более низкий темп роста по сравнению с тем, который мог бы наблюдаться при начале кормления с возраста 400–425 сут. б.в. В этом случае в результате 27-дневного подращивания на дату выпуска (10 июня) молодь достигнет длины 37,0 мм и массы 330,3 мг (см. Приложение 3).

Таблица 25. Биологические показатели молоди горбуши ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина на даты наступления рыбоводных этапов (результаты моделирования по среднемноголетнему температурному режиму)

Показатели	Рыбоводные этапы					
	I	II	III	IV	V	VI
	«закладка»	«глазок»	«выклев»	«дефицит»	«кормление»	«выпуск»
<i>Соколовский рыбоводный завод</i>						
T	13,2	10,8	2,6	0,6	6,3	8,3
Дата	1.IX	23.IX	11.XI	11.IV	29.V	10.VI
a_i	0	79,0	215,9	400,8	486,4	523,5
L	0	6,6	20,9	33,3	34,4	36,2
W	-	-	134,8	281,7	249,2	306,2
<i>Лесной рыбоводный завод</i>						
T	13,7	11,0	2,8	3,2	6,0	11,4
Дата	1. IX	23. IX	11. XI	23.IV	14.V	10.VI
a_i	0	79,0	215,7	398,9	441,6	523,2
L	0	6,6	20,9	33,4	33,7	37,0
W	-	-	134,7	247,8	224,4	330,3
<i>Березняковский рыбоводный завод</i>						
T	15,2	10,6	4,7	1,2	-	5,8
Дата	1.IX	22.IX	7.XI	7.IV	-	10.VI
a_i	0	79,4	216,3	400,3	-	522,6
L	0	6,6	20,3	31,0	-	32,6
W	-	-	132,1	221,1	-	213,3

Примечание. T – средняя температура на дату наступления рыбоводного этапа, °С; a_i – биологический возраст, сут. б.в.; L – расчетная длина, мм; W – расчетная масса тела, мг; I – оплодотворение икры, II – наступление VIII этапа развития (пигментации глаз); III – вылупление 50 % эмбрионов; IV – биологический возраст, при котором наступает торможение роста вследствие нехватки запасов желточного мешка; V – искусственное кормление личинок; VI – выпуск молоди с ЛРЗ.

Аналогичным образом, используя среднемноголетние данные по температурному режиму этих заводов, рассчитали биологические показатели молоди для ЛРЗ Соколовский и Березняковский, (Приложения 4, 5; см. табл. 25).

Оказалось, что на Соколовском заводе для партий, заложенных на инкубацию 1 сентября, рыбоводный этап «глазок» наступает 23 сентября, «выклев» – 11 ноября, как и на ЛРЗ Лесном. Однако дальнейшие различия в температуре воды Соколовского и Лесного ЛРЗ в зимний и весенний периоды определяют различия в датах наступления последующих рыбоводных этапов биотехнического цикла. Так, дефицит внешнего корма («дефицит») молодь на Соколовском ЛРЗ начина-

ет ощущать на декаду раньше – 11 апреля. Температура воды в питомнике завода в это время составляет 0,6 °С, а кормление можно начать лишь с 29 мая, когда температура достигает значения 6 °С. На 29 мая биологический возраст личинок будет составлять 486,4 сут. б.в., что и определит крайне низкий темп роста в дальнейшем, не позволивший получить хороших результатов при кормлении в течение 13 дней. На дату выпуска молодь первых партий будет иметь более низкие средние показатели, чем на Лесном ЛРЗ – длину тела 36,2 мм и массу 306,2 мг.

На Березняковском ЛРЗ под воздействием высоких осенних температур инкубация икры первой партии завершается быстрее, чем на сравниваемых заводах – рыбоводный этап «глазок» наступает 22 сентября, а массовое вылупление эмбрионов из оболочек («выклев») – 7 ноября. Благодаря относительно низким зимним температурам момент дефицита запасов желточного мешка начинает ощущаться молодь практически в то же время, что и на Соколовском ЛРЗ – 7 апреля. Между тем, температура на эту дату составляет 1,2 °С, что не позволяет проводить кормление. Вплоть до времени, рекомендованного для выпуска молоди в море, температура воды в питомнике этого предприятия так и не повысится до благоприятных значений, что не позволит рыбоводам провести подращивание молоди. Вынужденное голодание молоди приведет к снижению темпа линейного роста и массы тела и соответственно выпуску более мелкой молоди. Длина выпускаемой молоди составит 32,6 мм, масса 213,3 мг.

Анализ предполагаемых коэффициентов возврата, рассчитанных нами с помощью уравнения множественной линейной регрессии [5.41] для анализируемых партий, показал, что эффективность разведения первых партий горбуши на этих предприятиях должна быть различной. Так, для Лесного ЛРЗ коэффициент возврата взрослых рыб может составлять 6,3%, для Соколовского ЛРЗ – 5,3%, а для Березняковского ЛРЗ – всего 1,5%.

Улучшить качество выпускаемой молоди можно путем проведения искусственного регулирования температуры в период инкубации икры и выдерживания личинок. Корректировка температурного режима (терморегуляция) должна быть направлена на синхронизацию времени естественного весеннего прогрева воды в прудах до температуры 6 °С и степени готовности личинок к питанию. Важно, чтобы развивающаяся молодь не испытывала физиологических последствий от вынужденного голодания. Разработать оптимальный температурный режим можно путем моделирования биологических показателей эмбрионов и личинок горбуши, варьируя значения температуры в пределах температурного оптимума для данного вида.

Результаты проведенного анализа показали, что на ЛРЗ Лесной отмечается асинхронность между поздними сроками наступления благоприятных для эффективного кормления горбуши условий и ранней физиологической готовностью молоди к смешанному питанию, что обусловлено высокими температурами в сентябре – начале октября. Скорректировать эту разницу можно путем понижения температур в осенний период, обеспечив тем самым замедление скорости развития эмбрионов, и, напротив, путем увеличения температуры в весенний период для создания температурных условий для успешного питания и роста молоди.

Технически этого можно достигнуть, осуществив перевод предприятия в осенний период на ключевое водоснабжение или на подачу воды из глубинных скважин. Как показали наблюдения, на заводах Юго-Восточного Сахалина, использующих грунтовое водоснабжение, температура воды в осенний период постоянна и составляет около 6–7 °С. В осенний период подключение к грунтовому источнику дает возможность, обеспечив водоподачу в необходимой пропорции, понизить температуру воды в пределах толерантности вида, в данном случае – до значений 8 °С, при которых развитие эмбрионов протекает нормально [Городилов, 2001]. Затем, когда температура в реке снизится до 8 °С, по мере развития эмб-

рионов следует переключить водоснабжение на речное, не изменяя дальнейшего естественного хода температур. Как показали расчеты, корректировка осенних температур будет продолжаться в период с 1 сентября по 11 октября (Приложение 6). В результате терморегуляции темп развития эмбрионов замедлится. Рыбоводный этап «глазок» наступит 23 сентября, «выклев» эмбрионов из оболочек — 27 ноября (табл. 26).

Готовности к смешанному питанию личинки в этом случае могут достигнуть 5 мая, против 23 апреля при исходном температурном режиме. Между тем, температура на эту дату оказывается также несколько ниже оптимальной (4,4 против 6,0 °С), и лишь 14 мая она начнет превышать 6 °С. Следовательно, для синхронизации времени физиологической готовности личинок горбуши к смешанному питанию и сроков начала подращивания необходимо в течение 9 сут., т. е., с 5 по 14 мая, повысить температуру до 6 °С, одновременно с этим начав кормление. Повышение температур вновь достигается путем подключения выростного водоема к ключевому или грунтовому водоснабжению, которое весной характеризуется средней температурой около 6 °С. С 14 мая температура воды в прудах завода обычно прогревается до 6 °С и продолжает в дальнейшем увеличиваться, и начиная с этой даты, кормление личинок следует проводить при температуре естественного водоема, подключив речное водоснабжение.

Таблица 26. Биологические показатели молоди горбуши на ЛРЗ Юго-Восточного Сахалина на даты наступления рыбоводных этапов (результаты моделирования с учетом терморегуляции)

Показатели	Рыбоводные этапы					
	I	II	III	IV	V	VI
	«закладка»	«глазок»	«выклев»	«дефицит»	«кормление»	«выпуск»
<i>Соколовский рыбоводный завод</i>						
T	8,0	8,0	1,9	1,8	6,0	8,3
Дата	1.IX	27.IX	23.XI	25.IV	10.V	10.VI
a_i	0	80,4	216,7	401,1	425,8	511,6
L	0	6,7	21,0	32,9	32,9	36,8
W	-	-	135,3	241,9	233,9	336,0
<i>Лесной рыбоводный завод</i>						
T	8,0	8,0	0,7	6,0	6,0	11,4
Дата	1.IX	23.IX	27.XI	05.V	05.V	10.VI
a_i	0	80,4	217,0	401,7	401,7	506,3
L	0	6,7	21,0	33,2	33,2	40,7
W	-	-	135,4	240,2	240,2	453,5
<i>Березняковский рыбоводный завод</i>						
T	8,0	8,0	3,7	2,5	6,0	6,0
Дата	1.IX	27.IX	17.XI	20.IV	04.V	10.VI
a_i	0	80,4	216,3	400,0	423,6	518,2
L	0	6,7	21,0	32,6	32,9	37,3
W	-	-	135,0	241,2	235,8	358,2

Температурный режим, рассчитанный для Лесного ЛРЗ по результатам моделирования биотехнического цикла, приведен в табл. 27.

В результате внедрения терморегуляции с завода на дату 10 июня могут выпускаться личинки, первые партии которых в возрасте 506 сут. б.в. достигнут длины около 41 мм и массы более 430 мг.

Аналогичным образом можно рассчитать оптимальный температурный режим для последующих партий сбора икры и для других ЛРЗ района. При этом основной задачей будет обеспечение снижения температуры для икры первых партий, чтобы затормозить скорость их развития, и напротив, увеличение температуры в весенний период для создания необходимых условий для успешного питания и роста молоди.

Таблица 27. Температурный режим по пентадам, рассчитанный для Лесного ЛРЗ по результатам моделирования

Месяц	Пятидневки					
	1	2	3	4	5	6
IX	13,4/8,0	15,1/8,0	11,8/8,0	11,2/8,0	10,8/8,0	9,9/8,0
X	8,9/8,0	8,2/8,0	7,7/7,6	6,8	5,6	4,9
XI	3,9	3,2	6,0	1,7	1,3	0,8
XII	0,6	0,3	0,3	0,3	0,2	0,2
I	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
II	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
III	0,2	0,3	0,2	0,3	0,3	0,4
IV	0,7	1,1	1,4	2,0	2,9	3,6
V	3,4/4,1	5,4/6,0	5,4/6,0	6,5	6,6	7,9
VI	8,5	10,5	-	-	-	-

Примечание. Перед косой фактический температурный режим, за косой – рекомендуемый.

Применение терморегуляции позволит избежать голодания молоди и обеспечить максимальный темп роста (Приложение 7, 8). Вместе с тем, исходные особенности водоисточников определяют различную продолжительность необходимого вмешательства в естественную сезонную динамику температур на ЛРЗ. Так, для Лесного ЛРЗ корректировка термического режима потребует на протяжении 51 сут. (41 – осенью, 10 – весной), для Соколовского – 60 сут. (41 – осенью, 19 – весной), а для Березняковского – 80 сут. (43 – осенью, 37 – весной). В результате терморегуляции на среднесезонную оптимальную дату выпуска молоди ее навеска может составить для Соколовского ЛРЗ около 340 мг, и Березняковского – около 360 мг. Расчетные коэффициенты возврата для трех ЛРЗ, по которым выполнено моделирование (Лесной, Соколовский и Березняковский) в результате оптимизации сроков выпуска и увеличения навески могут увеличиться до 11,3%, 6,5% и 7,4% соответственно.

В этой главе мы показали, каким образом метод масштабных характеристик может быть использован в целях моделирования биологических показателей горбуши в процессе ее развития и поиска необходимого температурного режима. Этот способ может применяться для анализа температурного режима и оценки успешности искусственного разведения горбуши на действующих заводах, для разработки различных схем терморегуляции, а также для экспертной оценки возможной эффективности искусственного разведения на новых, планируемых к строительству рыбоводных предприятиях.

Заключение и выводы

Для совершенствования существующей биотехнологии искусственного воспроизводства горбуши важным резервом является возможность управления скоростью ее развития и роста, которую можно реализовать путем терморегуляции. Внедрение терморегуляции в производство позволит синхронизировать сроки выпуска рыбоводной продукции с датой наступления благоприятных температурных условий в прибрежье и оптимизировать рост молоди в пресной воде. Такое управление должно основываться на знаниях количественных связей биологических показателей с факторами среды, прежде всего температуры. Описанный в работе новый метод – метод масштабных характеристик, предназначенный для количественного описания биологического возраста горбуши, является тем необходимым инструментом, который позволяет решить поставленную задачу.

Название метода определено тем, что в качестве единицы измерения биологического возраста в нем используется *масштабный коэффициент* квадратичного экспоненциального уравнения, который может определяться на каждый момент календарного времени. Поскольку при его вычислении возможно использование единиц измерения календарного времени, название метода дано во множественном числе.

Применение метода масштабных характеристик позволило количественно описать рост эмбрионов и личинок горбуши, с его помощью был выявлен оптимальный биологический возраст перевода личинок горбуши на смешанное питание, соблюдение которого определяет максимальный темп роста в дальнейшем.

Использование метода масштабных характеристик и выявленных количественных связей показателя биологического возраста с основными биологическими характеристиками эмбрионов и личинок горбуши позволяет на основе данных по температурному режиму лососевых рыбоводных заводов моделировать динамику биологических показателей молоди горбуши в процессе ее искусственного разведения. Тем самым представляется возможность проводить анализ температурного режима заводов по критерию эффективности роста молоди горбуши, разрабатывать схемы терморегуляции для оптимизации биотехнического цикла и осуществлять планирование при проектировании новых предприятий. Безусловно, биологический возраст, определенный методом масштабных характеристик, при описании самых ранних этапов развития может уступать по точности методу безразмерных характеристик. Это свойство в определенной мере ограничивает его использование при проведении тонких эмбриологических исследований, но благодаря своей простоте и доступности метод может применяться в практическом рыбоводстве, где не требуется столь высокой точности.

Выводы

1. Масштабный коэффициент квадратичного экспоненциального уравнения, описывающего длительность развития горбуши в зависимости от температуры, может быть использован в качестве меры биологического возраста. Биологический возраст на любой момент эмбрионального и личиночного развития горбуши подсчитывается методом масштабных характеристик с помощью квадратичного экспоненциального уравнения. Математический смысл выражения представляет собой условную длительность развития горбуши при эталонной температуре воды, равной нулю.

2. Хронология наступления этапов эмбриогенеза горбуши в пределах толерантного диапазона температуры воды (в сутках биологического возраста) следующая: V этап «Формирование головы и туловища зародыша» – 33, VI «Обособление задней части туловища от поверхности желточного мешка» – 61, VII «Развитие подкишечно-желточной системы кровообращения» – 71, VIII «Возникновение кардинальных вен и смешанного подкишечно-желточного и печеночно-желточного кровообращения» – 80, IX «Формирование печеночно-желточной системы кровообращения» – 99, X «Дифференциация верхних и нижних конусов миотомов» – 110, XI «Развитие подвижности челюстей, жаберных крышек, завершение инкубации» – 167, XII «Пассивное состояние зародышей» – 211, XIII «Формирование непарных брюшных плавников и плавательного пузыря» – 240, этап личиночного развития – при 400 сут. б.в.

3. Перевод личинок горбуши на смешанное питание должен осуществляться при температуре 6–7 °С. С возраста 380–400 сут. б.в. следует проводить приучение личинок к корму, что определяет максимальный темп роста в дальнейшем. Допустимо начало подращивания с биологического возраста 425–450 сут. Более позднее начало кормления приводит к замедлению темпа перехода на экзогенное питание, снижению темпа роста и появлению ослабленной молоди.

4. На эмбриональных этапах развития линейный рост эмбрионов описывается уравнением прямой линии. У свободных эмбрионов в интервале от 216 до 400 сут. б.в. изменение биологических показателей происходит в соответствии с прямолинейной зависимостью. Конечные размеры личинок определяются биологическим возрастом в начале кормления, температурой и длительностью подращивания и могут быть аппроксимированы с помощью квадратичных уравнений.

5. Массовый скат дикой молоди горбуши из рек Юго-Восточного Сахалина в среднем приходится на дату 9 июня, ей соответствует среднемноголетнее значение температуры воды в прибрежье около 7 °С, с достижением которой следует синхронизировать выпуск молоди с ЛРЗ. Оптимизация сроков выпуска и подращивание молоди позволило увеличить коэффициент возврата заводской молоди в 1990-е гг. по сравнению с 1980-ми в среднем с 2,3% до 3,9%.

6. Использование метода масштабных характеристик и выявленных количественных связей позволяет на основе данных по температурному режиму ЛРЗ моделировать динамику биологических показателей молоди горбуши в процессе ее искусственного разведения и разрабатывать оптимальные схемы терморегуляции, соответствующие требованиям вида.

ЛИТЕРАТУРА

Бакитанский Э.Л. 1961. Роль кормления и подогрева воды при искусственном выращивании лосося в Заполярье // Рыбное хозяйство.- № 10.- С. 15-18.

Баранникова И.А. 1975. Функциональные основы миграции рыб.- Л.: Наука.- С. 76-103.

Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни / Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В., Рухлов Ф.Н., Фадеева Н.П. - Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1999.- 259 с.

Бирман И.Б. 1953. О численности проходных лососевых в связи со степенью их пресноводности и происхождения проходного образа жизни этих рыб // Зоологический журнал.- Т. 32.- Вып. 5.- С. 923-931.

Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей.- М.: Агропромиздат.- 208 с.

Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии.- М.-Л.: АН СССР.- 310 с.

Вернидуб М.Ф. 1949. Критические периоды в развитии яиц и личинок рыб // Вестник ЛГУ.- № 4.- С. 69-98.

Вернидуб М.Ф. 1963. Экспериментальное обоснование методики ускорения эмбрионального развития лососевых и его значение в биотехнике лососеводства // Вестник ЛГУ.- № 3.- Вып. 1.- С. 7-22.

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 // Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-западной части Тихого океана.- Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор.- Вып. 5.- С. 124-132.

Винберг Г.Г. 1968. Методы определения продукции водных животных.- Минск: Высшая школа.- 244 с.

Винберг Г.Г. 1983. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журнал общей биологии.- Т. 44.- С. 31-42.

Владимиров В.И. 1975. Критические периоды развития рыб // Вопр. ихтиологии.- Т. 15.- Вып.6.- С. 95-97.

Воловик С.П. 1967. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО.- Т. 61.- С. 104-117.

Воловик С.П., Гриценко О.Ф. 1970. О влиянии хищных рыб на выживание молоди лососей в реках Сахалина // Тр. ВНИРО.- Т. 71.- С. 193-209.

Вронский В.В. 1980. О повышении эффективности искусственного разведения // Лососевидные рыбы.- Л.: Наука.- С. 283-289.

Городилов Ю.Н. 1980. Равномерный тип метамеризации осевого отдела у зародышей костистых рыб при постоянной температуре // Докл. АН СССР.- Т. 251.- № 2.- С. 469-473.

Городилов Ю.Н. 1983а. Стадии эмбрионального развития атлантического лосося. 2. Описание и хронология // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.- Вып. 200.- С. 107-126.

Городилов Ю.Н. 1983б. Стадии эмбрионального развития атлантического лосося. 3. Таблица определения возраста и стадий зародыша // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.- Вып. 203.- С. 8-12.

Городилов Ю.Н. 1985. Периодизация и хронология эмбрионально-личиночного развития некоторых видов пресноводных рыб. 1. Щука обыкновенная *Esox lucius L.* // Тр. ГосНИОРХ.- Вып. 235.- С. 31-49.

- Городилов Ю.Н.** 1986. Методические материалы по определению возраста и стадий развития зародышей атлантического лосося // Мурманск: ПИНРО.– 72 с.
- Городилов Ю.Н.** 1988. Сравнительный анализ динамики раннего онтогенеза лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии.– Т. 28.– Вып. 2.– С. 230–241.
- Городилов Ю.Н.** 1990. Значение фактора времени в регуляции эмбрионального развития (на примере низших позвоночных) // Онтогенез.– Т. 21.– № 3.– С. 319 – 330.
- Городилов Ю.Н.** 1991. Периодизация и хронология развития окуня обыкновенного *Perca fluviatilis* L. // Онтогенез.– Т. 22.– № 3.– С. 282–290.
- Городилов Ю.Н.** 1992. Анализ математической зависимости скорости эмбриогенеза от температуры у низших позвоночных // Журнал общей биологии.– Т. 53.– № 1.– С. 118–127.
- Городилов Ю.Н.** 2001. К вопросу о стратегии работ по интродукции тихоокеанских лососей, в морях Европейской части России // Вопросы рыболовства.– Т. 2.– № 4(8).– С. 604–618.
- Городилов Ю.Н., Горышина Е.Н., Свимонишвили Т.Н.** 1988. Регуляция относительной длительности эмбриогенеза у тихоокеанских лососей из рода *Oncorhynchus* // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам.– Тольятти.– С. 72–74.
- Городилов Ю.Н., Свимонишвили Т.Н.** 1979. Диапазон устойчивости к температуре у зародышей атлантического лосося при инкубации в аппаратах с замкнутой циркуляцией воды // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.– Вып. 143.– С. 103–121.
- Гриценко О.Ф.** 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел).– М.: Изд-во ВНИРО.– 230 с.
- Двинин П.А.** 1953. Опыты искусственного кормления молоди лососей и их гибридов // Рыбное хозяйство.– № 5.– С. 41–42.
- Детлаф Т.А.** 1953. Зависимость темпа дробления яиц осетровых рыб от температуры // Докл. АН СССР.– Т. 91.– № 3.– С. 195–198.
- Детлаф Т.А.** 1962. Динамика митоза первых делений дробления в яйцах осетра (при разной температуре) и форели // Журнал общей биологии.– Т. 23.– № 6.– С. 401–409.
- Детлаф Т.А.** 1965. Продолжительность интеркинетических состояний клеток, клеточные деления и дифференцировка // Клеточная дифференцировка и индукционные механизмы.– М.: Наука.– С. 147–159.
- Детлаф Т.А.** 1977. Некоторые температурно-временные закономерности эмбрионального развития пойкилотермных животных // Проблемы экспериментальной биологии.– М.: Наука.– С. 269–289.
- Детлаф Т.А.** 1984. Относительная характеристика продолжительности зародышевого развития *Friturus vulgaris* // Онтогенез.– Т. 15.– № 3.– С. 311–313.
- Детлаф Т.А.** 1985. Об общих принципах целостности организма в процессе индивидуального развития // Журнал общей биологии.– Т. 46.– № 2.– С. 142–152.
- Детлаф Т.А.** 1986. Скорость развития пойкилотермных животных // Журнал общей биологии.– Т. 47.– № 2.– С. 163–172.
- Детлаф Т.А.** 1989. Изучение временных закономерностей развития животных // Онтогенез.– Т. 20.– № 6.– С. 647–667.
- Детлаф Т.А.** 1990. Единицы измерения биологического времени τ_0 и τ_s при использовании метода относительной характеристики продолжительности развития животных // Онтогенез.– Т. 21.– № 6.– С. 646–652.
- Детлаф Т.А.** 1996. Сравнение продолжительности разных периодов развития зародышей у представителей 8 отрядов насекомых с помощью безразмерных критериев биологического времени τ_n/τ_0 // Онтогенез.– Т. 27.– № 6.– С. 427–433.
- Детлаф Т.А.** 1998. Температурно-временные закономерности и временная программа индивидуального развития пойкилотермных животных, как они представляются в свете данных, полученных с помощью безразмерных критериев продол-

- жительности развития в эмбриологии (τ_n/τ_0) // Онтогенез.- Т. 29.- № 6.- С. 418-428.
- Детлаф Т.А.* 2001. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных.- М.: Наука.- 211 с.
- Детлаф Т.А., Гинзбург А.С.* 1954. Зародышевое развитие осетровых (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М.: Изд-во АН СССР.- 216 с.
- Детлаф Т.А., Детлаф А.А.* 1960а. Безразмерные критерии как метод количественной характеристики развития животных // Математическая биология развития.- М.: Наука.- С. 25-39.
- Детлаф Т.А., Детлаф А.А.* 1960б. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии // Докл. АН СССР.- Т. 134.- № 1.- С. 199-202.
- Детлаф Т.А., Детлаф А.А., Зубова С.Э.* 1995. О вариабельности времени развития пойкилотермных животных и методах ее изучения // Онтогенез.- Т. 26.- № 1.- С. 76-83.
- Дислер Н.Н.* 1954. Развитие осенней кеты р. Амура // Труды совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока.- Т. 4.- С. 129-143.
- Дислер Н.Н.* 1957. Развитие осенней кеты р. Амура (*Oncorhynchus keta* Walbaum) // Труды института морфологии животных АН СССР.- Вып. 20.- С. 3-70.
- Душкина Л.Ю.* 1998. Биологические основы марикультуры.- М.: Изд-во ВНИРО.- 389 с.
- Европейцева Н.В.* 1960. Об этапах индивидуального развития молоди атлантического лосося // Вестник МГУ.- Сер. Биология.- № 3.- Вып. 15.- С. 83-95.
- Ефанов В.Н.* 1983. Смертность горбуши на различных этапах развития и факторы, ее обуславливающие // Тезисы докладов IV Всесоюзного совещания по научно-техническим проблемам марикультуры (27 сент. - 1 окт. 1983 г.).- Владивосток.- С. 47-48.
- Жульков А.И.* 1984. Продолжительность инкубации икры кижуча в зависимости от температуры воды // Рыбное хозяйство.- № 10.- С. 21-22.
- Иванков В.Н.* 1984. Причины периодических и ежегодных флуктуаций численности и изменений биологических признаков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)(Salmonidae) южных Курильских островов // Вопр. ихтиологии.- Т. 24.- Вып. 6.- С. 895-906.
- Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В., Рухлов Ф.Н., Фадеева Н.П.* 1999. Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни.- Владивосток: Изд-во ДВГУ.- 259 с.
- Иванов П.П.* 1949. Действие низкой температуры на некоторые стадии развития лососей // Ученые записки ЛГУ, серия Биология.- № 113.- Вып. 20.- С. 72-80.
- Ивалев В.С.* 1977. Экспериментальная экология питания рыб.- Киев: Наукова думка.- 270 с.
- Игнатьева Г.М.* 1969. Относительная продолжительность некоторых процессов раннего эмбриогенеза у лососевых рыб // Докл. АН СССР.- Т. 188.- № 6.- С. 1418-1421.
- Игнатьева Г.М.* 1970. Закономерности раннего эмбриогенеза костистых рыб, выявленные методом безразмерных характеристик продолжительности развития // Онтогенез.- Т. 1.- № 1.- С. 29- 41.
- Игнатьева Г.М.* 1973. Относительная продолжительность процессов кардио и цитотомии в период синхронных делений дробления у карпа и щуки при разных температурах // Онтогенез.- Т. 4.- № 1.- С. 17- 24.
- Игнатьева Г.М.* 1974. Относительная продолжительность одноименных периодов раннего эмбриогенеза у костистых рыб // Онтогенез.- Т. 5.- № 5.- С. 427-436.

Игнатьева Г.М. 1975. Радужная форель *Salmo gairdneri* Richardson 1863 // Объекты биологии развития.- М.: Наука.- С. 278-307.

Игнатьева Г.М. 1979. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий: (Сравнительный анализ временных закономерностей развития).- М.: Наука.- 175 с.

Игнатьева Г.М. 1985. Гетерохронии в раннем эмбриогенезе низших позвоночных и их связь с особенностями строения яйца // Вопросы эволюции онтогенеза. М.: Наука.- С. 75-83.

Игнатьева Г.М. 1991. Использование метода относительной характеристики продолжительности развития при изучении временных закономерностей эмбриогенеза у лососевых рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.- Вып. 307.- С. 86-104.

Игумнова Л.В. 1975. Временные закономерности зародышевого развития белуги // Онтогенез.- Т. 6.- № 1.- С. 47-54.

Игумнова Л.В. 1985. Временные закономерности зародышевого развития стерляди // Онтогенез.- Т. 16.- № 1.- С. 67-75.

Итоги деятельности лососевых рыбоводных заводов на Дальнем Востоке в 2001-2002 гг. // Рыбное хозяйство.- 2002.- № 6.- С. 52-53.

Каев А.М., Чупахин В.М. 1986. Ранний морской период жизни и его роль в формировании численности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) острова Итуруп // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей.- Владивосток: Изд-во ТИНРО.- С. 63-71.

Каев А.М., Чупахин В.М. 2003. Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии.- Т. 43.- Вып. 6.- С. 801-811.

Каев А.М., Чупахин В.М., Федотова Н.А. 1993. Особенности питания и пищевые взаимоотношения молоди лососей в прибрежных водах острова Итуруп // Вопр. ихтиологии.- Т. 33.- Вып. 2.- С. 215-224.

Каева В.Е. 1983. Особенности роста эмбрионов и личинок горбуши в экспериментальных условиях // Марикультура на Дальнем Востоке.- Владивосток: Изд-во ТИНРО.- С. 89-95.

Каева В.Е., Тарасюк Е.В. 1981. О влиянии некоторых факторов на рост молоди горбуши в период подращивания в садках // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Региональная конференция молодых ученых и специалистов Дальнего Востока.- Владивосток.- С. 57-58.

Каева В.Е., Тарасюк Е.В. 1982. Некоторые особенности раннего онтогенеза молоди лососей в связи с воздействием антропогенных факторов // Экономические и социальные проблемы дальнейшего развития производительных сил Сахалинской области: Материалы II научно-практической конференции.- Южно-Сахалинск.- Вып. 2.- С. 222-224.

Каева В.Е., Тарасюк Е.В. 1986. Влияние плотности посадки личинок горбуши в питомнике на их развитие и рост // Рыбное хозяйство.- № 2.- С. 27-29.

Каева В.Е., Тарасюк Е.В. 1988а. Морфобиологические особенности заводской молоди горбуши, формирующиеся под воздействием условий развития // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам.- Тольятти.- С. 138-139.

Каева В.Е., Тарасюк Е.В. 1988б. Об изменчивости пластических признаков молоди горбуши // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам.- Тольятти.- С. 138-139.

Казаков Р.В. 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося.- М.: Карелия.- 140 с.

Казаков Р.В. 1989. Экологический подход к рыбоводному процессу при искусственном формировании популяций проходных лососевых рыб // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока.- Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР.- С. 112-124.

- Канидьев А.Н.** 1965. О разведении лососей в Сахалинской области // Тр. Мурманского морского биологического института.- Вып. 9.- С. 47-61.
- Канидьев А.Н.** 1966. Температурный режим при разведении кеты и горбуши // Рыбное хозяйство.- № 4.- С. 18-19.
- Канидьев А.Н.** 1967а. Факторы среды, определяющие величину смертности и возможности повышения жизнестойкости заводской молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в пресноводный период жизни // Дисс. на соис. уч. ст. канд. биол. наук.- М.- 241 с.
- Канидьев А.Н.** 1967б. Характеристика абиотических условий эмбрионального развития горбуши // Аннот. науч. работ по исследованию сырьевой базы рыбной промышленности Дальнего Востока в 1963-1964 гг.- Владивосток: Дальневост. книж. изд-во.- С. 71-72.
- Канидьев А.Н.** 1984. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб.- М.: Легкая и пищевая промышленность.- 216 с.
- Канидьев А.Н., Гамыгин Е.А.** 1979. О повышении эффективности искусственного разведения рыб // Итоги науки и техники: серия Зоология позвоночных.- Т. 10.- С. 108-151.
- Канидьев А.Н., Фроленко А.А.** 1965. Разведение кеты на заводах с низкими зимними температурами // Тр. Мурманского морского биологического института.- Вып. 9.- С. 62-66.
- Карпенко В.И.** 1981. Кормовая база и питание молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежных водах Каргинского залива Беренгова моря // Вопр. ихтиологии.- Т. 21.- Вып. 4.- С. 675-686.
- Карпенко В.И.** 1983. Влияние факторов среды на формирование качественных показателей молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* (Salmonidae) в прикамчатских водах Беренгова моря // Вопр. ихтиологии.- Т. 23.- Вып. 5.- С. 813-820.
- Карпенко В.И.** 1994. Методические аспекты оценки смертности камчатской горбуши в ранний морской период жизни // Изв. ТИНРО.- Т. 116.- С. 152-162.
- Карпенко В.И.** 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей.- М.: Изд-во ВНИРО.- 165 с.
- Кафанов А.Н., Суханов В.В.** 1983. Температурная зависимость продолжительности развития и жизни пойкилотермных животных: эколого-физиологическая интерпретация // Биология моря.- № 5.- С. 21- 27.
- Кляшторин Л.Б., Смирнов Б.И.** 1992. Тихоокеанские лососи: состояние запасов и воспроизводство // Обзорная информация: сер. Аквакультура.- М.: ВНИЭРХ.- Вып. 2.- 36 с.
- Кобаяси Т.** 1988. Воспроизводство запасов лососей в Японии // Рыбное хозяйство.- № 2.- С. 57-62.
- Коновалов С.М.** 1989. Научные основы рационального промысла тихоокеанских лососей и его принципиальная схема // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока.- Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР.- С. 85-93.
- Коряковцев Л.В.** 2001. Эффективность работы горбушовых рыбозаводных заводов Сахалина // Рыбное хозяйство.- № 6.- С. 36-37.
- Кожин Н.И.** 1971. Справочник рыбозавода.- М.: Пищевая промышленность.- 208 с.
- Крыжановский С.Г.** 1950. Теоретические основы эмбриологии // Успехи современной биологии.- Т. 30.- Вып. 3 (6).- С. 382-413.
- Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.А.** 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidae) // Тр. ин-та морфологии им. Северцева АН СССР.- Вып. 10.- С. 36-84.

Крыхтин М.Л. 1962. О речном периоде жизни симы // Изв. ТИНРО.- Т. 48.- С. 104-117.

Ланге О.Н., Дмитриева Е.Н., Смирнова Е.Н., Пеняз М. 1974. Методика исследования морфоэкологических особенностей рыб в зародышевый, личиночный и мальковый периоды // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. 1.- Вильнюс: «Минтис».- С. 35-48.

Ланге О.Н., Дмитриева Е.Н. 1981. Методика эколого-морфологических исследований развития молоди рыб // Исследование размножения и развития рыб.- М.: Наука.- С. 67-68.

Ландышевская А.Е. 1967. Качественный состав покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) рек Сахалина // Вопр. ихтиологии.- Т. 7.- Вып. 4.- С. 640-646.

Лебедева О.А., Мешков М.М. 1969. Изменение сроков закладки органов и продолжительность эмбриогенеза у радужной форели (*Salmo irideus* Gib) в зависимости от температуры // Изв. ГосНИОРХ.- Т. 68.- С. 136-155.

Леванидов В.Я. 1964. О зависимости между размерами мальков амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* *infrasp. autumnalis* Berg и их выживаемостью // Вопр. ихтиологии.- Т. 4.- Вып. 4.- С. 658-663.

Леман В.Н., Чебанова В.В. 2002. Возможности повышения эффективности искусственного разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экология заводской молоди в бассейне реки Большая (Западная Камчатка) // Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоемов. Тр. ВНИРО / Под ред. д-ра биол. наук Е.В. Микодиной.- М.: Изд-во ВНИРО.- Т. 141.- С. 215-228.

Лукина О.В. 1966. О физиологической адаптации тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) к условиям обитания на Крайнем Севере // Вопр. ихтиологии.- Т. 6.- Вып. 2.- С. 658-663.

Лукина О.В. 1973. Об интенсивности дыхания северо-охотской кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиологии.- Т. 13.- Вып. 3.- С. 658-663.

Марковцев В.Г. 1989. Основные пути повышения эффективности разведения лососей на Дальнем Востоке // Научно-технические проблемы марикультуры в стране.- Владивосток: Изд-во ТИНРО.- С. 14-16.

Маслова О.Н., Микодина Е.В. 2004. Искусственное воспроизводство и пастбищная марикультура как способ формирования устойчивой сырьевой базы в зонах прибрежного рыболовства // О приоритетных задачах рыбохозяйственной науки в развитии рыбной отрасли России до 2020 года: Материалы научно-практической конференции.- М.: Изд-во ВНИРО.- С. 119-121.

Медников Б.М. 1965. Влияние температуры на развитие пойкилотермных животных. 1. Показательные групповые уравнения развития // Журнал общей биологии.- Т. 26.- С. 190-200.

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

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. Отв. ред. Е. В. Боруцкий.- М.: Наука, 1974.- 251 с.

Механик Ф.Я. 1957. К вопросу о голодании рыб // Зоол. журнал.- Т. 36.- Вып. 12.- С. 1121-1131.

Никифоров Н.Д. 1956. Влияние температуры воды на ход эмбриогенеза у лососевых рыб // Научно-технический бюллетень ВНИОРХ.- № 3.- 4.- С. 68-70.

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов.- М.: Пищевая промышленность.- 447 с.

Новиков Г.Г. 2000. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе.- М.: МГУ.- 295 с.

Новиков Г.Г., Строганов А.Н. 1991. Экологические основы управления развитием и новая технология искусственного воспроизводства рыб // Рыбное хозяйство.- № 3.- С. 33-38.

Озернюк Н.Д. 1988. Принцип энергетического минимума в онтогенезе и устойчивость процессов развития // Журнал общей биологии.- Т. 49.- № 1.- С. 552-562.

Озернюк Н.Д. 2000. Биоэнергетика онтогенеза.- М.: Изд-во МГУ.- 257 с.

Павлов Д.А. 1989. Лососевые (Биология, развитие и воспроизводство).- М.: Изд-во МГУ.- 214 с.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб.- М.: Пищевая промышленность.- 375 с.

Проскуренко И.В., Марковцев В.Г. 1986. Основные принципы совершенствования процесса искусственного разведения дальневосточных лососей // Биология моря.- № 2.- С. 27-32.

Ихтиоцены и физические условия верхней эпипелагиали шельфа Юго-Восточного Сахалина в период ската молоди лососей / Радченко В.И., Кантаков Г.А., Шубин А.О., Стоминок Д.Ю., Фефилов Ю.В., Малахова Ю.А., Долгих М.Г. // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий: Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.- Ю.-Сах.: Изд-во СахНИРО, 2002.- Т. 4.- С. 70-92.

Рухлов Ф.Н. 1989. Разведение тихоокеанских лососей: проблемы и резервы // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока.- Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР.- С. 85-93.

Рухлов Ф.Н., Любаева О.С. 1977. Опыт мечения молоди осенней кеты и горбуши // Рыбное хозяйство.- № 12.- С. 23-25.

Рухлов Ф.Н., Любаева О.С. 1980. Результаты мечения молоди горбуши на сахалинских рыбоводных заводах в 1976 г. // Материалы первого Международного совещания по биологии тихоокеанских лососей (Канада, СССР, США, Япония, 1978 г.).- М.- С. 87-97.

Рухлов Ф.Н., Шубин А.О. 1986. О промысловом возврате горбуши заводского происхождения // Марикультура на Дальнем Востоке.- Владивосток: Изд-во ТИНРО.- С. 3-12.

Рыжков Л.П. 1976. Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб // Петрозаводск: Карелия.- 288 с.

Смирнов А.И. 1963. Инструкция по искусственному разведению лососей.- М.: Изд-во Рыбное хозяйство.- 60 с.

Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей.- М.: Изд-во МГУ.- 334 с.

Смирнов А.И., Камышная М.С. 1965. Биология молоди горбуши в связи с некоторыми вопросами ее разведения и акклиматизации // Зоол. журнал.- Т. 44.- Вып. 12.- С. 1813-1814.

Соин С.Г. 1954. Закономерности развития летней кеты, горбуши и симы // Тр. совещания по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока.- Вып. 4.- С. 144-155.

Таманская Г.Г. 1980. О системном подходе к управлению работой рыбоводных предприятий // Лососевидные рыбы.- Л.: Наука.- С. 283-289.

Таранец А.Я. 1939. Исследования нерестилищ кеты и горбуши в р. Иске // Рыбное хозяйство.- № 12.- С. 1-4.

Тарасюк Е.В. 1988. Скорость развития горбуши на ранних этапах онтогенеза // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам.- Тольятти.- С. 327-328.

Тарасюк Е.В. 1994а. Биологическое обоснование регулирования продолжительности эмбрионально-личиночного развития горбуши на рыбоводных заводах острова Сахалин // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Материалы Пятого Всероссийского совещания.– СПб.: Изд-во ГосНИОРХ.– С. 186–188.

Тарасюк Е.В. 1994б. Оптимизация сроков выпуска горбуши с рыбоводных заводов юго-восточного побережья острова Сахалин // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы Пятого Всерос. совещ.– СПб.: ГосНИОРХ.– С. 185–186.

Тарасюк Е.В. 2000. Результаты изучения роста и выживаемости молоди горбуши в соленой воде // Вопросы рыболовства.– Т. 1.– Ч. II.– № 2–3.– С. 133–135.

Тарасюк Е.В. 2001а. Количественное описание скорости развития и роста молоди горбуши с использованием биологического возраста // Вопросы рыболовства. Прил. 1. Материалы Всероссийской конференции «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане».– М.– С. 256–259.

Тарасюк Е.В. 2001б. Результаты исследований по совершенствованию биотехники искусственного разведения горбуши // Прибрежное рыболовство – XXI век. Международная научно-практическая конференция. Южно-Сахалинск. 19–21 сентября 2001 г.: Тезисы докладов.– Ю-Сах.: Сах. книж. изд-во.– С. 114–115.

Тарасюк Е.В. 2003. Влияние возраста начала кормления и температуры на рост молоди горбуши // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. Тр. Сахалинского научно-исслед. инс-та рыбного хозяйства и океанографии.– Ю-Сах.: Изд-во СахНИРО.– Т. 5.– С. 85–98.

Тарасюк Е.В., Кушнарева А.А. 1997. Факторы среды и рост молоди горбуши при ее подращивании в условиях сахалинских рыбоводных заводов // Биоманиторинг и рациональное использование гидробионтов. Конференция молодых ученых. Владивосток. 27–29 мая 1997г.: Тезисы докладов. Владивосток.– С. 46–48.

Тарасюк Е.В., Хоревин Л.Д., Руднев В.А., Тарасюк С.Н. 2004. Влияние оптимизации сроков выпуска молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с рыбоводных заводов Юго-Восточного Сахалина на величину возврата // Вопр. ихтиологии.– Т. 44.– №. 5.– С. 683–691.

Тарасюк С.Н., Тарасюк Е.В. 1989. Применимость метода безразмерных характеристик и уравнения Таути для прогнозирования длительности стадий эмбриогенеза рыб // Ранний онтогенез объектов марикультуры.– М.: Изд-во ВНИРО.– С. 102–113.

Федоров К.Е., Богданова Л.С. 1978. Рост и развитие личинок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в условиях разных температур и режимов кормления // Вопр. ихтиологии.– Т. 18.– Вып. 4.– С. 650–659.

Фроленко Г.И. 1959. Эмбриональное развитие осенней кеты и горбуши в заводских условиях // Изв. ТИНРО.– Т. 47.– С. 104–117.

Фроленко Л.А. 1960. Выращивание молоди кеты и горбуши на искусственных кормах и олигохетах // Сб. работ по биологии, технике рыболовства и технологии.– Ю-Сах.: Изд-во СахТИНРО.– Вып. 1.– С. 27–32.

Фроленко Л.А. 1964. Выращивание молоди кеты и горбуши на сахалинских рыбоводных заводах с применением искусственных кормов // Лососевое хозяйство Дальнего Востока.– М.: Наука.– С. 184–185.

Фроленко Л.А. 1965. Определение оптимальных сроков выпуска молоди кеты и горбуши с сахалинских рыбоводных заводов в связи с развитием кормовой базы в реках и в море // Аннотация научных работ по исследованию сырьевой базы рыбной промышленности Дальнего Востока в 1959–1962 гг.– Владивосток: Дальневост. книж. изд-во.– С. 51–52.

Хирд У. 1990. Важность начального морского периода жизни в общей выживаемости горбуши и кеты в морских условиях // Международный симпозиум по тихоокеанским лососям. Владивосток: Тезисы докладов. Владивосток. С. 61–65.

Хоар У., Рендолл Д., Бретт Дж. 1983. Рост и биоэнергетика рыб.– М.: Изд-во Лёгкая и пищевая промышленность.– 407 с.

Чупахин В.М., Каев А.М. 1980. Распределение и некоторые черты биологии молоди горбуши и кеты в прибрежье острова Итуруп // Изв. ТИНРО.– Т. 104.– С. 116–121.

Чупахин В.М., Каев А.М. 1982. К вопросу о формировании численности поколений горбуши и кеты в прибрежье острова Итуруп // Всесоюзная конференция по теории формирования численности и рациональному использованию стад промысловых рыб: Тезисы докладов.– М.– С. 331–332.

Шатуновский М.И. 1980. Эколого-физиологические исследования рыб в онтогенезе // Экология размножения и развития рыб.– М.: Наука.– С. 29–47.

Шершнев А.П. 1973. Рост молоди кеты и горбуши в ранний морской период жизни // Изв. ТИНРО.– Т. 91.– С. 37–48.

Шершнев А. П., Руднев В. А., Белобржеский В.А. 1987. Некоторые вопросы динамики численности горбуши северо-восточного Сахалина // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны водных, земельных и биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов. III научно-практическая конференция. Южно-Сахалинск. 27–28 марта 1987 г.: Тезисы докладов.– Южно-Сахалинск.– С. 91–93.

Шубин А.О. 1994. Особенности раннего морского периода жизни горбуши и кеты различных районов воспроизводства и его роль в становлении численности поколений на юго-востоке Сахалина // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Материалы V совещания ГосНИОРХ. С-Пб.– С. 225–228.

Яндовская Н.И. 1964. К вопросу о регулировании эмбрионального развития атлантического лосося // Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных запасов Белого моря. – Петрозаводск.– С. 29–30.

Яндовская Н.И. 1976. К разработке методики разведения атлантического лосося (*Salmo salar* L.) при регулировании температуры воды // Изв. ГосНИОРХ.– Т. 112.– С. 40–82.

Afifi A.A., Azen S.P. 1979. Statistical Analysis.– New-York–San-Francisco–London.– Academic Press.– 486 p.

Alderdice D.F. & Velsen F.P. 1978. Relation between temperature and incubation time for eggs of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // J. Fish. Res. Bd. Can., 35.– P. 69–75.

Belehradek J. 1935. Temperature and living matter. B.: Borntraeger, 227 p. (Protop. Monographien.: 8).

Berril N.J. 1935. Cell division and differentiation in asexual and sexual development // J. Morphol., 57, 2.– P. 353–427.

Blaum E. 1964. Experimentelle Untersuchungen zur ersten Nahrungsaufnahme und Biologie an Jungfischen von Blaufelchen (*Coregonus wartmanni* Bloch), Weibfelchen (*C. fera* Jurine) und Hechten (*Esox lucius* L.) // Archiv f. Hydrobiol. Suppl., 28.– P. 183–244.

Bragina I.Y. 1999. Geographical and Biological Characteristics of the Net Zooplankton in the South-Eastern Part Sea of Okhotsk during 1987–1996 // PICES Scientific Report Sidney, B.C., Canada: Inst. of Ocean Sci., 12.– P. 187–199.

Brooke L.T. 1975. Effect of different constant incubation temperatures on egg survival and embryonic development in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) // Trans. Am. Fish. Soc., 104.– P. 555–559.

- Colby P.J., Brooke L.T.** 1973. Effects of temperature on embryonic development of lake herring (*Coregonus artedii*) // J. Fish. Res. Bd., Canada, 30.- P. 799-810.
- Crisp D.T.** 1981. A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of five species of salmonid fishes // Freshwater Biology., 11.- P. 361-368.
- Crozier W.** 1926. On the curves of growth especially in relation to temperature // J.Gen. Physiol., 10.- P. 53-56.
- Elliott J.M.** 1984. Numerical changes and population regulation in young migratory trout, *Salma trutta* in Lake District stream, 1966-1983 // J. Anim. Ecol., 53.- P. 327-350.
- Elliott J.M., Humpesch U. and Harley M.A.** 1987. A comparative study of eight mathematical models for the relationship between temperature and hatching time of eggs of freshwater fish // Archiv f. Hydrobiologie. Stuttgart. 2, 109.- P. 257-277.
- Emboly G.C.** 1934. Relation of temperature to the incubation periods of eggs of four species of trout // Trans. Am. Fish. Soc., 64.- P. 281-292.
- Gorodilov Yu.** 1992. Rhythmic processes in lower vertebrate embryogenesis and their role for developmental control // Zool. Sci., 9.- P. 1101-1111.
- Gorodilov Yu.** 1995. The relation between the temperature and the duration of embryogenesis in vertebrates may be described by a logarithmic parabola of the second order // Anim. Biol., 4.- P. 145-151.
- Gorodilov Yu.** 1996. Description of the early ontogeny of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, with a novel system of interval (stage) identification // Environ. Biol., 47.- P. 109-127.
- Guma'a, S.A.** 1978. The effects of temperature on the mortality of eggs of perch, *Perca fluviatilis* // Freshwat. Biol., 8.- P. 221-227.
- Hayes F.R.** 1949. The growth, general chemistry and temperature relations of salmonid eggs // Quart. Rev. Biol., 24. 4.- P.2 81-308.
- Hayes F.R., Pelluet D., Gorham E.** 1953. Some effects of temperature on the embryonic development of the salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Zool., 31.- P. 42-51.
- Heard W.R.** 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific salmon life histories.- Vancouver: UBC Press.- P. 119-230.
- Heard W.R.** 1998. Do hatchery salmon affect the North Pacific ecosystem? // Bull. NPAFC., 1.- P. 405-411.
- Herzic A., Winkler H.** 1985. Der Finflub Temperatur auf die embryonale Entwicklung der Cypriniden // Ost. Fisch., 38.- P. 182-196.
- Higurashi T., Tauti M.** 1925. On the relation between temperature and the development of fish-eggs // J. Imper. Fish. Inst., 21.- P. 1-16.
- Humpesch U.H.** 1985. Inter and intra-specific variation in hatching success and embryonic development of five species of salmonids and *Thymallus thymallus* // Arch. Hydrobiolog.- Stuttgart., 104.- P. 129-144.
- Janisch E.** Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie // Berlin (цит. по Elliott et al., 1987).
- Jungwirth M., Winkler H.** 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*) // Aquaculture., 38.- P. 315-327.
- Kaeriyama M.** 1989. Aspects of salmon ranching in Japan // Physiol. Ecol. Japan. Spec.- Tokyo, 1.- P. 625-638.
- Kaeriyama M.** 1996. Population dynamics and stock management of hatchery-reared salmon in Japan // Bull. Natl. Res. Aquacult. Suppl., 2.- P. 11-15.
- Kamler E., Kato T.** 1983. Efficiency of yolk utilization by *Salmo gairdneri* in relation to incubation temperature and eggs size // Polskie Archwm Hydrobiol., 30.- P. 271-306.

- Kawajiri M.** 1927a. On the optimum temperature of water for hatching the eggs of rainbow trout (*Salmo irideus* Gibbons) // J. imp. Fish. Inst., 23.- P. 59-65.
- Kawajiri M.** 1927b. The influence of variation of temperature of water on the development of fish eggs // J. imp. Fish. Inst., 23.- P. 65-73.
- Kwain W.H.** 1975. Embryonic development, early growth and meristic variation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature // J. Fish. Res. Bd. Can., 32.- P. 397-402.
- Leiner M.** 1932. Die Entwicklungsdauer der Eier des dreistacheligen Stichlings in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur // Z. vergl. Physiol., 16.- P. 590-605.
- Lillelund K.** 1983. Investigations into the hatching of pike (*Esox lucius* L.) eggs in relation to temperature and light // Arch. Fisch. Wiss., 17.- P. 95-113.
- Lindroth A.** 1946. Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht. Lindroth A. // Mitt. Anst. Binnenfisch.- Drottingholm., 24.- P. 1-173.
- Luczynski M., Kirklewska A.** 1984. Dependence of *Coregonus albula* embryogenesis rate on the incubation temperature // Aquaculture, 42.- P. 43-55.
- Sweeting R.M. and R.J. Beamish.** 2002. Results of the July survey in the Strait of Georgia, British Columbia, indicate that 2002 may be year of reduced productivity for juvenile Pacific salmon. (NPAFC Doc. 635)/ Fisheries and Oceans Canada, Science Branch-Pacific Region. Pacific Biological Station, Nanaimo, B.C., Canada.- V 9T.- N 7. 17 p.
- Yamamoto T.** 1933. Influence of temperature on the embryonic development of the carp // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 2.- P. 4.
- Tarasyuk E. V., Rudnev V.A., Khorevin L.D., Tarasyuk S.N.** 2003. Growth inefficiency of the artificial pink salmon culturing under providing fish with a supplementary feeding and optimization of terms for their release from southeastern Sakhalin hatcheries // «Document # 669 submitted to the Annual Meeting of the NPAFC.- 13 p.
- Vernon E.H.** 1958. An examination of factors affecting the abundance of pink salmon in the Fraser River // Int. Pac. Salmon Fish. Comm., Hrog. Rept. 5.- 102 p.
- Vernon E.H.** 1962. Pink salmon population of Fraser River System // Symposium of pink salmon.- Inst. Fish. Univ. Dr. Columb., Vancouver.- P. 56-64.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Условия, заданные в экспериментальных партиях на различных периодах раннего онтогенеза горбуши (Сокол/Охотский - перевозки)

№ п/п	Завод	Дата оплодотворения	Эмбриональный период				Личиночный и мальковый периоды				
			Средняя температура до вылупления	Субстрат	Плотность посадки (тыс. шт./м ²)	Средняя температура тура после вылупления	Освещенность	Плотность, тыс. шт./м ³	Рацион, % от массы тела	Дата начала кормления	Средняя температура при кормлении
1	Лесной	31.08.1985	8,09	Гравий	30	0,45	Освещенная	150,0	Нет	Нет	0,0
2	Лесной	10.09.1985	5,12	То же	30	0,92	То же	150,0	То же	То же	0,0
3	Лесной	18.09.1985	3,66	->-	30	1,39	->-	150,0	->-	->-	0,0
4	Сокол	02.09.1986	8,8	->-	30	1,68	->-	150,0	->-	->-	0,0
5	Сокол	02.09.1986	8,8	Трубка	30	1,68	->-	150,0	->-	->-	0,0
6	Сокол/ Охотский	02.09.1986	8,8	Гравий	30	1,68	->-	28,6	3,0	09.04.1987	5,54
7	Сокол	11.09.1986	7,55	трубка	30	1,38	->-	150,0	Нет	Нет	0,0
8	Сокол	17.09.1986	6,34	То же	30	1,4	->-	150,0	То же	То же	0,0
9	Лесное	18.09.1986	3,29	->-	30	1,47	->-	150,0	->-	->-	0,0
10	Лесной/Охотский	18.09.1986	3,29	->-	30	1,47	->-	28,6	->-	->-	0,0
11	Березняковский	02.09.1988	9,91	->-	30	1,05	->-	50,0	->-	->-	0,0
12	Березняковский	02.09.1988	9,91	->-	30	1,05	->-	50,0	->-	->-	0,0
13	Березняковский	16.09.1988	7,4	->-	30	0,95	->-	50,0	->-	->-	0,0
14	Лесной	04.09.1989	8,54	->-	30	0,79	->-	10,0	4,8	26.04.1990	9,72
15	Лесной	04.09.1989	8,54	->-	30	0,79	->-	10,0	5,3	26.05.1990	12,98
16	Лесной	18.09.1989	5,11	->-	30	1,32	->-	10,0	4,3	26.04.1990	10,65
17	Лесной	18.09.1989	5,11	->-	30	1,32	->-	10,0	4,2	26.05.1990	11,55
18	Лесной	04.09.1989	8,54	->-	30	0,79	->-	10,0	3,0	26.04.1990	6,05
19	Лесной	04.09.1989	8,54	->-	30	0,79	->-	10,0	3,0	26.05.1990	12,75
20	Лесной	18.09.1989	5,11	->-	15	1,32	->-	10,0	3,0	26.04.1990	10,38
21	Лесной	18.09.1989	5,11	->-	15	1,32	->-	10,0	3,0	26.05.1990	11,56
22	Лесной	04.09.1989	8,54	Гравий	15	0,79	->-	10,0	3,0	24.04.1992	9,19
23	Лесной	04.09.1989	8,54	Трубка	15	0,79	->-	50,0	3,0	24.04.1991	5,54

№ п/п	Завод	Дата оплодотворения	Эмбриональный период				Личиночный и мальковый периоды					
			Средняя температура тура до вылупления	Субстрат	Плотность посадки (тыс. шт./м ²)	Средняя температура тура после вылупления	Освещенность	Плотность, тыс. шт./м ³	Рацион, % от массы тела	Дата начала кормления	Средняя температура тура при кормлении	Соленость, ‰
24	Лесной	04.09.1989	8,54	Трубка	15	0,79	Затемненная	50,0	3,0	24.04.1991	5,54	0,0
25	Лесной	04.09.1989	8,54	Гравий	15	0,79	—»—	50,0	3,0	24.04.1991	5,54	0,0
26	Лесной	21.09.1990	5,93	Трубка	7,5	1,13	Освещенная	16,7	3,0	24.04.1991	7,86	0,0
27	Лесной	05.09.1991	8,64	То же	5	0,73	То же	10,0	3,0	08.05.1992	6,66	0,0
28	Лесной	09.09.1991	7,81	—»—	20	0,69	—»—	40,0	3,0	08.05.1992	6,80	0,0
29	Лесной	09.09.1991	7,81	—»—	25	0,69	—»—	50,0	3,0	08.05.1992	6,80	0,0
30	Лесной	09.09.1991	7,81	—»—	15	0,69	—»—	60,0	3,0	08.05.1992	6,80	0,0
31	Лесной	03.09.1990	9,23	—»—	15	1,06	—»—	50,0	3,0	24.04.1991	6,22	0,0
32	Лесной	03.09.1990	9,23	—»—	20	1,06	—»—	67,0	3,0	24.04.1991	6,22	0,0
33	Лесной	03.09.1990	9,23	—»—	25	1,06	—»—	83,3	3,0	24.04.1991	6,22	0,0
34	Лесной	08.09.1990	8,61	—»—	15	0,94	—»—	50,0	3,0	24.04.1991	6,22	0,0
35	Лесной	08.09.1990	8,61	—»—	20	0,94	—»—	67,0	3,0	24.04.1991	6,22	0,0
36	Лесной	19.09.1990	6,43	—»—	20	1,04	—»—	67,0	3,0	24.04.1991	8,56	0,0
37	Лесной	14.09.1992	4,5	—»—	40	0,87	—»—	40,0	3,0	14.05.1993	8,19	0,0
38	Лесной	14.09.1992	4,5	—»—	40	0,87	—»—	40,0	4,5	14.05.1993	8,19	0,0
39	Лесной	14.09.1992	4,5	—»—	40	0,87	—»—	40,0	6,0	14.05.1993	8,19	0,0
40	Сокол/Залом	17.09.1993	6,2	—»—	20	1,68	—»—	40,0	3,0	07.05.1994	5,94	0,0
41	Сокол/Залом	17.09.1993	6,2	—»—	20	1,68	—»—	40,0	1,5	07.05.1994	5,94	0,0
42	Сокол/Залом	10.09.1994	7,4	—»—	20	1,21	—»—	40,0	2,8	25.04.1995	5,50	0,0
43	Сокол/Залом	10.09.1994	7,4	—»—	20	1,21	—»—	40,0	1,4	25.04.1995	5,50	0,0

Количество биологических анализов молоди горбуши, выполненных в экспериментальных партиях на различных периодах развития

№ п/п	Завод	Дата оплодотворения	Эмбриональный период до вылуцения			Эмбриональный период после вылуцения			Личиночный и мальковый периоды		
			Дата завершения этапа	Количество проб	Количество экз.	Дата завершения этапа	Количество проб	Количество экз.	Дата завершения эксперимента	Количество проб	Количество экз.
1	Лесной	31.08.1985	12.11.1985	18	270	27.04.1986	17	425	12.05.1986	2	100
2	Лесной	10.09.1985	13.12.1985	47	705	13.05.1986	14	350	30.05.1986	1	50
3	Лесной	18.09.1985	07.01.1986	48	720	24.05.1986	13	325	30.05.1986	1	50
4	Сокол	02.09.1986	07.11.1986	6	90	20.03.1987	11	275	23.05.1987	7	350
5	Сокол	02.09.1986	07.11.1986	-	-	20.03.1987	11	275	23.05.1987	8	400
6	Сокол/ Охотский	02.09.1986	07.11.1986	-	-	20.03.1987	11	275	10.05.1987	7	350
7	Сокол	11.09.1986	23.11.1986	-	-	14.04.1987	13	325	06.06.1987	5	250
8	Сокол	17.09.1986	08.12.1986	-	-	28.04.1987	13	325	11.06.1987	5	250
9	Лесное	18.09.1986	17.01.1987	-	-	31.05.1987	2	50	11.06.1987	2	100
10	Лесной/Охотский	18.09.1986	17.01.1987	-	-	01.06.1987	3	75	12.06.1987	2	100
11	Березняковский	02.09.1988	04.11.1988	1	15	31.03.1989	12	300	27.05.1989	5	250
12	Березняковский	02.09.1988	04.11.1988	-	-	31.03.1989	12	300	22.05.1989	6	300
13	Березняковский	16.09.1988	30.11.1988	-	-	01.05.1989	7	175	31.05.1989	3	150
14	Лесной	04.09.1989	14.11.1989	-	-	18.04.1990	-	-	26.05.1990	7	350
15	Лесной	04.09.1989	14.11.1989	-	-	18.04.1990	-	-	26.05.1990	5	250
16	Лесной	18.09.1989	23.12.1989	-	-	11.05.1990	2	100	09.06.1990	5	250
17	Лесной	18.09.1989	23.12.1989	-	-	11.05.1990	1	50	09.06.1990	4	200
18	Лесной	04.09.1989	14.11.1989	-	-	18.04.1990	-	-	26.05.1990	6	300
19	Лесной	04.09.1989	14.11.1989	-	-	18.04.1990	-	-	26.05.1990	4	200
20	Лесной	18.09.1989	23.12.1989	-	-	11.05.1990	2	100	09.06.1990	4	200
21	Лесной	18.09.1989	23.12.1989	-	-	11.05.1990	2	100	09.06.1990	4	200
22	Лесной	04.09.1989	14.11.1989	3	45	18.04.1990	13	325	26.05.1990	6	300
23	Лесной	04.09.1989	14.11.1989	-	-	18.04.1990	9	225	26.05.1990	5	250
24	Лесной	04.09.1989	14.11.1989	-	-	18.04.1990	9	225	26.05.1990	5	250

№ п/п	Завод	Дата оплодотворения	Эмбриональный период до вылупления				Эмбриональный период после вылупления				Личиночный и мальковый периоды		
			Дата завершения этапа	Количество проб	Количество экз.	Количество экз.	Дата завершения этапа	Количество проб	Количество экз.	Дата завершения эксперимента	Количество проб	Количество экз.	
25	Лесной	04.09.1989	14.11.1989	-	-	18.04.1990	12	300	26.05.1990	4	200		
26	Лесной	21.09.1990	17.12.1990	-	-	09.05.1991	5	125	25.05.1991	2	100		
27	Лесной	05.09.1991	12.11.1991	-	-	19.04.1992	-	-	01.06.1992	4	200		
28	Лесной	09.09.1991	21.11.1991	-	-	29.04.1992	-	-	03.06.1992	4	200		
29	Лесной	09.09.1991	21.11.1991	-	-	29.04.1992	-	-	03.06.1992	4	200		
30	Лесной	09.09.1991	21.11.1991	-	-	29.04.1992	-	-	03.06.1992	4	200		
31	Лесной	03.09.1990	07.11.1990	-	-	05.04.1991	-	-	21.05.1991	4	200		
32	Лесной	03.09.1990	07.11.1990	-	-	05.04.1991	-	-	21.05.1991	4	200		
33	Лесной	03.09.1990	07.11.1990	-	-	05.04.1991	-	-	21.05.1991	4	200		
34	Лесной	08.09.1990	15.11.1990	-	-	17.04.1991	-	-	25.05.1991	4	200		
35	Лесной	08.09.1990	15.11.1990	-	-	17.04.1991	-	-	25.05.1991	3	150		
36	Лесной	19.09.1990	11.12.1990	-	-	07.05.1991	2	100	25.05.1991	2	100		
37	Лесной	14.09.1992	25.12.1992	-	-	26.05.1993	2	100	15.06.1993	2	100		
38	Лесной	14.09.1992	25.12.1992	-	-	26.05.1993	2	100	15.06.1993	2	100		
39	Лесной	14.09.1992	25.12.1992	-	-	26.05.1993	2	100	15.06.1993	2	100		
40	Сокол/Залом	17.09.1993	19.01.1994	-	-	29.05.1994	5	250	12.06.1994	3	150		
41	Сокол/Залом	17.09.1993	19.01.1994	-	-	29.05.1994	5	250	12.06.1994	3	150		
42	Сокол/Залом	10.09.1994	-	-	-	04.05.1995	2	100	25.05.1995	5	250		
43	Сокол/Залом	10.09.1994	-	-	-	04.05.1995	2	100	25.05.1995	5	250		
	<i>Всего</i>		43 партии	123	1845		216	6125		174	8700		

Численная модель динамики биологических показателей эмбрионов и личинок горбуши в условиях термического режима Лесного ЛРЗ

Исходные данные и результаты моделирования:

дата закладки на инкубацию	1 сентября
дата выпуска молоди	10 июня
средняя температура в ходе инкубации, °С	8,37
средняя температура в ходе выдерживания, °С	0,97
предлагаемый режим кормления с возраста, сут. б.в.	442
средняя температура в период подращивания, °С	7,88
дата начала кормления	14 мая
продолжительность кормления, сут.	28

Дата	Средне-суточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
1 сен	13,7	-	-	-	-	-	Закладка на инкубацию
2 сен	13,7	3,8	3,8	-	-	-	
3 сен	13,5	3,8	7,6	0,3	-	-	
4 сен	13,6	3,8	11,5	0,6	-	-	
5 сен	12,7	3,8	15,3	0,9	-	-	
6 сен	12,5	3,8	19,1	1,3	-	-	
7 сен	12,5	3,8	22,9	1,6	-	-	
8 сен	12,5	3,8	26,7	2,0	-	-	
9 сен	12,3	3,8	30,5	2,3	-	-	
10 сен	12,5	3,8	34,3	2,6	-	-	
11 сен	12,2	3,8	38,1	3,0	-	-	
12 сен	12,0	3,8	41,9	3,3	-	-	
13 сен	11,8	3,8	45,7	3,6	-	-	
14 сен	11,7	3,8	49,4	4,0	-	-	
15 сен	11,6	3,7	53,2	4,3	-	-	
16 сен	11,3	3,7	56,9	4,6	-	-	
17 сен	11,3	3,7	60,6	4,9	-	-	
18 сен	11,3	3,7	64,3	5,3	-	-	
19 сен	11,1	3,7	68,0	5,6	-	-	
20 сен	10,9	3,7	71,7	5,9	-	-	
21 сен	11,1	3,7	75,4	6,2	-	-	
22 сен	11,0	3,7	79,0	6,6	-	-	

Дата	Средне-суточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
22 сен	11,0	3,7	79,0	6,6	-	-	Пигментация глаз
23 сен	10,8	3,7	82,7	6,9	-	-	
24 сен	10,8	3,6	86,3	7,2	-	-	
25 сен	10,5	3,6	90,0	7,5	-	-	
26 сен	10,4	3,6	93,6	7,8	-	-	
27 сен	10,0	3,6	97,1	8,2	-	-	
28 сен	9,6	3,5	100,6	8,5	-	-	
29 сен	9,7	3,5	104,1	8,8	-	-	
30 сен	9,9	3,5	107,6	9,1	-	-	
1 окт	9,6	3,5	111,0	9,4	-	-	
2 окт	9,2	3,4	114,5	9,7	-	-	
3 окт	8,7	3,3	117,8	10,0	-	-	
4 окт	8,3	3,2	121,0	10,3	-	-	
5 окт	8,8	3,2	124,2	10,6	-	-	
6 окт	8,6	3,3	127,5	10,8	-	-	
7 окт	8,1	3,2	130,7	11,1	-	-	
8 окт	8,1	3,1	133,8	11,4	-	-	
9 окт	8,0	3,1	136,9	11,7	-	-	
10 окт	8,4	3,1	140,0	11,9	-	-	
11 окт	8,4	3,2	143,2	12,2	-	-	
12 окт	7,5	3,1	146,3	12,5	-	-	
13 окт	7,5	3,0	149,3	12,8	-	-	
14 окт	7,8	3,0	152,3	13,0	-	-	
15 окт	7,4	3,0	155,3	13,3	-	-	
16 окт	7,6	3,0	158,2	13,6	-	-	
17 окт	7,2	2,9	161,2	13,8	-	-	
18 окт	6,9	2,8	164,0	14,1	-	-	
19 окт	6,2	2,7	166,7	14,3	-	-	
20 окт	6,4	2,6	169,4	14,5	-	-	
21 окт	6,2	2,6	172,0	14,8	-	-	
22 окт	5,6	2,5	174,6	15,0	-	-	
23 окт	5,5	2,4	177,0	15,2	-	-	
24 окт	5,3	2,4	179,4	15,4	-	-	
25 окт	5,3	2,4	181,7	15,6	-	-	
26 окт	4,9	2,3	184,0	15,8	-	-	
27 окт	5,1	2,3	186,3	16,0	-	-	
28 окт	4,8	2,3	188,6	16,2	-	-	

Дата	Средне-суточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
29 окт	4,9	2,2	190,8	16,4	-	-	
30 окт	4,7	2,2	193,0	16,6	-	-	
31 окт	4,6	2,2	195,2	16,8	-	-	
1 ноя	4,2	2,1	197,3	17,0	-	-	
2 ноя	3,6	2,0	199,2	17,2	-	-	
3 ноя	3,8	1,9	201,1	17,3	-	-	
4 ноя	4,0	2,0	203,1	17,5	-	-	
5 ноя	4,0	2,0	205,1	17,7	-	-	
6 ноя	3,7	1,9	207,0	17,9	-	-	
7 ноя	3,5	1,9	208,9	18,0	-	-	
8 ноя	3,3	1,8	210,7	18,2	-	-	
9 ноя	2,7	1,7	212,4	18,3	-	-	
10 ноя	2,8	1,6	214,1	18,5	-	-	
11 ноя	2,8	1,7	215,7	20,9	134,7	93,6	Массовое вылупление
12 ноя	2,8	1,7	217,4	21,0	135,7	92,8	
13 ноя	2,5	1,6	219,0	21,1	136,6	92,1	
14 ноя	2,2	1,5	220,6	21,2	137,5	91,4	
15 ноя	1,9	1,5	222,0	21,3	138,3	90,8	
16 ноя	1,8	1,4	223,4	21,4	139,2	90,1	
17 ноя	1,7	1,4	224,8	21,5	140,0	89,5	
18 ноя	1,6	1,4	226,2	21,6	140,7	88,9	
19 ноя	1,5	1,3	227,5	21,7	141,5	88,3	
20 ноя	1,8	1,4	228,9	21,8	142,3	87,7	
21 ноя	1,7	1,4	230,3	21,9	143,1	87,1	
22 ноя	1,4	1,3	231,6	21,9	143,9	86,5	
23 ноя	1,3	1,3	232,9	22,0	144,6	85,9	
24 ноя	0,9	1,2	234,2	22,1	145,4	85,4	
25 ноя	1,0	1,2	235,4	22,2	146,1	84,8	
26 ноя	0,7	1,2	236,6	22,2	146,7	84,3	
27 ноя	0,7	1,2	237,7	22,3	147,4	83,8	
28 ноя	0,8	1,2	238,9	22,4	148,1	83,3	
29 ноя	0,9	1,2	240,1	22,5	148,8	82,8	
30 ноя	1,1	1,2	241,3	22,5	149,5	82,2	
1 дек	0,8	1,2	242,5	22,6	150,2	81,7	
2 дек	0,8	1,2	243,6	22,7	150,8	81,2	
3 дек	0,7	1,1	244,8	22,8	151,5	80,6	
4 дек	0,6	1,1	245,9	22,8	152,2	80,1	

Дата	Средне-суточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
5 дек	0,4	1,1	247,0	22,9	152,8	79,7	
6 дек	0,3	1,1	248,1	23,0	153,4	79,2	
7 дек	0,4	1,1	249,2	23,0	154,0	78,7	
8 дек	0,4	1,1	250,3	23,1	154,7	78,2	
9 дек	0,3	1,1	251,3	23,2	155,3	77,7	
10 дек	0,3	1,1	252,4	23,2	155,9	77,3	
11 дек	0,3	1,1	253,4	23,3	156,5	76,8	
12 дек	0,3	1,1	254,5	23,4	157,1	76,3	
13 дек	0,3	1,1	255,6	23,4	157,7	75,9	
14 дек	0,3	1,1	256,6	23,5	158,3	75,4	
15 дек	0,3	1,1	257,7	23,6	158,9	74,9	
16 дек	0,3	1,1	258,7	23,6	159,6	74,5	
17 дек	0,3	1,1	259,8	23,7	160,2	74,0	
18 дек	0,2	1,1	260,8	23,8	160,8	73,5	
19 дек	0,2	1,0	261,9	23,8	161,4	73,1	
20 дек	0,2	1,0	262,9	23,9	162,0	72,6	
21 дек	0,3	1,1	264,0	24,0	162,6	72,1	
22 дек	0,2	1,0	265,0	24,0	163,2	71,7	
23 дек	0,2	1,0	266,1	24,1	163,8	71,2	
24 дек	0,2	1,0	267,1	24,2	164,4	70,7	
25 дек	0,2	1,0	268,2	24,2	165,0	70,3	
26 дек	0,3	1,0	269,2	24,3	165,6	69,8	
27 дек	0,2	1,0	270,2	24,4	166,2	69,3	
28 дек	0,2	1,0	271,3	24,4	166,8	68,9	
29 дек	0,2	1,0	272,3	24,5	167,4	68,4	
30 дек	0,2	1,0	273,4	24,6	168,0	67,9	
31 дек	0,2	1,0	274,4	24,6	168,6	67,5	
1 янв	0,2	1,0	275,4	24,7	169,2	67,0	
2 янв	0,2	1,0	276,5	24,8	169,8	66,6	
3 янв	0,2	1,0	277,5	24,8	170,4	66,1	
4 янв	0,2	1,0	278,6	24,9	171,0	65,6	
5 янв	0,2	1,0	279,6	25,0	171,6	65,2	
6 янв	0,2	1,0	280,6	25,0	172,2	64,7	
7 янв	0,2	1,0	281,7	25,1	172,8	64,3	
8 янв	0,2	1,0	282,7	25,2	173,4	63,8	
9 янв	0,2	1,0	283,7	25,2	174,0	63,3	
10 янв	0,2	1,0	284,8	25,3	174,6	62,9	
11 янв	0,2	1,0	285,8	25,4	175,2	62,4	
12 янв	0,2	1,0	286,8	25,4	175,8	62,0	
13 янв	0,2	1,0	287,9	25,5	176,4	61,5	

Дата	Средне- суточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календар- ные сутки	Биологи- ческий возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехни- ческий этап
14 янв	0,2	1,0	288,9	25,6	177,0	61,0	
15 янв	0,2	1,0	289,9	25,6	177,6	60,6	
16 янв	0,2	1,0	291,0	25,7	178,2	60,1	
17 янв	0,2	1,0	292,0	25,8	178,8	59,7	
18 янв	0,2	1,0	293,0	25,8	179,4	59,2	
19 янв	0,2	1,0	294,1	25,9	180,0	58,7	
20 янв	0,2	1,0	295,1	25,9	180,6	58,3	
21 янв	0,2	1,0	296,2	26,0	181,2	57,8	
22 янв	0,2	1,0	297,2	26,1	181,8	57,3	
23 янв	0,2	1,0	298,2	26,1	182,4	56,9	
24 янв	0,2	1,0	299,3	26,2	183,0	56,4	
25 янв	0,2	1,0	300,3	26,3	183,6	56,0	
26 янв	0,2	1,0	301,3	26,3	184,2	55,5	
27 янв	0,2	1,0	302,4	26,4	184,8	55,0	
28 янв	0,2	1,0	303,4	26,5	185,4	54,6	
29 янв	0,2	1,0	304,4	26,5	186,0	54,1	
30 янв	0,2	1,0	305,5	26,6	186,6	53,7	
31 янв	0,2	1,0	306,5	26,7	187,2	53,2	
1 фев	0,2	1,0	307,6	26,7	187,8	52,7	
2 фев	0,2	1,0	308,6	26,8	188,4	52,3	
3 фев	0,2	1,0	309,6	26,9	189,0	51,8	
4 фев	0,2	1,0	310,7	26,9	189,6	51,3	
5 фев	0,2	1,0	311,7	27,0	190,2	50,9	
6 фев	0,2	1,0	312,8	27,1	190,8	50,4	
7 фев	0,2	1,0	313,8	27,1	191,4	50,0	
8 фев	0,2	1,0	314,9	27,2	192,0	49,5	
9 фев	0,2	1,0	315,9	27,3	192,6	49,0	
10 фев	0,2	1,0	316,9	27,3	193,2	48,6	
11 фев	0,2	1,0	318,0	27,4	193,8	48,1	
12 фев	0,2	1,0	319,0	27,5	194,4	47,6	
13 фев	0,1	1,0	320,1	27,5	195,0	47,2	
14 фев	0,1	1,0	321,1	27,6	195,6	46,7	

Дата	Средне-суточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
15 фев	0,1	1,0	322,1	27,7	196,2	46,3	
16 фев	0,1	1,0	323,1	27,7	196,8	45,8	
17 фев	0,2	1,0	324,2	27,8	197,4	45,3	
18 фев	0,2	1,0	325,2	27,9	198,0	44,9	
19 фев	0,2	1,0	326,2	27,9	198,6	44,4	
20 фев	0,2	1,0	327,3	28,0	199,2	44,0	
21 фев	0,2	1,0	328,3	28,0	199,8	43,5	
22 фев	0,2	1,0	329,4	28,1	200,4	43,0	
23 фев	0,2	1,0	330,4	28,2	201,0	42,6	
24 фев	0,2	1,0	331,4	28,2	201,6	42,1	
25 фев	0,2	1,0	332,5	28,3	202,2	41,7	
26 фев	0,2	1,0	333,5	28,4	202,8	41,2	
27 фев	0,2	1,0	334,5	28,4	203,4	40,7	
28 фев	0,2	1,0	335,6	28,5	204,0	40,3	
1 мар	0,2	1,0	336,6	28,6	204,6	39,8	
2 мар	0,2	1,0	337,7	28,6	205,2	39,3	
3 мар	0,2	1,0	338,7	28,7	205,8	38,9	
4 мар	0,3	1,1	339,8	28,8	206,4	38,4	
5 мар	0,3	1,1	340,8	28,8	207,0	37,9	
6 мар	0,3	1,1	341,9	28,9	207,6	37,5	
7 мар	0,3	1,1	342,9	29,0	208,3	37,0	
8 мар	0,3	1,1	344,0	29,0	208,9	36,5	
9 мар	0,3	1,1	345,0	29,1	209,5	36,1	
10 мар	0,3	1,1	346,1	29,2	210,1	35,6	
11 мар	0,2	1,1	347,1	29,2	210,7	35,1	
12 мар	0,2	1,0	348,2	29,3	211,3	34,7	
13 мар	0,2	1,0	349,2	29,4	211,9	34,2	
14 мар	0,2	1,0	350,3	29,4	212,5	33,7	
15 мар	0,2	1,0	351,3	29,5	213,1	33,3	
16 мар	0,2	1,0	352,4	29,6	213,7	32,8	
17 мар	0,3	1,0	353,4	29,6	214,3	32,3	
18 мар	0,3	1,1	354,5	29,7	214,9	31,9	
19 мар	0,3	1,1	355,5	29,8	215,5	31,4	

Дата	Средне-суточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
20 мар	0,3	1,1	356,6	29,8	216,2	30,9	
21 мар	0,3	1,1	357,6	29,9	216,8	30,5	
22 мар	0,3	1,1	358,7	30,0	217,4	30,0	
23 мар	0,3	1,1	359,8	30,0	218,0	29,5	
24 мар	0,4	1,1	360,8	30,1	218,6	29,0	
25 мар	0,4	1,1	361,9	30,2	219,2	28,6	
26 мар	0,4	1,1	363,0	30,2	219,9	28,1	
27 мар	0,4	1,1	364,1	30,3	220,5	27,6	
28 мар	0,3	1,1	365,1	30,4	221,1	27,1	
29 мар	0,4	1,1	366,2	30,4	221,7	26,7	
30 мар	0,3	1,1	367,3	30,5	222,3	26,2	
31 мар	0,4	1,1	368,4	30,6	223,0	25,7	
1 апр	0,5	1,1	369,5	30,6	223,6	25,2	
2 апр	0,8	1,1	370,6	30,7	224,3	24,7	
3 апр	0,8	1,2	371,8	30,8	224,9	24,2	
4 апр	0,7	1,2	372,9	30,9	225,6	23,7	
5 апр	0,8	1,2	374,1	30,9	226,3	23,2	
6 апр	0,8	1,2	375,2	31,0	226,9	22,6	
7 апр	1,3	1,2	376,5	31,1	227,6	22,1	
8 апр	1,0	1,2	377,7	31,2	228,4	21,5	
9 апр	1,0	1,2	378,9	31,2	229,1	21,0	
10 апр	1,3	1,3	380,2	31,3	229,8	20,4	
11 апр	1,1	1,3	381,4	31,4	230,5	19,9	
12 апр	1,7	1,3	382,7	31,5	231,3	19,3	
13 апр	1,1	1,3	384,1	31,6	232,0	18,7	
14 апр	1,5	1,3	385,3	31,7	232,8	18,1	
15 апр	1,5	1,3	386,7	31,7	233,6	17,6	
16 апр	1,4	1,3	388,0	31,8	234,3	17,0	
17 апр	2,0	1,4	389,4	31,9	235,1	16,4	
18 апр	2,0	1,4	390,8	32,0	235,9	15,7	
19 апр	2,2	1,5	392,3	32,1	236,8	15,1	
20 апр	2,5	1,5	393,8	32,2	237,7	14,4	

Дата	Средне-суточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
21 апр	2,7	1,6	395,4	32,3	238,6	13,7	
22 апр	3,0	1,7	397,1	33,4	249,9	15,7	
23 апр	3,2	1,7	398,9	33,4	247,8	15,2	
24 апр	2,6	1,7	400,5	33,4	245,9	14,7	Нехватка запасов желточного мешка
25 апр	3,1	1,7	402,2	33,4	244,0	14,2	
26 апр	3,4	1,8	404,0	33,4	242,2	13,7	
27 апр	3,9	1,9	405,9	33,4	240,3	13,2	
28 апр	3,8	1,9	407,8	33,4	238,4	12,7	
29 апр	3,8	1,9	409,7	33,4	236,7	12,2	
30 апр	3,0	1,8	411,5	33,4	235,2	11,8	
1 май	2,8	1,7	413,2	33,4	233,9	11,3	
2 май	2,8	1,7	414,9	33,4	232,7	10,9	
3 май	2,9	1,7	416,6	33,4	231,5	10,5	
4 май	4,2	1,9	418,4	33,4	230,4	10,1	
5 май	4,4	2,1	420,5	33,4	229,2	9,6	
6 май	5,1	2,2	422,7	33,5	228,1	9,1	
7 май	5,4	2,3	425,0	33,5	227,1	8,6	
8 май	5,8	2,4	427,4	33,5	226,2	8,1	
9 май	5,6	2,5	429,9	33,5	225,4	7,6	
10 май	5,4	2,4	432,3	33,6	224,9	7,1	
11 май	4,8	2,3	434,6	33,6	224,5	6,6	
12 май	5,3	2,3	436,9	33,6	224,3	6,2	
13 май	4,9	2,3	439,2	33,7	224,3	5,8	
14 май	6,0	2,4	441,6	33,7	224,4	5,4	
15 май	6,1	2,6	444,2	33,8	224,7	4,9	Прогрев до 6°С – начало кормления
16 май	6,3	2,6	446,8	33,8	225,3	4,5	
17 май	5,9	2,6	449,4	33,9	226,0	4,1	
18 май	6,8	2,7	452,0	33,9	226,9	3,7	
19 май	6,8	2,8	454,8	34,0	228,1	3,3	
20 май	6,5	2,7	457,5	34,1	229,6	2,9	
21 май	5,7	2,6	460,1	34,2	231,1	2,6	

Дата	Средне- суточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календар- ные сутки	Биологи- ческий возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехни- ческий этап
22 май	6,7	2,6	462,7	34,2	232,9	2,2	
23 май	7,5	2,9	465,6	34,3	235,0	1,9	
24 май	6,4	2,8	468,4	34,4	237,4	1,6	
25 май	6,5	2,7	471,1	34,5	239,8	1,3	
26 май	7,0	2,8	473,8	34,6	242,6	1,1	
27 май	7,5	2,9	476,7	34,7	245,7	0,8	
28 май	7,6	3,0	479,7	34,8	249,2	0,6	
29 май	8,7	3,1	482,8	34,9	253,2	0,3	
30 май	8,9	3,3	486,1	35,1	257,6	0,0	
31 май	9,0	3,3	489,4	35,2	262,4	0,0	
1 июн	9,0	3,3	492,7	35,4	267,6	0,0	
2 июн	8,3	3,2	496,0	35,5	272,9	0,0	
3 июн	8,1	3,1	499,1	35,7	278,4	0,0	
4 июн	8,7	3,2	502,3	35,8	284,3	0,0	
5 июн	8,6	3,2	505,5	36,0	290,6	0,0	
6 июн	9,1	3,3	508,8	36,2	297,2	0,0	
7 июн	10,3	3,5	512,3	36,3	304,6	0,0	
8 июн	10,6	3,6	515,9	36,5	312,7	0,0	
9 июн	11,1	3,7	519,5	36,8	321,2	0,0	
10 июн	11,4	3,7	523,2	37,0	330,3	0,0	Выпуск молоди

**Численная модель динамики биологических показателей эмбрионов и личинок горбуши
в условиях термического режима Соколовского ЛРЗ**

Исходные данные и результаты моделирования:

дата закладки на инкубацию	1 сентября
дата выпуска молоди	10 июня
средняя температура в ходе инкубации, °С	8,58
средняя температура в ходе выдерживания, °С	1,55
предлагаемый режим кормления с возраста, сут. б.в.	442
средняя температура в период подращивания, °С	7,97
дата начала кормления	29 мая
продолжительность кормления, сут.	13

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
1 сен	13,20	-	-	-	-	-	Закладка на инкубацию
2 сен	13,20	3,8	3,8	-	-	-	
3 сен	12,03	3,8	7,6	0,3	-	-	
4 сен	11,60	3,8	11,4	0,6	-	-	
5 сен	11,36	3,7	15,1	0,9	-	-	
6 сен	11,18	3,7	18,8	1,3	-	-	
7 сен	11,40	3,7	22,5	1,6	-	-	
8 сен	11,30	3,7	26,3	1,9	-	-	
9 сен	11,42	3,7	30,0	2,2	-	-	
10 сен	11,22	3,7	33,7	2,6	-	-	
11 сен	10,96	3,7	37,4	2,9	-	-	
12 сен	11,02	3,7	41,1	3,2	-	-	
13 сен	10,94	3,7	44,7	3,5	-	-	
14 сен	11,56	3,7	48,4	3,9	-	-	
15 сен	31,04	2,3	50,8	4,1	-	-	
16 сен	11,58	2,3	53,1	4,3	-	-	
17 сен	11,18	3,7	56,8	4,6	-	-	
18 сен	11,32	3,7	60,5	4,9	-	-	
19 сен	11,34	3,7	64,3	5,3	-	-	
20 сен	11,32	3,7	68,0	5,6	-	-	
21 сен	11,26	3,7	71,7	5,9	-	-	
22 сен	10,62	3,7	75,4	6,2	-	-	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
23 сен	10,80	3,6	79,0	6,6	-	-	Пигментация
24 сен	10,66	3,6	82,6	6,9	-	-	
25 сен	10,76	3,6	86,3	7,2	-	-	
26 сен	10,78	3,6	89,9	7,5	-	-	
27 сен	10,46	3,6	93,5	7,8	-	-	
28 сен	10,58	3,6	97,1	8,2	-	-	
29 сен	10,76	3,6	100,8	8,5	-	-	
30 сен	10,58	3,6	104,4	8,8	-	-	
1 окт	10,22	3,6	108,0	9,1	-	-	
2 окт	9,90	3,5	111,5	9,4	-	-	
3 окт	9,50	3,5	115,0	9,7	-	-	
4 окт	9,60	3,4	118,4	10,0	-	-	
5 окт	9,44	3,4	121,9	10,3	-	-	
6 окт	9,10	3,4	125,3	10,6	-	-	
7 окт	8,58	3,3	128,6	10,9	-	-	
8 окт	8,40	3,2	131,8	11,2	-	-	
9 окт	8,12	3,2	134,9	11,5	-	-	
10 окт	8,22	3,1	138,1	11,8	-	-	
11 окт	8,06	3,1	141,2	12,0	-	-	
12 окт	7,88	3,1	144,3	12,3	-	-	
13 окт	7,84	3,1	147,3	12,6	-	-	
14 окт	7,72	3,0	150,4	12,9	-	-	
15 окт	7,58	3,0	153,4	13,1	-	-	
16 окт	7,44	3,0	156,3	13,4	-	-	
17 окт	7,86	3,0	159,3	13,7	-	-	
18 окт	7,64	3,0	162,4	13,9	-	-	
19 окт	7,12	2,9	165,3	14,2	-	-	
20 окт	6,52	2,8	168,1	14,4	-	-	
21 окт	6,40	2,7	170,8	14,7	-	-	
22 окт	6,24	2,6	173,4	14,9	-	-	
23 окт	6,34	2,6	176,1	15,1	-	-	
24 окт	6,80	2,7	178,8	15,4	-	-	
25 окт	6,34	2,7	181,5	15,6	-	-	
26 окт	5,64	2,6	184,0	15,8	-	-	
27 окт	5,50	2,4	186,5	16,0	-	-	
28 окт	5,08	2,4	188,8	16,3	-	-	
29 окт	4,66	2,2	191,1	16,4	-	-	
30 окт	4,40	2,1	193,2	16,6	-	-	
31 окт	4,62	2,1	195,3	16,8	-	-	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
1 ноя	4,10	2,1	197,4	17,0	-	-	
2 ноя	3,64	2,0	199,4	17,2	-	-	
3 ноя	3,54	1,9	201,2	17,3	-	-	
4 ноя	4,44	2,0	203,2	17,5	-	-	
5 ноя	4,24	2,1	205,3	17,7	-	-	
6 ноя	3,46	1,9	207,2	17,9	-	-	
7 ноя	3,16	1,8	209,0	18,0	-	-	
8 ноя	3,36	1,8	210,8	18,2	-	-	
9 ноя	2,90	1,7	212,6	18,3	-	-	
10 ноя	2,76	1,7	214,2	18,5	-	-	
11 ноя	2,62	1,6	215,9	20,9	134,8	93,5	Массовое вылупление
12 ноя	2,38	1,6	217,4	21,0	135,7	92,8	
13 ноя	2,66	1,6	219,0	21,1	136,6	92,1	
14 ноя	2,60	1,6	220,6	21,2	137,5	91,4	
15 ноя	2,14	1,5	222,2	21,3	138,4	90,7	
16 ноя	2,10	1,5	223,7	21,4	139,3	90,0	
17 ноя	2,22	1,5	225,2	21,5	140,2	89,4	
18 ноя	2,14	1,5	226,7	21,6	141,0	88,7	
19 ноя	2,18	1,5	228,2	21,7	141,9	88,0	
20 ноя	2,08	1,5	229,6	21,8	142,7	87,4	
21 ноя	2,36	1,5	231,2	21,9	143,6	86,7	
22 ноя	2,24	1,5	232,7	22,0	144,5	86,0	
23 ноя	1,88	1,5	234,2	22,1	145,4	85,4	
24 ноя	2,08	1,4	235,6	22,2	146,2	84,7	
25 ноя	1,64	1,4	237,0	22,3	147,0	84,1	
26 ноя	1,80	1,4	238,4	22,4	147,8	83,5	
27 ноя	1,78	1,4	239,8	22,5	148,6	82,9	
28 ноя	1,72	1,4	241,2	22,5	149,4	82,3	
29 ноя	1,48	1,4	242,6	22,6	150,2	81,6	
30 ноя	1,40	1,3	243,9	22,7	151,0	81,1	
1 дек	1,32	1,3	245,2	22,8	151,7	80,5	
2 дек	1,36	1,3	246,5	22,9	152,5	79,9	
3 дек	1,18	1,3	247,7	23,0	153,2	79,3	
4 дек	1,12	1,2	249,0	23,0	153,9	78,8	
5 дек	1,04	1,2	250,2	23,1	154,6	78,2	
6 дек	0,98	1,2	251,4	23,2	155,3	77,7	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
7 дек	0,98	1,2	252,6	23,3	156,0	77,2	
8 дек	1,08	1,2	253,9	23,3	156,8	76,6	
9 дек	1,04	1,2	255,1	23,4	157,5	76,1	
10 дек	1,16	1,2	256,3	23,5	158,2	75,5	
11 дек	1,00	1,2	257,6	23,6	158,9	75,0	
12 дек	1,00	1,2	258,8	23,7	159,6	74,4	
13 дек	1,18	1,2	260,0	23,7	160,3	73,9	
14 дек	1,04	1,2	261,3	23,8	161,0	73,3	
15 дек	1,08	1,2	262,5	23,9	161,7	72,8	
16 дек	1,30	1,3	263,7	24,0	162,5	72,2	
17 дек	1,16	1,3	265,0	24,0	163,2	71,7	
18 дек	1,14	1,2	266,3	24,1	163,9	71,1	
19 дек	1,08	1,2	267,5	24,2	164,6	70,6	
20 дек	1,06	1,2	268,7	24,3	165,3	70,0	
21 дек	1,04	1,2	270,0	24,4	166,1	69,5	
22 дек	0,96	1,2	271,2	24,4	166,8	68,9	
23 дек	0,92	1,2	272,4	24,5	167,4	68,4	
24 дек	0,96	1,2	273,6	24,6	168,1	67,9	
25 дек	0,84	1,2	274,8	24,7	168,8	67,3	
26 дек	0,96	1,2	276,0	24,7	169,5	66,8	
27 дек	0,92	1,2	277,2	24,8	170,2	66,3	
28 дек	0,92	1,2	278,3	24,9	170,9	65,7	
29 дек	0,86	1,2	279,5	25,0	171,6	65,2	
30 дек	0,96	1,2	280,7	25,0	172,3	64,7	
31 дек	0,90	1,2	281,9	25,1	173,0	64,1	
1 янв	1,00	1,2	283,1	25,2	173,7	63,6	
2 янв	0,96	1,2	284,3	25,3	174,4	63,1	
3 янв	0,98	1,2	285,6	25,3	175,1	62,5	
4 янв	0,94	1,2	286,8	25,4	175,8	62,0	
5 янв	0,86	1,2	288,0	25,5	176,5	61,5	
6 янв	0,84	1,2	289,1	25,6	177,1	60,9	
7 янв	0,96	1,2	290,3	25,6	177,8	60,4	
8 янв	0,96	1,2	291,5	25,7	178,5	59,9	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
9 янв	0,84	1,2	292,7	25,8	179,2	59,3	
10 янв	0,88	1,2	293,9	25,9	179,9	58,8	
11 янв	0,82	1,2	295,1	25,9	180,6	58,3	
12 янв	0,88	1,2	296,3	26,0	181,3	57,8	
13 янв	0,92	1,2	297,5	26,1	182,0	57,2	
14 янв	0,92	1,2	298,7	26,2	182,7	56,7	
15 янв	0,88	1,2	299,8	26,2	183,3	56,2	
16 янв	0,93	1,2	301,0	26,3	184,0	55,6	
17 янв	0,93	1,2	302,2	26,4	184,7	55,1	
18 янв	0,90	1,2	303,4	26,5	185,4	54,6	
19 янв	0,98	1,2	304,6	26,6	186,1	54,0	
20 янв	1,00	1,2	305,8	26,6	186,8	53,5	
21 янв	0,98	1,2	307,1	26,7	187,5	53,0	
22 янв	0,70	1,2	308,2	26,8	188,2	52,4	
23 янв	0,70	1,1	309,4	26,9	188,9	51,9	
24 янв	0,73	1,2	310,5	26,9	189,5	51,4	
25 янв	0,80	1,2	311,7	27,0	190,2	50,9	
26 янв	0,88	1,2	312,9	27,1	190,9	50,4	
27 янв	0,90	1,2	314,1	27,1	191,6	49,8	
28 янв	0,75	1,2	315,2	27,2	192,2	49,3	
29 янв	0,78	1,2	316,4	27,3	192,9	48,8	
30 янв	1,00	1,2	317,6	27,4	193,6	48,3	
31 янв	0,83	1,2	318,8	27,4	194,3	47,7	
1 фев	0,85	1,2	320,0	27,5	195,0	47,2	
2 фев	0,85	1,2	321,1	27,6	195,7	46,7	
3 фев	0,83	1,2	322,3	27,7	196,3	46,2	
4 фев	0,80	1,2	323,5	27,7	197,0	45,7	
5 фев	0,85	1,2	324,7	27,8	197,7	45,1	
6 фев	0,85	1,2	325,8	27,9	198,4	44,6	
7 фев	0,80	1,2	327,0	28,0	199,1	44,1	
8 фев	0,80	1,2	328,2	28,0	199,7	43,6	
9 фев	0,88	1,2	329,4	28,1	200,4	43,0	
10 фев	0,90	1,2	330,6	28,2	201,1	42,5	
11 фев	0,90	1,2	331,7	28,3	201,8	42,0	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
12 фев	0,88	1,2	332,9	28,3	202,5	41,5	
13 фев	0,83	1,2	334,1	28,4	203,2	40,9	
14 фев	0,80	1,2	335,3	28,5	203,8	40,4	
15 фев	0,75	1,2	336,5	28,6	204,5	39,9	
16 фев	0,80	1,2	337,6	28,6	205,2	39,4	
17 фев	0,80	1,2	338,8	28,7	205,9	38,9	
18 фев	0,78	1,2	340,0	28,8	206,5	38,3	
19 фев	0,85	1,2	341,1	28,9	207,2	37,8	
20 фев	0,88	1,2	342,3	28,9	207,9	37,3	
21 фев	0,85	1,2	343,5	29,0	208,6	36,8	
22 фев	0,78	1,2	344,7	29,1	209,3	36,2	
23 фев	0,93	1,2	345,8	29,2	209,9	35,7	
24 фев	0,85	1,2	347,0	29,2	210,6	35,2	
25 фев	0,90	1,2	348,2	29,3	211,3	34,7	
26 фев	0,85	1,2	349,4	29,4	212,0	34,1	
27 фев	0,98	1,2	350,6	29,5	212,7	33,6	
28 фев	0,93	1,2	351,8	29,5	213,4	33,1	
1 мар	0,65	1,2	353,0	29,6	214,1	32,5	
2 мар	0,65	1,1	354,1	29,7	214,7	32,0	
3 мар	0,55	1,1	355,2	29,7	215,4	31,5	
4 мар	0,55	1,1	356,4	29,8	216,0	31,0	
5 мар	0,65	1,1	357,5	29,9	216,7	30,5	
6 мар	0,75	1,1	358,6	30,0	217,3	30,0	
7 мар	0,80	1,2	359,8	30,0	218,0	29,5	
8 мар	0,80	1,2	361,0	30,1	218,7	29,0	
9 мар	0,85	1,2	362,1	30,2	219,4	28,5	
10 мар	0,85	1,2	363,3	30,3	220,0	27,9	
11 мар	0,85	1,2	364,5	30,3	220,7	27,4	
12 мар	0,85	1,2	365,7	30,4	221,4	26,9	
13 мар	0,85	1,2	366,9	30,5	222,1	26,4	
14 мар	0,85	1,2	368,0	30,6	222,8	25,8	
15 мар	0,90	1,2	369,2	30,6	223,5	25,3	
16 мар	0,90	1,2	370,4	30,7	224,2	24,8	
17 мар	0,95	1,2	371,6	30,8	224,8	24,3	
18 мар	0,70	1,2	372,8	30,9	225,5	23,7	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
19 мар	0,90	1,2	374,0	30,9	226,2	23,2	
20 мар	0,90	1,2	375,2	31,0	226,9	22,7	
21 мар	0,85	1,2	376,3	31,1	227,6	22,2	
22 мар	0,85	1,2	377,5	31,2	228,3	21,6	
23 мар	0,85	1,2	378,7	31,2	228,9	21,1	
24 мар	0,85	1,2	379,9	31,3	229,6	20,6	
25 мар	0,65	1,2	381,0	31,4	230,3	20,1	
26 мар	0,45	1,1	382,2	31,5	230,9	19,6	
27 мар	0,50	1,1	383,3	31,5	231,6	19,1	
28 мар	0,60	1,1	384,4	31,6	232,2	18,6	
29 мар	0,70	1,1	385,5	31,7	232,9	18,1	
30 мар	0,70	1,1	386,7	31,7	233,5	17,6	
31 мар	0,70	1,1	387,8	31,8	234,2	17,1	
1 апр	0,65	1,1	388,9	31,9	234,9	16,5	
2 апр	0,65	1,1	390,1	32,0	235,5	16,0	
3 апр	0,70	1,1	391,2	32,0	236,2	15,5	
4 апр	0,75	1,2	392,4	32,1	236,9	15,0	
5 апр	0,90	1,2	393,5	32,2	237,5	14,5	
6 апр	1,00	1,2	394,8	32,2	238,2	14,0	
7 апр	1,00	1,2	396,0	32,3	238,9	13,4	
8 апр	1,05	1,2	397,2	32,4	239,6	12,9	
9 апр	0,95	1,2	398,4	32,5	240,3	12,3	
10 апр	1,00	1,2	399,6	32,6	241,0	11,8	
11 апр	0,60	1,2	400,8	33,3	281,7	11,3	
12 апр	0,85	1,2	401,9	33,3	279,8	10,8	Нехватка запасов желточного мешка
13 апр	1,05	1,2	403,1	33,3	277,8	10,2	
14 апр	1,00	1,2	404,4	33,3	275,8	9,7	
15 апр	1,15	1,2	405,6	33,3	273,8	9,1	
16 апр	1,30	1,3	406,9	33,3	271,9	8,6	
17 апр	1,30	1,3	408,1	33,3	269,9	8,0	
18 апр	1,40	1,3	409,4	33,2	268,0	7,4	
19 апр	1,25	1,3	410,7	33,2	266,2	6,9	
20 апр	1,05	1,2	412,0	33,2	264,5	6,3	
21 апр	1,35	1,3	413,2	33,2	262,8	5,7	
22 апр	1,30	1,3	414,5	33,2	261,1	11,0	
23 апр	1,50	1,3	415,8	33,2	259,4	10,7	
24 апр	1,65	1,3	417,2	33,2	257,8	10,4	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
25 апр	1,80	1,4	418,6	33,2	256,2	10,1	
26 апр	2,00	1,4	420,0	33,2	254,5	9,7	
27 апр	2,10	1,5	421,5	33,2	252,9	9,4	
28 апр	2,00	1,5	422,9	33,2	251,4	9,1	
29 апр	2,85	1,6	424,5	33,2	249,8	8,7	
30 апр	2,10	1,6	426,1	33,2	248,3	8,4	
1 май	2,35	1,5	427,6	33,2	247,0	8,1	
2 май	2,55	1,6	429,1	33,2	245,6	7,7	
3 май	2,05	1,5	430,7	33,2	244,4	7,4	
4 май	2,45	1,5	432,2	33,2	243,2	7,1	
5 май	2,70	1,6	433,8	33,2	242,1	6,8	
6 май	2,90	1,7	435,4	33,3	241,0	6,5	
7 май	3,65	1,8	437,2	33,3	239,9	6,1	
8 май	3,75	1,9	439,1	33,3	238,9	5,8	
9 май	3,80	1,9	441,0	33,3	237,9	5,5	
10 май	4,35	2,0	443,1	33,3	237,1	5,1	
11 май	4,25	2,1	445,1	33,4	236,3	4,8	
12 май	4,60	2,1	447,2	33,4	235,7	4,4	
13 май	4,30	2,1	449,3	33,4	235,2	4,1	
14 май	4,10	2,0	451,4	33,5	234,9	3,8	
15 май	4,55	2,1	453,5	33,5	234,6	3,5	
16 май	5,40	2,3	455,7	33,5	234,6	3,1	
17 май	5,50	2,4	458,1	33,6	234,6	2,8	
18 май	5,30	2,4	460,5	33,6	234,9	2,5	
19 май	5,85	2,4	462,9	33,7	235,4	2,2	
20 май	5,10	2,4	465,4	33,7	236,0	1,9	
21 май	5,45	2,3	467,7	33,8	236,8	1,7	
22 май	5,95	2,5	470,2	33,9	237,8	1,4	
23 май	5,30	2,4	472,6	33,9	239,0	1,2	
24 май	4,70	2,3	474,9	34,0	240,3	1,0	
25 май	4,60	2,2	477,1	34,1	241,6	0,8	
26 май	4,85	2,2	479,3	34,1	243,2	0,6	
27 май	4,90	2,2	481,5	34,2	244,9	0,4	
28 май	5,65	2,3	483,8	34,3	246,8	0,3	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
29 май	6,30	2,5	486,4	34,4	249,2	0,1	Прогрев до 6 °С – начало кормления
30 май	7,15	2,8	489,1	34,5	251,9	–	
31 май	7,40	2,9	492,1	34,6	255,1	–	
1 июн	7,75	3,0	495,0	34,7	258,6	–	
2 июн	8,55	3,1	498,2	34,9	262,6	–	
3 июн	7,75	3,1	501,3	35,0	266,9	–	
4 июн	8,25	3,1	504,4	35,2	271,4	–	
5 июн	8,55	3,2	507,6	35,3	276,4	–	
6 июн	8,95	3,3	510,9	35,5	281,9	–	
7 июн	8,35	3,2	514,1	35,6	287,6	–	
8 июн	8,25	3,2	517,3	35,8	293,5	–	
9 июн	8,10	3,1	520,4	36,0	299,7	–	
10 июн	8,30	3,1	523,5	36,2	306,2	–	Выпуск молоди

**Численная модель динамики биологических показателей эмбрионов и личинок горбуши
в условиях термического режима Березняковского ЛРЗ**

Исходные данные и результаты моделирования:

дата закладки на инкубацию	1 сентября
дата выпуска молоди	10 июня
средняя температура в ходе инкубации, °С	9,23
средняя температура в ходе выдерживания, °С	1,79
предлагаемый режим кормления с возраста	нет
средняя температура в период подращивания, °С	нет
дата начала кормления	нет
продолжительность кормления, сут.	0

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
1 сен	15,20	–	–	–	–	–	Закладка на инкубацию
2 сен	13,83	3,8	3,8	–	–	–	
3 сен	14,17	3,8	7,6	0,3	–	–	
4 сен	14,04	3,8	11,4	0,6	–	–	
5 сен	13,67	3,8	15,2	0,9	–	–	
6 сен	13,53	3,8	19,0	1,3	–	–	
7 сен	13,29	3,8	22,9	1,6	–	–	
8 сен	12,99	3,8	26,7	1,9	–	–	
9 сен	12,86	3,8	30,5	2,3	–	–	
10 сен	12,57	3,8	34,3	2,6	–	–	
11 сен	12,77	3,8	38,1	3,0	–	–	
12 сен	12,45	3,8	41,9	3,3	–	–	
13 сен	12,23	3,8	45,7	3,6	–	–	
14 сен	12,13	3,8	49,5	4,0	–	–	
15 сен	12,01	3,8	53,3	4,3	–	–	
16 сен	11,89	3,8	57,1	4,6	–	–	
17 сен	11,76	3,8	60,8	5,0	–	–	
18 сен	11,64	3,8	64,6	5,3	–	–	
19 сен	11,52	3,7	68,3	5,6	–	–	
20 сен	11,27	3,7	72,1	6,0	–	–	
21 сен	10,88	3,7	75,7	6,3	–	–	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
22 сен	10,59	3,6	79,4	6,6	-	-	Пигментация глаз
23 сен	10,58	3,6	83,0	6,9	-	-	
24 сен	10,49	3,6	86,6	7,2	-	-	
25 сен	10,42	3,6	90,2	7,6	-	-	
26 сен	10,48	3,6	93,8	7,9	-	-	
27 сен	10,28	3,6	97,4	8,2	-	-	
28 сен	9,83	3,5	100,9	8,5	-	-	
29 сен	9,68	3,5	104,4	8,8	-	-	
30 сен	9,53	3,5	107,9	9,1	-	-	
1 окт	9,42	3,4	111,3	9,4	-	-	
2 окт	9,37	3,4	114,7	9,7	-	-	
3 окт	9,23	3,4	118,1	10,0	-	-	
4 окт	9,27	3,4	121,5	10,3	-	-	
5 окт	9,13	3,4	124,8	10,6	-	-	
6 окт	9,02	3,3	128,2	10,9	-	-	
7 окт	8,89	3,3	131,5	11,2	-	-	
8 окт	8,67	3,3	134,8	11,5	-	-	
9 окт	8,54	3,2	138,0	11,8	-	-	
10 окт	8,39	3,2	141,2	12,1	-	-	
11 окт	8,15	3,2	144,4	12,3	-	-	
12 окт	8,05	3,1	147,5	12,6	-	-	
13 окт	8,02	3,1	150,6	12,9	-	-	
14 окт	7,94	3,1	153,7	13,2	-	-	
15 окт	7,77	3,1	156,7	13,4	-	-	
16 окт	7,63	3,0	159,8	13,7	-	-	
17 окт	7,61	3,0	162,8	14,0	-	-	
18 окт	7,46	3,0	165,7	14,2	-	-	
19 окт	7,35	2,9	168,7	14,5	-	-	
20 окт	7,29	2,9	171,6	14,7	-	-	
21 окт	7,02	2,9	174,5	15,0	-	-	
22 окт	6,42	2,8	177,2	15,2	-	-	
23 окт	6,45	2,7	179,9	15,5	-	-	
24 окт	6,30	2,7	182,6	15,7	-	-	
25 окт	6,07	2,6	185,2	15,9	-	-	
26 окт	5,99	2,6	187,7	16,2	-	-	
27 окт	5,79	2,5	190,3	16,4	-	-	
28 окт	5,21	2,4	192,7	16,6	-	-	
29 окт	5,80	2,4	195,1	16,8	-	-	
30 окт	5,85	2,5	197,6	17,0	-	-	
31 окт	5,65	2,5	200,1	17,2	-	-	
1 ноя	5,34	2,4	202,5	17,5	-	-	
2 ноя	5,21	2,3	204,8	17,7	-	-	
3 ноя	5,27	2,3	207,2	17,9	-	-	
4 ноя	5,15	2,3	209,5	18,1	-	-	
5 ноя	5,17	2,3	211,8	18,3	-	-	
6 ноя	4,78	2,3	214,1	18,5	-	-	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
7 ноя	4,67	2,2	216,3	20,3	132,1	90,4	Массовое вылупле- ние
8 ноя	4,76	2,2	218,5	20,5	133,5	90,0	
9 ноя	4,66	2,2	220,6	20,7	135,0	89,5	
10 ноя	4,62	2,2	222,8	20,9	136,4	89,1	
11 ноя	4,51	2,1	225,0	21,0	137,8	88,6	
12 ноя	4,31	2,1	227,1	21,2	139,1	88,1	
13 ноя	4,28	2,1	229,1	21,4	140,4	87,5	
14 ноя	4,02	2,0	231,2	21,5	141,7	87,0	
15 ноя	3,91	2,0	233,1	21,7	143,0	86,4	
16 ноя	3,81	1,9	235,1	21,8	144,2	85,9	
17 ноя	3,71	1,9	237,0	22,0	145,5	85,3	
18 ноя	3,74	1,9	238,9	22,1	146,7	84,7	
19 ноя	3,45	1,9	240,8	22,3	147,9	84,1	
20 ноя	3,18	1,8	242,6	22,4	149,0	83,5	
21 ноя	2,71	1,7	244,3	22,6	150,0	82,9	
22 ноя	2,70	1,6	245,9	22,7	151,1	82,3	
23 ноя	2,69	1,6	247,5	22,8	152,1	81,7	
24 ноя	2,36	1,6	249,1	22,9	153,1	81,1	
25 ноя	2,21	1,5	250,7	23,0	154,0	80,6	
26 ноя	2,10	1,5	252,1	23,1	154,9	80,0	
27 ноя	1,82	1,4	253,6	23,2	155,8	79,4	
28 ноя	1,76	1,4	255,0	23,3	156,7	78,9	
29 ноя	1,60	1,4	256,4	23,4	157,5	78,3	
30 ноя	1,58	1,4	257,7	23,5	158,3	77,8	
1 дек	1,53	1,3	259,1	23,6	159,1	77,2	
2 дек	1,51	1,3	260,4	23,7	159,9	76,7	
3 дек	1,38	1,3	261,7	23,8	160,7	76,1	
4 дек	1,43	1,3	263,0	23,9	161,5	75,6	
5 дек	1,39	1,3	264,3	24,0	162,3	75,0	
6 дек	1,31	1,3	265,6	24,1	163,1	74,5	
7 дек	1,17	1,3	266,9	24,2	163,8	73,9	
8 дек	1,08	1,2	268,1	24,3	164,5	73,4	
9 дек	1,11	1,2	269,4	24,4	165,3	72,8	
10 дек	1,06	1,2	270,6	24,4	166,0	72,3	
11 дек	1,08	1,2	271,8	24,5	166,7	71,7	
12 дек	1,05	1,2	273,1	24,6	167,4	71,2	
13 дек	1,00	1,2	274,3	24,7	168,1	70,6	
14 дек	0,98	1,2	275,5	24,8	168,8	70,1	
15 дек	0,95	1,2	276,7	24,9	169,5	69,5	
16 дек	0,91	1,2	277,9	24,9	170,2	69,0	
17 дек	0,81	1,2	279,1	25,0	170,9	68,4	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
18 дек	0,76	1,2	280,3	25,1	171,5	67,9	
19 дек	0,69	1,2	281,4	25,2	172,2	67,4	
20 дек	0,73	1,1	282,6	25,2	172,8	66,8	
21 дек	0,71	1,2	283,7	25,3	173,5	66,3	
22 дек	0,68	1,1	284,9	25,4	174,1	65,7	
23 дек	0,66	1,1	286,0	25,5	174,8	65,2	
24 дек	0,67	1,1	287,1	25,5	175,4	64,6	
25 дек	0,62	1,1	288,3	25,6	176,0	64,1	
26 дек	0,65	1,1	289,4	25,7	176,7	63,6	
27 дек	0,62	1,1	290,5	25,8	177,3	63,0	
28 дек	0,62	1,1	291,7	25,8	177,9	62,5	
29 дек	0,60	1,1	292,8	25,9	178,5	61,9	
30 дек	0,60	1,1	293,9	26,0	179,1	61,4	
31 дек	0,61	1,1	295,1	26,0	179,7	60,8	
1 янв	0,54	1,1	296,2	26,1	180,3	60,3	
2 янв	0,56	1,1	297,3	26,2	180,9	59,8	
3 янв	0,55	1,1	298,4	26,2	181,5	59,2	
4 янв	0,54	1,1	299,5	26,3	182,1	58,7	
5 янв	0,55	1,1	300,6	26,4	182,7	58,1	
6 янв	0,46	1,1	301,7	26,4	183,3	57,6	
7 янв	0,46	1,1	302,8	26,5	183,8	57,1	
8 янв	0,45	1,1	303,9	26,6	184,4	56,5	
9 янв	0,44	1,1	305,0	26,6	185,0	56,0	
10 янв	0,41	1,1	306,1	26,7	185,5	55,5	
11 янв	0,41	1,1	307,2	26,8	186,1	54,9	
12 янв	0,39	1,1	308,3	26,8	186,6	54,4	
13 янв	0,38	1,1	309,4	26,9	187,2	53,9	
14 янв	0,37	1,1	310,4	27,0	187,7	53,3	
15 янв	0,35	1,1	311,5	27,0	188,3	52,8	
16 янв	0,36	1,1	312,6	27,1	188,8	52,3	
17 янв	0,36	1,1	313,7	27,1	189,3	51,8	
18 янв	0,36	1,1	314,7	27,2	189,8	51,2	
19 янв	0,38	1,1	315,8	27,3	190,4	50,7	
20 янв	0,32	1,1	316,9	27,3	190,9	50,2	
21 янв	0,31	1,1	317,9	27,4	191,4	49,7	
22 янв	0,30	1,1	319,0	27,4	191,9	49,2	
23 янв	0,27	1,1	320,1	27,5	192,4	48,7	
24 янв	0,27	1,1	321,1	27,5	192,9	48,1	
25 янв	0,27	1,1	322,2	27,6	193,4	47,6	
26 янв	0,27	1,1	323,2	27,7	193,9	47,1	
27 янв	0,27	1,1	324,3	27,7	194,4	46,6	
28 янв	0,26	1,1	325,3	27,8	194,9	46,1	
29 янв	0,26	1,1	326,4	27,8	195,4	45,6	
30 янв	0,26	1,1	327,4	27,9	195,9	45,1	
31 янв	0,26	1,1	328,5	27,9	196,4	44,6	
1 фев	0,23	1,1	329,6	28,0	196,9	44,1	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
2 фев	0,23	1,0	330,6	28,0	197,3	43,6	
3 фев	0,21	1,0	331,6	28,1	197,8	43,1	
4 фев	0,21	1,0	332,7	28,2	198,3	42,6	
5 фев	0,21	1,0	333,7	28,2	198,7	42,1	
6 фев	0,21	1,0	334,8	28,3	199,2	41,7	
7 фев	0,21	1,0	335,8	28,3	199,6	41,2	
8 фев	0,21	1,0	336,9	28,4	200,1	40,7	
9 фев	0,21	1,0	337,9	28,4	200,5	40,2	
10 фев	0,20	1,0	338,9	28,5	201,0	39,7	
11 фев	0,20	1,0	340,0	28,5	201,4	39,2	
12 фев	0,21	1,0	341,0	28,6	201,9	38,8	
13 фев	0,20	1,0	342,1	28,6	202,3	38,3	
14 фев	0,20	1,0	343,1	28,7	202,7	37,8	
15 фев	0,20	1,0	344,2	28,7	203,2	37,3	
16 фев	0,20	1,0	345,2	28,8	203,6	36,9	
17 фев	0,22	1,0	346,2	28,8	204,0	36,4	
18 фев	0,21	1,0	347,3	28,9	204,4	35,9	
19 фев	0,21	1,0	348,3	28,9	204,9	35,5	
20 фев	0,21	1,0	349,4	29,0	205,3	35,0	
21 фев	0,22	1,0	350,4	29,0	205,7	34,6	
22 фев	0,22	1,0	351,5	29,1	206,1	34,1	
23 фев	0,19	1,0	352,5	29,1	206,5	33,7	
24 фев	0,19	1,0	353,5	29,2	206,9	33,2	
25 фев	0,20	1,0	354,6	29,2	207,3	32,8	
26 фев	0,21	1,0	355,6	29,3	207,7	32,3	
27 фев	0,21	1,0	356,7	29,3	208,1	31,9	
28 фев	0,21	1,0	357,7	29,3	208,5	31,4	
1 мар	0,20	1,0	358,7	29,4	208,9	31,0	
2 мар	0,20	1,0	359,8	29,4	209,2	30,6	
3 мар	0,20	1,0	360,8	29,5	209,6	30,1	
4 мар	0,40	1,1	361,9	29,5	210,0	29,7	
5 мар	0,40	1,1	363,0	29,6	210,4	29,2	
6 мар	0,40	1,1	364,1	29,6	210,8	28,8	
7 мар	0,30	1,1	365,1	29,7	211,1	28,4	
8 мар	0,30	1,1	366,2	29,7	211,5	27,9	
9 мар	0,30	1,1	367,2	29,7	211,8	27,5	
10 мар	0,40	1,1	368,3	29,8	212,2	27,1	
11 мар	0,50	1,1	369,4	29,8	212,6	26,7	
12 мар	0,40	1,1	370,5	29,9	212,9	26,2	
13 мар	0,50	1,1	371,6	29,9	213,3	25,8	
14 мар	0,60	1,1	372,7	30,0	213,6	25,4	
15 мар	0,70	1,1	373,9	30,0	214,0	25,0	
16 мар	0,70	1,1	375,0	30,1	214,4	24,5	
17 мар	0,80	1,2	376,2	30,1	214,7	24,1	
18 мар	0,60	1,1	377,3	30,1	215,1	23,7	
19 мар	0,50	1,1	378,4	30,2	215,4	23,3	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
20 мар	0,70	1,1	379,5	30,2	215,8	22,8	
21 мар	0,40	1,1	380,7	30,3	216,1	22,4	
22 мар	0,50	1,1	381,8	30,3	216,4	22,1	
23 мар	0,50	1,1	382,9	30,4	216,7	21,7	
24 мар	0,50	1,1	384,0	30,4	217,0	21,3	
25 мар	0,60	1,1	385,1	30,4	217,3	20,9	
26 мар	0,80	1,1	386,2	30,5	217,6	20,5	
27 мар	0,90	1,2	387,4	30,5	218,0	20,1	
28 мар	0,40	1,1	388,5	30,6	218,3	19,7	
29 мар	0,80	1,1	389,7	30,6	218,6	19,3	
30 мар	0,90	1,2	390,9	30,6	218,9	18,9	
31 мар	0,90	1,2	392,0	30,7	219,2	18,6	
1 апр	0,50	1,1	393,2	30,7	219,4	18,2	
2 апр	1,00	1,2	394,4	30,8	219,7	17,8	
3 апр	0,70	1,2	395,5	30,8	220,0	17,5	
4 апр	1,00	1,2	396,7	30,8	220,3	17,1	
5 апр	0,80	1,2	397,9	30,9	220,6	16,7	
6 апр	1,00	1,2	399,1	30,9	220,8	16,4	
7 апр	1,20	1,2	400,3	31,0	221,1	16,0	
8 апр	1,80	1,3	401,7	31,0	221,4	15,6	Нехватка запасов желточного мешка
9 апр	1,80	1,4	403,1	31,0	221,7	15,2	
10 апр	1,80	1,4	404,5	31,1	222,0	14,8	
11 апр	2,20	1,5	405,9	31,1	222,3	14,4	
12 апр	2,40	1,5	407,5	31,2	222,5	14,0	
13 апр	3,00	1,6	409,1	31,2	222,9	13,5	
14 апр	2,80	1,7	410,8	31,3	223,2	13,1	
15 апр	3,10	1,7	412,5	31,3	223,4	12,6	
16 апр	2,60	1,7	414,1	31,4	223,7	12,2	
17 апр	2,80	1,6	415,8	31,4	224,0	11,8	
18 апр	2,70	1,6	417,4	31,4	224,2	11,4	
19 апр	2,60	1,6	419,0	31,5	224,5	11,0	
20 апр	2,50	1,6	420,6	31,5	224,7	10,7	
21 апр	2,50	1,6	422,2	31,6	224,9	10,3	
22 апр	2,30	1,6	423,8	31,6	225,1	10,0	
23 апр	2,50	1,6	425,3	31,6	225,3	9,6	
24 апр	3,00	1,6	427,0	31,7	225,5	9,3	
25 апр	2,80	1,7	428,6	31,7	225,6	8,9	
26 апр	2,70	1,6	430,3	31,8	225,8	8,6	
27 апр	2,70	1,6	431,9	31,8	225,9	8,3	
28 апр	2,70	1,6	433,6	31,8	226,1	8,0	
29 апр	3,10	1,7	435,2	31,9	226,2	7,7	
30 апр	3,00	1,7	437,0	31,9	226,3	7,4	
1 май	3,10	1,7	438,7	31,9	226,4	7,1	
2 май	3,10	1,7	440,4	32,0	226,5	6,8	
3 май	3,10	1,7	442,2	32,0	226,6	6,5	
4 май	2,90	1,7	443,9	32,0	226,6	6,3	
5 май	3,50	1,8	445,6	32,1	226,7	6,0	
6 май	3,60	1,9	447,5	32,1	226,7	5,7	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
7 май	3,60	1,9	449,4	32,1	226,7	5,5	
8 май	3,60	1,9	451,3	32,2	226,7	5,2	
9 май	3,50	1,9	453,1	32,2	226,7	5,0	
10 май	3,40	1,8	455,0	32,2	226,7	4,8	
11 май	3,50	1,8	456,8	32,3	226,6	4,6	
12 май	3,80	1,9	458,7	32,3	226,6	4,4	
13 май	3,70	1,9	460,6	32,3	226,5	4,2	
14 май	3,80	1,9	462,5	32,3	226,4	4,0	
15 май	3,80	1,9	464,4	32,4	226,3	3,8	
16 май	3,80	1,9	466,4	32,4	226,1	3,6	
17 май	3,90	1,9	468,3	32,4	226,0	3,5	
18 май	4,40	2,0	470,3	32,4	225,8	3,3	
19 май	4,40	2,1	472,4	32,5	225,6	3,2	
20 май	4,80	2,2	474,6	32,5	225,3	3,0	
21 май	4,70	2,2	476,8	32,5	225,0	2,9	
22 май	4,50	2,2	479,0	32,5	224,7	2,8	
23 май	4,40	2,1	481,1	32,5	224,4	2,7	
24 май	4,60	2,1	483,2	32,6	224,1	2,6	
25 май	4,50	2,1	485,3	32,6	223,7	2,5	
26 май	5,60	2,3	487,6	32,6	223,3	2,4	
27 май	5,40	2,4	490,0	32,6	222,8	2,3	
28 май	5,40	2,4	492,4	32,6	222,3	2,2	
29 май	4,60	2,3	494,7	32,6	221,8	2,1	
30 май	4,90	2,2	496,9	32,6	221,3	2,0	
31 май	4,60	2,2	499,1	32,6	220,8	1,9	
1 июн	4,60	2,2	501,2	32,6	220,2	1,8	
2 июн	5,00	2,2	503,5	32,6	219,6	1,7	
3 июн	5,30	2,3	505,8	32,6	219,0	1,6	
4 июн	5,30	2,4	508,1	32,6	218,3	1,5	
5 июн	5,30	2,4	510,5	32,6	217,6	1,4	
6 июн	5,30	2,4	512,8	32,6	216,8	1,3	
7 июн	5,30	2,4	515,2	32,6	216,0	1,2	
8 июн	5,80	2,4	517,6	32,6	215,1	1,1	
9 июн	5,80	2,5	520,1	32,6	214,2	1,0	
10 июн	5,80	2,5	522,6	32,6	213,3	1,0	Выпуск молоди

Численная модель динамики биологических показателей эмбрионов и личинок горбуши при корректировке термического режима Лесного ЛРЗ

Исходные данные и результаты моделирования:

дата закладки на инкубацию	1 сентября
дата выпуска молоди	10 июня
средняя температура в ходе инкубации, °С	5,89
средняя температура в ходе выдерживания, °С	0,66
предлагаемый режим кормления с возраста, сут. б.в.	399
средняя температура в период подращивания, °С	7,27
дата начала кормления:	4 мая
продолжительность кормления, сут.	38
длительность терморегуляции осенью, сут.	41
длительность терморегуляции весной, сут.	10

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
1 сен	8,00	-	-	-	-	-	Закладка на инкубацию
2 сен	8,00	3,1	3,1	0,0	-	-	
3 сен	8,00	3,1	6,2	0,1	-	-	
4 сен	8,00	3,1	9,3	0,4	-	-	
5 сен	8,00	3,1	12,4	0,7	-	-	
6 сен	8,00	3,1	15,5	1,0	-	-	
7 сен	8,00	3,1	18,6	1,2	-	-	
8 сен	8,00	3,1	21,7	1,5	-	-	
9 сен	8,00	3,1	24,7	1,8	-	-	
10 сен	8,00	3,1	27,8	2,1	-	-	
11 сен	8,00	3,1	30,9	2,3	-	-	
12 сен	8,00	3,1	34,0	2,6	-	-	
13 сен	8,00	3,1	37,1	2,9	-	-	
14 сен	8,00	3,1	40,2	3,1	-	-	
15 сен	8,00	3,1	43,3	3,4	-	-	
16 сен	8,00	3,1	46,4	3,7	-	-	
17 сен	8,00	3,1	49,5	4,0	-	-	
18 сен	8,00	3,1	52,6	4,2	-	-	
19 сен	8,00	3,1	55,7	4,5	-	-	
20 сен	8,00	3,1	58,8	4,8	-	-	
21 сен	8,00	3,1	61,9	5,1	-	-	
22 сен	8,00	3,1	65,0	5,3	-	-	
23 сен	8,00	3,1	68,1	5,6	-	-	
24 сен	8,00	3,1	71,1	5,9	-	-	
25 сен	8,00	3,1	74,2	6,1	-	-	
26 сен	8,00	3,1	77,3	6,4	-	-	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
27 сен	8,00	3,1	80,4	6,7	-	-	Пигментация глаз
28 сен	8,00	3,1	83,5	7,0	-	-	
29 сен	8,00	3,1	86,6	7,2	-	-	
30 сен	8,00	3,1	89,7	7,5	-	-	
1 окт	8,00	3,1	92,8	7,8	-	-	
2 окт	8,00	3,1	95,9	8,1	-	-	
3 окт	8,00	3,1	99,0	8,3	-	-	
4 окт	8,00	3,1	102,1	8,6	-	-	
5 окт	8,00	3,1	105,2	8,9	-	-	
6 окт	8,00	3,1	108,3	9,1	-	-	
7 окт	8,00	3,1	111,4	9,4	-	-	
8 окт	8,00	3,1	114,5	9,7	-	-	
9 окт	8,00	3,1	117,5	10,0	-	-	
10 окт	8,00	3,1	120,6	10,2	-	-	
11 окт	8,00	3,1	123,7	10,5	-	-	
12 окт	7,54	3,0	126,8	10,8	-	-	
13 окт	7,51	3,0	129,7	11,0	-	-	
14 окт	7,75	3,0	132,7	11,3	-	-	
15 окт	7,40	3,0	135,7	11,6	-	-	
16 окт	7,58	3,0	138,7	11,8	-	-	
17 окт	7,21	2,9	141,6	12,1	-	-	
18 окт	6,85	2,8	144,5	12,3	-	-	
19 окт	6,23	2,7	147,2	12,6	-	-	
20 окт	6,40	2,6	149,8	12,8	-	-	
21 окт	6,23	2,6	152,5	13,0	-	-	
22 окт	5,64	2,5	155,0	13,3	-	-	
23 окт	5,48	2,4	157,4	13,5	-	-	
24 окт	5,32	2,4	159,8	13,7	-	-	
25 окт	5,29	2,4	162,2	13,9	-	-	
26 окт	4,93	2,3	164,5	14,1	-	-	
27 окт	5,06	2,3	166,7	14,3	-	-	
28 окт	4,83	2,3	169,0	14,5	-	-	
29 окт	4,85	2,2	171,2	14,7	-	-	
30 окт	4,75	2,2	173,4	14,9	-	-	
31 окт	4,57	2,2	175,6	15,1	-	-	
1 ноя	4,21	2,1	177,7	15,3	-	-	
2 ноя	3,62	2,0	179,7	15,4	-	-	
3 ноя	3,79	1,9	181,6	15,6	-	-	
4 ноя	3,99	2,0	183,5	15,8	-	-	
5 ноя	4,03	2,0	185,5	16,0	-	-	
6 ноя	3,70	1,9	187,5	16,1	-	-	
7 ноя	3,52	1,9	189,3	16,3	-	-	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
8 ноя	3,28	1,8	191,2	16,5	-	-	
9 ноя	2,69	1,7	192,9	16,6	-	-	
10 ноя	2,84	1,6	194,5	16,8	-	-	
11 ноя	2,79	1,7	196,2	16,9	-	-	
12 ноя	2,75	1,7	197,8	17,0	-	-	
13 ноя	2,54	1,6	199,5	17,2	-	-	
14 ноя	2,22	1,5	201,0	17,3	-	-	
15 ноя	1,90	1,5	202,5	17,5	-	-	
16 ноя	1,81	1,4	203,9	17,6	-	-	
17 ноя	1,67	1,4	205,3	17,7	-	-	
18 ноя	1,57	1,4	206,6	17,8	-	-	
19 ноя	1,54	1,3	208,0	17,9	-	-	
20 ноя	1,80	1,4	209,3	18,1	-	-	
21 ноя	1,65	1,4	210,7	18,2	-	-	
22 ноя	1,44	1,3	212,1	18,3	-	-	
23 ноя	1,35	1,3	213,4	18,4	-	-	
24 ноя	0,93	1,2	214,6	18,5	-	-	
25 ноя	0,98	1,2	215,8	20,9	134,8	93,5	
26 ноя	0,69	1,2	217,0	21,0	135,4	93,0	Массовое
27 ноя	0,74	1,2	218,2	21,1	136,1	92,5	вылупле-
28 ноя	0,81	1,2	219,3	21,2	136,8	92,0	ние
29 ноя	0,90	1,2	220,5	21,2	137,5	91,5	
30 ноя	1,08	1,2	221,7	21,3	138,2	90,9	
1 дек	0,84	1,2	222,9	21,4	138,9	90,4	
2 дек	0,76	1,2	224,1	21,5	139,5	89,9	
3 дек	0,65	1,1	225,2	21,5	140,2	89,3	
4 дек	0,61	1,1	226,4	21,6	140,9	88,8	
5 дек	0,40	1,1	227,5	21,7	141,5	88,3	
6 дек	0,35	1,1	228,6	21,7	142,1	87,9	
7 дек	0,36	1,1	229,6	21,8	142,7	87,4	
8 дек	0,35	1,1	230,7	21,9	143,4	86,9	
9 дек	0,29	1,1	231,8	21,9	144,0	86,4	
10 дек	0,27	1,1	232,8	22,0	144,6	86,0	
11 дек	0,30	1,1	233,9	22,1	145,2	85,5	
12 дек	0,25	1,1	234,9	22,1	145,8	85,0	
13 дек	0,30	1,1	236,0	22,2	146,4	84,6	
14 дек	0,26	1,1	237,1	22,3	147,0	84,1	
15 дек	0,26	1,1	238,1	22,3	147,6	83,6	
16 дек	0,28	1,1	239,2	22,4	148,3	83,2	
17 дек	0,25	1,1	240,2	22,5	148,9	82,7	
18 дек	0,24	1,1	241,3	22,5	149,5	82,2	
19 дек	0,23	1,0	242,3	22,6	150,1	81,7	
20 дек	0,24	1,0	243,4	22,7	150,7	81,3	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
21 дек	0,25	1,1	244,4	22,7	151,3	80,8	
22 дек	0,21	1,0	245,5	22,8	151,9	80,4	
23 дек	0,21	1,0	246,5	22,9	152,5	79,9	
24 дек	0,23	1,0	247,6	22,9	153,1	79,4	
25 дек	0,20	1,0	248,6	23,0	153,7	79,0	
26 дек	0,25	1,0	249,6	23,1	154,3	78,5	
27 дек	0,22	1,0	250,7	23,1	154,9	78,0	
28 дек	0,20	1,0	251,7	23,2	155,5	77,6	
29 дек	0,19	1,0	252,8	23,3	156,1	77,1	
30 дек	0,19	1,0	253,8	23,3	156,7	76,6	
31 дек	0,20	1,0	254,9	23,4	157,3	76,2	
1 янв	0,17	1,0	255,9	23,5	157,9	75,7	
2 янв	0,16	1,0	256,9	23,5	158,5	75,3	
3 янв	0,19	1,0	258,0	23,6	159,1	74,8	
4 янв	0,19	1,0	259,0	23,7	159,7	74,3	
5 янв	0,15	1,0	260,0	23,7	160,3	73,9	
6 янв	0,15	1,0	261,1	23,8	160,9	73,4	
7 янв	0,16	1,0	262,1	23,9	161,5	73,0	
8 янв	0,18	1,0	263,1	23,9	162,1	72,5	
9 янв	0,17	1,0	264,2	24,0	162,7	72,0	
10 янв	0,17	1,0	265,2	24,1	163,3	71,6	
11 янв	0,18	1,0	266,2	24,1	163,9	71,1	
12 янв	0,15	1,0	267,3	24,2	164,5	70,7	
13 янв	0,15	1,0	268,3	24,3	165,1	70,2	
14 янв	0,16	1,0	269,3	24,3	165,7	69,7	
15 янв	0,19	1,0	270,4	24,4	166,3	69,3	
16 янв	0,21	1,0	271,4	24,5	166,9	68,8	
17 янв	0,18	1,0	272,5	24,5	167,5	68,3	
18 янв	0,19	1,0	273,5	24,6	168,1	67,9	
19 янв	0,17	1,0	274,5	24,6	168,7	67,4	
20 янв	0,18	1,0	275,6	24,7	169,3	67,0	
21 янв	0,18	1,0	276,6	24,8	169,9	66,5	
22 янв	0,18	1,0	277,6	24,8	170,5	66,0	
23 янв	0,17	1,0	278,7	24,9	171,1	65,6	
24 янв	0,17	1,0	279,7	25,0	171,7	65,1	
25 янв	0,17	1,0	280,7	25,0	172,3	64,7	
26 янв	0,17	1,0	281,8	25,1	172,9	64,2	
27 янв	0,17	1,0	282,8	25,2	173,5	63,7	
28 янв	0,18	1,0	283,9	25,2	174,1	63,3	
29 янв	0,17	1,0	284,9	25,3	174,7	62,8	
30 янв	0,19	1,0	285,9	25,4	175,3	62,4	
31 янв	0,19	1,0	287,0	25,4	175,9	61,9	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
1 фев	0,20	1,0	288,0	25,5	176,5	61,4	
2 фев	0,21	1,0	289,0	25,6	177,1	61,0	
3 фев	0,21	1,0	290,1	25,6	177,7	60,5	
4 фев	0,21	1,0	291,1	25,7	178,3	60,0	
5 фев	0,21	1,0	292,2	25,8	178,9	59,6	
6 фев	0,21	1,0	293,2	25,8	179,5	59,1	
7 фев	0,22	1,0	294,3	25,9	180,1	58,7	
8 фев	0,20	1,0	295,3	26,0	180,7	58,2	
9 фев	0,19	1,0	296,3	26,0	181,3	57,7	
10 фев	0,20	1,0	297,4	26,1	181,9	57,3	
11 фев	0,23	1,0	298,4	26,2	182,5	56,8	
12 фев	0,19	1,0	299,5	26,2	183,1	56,3	
13 фев	0,14	1,0	300,5	26,3	183,7	55,9	
14 фев	0,14	1,0	301,5	26,4	184,3	55,4	
15 фев	0,14	1,0	302,6	26,4	184,9	55,0	
16 фев	0,14	1,0	303,6	26,5	185,5	54,5	
17 фев	0,16	1,0	304,6	26,6	186,1	54,0	
18 фев	0,18	1,0	305,7	26,6	186,7	53,6	
19 фев	0,19	1,0	306,7	26,7	187,3	53,1	
20 фев	0,24	1,0	307,7	26,7	187,9	52,7	
21 фев	0,20	1,0	308,8	26,8	188,5	52,2	
22 фев	0,19	1,0	309,8	26,9	189,1	51,7	
23 фев	0,19	1,0	310,9	26,9	189,7	51,3	
24 фев	0,17	1,0	311,9	27,0	190,3	50,8	
25 фев	0,16	1,0	312,9	27,1	190,9	50,3	
26 фев	0,16	1,0	314,0	27,1	191,5	49,9	
27 фев	0,16	1,0	315,0	27,2	192,1	49,4	
28 фев	0,17	1,0	316,0	27,3	192,7	49,0	
1 мар	0,23	1,0	317,1	27,3	193,3	48,5	
2 мар	0,23	1,0	318,1	27,4	193,9	48,0	
3 мар	0,23	1,0	319,2	27,5	194,5	47,6	
4 мар	0,28	1,1	320,2	27,5	195,1	47,1	
5 мар	0,30	1,1	321,3	27,6	195,7	46,6	
6 мар	0,25	1,1	322,3	27,7	196,3	46,2	
7 мар	0,28	1,1	323,4	27,7	197,0	45,7	
8 мар	0,25	1,1	324,4	27,8	197,6	45,2	
9 мар	0,25	1,1	325,5	27,9	198,2	44,8	
10 мар	0,28	1,1	326,5	27,9	198,8	44,3	
11 мар	0,23	1,1	327,6	28,0	199,4	43,8	
12 мар	0,23	1,0	328,6	28,1	200,0	43,4	
13 мар	0,23	1,0	329,7	28,1	200,6	42,9	
14 мар	0,23	1,0	330,7	28,2	201,2	42,4	
15 мар	0,23	1,0	331,8	28,3	201,8	42,0	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
16 мар	0,23	1,0	332,8	28,3	202,4	41,5	
17 мар	0,25	1,0	333,9	28,4	203,0	41,0	
18 мар	0,28	1,1	334,9	28,5	203,6	40,6	
19 мар	0,30	1,1	336,0	28,5	204,2	40,1	
20 мар	0,25	1,1	337,0	28,6	204,9	39,6	
21 мар	0,28	1,1	338,1	28,7	205,5	39,2	
22 мар	0,28	1,1	339,2	28,7	206,1	38,7	
23 мар	0,33	1,1	340,2	28,8	206,7	38,2	
24 мар	0,40	1,1	341,3	28,9	207,3	37,7	
25 мар	0,40	1,1	342,4	28,9	207,9	37,3	
26 мар	0,35	1,1	343,4	29,0	208,6	36,8	
27 мар	0,38	1,1	344,5	29,1	209,2	36,3	
28 мар	0,33	1,1	345,6	29,1	209,8	35,8	
29 мар	0,35	1,1	346,7	29,2	210,4	35,3	
30 мар	0,33	1,1	347,7	29,3	211,0	34,9	
31 мар	0,38	1,1	348,8	29,3	211,7	34,4	
1 апр	0,53	1,1	349,9	29,4	212,3	33,9	
2 апр	0,83	1,1	351,0	29,5	212,9	33,4	
3 апр	0,83	1,2	352,2	29,6	213,6	32,9	
4 апр	0,73	1,2	353,4	29,6	214,3	32,4	
5 апр	0,75	1,2	354,5	29,7	215,0	31,8	
6 апр	0,75	1,2	355,7	29,8	215,6	31,3	
7 апр	1,25	1,2	356,9	29,9	216,3	30,8	
8 апр	1,00	1,2	358,2	29,9	217,1	30,2	
9 апр	1,03	1,2	359,4	30,0	217,8	29,7	
10 апр	1,30	1,3	360,6	30,1	218,5	29,1	
11 апр	1,10	1,3	361,9	30,2	219,2	28,6	
12 апр	1,70	1,3	363,2	30,3	220,0	28,0	
13 апр	1,13	1,3	364,5	30,3	220,7	27,4	
14 апр	1,53	1,3	365,8	30,4	221,5	26,8	
15 апр	1,50	1,3	367,1	30,5	222,2	26,3	
16 апр	1,38	1,3	368,4	30,6	223,0	25,7	
17 апр	1,95	1,4	369,8	30,7	223,8	25,1	
18 апр	2,03	1,4	371,3	30,8	224,6	24,4	
19 апр	2,20	1,5	372,7	30,9	225,5	23,8	
20 апр	2,53	1,5	374,3	31,0	226,4	23,1	
21 апр	2,73	1,6	375,9	31,1	227,3	22,3	
22 апр	3,00	1,7	377,6	31,2	228,3	21,6	
23 апр	3,15	1,7	379,3	31,3	229,3	20,8	
24 апр	2,55	1,7	381,0	31,4	230,3	20,1	
25 апр	3,10	1,7	382,6	31,5	231,2	19,3	
26 апр	3,43	1,8	384,4	31,6	232,3	18,6	
27 апр	3,85	1,9	386,3	31,7	233,3	17,7	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
28 апр	3,75	1,9	388,2	31,8	234,5	16,9	
29 апр	3,83	1,9	390,2	32,0	235,6	16,0	
30 апр	2,98	1,8	392,0	32,1	236,6	15,2	
1 май	2,83	1,7	393,7	32,2	237,6	14,4	
2 май	2,78	1,7	395,3	32,3	238,6	13,7	
3 май	2,93	1,7	397,0	32,4	239,5	13,0	
4 май	6,00	2,1	399,1	32,5	240,8	12,0	
5 май	6,00	2,6	401,7	33,2	240,2	10,9	Нехватка
6 май	6,00	2,6	404,2	33,4	242,5	13,7	запасов
7 май	6,00	2,6	406,8	33,5	245,0	13,0	желточно-
8 май	6,00	2,6	409,3	33,7	247,6	12,3	го мешка,
9 май	6,00	2,6	411,9	33,9	250,3	11,7	начало
10 май	6,00	2,6	414,5	34,0	253,2	11,0	кормле-
11 май	6,00	2,6	417,0	34,2	256,3	10,4	ния
12 май	6,00	2,6	419,6	34,4	259,5	9,8	
13 май	6,00	2,6	422,1	34,5	262,8	9,2	
14 май	6,00	2,6	424,7	34,7	266,3	8,7	
15 май	6,10	2,6	427,2	34,9	269,9	8,1	
16 май	6,30	2,6	429,9	35,0	273,8	7,6	
17 май	5,93	2,6	432,4	35,2	277,8	7,1	
18 май	6,80	2,7	435,1	35,4	282,0	6,5	
19 май	6,78	2,8	437,9	35,6	286,6	6,0	
20 май	6,50	2,7	440,6	35,8	291,2	5,5	
21 май	5,70	2,6	443,2	36,0	295,8	5,1	
22 май	6,70	2,6	445,8	36,1	300,6	4,6	
23 май	7,48	2,9	448,7	36,3	306,0	4,2	
24 май	6,38	2,8	451,5	36,5	311,5	3,8	
25 май	6,50	2,7	454,2	36,7	316,9	3,4	
26 май	6,95	2,8	456,9	36,9	322,6	3,0	
27 май	7,48	2,9	459,8	37,2	328,7	2,6	
28 май	7,55	3,0	462,8	37,4	335,3	2,2	
29 май	8,65	3,1	465,9	37,6	342,3	1,9	
30 май	8,90	3,3	469,2	37,8	350,0	1,5	
31 май	8,98	3,3	472,5	38,1	358,0	1,2	
1 июн	9,00	3,3	475,8	38,3	366,2	0,9	
2 июн	8,26	3,2	479,0	38,6	374,5	0,6	
3 июн	8,13	3,1	482,2	38,8	382,8	0,4	
4 июн	8,65	3,2	485,4	39,1	391,4		
5 июн	8,55	3,2	488,6	39,3	400,4		
6 июн	9,10	3,3	491,9	39,6	409,7		
7 июн	10,30	3,5	495,4	39,9	419,8		
8 июн	10,55	3,6	499,0	40,2	430,6		
9 июн	11,10	3,7	502,6	40,4	441,8		
10 июн	11,40	3,7	506,3	40,7	453,5		Выпуск молоди

**Численная модель динамики биологических показателей эмбрионов и личинок горбуши
при корректировке термического режима Соколовского ЛРЗ**

Исходные данные и результаты моделирования:

дата закладки на инкубацию	1 сентября
дата выпуска молоди	0 июня
средняя температура в ходе инкубации, °С	6,22
средняя температура в ходе выдерживания, °С	1,10
предлагаемый режим кормления с возраста, сут. б.в.	424
средняя температура в период подращивания, °С	6,80
дата начала кормления	10 мая
продолжительность кормления, сут.	32
длительность терморегуляции осенью, сут.	41
длительность терморегуляции весной, сут.	19

Дата	Среднесуточ- ная темпе- ратура, °С	Приращение биологичес- кого возраста за 1 кален- дарные сутки	Биологичес- кий возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехничес- кий этап
1 сен	8,0	-	-	-	-	-	Закладка
2 сен	8,0	3,1	3,1	0,0	-	-	на инкуба-
3 сен	8,0	3,1	6,2	0,1	-	-	цию
4 сен	8,0	3,1	9,3	0,4	-	-	
5 сен	8,0	3,1	12,4	0,7	-	-	
6 сен	8,0	3,1	15,5	1,0	-	-	
7 сен	8,0	3,1	18,6	1,2	-	-	
8 сен	8,0	3,1	21,7	1,5	-	-	
9 сен	8,0	3,1	24,7	1,8	-	-	
10 сен	8,0	3,1	27,8	2,1	-	-	
11 сен	8,0	3,1	30,9	2,3	-	-	
12 сен	8,0	3,1	34,0	2,6	-	-	
13 сен	8,0	3,1	37,1	2,9	-	-	
14 сен	8,0	3,1	40,2	3,1	-	-	
15 сен	8,0	3,1	43,3	3,4	-	-	
16 сен	8,0	3,1	46,4	3,7	-	-	
17 сен	8,0	3,1	49,5	4,0	-	-	
18 сен	8,0	3,1	52,6	4,2	-	-	
19 сен	8,0	3,1	55,7	4,5	-	-	
20 сен	8,0	3,1	58,8	4,8	-	-	
21 сен	8,0	3,1	61,9	5,1	-	-	
22 сен	8,0	3,1	65,0	5,3	-	-	
23 сен	8,0	3,1	68,1	5,6	-	-	
24 сен	8,0	3,1	71,1	5,9	-	-	
25 сен	8,0	3,1	74,2	6,1	-	-	
26 сен	8,0	3,1	77,3	6,4	-	-	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
27 сен	8,0	3,1	80,4	6,7	-	-	Пигментация глаз
28 сен	8,0	3,1	83,5	7,0	-	-	
29 сен	8,0	3,1	86,6	7,2	-	-	
30 сен	8,0	3,1	89,7	7,5	-	-	
1 окт	8,0	3,1	92,8	7,8	-	-	
2 окт	8,0	3,1	95,9	8,1	-	-	
3 окт	8,0	3,1	99,0	8,3	-	-	
4 окт	8,0	3,1	102,1	8,6	-	-	
5 окт	8,0	3,1	105,2	8,9	-	-	
6 окт	8,0	3,1	108,3	9,1	-	-	
7 окт	8,0	3,1	111,4	9,4	-	-	
8 окт	8,0	3,1	114,5	9,7	-	-	
9 окт	8,0	3,1	117,5	10,0	-	-	
10 окт	8,0	3,1	120,6	10,2	-	-	
11 окт	8,0	3,1	123,7	10,5	-	-	
12 окт	7,88	3,1	126,8	10,8	-	-	
13 окт	7,84	3,1	129,9	11,1	-	-	
14 окт	7,72	3,0	132,9	11,3	-	-	
15 окт	7,58	3,0	135,9	11,6	-	-	
16 окт	7,44	3,0	138,9	11,8	-	-	
17 окт	7,86	3,0	141,9	12,1	-	-	
18 окт	7,64	3,0	144,9	12,4	-	-	
19 окт	7,12	2,9	147,9	12,6	-	-	
20 окт	6,52	2,8	150,6	12,9	-	-	
21 окт	6,40	2,7	153,3	13,1	-	-	
22 окт	6,24	2,6	156,0	13,4	-	-	
23 окт	6,34	2,6	158,6	13,6	-	-	
24 окт	6,80	2,7	161,3	13,8	-	-	
25 окт	6,34	2,7	164,0	14,1	-	-	
26 окт	5,64	2,6	166,6	14,3	-	-	
27 окт	5,50	2,4	169,0	14,5	-	-	
28 окт	5,08	2,4	171,4	14,7	-	-	
29 окт	4,66	2,2	173,6	14,9	-	-	
30 окт	4,40	2,1	175,7	15,1	-	-	
31 окт	4,62	2,1	177,9	15,3	-	-	
1 ноя	4,10	2,1	180,0	15,5	-	-	
2 ноя	3,64	2,0	181,9	15,6	-	-	
3 ноя	3,54	1,9	183,8	15,8	-	-	
4 ноя	4,44	2,0	185,8	16,0	-	-	
5 ноя	4,24	2,1	187,8	16,2	-	-	
6 ноя	3,46	1,9	189,8	16,3	-	-	
7 ноя	3,16	1,8	191,6	16,5	-	-	
8 ноя	3,36	1,8	193,4	16,7	-	-	
9 ноя	2,90	1,7	195,1	16,8	-	-	
10 ноя	2,76	1,7	196,8	17,0	-	-	
11 ноя	2,62	1,6	198,4	17,1	-	-	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
12 ноя	2,38	1,6	200,0	17,2	-	-	
13 ноя	2,66	1,6	201,6	17,4	-	-	
14 ноя	2,60	1,6	203,2	17,5	-	-	
15 ноя	2,14	1,5	204,7	17,7	-	-	
16 ноя	2,10	1,5	206,2	17,8	-	-	
17 ноя	2,22	1,5	207,7	17,9	-	-	
18 ноя	2,14	1,5	209,2	18,0	-	-	
19 ноя	2,18	1,5	210,7	18,2	-	-	
20 ноя	2,08	1,5	212,2	18,3	-	-	
21 ноя	2,36	1,5	213,7	18,4	-	-	
22 ноя	2,24	1,5	215,2	18,6	-	-	
23 ноя	1,88	1,5	216,7	21,0	135,3	93,1	Массовое вылупле- ние
24 ноя	2,08	1,4	218,1	21,1	136,1	92,5	
25 ноя	1,64	1,4	219,6	21,2	136,9	91,9	
26 ноя	1,80	1,4	220,9	21,3	137,7	91,3	
27 ноя	1,78	1,4	222,3	21,4	138,5	90,6	
28 ноя	1,72	1,4	223,7	21,4	139,3	90,0	
29 ноя	1,48	1,4	225,1	21,5	140,1	89,4	
30 ноя	1,40	1,3	226,4	21,6	140,9	88,8	
1 дек	1,32	1,3	227,7	21,7	141,6	88,2	
2 дек	1,36	1,3	229,0	21,8	142,4	87,7	
3 дек	1,18	1,3	230,3	21,9	143,1	87,1	
4 дек	1,12	1,2	231,5	21,9	143,8	86,6	
5 дек	1,04	1,2	232,8	22,0	144,5	86,0	
6 дек	0,98	1,2	234,0	22,1	145,2	85,5	
7 дек	0,98	1,2	235,2	22,2	145,9	84,9	
8 дек	1,08	1,2	236,4	22,2	146,7	84,4	
9 дек	1,04	1,2	237,6	22,3	147,4	83,8	
10 дек	1,16	1,2	238,9	22,4	148,1	83,3	
11 дек	1,00	1,2	240,1	22,5	148,8	82,7	
12 дек	1,00	1,2	241,3	22,5	149,5	82,2	
13 дек	1,18	1,2	242,6	22,6	150,2	81,6	
14 дек	1,04	1,2	243,8	22,7	150,9	81,1	
15 дек	1,08	1,2	245,0	22,8	151,6	80,5	
16 дек	1,30	1,3	246,3	22,9	152,4	80,0	
17 дек	1,16	1,3	247,5	22,9	153,1	79,4	
18 дек	1,14	1,2	248,8	23,0	153,8	78,9	
19 дек	1,08	1,2	250,0	23,1	154,5	78,3	
20 дек	1,06	1,2	251,3	23,2	155,2	77,8	
21 дек	1,04	1,2	252,5	23,3	156,0	77,2	
22 дек	0,96	1,2	253,7	23,3	156,7	76,7	
23 дек	0,92	1,2	254,9	23,4	157,4	76,2	
24 дек	0,96	1,2	256,1	23,5	158,0	75,6	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
25 дек	0,84	1,2	257,3	23,6	158,7	75,1	
26 дек	0,96	1,2	258,5	23,6	159,4	74,6	
27 дек	0,92	1,2	259,7	23,7	160,1	74,0	
28 дек	0,92	1,2	260,9	23,8	160,8	73,5	
29 дек	0,86	1,2	262,1	23,9	161,5	73,0	
30 дек	0,96	1,2	263,3	23,9	162,2	72,4	
31 дек	0,90	1,2	264,5	24,0	162,9	71,9	
1 янв	1,00	1,2	265,7	24,1	163,6	71,4	
2 янв	0,96	1,2	266,9	24,2	164,3	70,8	
3 янв	0,98	1,2	268,1	24,2	165,0	70,3	
4 янв	0,94	1,2	269,3	24,3	165,7	69,8	
5 янв	0,86	1,2	270,5	24,4	166,4	69,2	
6 янв	0,84	1,2	271,7	24,5	167,0	68,7	
7 янв	0,96	1,2	272,9	24,5	167,7	68,2	
8 янв	0,96	1,2	274,1	24,6	168,4	67,6	
9 янв	0,84	1,2	275,3	24,7	169,1	67,1	
10 янв	0,88	1,2	276,4	24,8	169,8	66,6	
11 янв	0,82	1,2	277,6	24,8	170,5	66,0	
12 янв	0,88	1,2	278,8	24,9	171,2	65,5	
13 янв	0,92	1,2	280,0	25,0	171,9	65,0	
14 янв	0,92	1,2	281,2	25,1	172,6	64,5	
15 янв	0,88	1,2	282,4	25,1	173,2	63,9	
16 янв	0,93	1,2	283,6	25,2	173,9	63,4	
17 янв	0,93	1,2	284,8	25,3	174,6	62,9	
18 янв	0,90	1,2	286,0	25,4	175,3	62,3	
19 янв	0,98	1,2	287,2	25,4	176,0	61,8	
20 янв	1,00	1,2	288,4	25,5	176,7	61,3	
21 янв	0,98	1,2	289,6	25,6	177,4	60,7	
22 янв	0,70	1,2	290,8	25,7	178,1	60,2	
23 янв	0,70	1,1	291,9	25,7	178,8	59,7	
24 янв	0,73	1,2	293,1	25,8	179,4	59,2	
25 янв	0,80	1,2	294,2	25,9	180,1	58,7	
26 янв	0,88	1,2	295,4	26,0	180,8	58,1	
27 янв	0,90	1,2	296,6	26,0	181,5	57,6	
28 янв	0,75	1,2	297,8	26,1	182,1	57,1	
29 янв	0,78	1,2	298,9	26,2	182,8	56,6	
30 янв	1,00	1,2	300,1	26,3	183,5	56,0	
31 янв	0,83	1,2	301,3	26,3	184,2	55,5	
1 фев	0,85	1,2	302,5	26,4	184,9	55,0	
2 фев	0,85	1,2	303,7	26,5	185,6	54,5	
3 фев	0,83	1,2	304,9	26,6	186,2	53,9	
4 фев	0,80	1,2	306,0	26,6	186,9	53,4	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
5 фев	0,85	1,2	307,2	26,7	187,6	52,9	
6 фев	0,85	1,2	308,4	26,8	188,3	52,4	
7 фев	0,80	1,2	309,6	26,9	189,0	51,8	
8 фев	0,80	1,2	310,7	26,9	189,6	51,3	
9 фев	0,88	1,2	311,9	27,0	190,3	50,8	
10 фев	0,90	1,2	313,1	27,1	191,0	50,3	
11 фев	0,90	1,2	314,3	27,2	191,7	49,7	
12 фев	0,88	1,2	315,5	27,2	192,4	49,2	
13 фев	0,83	1,2	316,7	27,3	193,1	48,7	
14 фев	0,80	1,2	317,8	27,4	193,7	48,2	
15 фев	0,75	1,2	319,0	27,5	194,4	47,7	
16 фев	0,80	1,2	320,2	27,5	195,1	47,1	
17 фев	0,80	1,2	321,3	27,6	195,8	46,6	
18 фев	0,78	1,2	322,5	27,7	196,4	46,1	
19 фев	0,85	1,2	323,7	27,8	197,1	45,6	
20 фев	0,88	1,2	324,9	27,8	197,8	45,0	
21 фев	0,85	1,2	326,0	27,9	198,5	44,5	
22 фев	0,78	1,2	327,2	28,0	199,2	44,0	
23 фев	0,93	1,2	328,4	28,1	199,8	43,5	
24 фев	0,85	1,2	329,6	28,1	200,5	42,9	
25 фев	0,90	1,2	330,8	28,2	201,2	42,4	
26 фев	0,85	1,2	332,0	28,3	201,9	41,9	
27 фев	0,98	1,2	333,1	28,4	202,6	41,4	
28 фев	0,93	1,2	334,4	28,4	203,3	40,8	
1 мар	0,65	1,2	335,5	28,5	204,0	40,3	
2 мар	0,65	1,1	336,7	28,6	204,6	39,8	
3 мар	0,55	1,1	337,8	28,6	205,3	39,3	
4 мар	0,55	1,1	338,9	28,7	205,9	38,8	
5 мар	0,65	1,1	340,0	28,8	206,6	38,3	
6 мар	0,75	1,1	341,2	28,9	207,2	37,8	
7 мар	0,80	1,2	342,3	28,9	207,9	37,3	
8 мар	0,80	1,2	343,5	29,0	208,6	36,8	
9 мар	0,85	1,2	344,7	29,1	209,3	36,2	
10 мар	0,85	1,2	345,9	29,2	210,0	35,7	
11 мар	0,85	1,2	347,0	29,2	210,6	35,2	
12 мар	0,85	1,2	348,2	29,3	211,3	34,7	
13 мар	0,85	1,2	349,4	29,4	212,0	34,1	
14 мар	0,85	1,2	350,6	29,5	212,7	33,6	
15 мар	0,90	1,2	351,8	29,5	213,4	33,1	
16 мар	0,90	1,2	353,0	29,6	214,1	32,5	
17 мар	0,95	1,2	354,2	29,7	214,8	32,0	
18 мар	0,70	1,2	355,3	29,8	215,4	31,5	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
19 мар	0,90	1,2	356,5	29,8	216,1	31,0	
20 мар	0,90	1,2	357,7	29,9	216,8	30,4	
21 мар	0,85	1,2	358,9	30,0	217,5	29,9	
22 мар	0,85	1,2	360,1	30,1	218,2	29,4	
23 мар	0,85	1,2	361,2	30,1	218,8	28,9	
24 мар	0,85	1,2	362,4	30,2	219,5	28,3	
25 мар	0,65	1,2	363,6	30,3	220,2	27,8	
26 мар	0,45	1,1	364,7	30,3	220,8	27,3	
27 мар	0,50	1,1	365,8	30,4	221,5	26,8	
28 мар	0,60	1,1	366,9	30,5	222,1	26,3	
29 мар	0,70	1,1	368,0	30,6	222,8	25,8	
30 мар	0,70	1,1	369,2	30,6	223,4	25,3	
31 мар	0,70	1,1	370,3	30,7	224,1	24,8	
1 апр	0,65	1,1	371,5	30,8	224,8	24,3	
2 апр	0,65	1,1	372,6	30,8	225,4	23,8	
3 апр	0,70	1,1	373,8	30,9	226,1	23,3	
4 апр	0,75	1,2	374,9	31,0	226,8	22,8	
5 апр	0,90	1,2	376,1	31,1	227,4	22,3	
6 апр	1,00	1,2	377,3	31,1	228,1	21,7	
7 апр	1,00	1,2	378,5	31,2	228,8	21,2	
8 апр	1,05	1,2	379,7	31,3	229,5	20,6	
9 апр	0,95	1,2	380,9	31,4	230,2	20,1	
10 апр	1,00	1,2	382,2	31,5	230,9	19,6	
11 апр	0,60	1,2	383,3	31,5	231,6	19,0	
12 апр	0,85	1,2	384,5	31,6	232,3	18,5	
13 апр	1,05	1,2	385,7	31,7	233,0	18,0	
14 апр	1,00	1,2	386,9	31,8	233,7	17,5	
15 апр	1,15	1,2	388,1	31,8	234,4	16,9	
16 апр	1,30	1,3	389,4	31,9	235,1	16,3	
17 апр	1,30	1,3	390,7	32,0	235,9	15,8	
18 апр	1,40	1,3	392,0	32,1	236,6	15,2	
19 апр	1,25	1,3	393,3	32,2	237,4	14,6	
20 апр	1,05	1,2	394,5	32,2	238,1	14,1	
21 апр	1,35	1,3	395,8	32,3	238,8	13,5	
22 апр	1,30	1,3	397,1	32,4	239,6	12,9	
23 апр	1,50	1,3	398,4	32,5	240,3	12,4	
24 апр	1,65	1,3	399,7	32,6	241,1	11,8	
25 апр	1,80	1,4	401,1	32,9	241,9	11,1	Нехватка
26 апр	2,00	1,4	402,5	32,9	242,7	10,5	запасов
27 апр	2,10	1,5	404,0	32,9	243,6	9,9	желточно-
28 апр	2,00	1,5	405,5	32,9	244,4	9,2	го мешка
29 апр	2,85	1,6	407,0	32,9	245,3	8,5	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
30 апр	2,10	1,6	408,6	32,9	246,2	7,8	
1 май	2,35	1,5	410,1	32,9	247,1	7,1	
2 май	2,55	1,6	411,7	32,9	248,0	6,4	
3 май	2,05	1,5	413,2	32,9	248,1	5,8	
4 май	2,45	1,5	414,7	32,9	246,0	5,1	
5 май	2,70	1,6	416,3	32,9	243,9	4,4	
6 май	2,90	1,7	418,0	32,9	241,8	10,2	
7 май	3,65	1,8	419,8	32,9	239,8	9,8	
8 май	3,75	1,9	421,7	32,9	237,7	9,3	
9 май	3,80	1,9	423,6	32,9	235,8	8,9	
10 май	6,00	2,2	425,8	32,9	233,9	8,4	Начало кормления
11 май	6,00	2,6	428,4	33,0	231,9	7,9	
12 май	6,00	2,6	430,9	33,0	230,2	7,4	
13 май	6,00	2,6	433,5	33,0	228,9	6,9	
14 май	6,00	2,6	436,1	33,1	227,8	6,4	
15 май	6,00	2,6	438,6	33,1	227,1	5,9	
16 май	6,00	2,6	441,2	33,2	226,7	5,4	
17 май	6,00	2,6	443,7	33,2	226,5	5,0	
18 май	6,00	2,6	446,3	33,3	226,7	4,6	
19 май	6,00	2,6	448,8	33,4	227,2	4,2	
20 май	6,00	2,6	451,4	33,5	228,0	3,8	
21 май	6,00	2,6	453,9	33,5	229,1	3,4	
22 май	6,00	2,6	456,5	33,6	230,5	3,0	
23 май	6,00	2,6	459,1	33,7	232,3	2,7	
24 май	6,00	2,6	461,6	33,8	234,3	2,4	
25 май	6,00	2,6	464,2	33,9	236,6	2,1	
26 май	6,00	2,6	466,7	34,0	239,3	1,8	
27 май	6,00	2,6	469,3	34,1	242,3	1,5	
28 май	6,00	2,6	471,8	34,3	245,5	1,3	
29 май	6,30	2,6	474,4	34,4	249,2	1,0	
30 май	7,15	2,8	477,2	34,5	253,4	-	
31 май	7,40	2,9	480,1	34,7	258,2	-	
1 июн	7,75	3,0	483,1	34,8	263,6	-	
2 июн	8,55	3,1	486,2	35,0	269,6	-	
3 июн	7,75	3,1	489,3	35,2	276,2	-	
4 июн	8,25	3,1	492,4	35,4	283,1	-	
5 июн	8,55	3,2	495,6	35,6	290,7	-	
6 июн	8,95	3,3	498,9	35,8	299,0	-	
7 июн	8,35	3,2	502,1	36,1	307,8	-	
8 июн	8,25	3,2	505,3	36,3	316,8	-	
9 июн	8,10	3,1	508,4	36,5	326,1	-	
10 июн	8,30	3,1	511,6	36,8	336,0	-	

Выпуск
молоди

Численная модель динамики биологических показателей эмбрионов и личинок горбуши при корректировке термического режима Березняковского ЛРЗ

Исходные данные и результаты моделирования:

дата закладки на инкубацию	1 сентября
дата выпуска молоди	10 июня
средняя температура в ходе инкубации, °С	6,52
средняя температура в ходе выдерживания, °С	0,95
предлагаемый режим кормления с возраста, сут. б.в.	399
средняя температура в период подращивания, °С	6,00
дата начала кормления	4 мая
продолжительность кормления, сут.	38
длительность терморегуляции осенью, сут.	43
длительность терморегуляции весной, сут.	37

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
1 сен	8,0	-	-	-	-	-	Закладка на инкубацию
2 сен	8,0	3,1	3,1	0,0	-	-	
3 сен	8,0	3,1	6,2	0,1	-	-	
4 сен	8,0	3,1	9,3	0,4	-	-	
5 сен	8,0	3,1	12,4	0,7	-	-	
6 сен	8,0	3,1	15,5	1,0	-	-	
7 сен	8,0	3,1	18,6	1,2	-	-	
8 сен	8,0	3,1	21,7	1,5	-	-	
9 сен	8,0	3,1	24,7	1,8	-	-	
10 сен	8,0	3,1	27,8	2,1	-	-	
11 сен	8,0	3,1	30,9	2,3	-	-	
12 сен	8,0	3,1	34,0	2,6	-	-	
13 сен	8,0	3,1	37,1	2,9	-	-	
14 сен	8,0	3,1	40,2	3,1	-	-	
15 сен	8,0	3,1	43,3	3,4	-	-	
16 сен	8,0	3,1	46,4	3,7	-	-	
17 сен	8,0	3,1	49,5	4,0	-	-	
18 сен	8,0	3,1	52,6	4,2	-	-	
19 сен	8,0	3,1	55,7	4,5	-	-	
20 сен	8,0	3,1	58,8	4,8	-	-	
21 сен	8,0	3,1	61,9	5,1	-	-	
22 сен	8,0	3,1	65,0	5,3	-	-	
23 сен	8,0	3,1	68,1	5,6	-	-	
24 сен	8,0	3,1	71,1	5,9	-	-	
25 сен	8,0	3,1	74,2	6,1	-	-	
26 сен	8,0	3,1	77,3	6,4	-	-	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
27 сен	8,0	3,1	80,4	6,7	-	-	Пигментация глаз
28 сен	8,0	3,1	83,5	7,0	-	-	
29 сен	8,0	3,1	86,6	7,2	-	-	
30 сен	8,0	3,1	89,7	7,5	-	-	
1 окт	8,0	3,1	92,8	7,8	-	-	
2 окт	8,0	3,1	95,9	8,1	-	-	
3 окт	8,0	3,1	99,0	8,3	-	-	
4 окт	8,0	3,1	102,1	8,6	-	-	
5 окт	8,0	3,1	105,2	8,9	-	-	
6 окт	8,0	3,1	108,3	9,1	-	-	
7 окт	8,0	3,1	111,4	9,4	-	-	
8 окт	8,0	3,1	114,5	9,7	-	-	
9 окт	8,0	3,1	117,5	10,0	-	-	
10 окт	8,0	3,1	120,6	10,2	-	-	
11 окт	8,0	3,1	123,7	10,5	-	-	
12 окт	8,0	3,1	126,8	10,8	-	-	
13 окт	8,0	3,1	129,9	11,1	-	-	
14 окт	7,94	3,1	133,0	11,3	-	-	
15 окт	7,77	3,1	136,1	11,6	-	-	
16 окт	7,63	3,0	139,1	11,9	-	-	
17 окт	7,61	3,0	142,1	12,1	-	-	
18 окт	7,46	3,0	145,1	12,4	-	-	
19 окт	7,35	2,9	148,0	12,6	-	-	
20 окт	7,29	2,9	150,9	12,9	-	-	
21 окт	7,02	2,9	153,8	13,2	-	-	
22 окт	6,42	2,8	156,5	13,4	-	-	
23 окт	6,45	2,7	159,2	13,6	-	-	
24 окт	6,30	2,7	161,9	13,9	-	-	
25 окт	6,07	2,6	164,5	14,1	-	-	
26 окт	5,99	2,6	167,1	14,3	-	-	
27 окт	5,79	2,5	169,6	14,6	-	-	
28 окт	5,21	2,4	172,0	14,8	-	-	
29 окт	5,80	2,4	174,4	15,0	-	-	
30 окт	5,85	2,5	176,9	15,2	-	-	
31 окт	5,65	2,5	179,4	15,4	-	-	
1 ноя	5,34	2,4	181,8	15,6	-	-	
2 ноя	5,21	2,3	184,2	15,8	-	-	
3 ноя	5,27	2,3	186,5	16,0	-	-	
4 ноя	5,15	2,3	188,8	16,3	-	-	
5 ноя	5,17	2,3	191,1	16,5	-	-	
6 ноя	4,78	2,3	193,4	16,7	-	-	
7 ноя	4,67	2,2	195,6	16,8	-	-	
8 ноя	4,76	2,2	197,8	17,0	-	-	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
9 ноя	4,66	2,2	200,0	17,2	–	–	
10 ноя	4,62	2,2	202,1	17,4	–	–	
11 ноя	4,51	2,1	204,3	17,6	–	–	
12 ноя	4,31	2,1	206,4	17,8	–	–	
13 ноя	4,28	2,1	208,5	18,0	–	–	
14 ноя	4,02	2,0	210,5	18,2	–	–	
15 ноя	3,91	2,0	212,5	18,3	–	–	
16 ноя	3,81	1,9	214,4	18,5	–	–	
17 ноя	3,71	1,9	216,3	21,0	135,0	93,3	Массовое влупле-
18 ноя	3,74	1,9	218,2	21,1	136,1	92,5	
19 ноя	3,45	1,9	220,1	21,2	137,2	91,6	
20 ноя	3,18	1,8	221,9	21,3	138,3	90,8	
21 ноя	2,71	1,7	223,6	21,4	139,3	90,1	
22 ноя	2,70	1,6	225,2	21,5	140,2	89,3	
23 ноя	2,69	1,6	226,9	21,6	141,1	88,6	
24 ноя	2,36	1,6	228,5	21,7	142,1	87,9	
25 ноя	2,21	1,5	230,0	21,8	142,9	87,2	
26 ноя	2,10	1,5	231,5	21,9	143,8	86,6	
27 ноя	1,82	1,4	232,9	22,0	144,6	85,9	
28 ноя	1,76	1,4	234,3	22,1	145,4	85,3	
29 ноя	1,60	1,4	235,7	22,2	146,2	84,7	
30 ноя	1,58	1,4	237,0	22,3	147,0	84,1	
1 дек	1,53	1,3	238,4	22,4	147,8	83,5	
2 дек	1,51	1,3	239,7	22,4	148,6	82,9	
3 дек	1,38	1,3	241,0	22,5	149,3	82,3	
4 дек	1,43	1,3	242,4	22,6	150,1	81,7	
5 дек	1,39	1,3	243,7	22,7	150,8	81,2	
6 дек	1,31	1,3	245,0	22,8	151,6	80,6	
7 дек	1,17	1,3	246,2	22,9	152,3	80,0	
8 дек	1,08	1,2	247,5	22,9	153,1	79,5	
9 дек	1,11	1,2	248,7	23,0	153,8	78,9	
10 дек	1,06	1,2	249,9	23,1	154,5	78,4	
11 дек	1,08	1,2	251,2	23,2	155,2	77,8	
12 дек	1,05	1,2	252,4	23,2	155,9	77,3	
13 дек	1,00	1,2	253,6	23,3	156,6	76,7	
14 дек	0,98	1,2	254,8	23,4	157,3	76,2	
15 дек	0,95	1,2	256,0	23,5	158,0	75,6	
16 дек	0,91	1,2	257,2	23,6	158,7	75,1	
17 дек	0,81	1,2	258,4	23,6	159,4	74,6	
18 дек	0,76	1,2	259,6	23,7	160,1	74,1	
19 дек	0,69	1,2	260,7	23,8	160,7	73,6	
20 дек	0,73	1,1	261,9	23,8	161,4	73,0	
21 дек	0,71	1,2	263,0	23,9	162,1	72,5	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
22 дек	0,68	1,1	264,2	24,0	162,7	72,0	
23 дек	0,66	1,1	265,3	24,1	163,4	71,5	
24 дек	0,67	1,1	266,5	24,1	164,0	71,0	
25 дек	0,62	1,1	267,6	24,2	164,7	70,5	
26 дек	0,65	1,1	268,7	24,3	165,4	70,0	
27 дек	0,62	1,1	269,9	24,4	166,0	69,5	
28 дек	0,62	1,1	271,0	24,4	166,7	69,0	
29 дек	0,60	1,1	272,1	24,5	167,3	68,5	
30 дек	0,60	1,1	273,3	24,6	168,0	68,0	
31 дек	0,61	1,1	274,4	24,6	168,6	67,5	
1 янв	0,54	1,1	275,5	24,7	169,3	67,0	
2 янв	0,56	1,1	276,6	24,8	169,9	66,5	
3 янв	0,55	1,1	277,7	24,9	170,6	66,0	
4 янв	0,54	1,1	278,8	24,9	171,2	65,5	
5 янв	0,55	1,1	280,0	25,0	171,8	65,0	
6 янв	0,46	1,1	281,1	25,1	172,5	64,5	
7 янв	0,46	1,1	282,2	25,1	173,1	64,0	
8 янв	0,45	1,1	283,3	25,2	173,7	63,5	
9 янв	0,44	1,1	284,3	25,3	174,4	63,1	
10 янв	0,41	1,1	285,4	25,3	175,0	62,6	
11 янв	0,41	1,1	286,5	25,4	175,6	62,1	
12 янв	0,39	1,1	287,6	25,5	176,3	61,6	
13 янв	0,38	1,1	288,7	25,5	176,9	61,1	
14 янв	0,37	1,1	289,8	25,6	177,5	60,7	
15 янв	0,35	1,1	290,8	25,7	178,1	60,2	
16 янв	0,36	1,1	291,9	25,7	178,8	59,7	
17 янв	0,36	1,1	293,0	25,8	179,4	59,2	
18 янв	0,36	1,1	294,1	25,9	180,0	58,7	
19 янв	0,38	1,1	295,1	26,0	180,6	58,3	
20 янв	0,32	1,1	296,2	26,0	181,2	57,8	
21 янв	0,31	1,1	297,3	26,1	181,9	57,3	
22 янв	0,30	1,1	298,3	26,2	182,5	56,8	
23 янв	0,27	1,1	299,4	26,2	183,1	56,4	
24 янв	0,27	1,1	300,4	26,3	183,7	55,9	
25 янв	0,27	1,1	301,5	26,4	184,3	55,4	
26 янв	0,27	1,1	302,6	26,4	184,9	55,0	
27 янв	0,27	1,1	303,6	26,5	185,5	54,5	
28 янв	0,26	1,1	304,7	26,6	186,1	54,0	
29 янв	0,26	1,1	305,7	26,6	186,7	53,6	
30 янв	0,26	1,1	306,8	26,7	187,3	53,1	
31 янв	0,26	1,1	307,8	26,8	188,0	52,6	
1 фев	0,23	1,1	308,9	26,8	188,6	52,2	
2 фев	0,23	1,0	309,9	26,9	189,2	51,7	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
3 фев	0,21	1,0	311,0	27,0	189,8	51,2	
4 фев	0,21	1,0	312,0	27,0	190,4	50,8	
5 фев	0,21	1,0	313,1	27,1	191,0	50,3	
6 фев	0,21	1,0	314,1	27,1	191,6	49,8	
7 фев	0,21	1,0	315,1	27,2	192,2	49,4	
8 фев	0,21	1,0	316,2	27,3	192,8	48,9	
9 фев	0,21	1,0	317,2	27,3	193,4	48,4	
10 фев	0,20	1,0	318,3	27,4	194,0	48,0	
11 фев	0,20	1,0	319,3	27,5	194,6	47,5	
12 фев	0,21	1,0	320,4	27,5	195,2	47,0	
13 фев	0,20	1,0	321,4	27,6	195,8	46,6	
14 фев	0,20	1,0	322,4	27,7	196,4	46,1	
15 фев	0,20	1,0	323,5	27,7	197,0	45,7	
16 фев	0,20	1,0	324,5	27,8	197,6	45,2	
17 фев	0,22	1,0	325,6	27,9	198,2	44,7	
18 фев	0,21	1,0	326,6	27,9	198,8	44,3	
19 фев	0,21	1,0	327,7	28,0	199,4	43,8	
20 фев	0,21	1,0	328,7	28,1	200,0	43,3	
21 фев	0,22	1,0	329,7	28,1	200,6	42,9	
22 фев	0,22	1,0	330,8	28,2	201,2	42,4	
23 фев	0,19	1,0	331,8	28,3	201,8	41,9	
24 фев	0,19	1,0	332,9	28,3	202,4	41,5	
25 фев	0,20	1,0	333,9	28,4	203,0	41,0	
26 фев	0,21	1,0	334,9	28,5	203,6	40,6	
27 фев	0,21	1,0	336,0	28,5	204,2	40,1	
28 фев	0,21	1,0	337,0	28,6	204,8	39,6	
1 мар	0,20	1,0	338,1	28,7	205,4	39,2	
2 мар	0,20	1,0	339,1	28,7	206,0	38,7	
3 мар	0,20	1,0	340,2	28,8	206,7	38,2	
4 мар	0,40	1,1	341,2	28,9	207,3	37,8	
5 мар	0,40	1,1	342,3	28,9	207,9	37,3	
6 мар	0,40	1,1	343,4	29,0	208,5	36,8	
7 мар	0,30	1,1	344,5	29,1	209,1	36,3	
8 мар	0,30	1,1	345,5	29,1	209,8	35,9	
9 мар	0,30	1,1	346,6	29,2	210,4	35,4	
10 мар	0,40	1,1	347,7	29,3	211,0	34,9	
11 мар	0,50	1,1	348,7	29,3	211,6	34,4	
12 мар	0,40	1,1	349,8	29,4	212,3	33,9	
13 мар	0,50	1,1	350,9	29,5	212,9	33,5	
14 мар	0,60	1,1	352,0	29,5	213,5	33,0	
15 мар	0,70	1,1	353,2	29,6	214,2	32,4	
16 мар	0,70	1,1	354,3	29,7	214,8	31,9	
17 мар	0,80	1,2	355,5	29,8	215,5	31,4	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
18 мар	0,60	1,1	356,6	29,8	216,2	30,9	
19 мар	0,50	1,1	357,8	29,9	216,8	30,4	
20 мар	0,70	1,1	358,9	30,0	217,5	29,9	
21 мар	0,40	1,1	360,0	30,0	218,1	29,4	
22 мар	0,50	1,1	361,1	30,1	218,8	28,9	
23 мар	0,50	1,1	362,2	30,2	219,4	28,4	
24 мар	0,50	1,1	363,3	30,3	220,0	28,0	
25 мар	0,60	1,1	364,4	30,3	220,7	27,5	
26 мар	0,80	1,1	365,6	30,4	221,3	26,9	
27 мар	0,90	1,2	366,7	30,5	222,0	26,4	
28 мар	0,40	1,1	367,9	30,5	222,7	25,9	
29 мар	0,80	1,1	369,0	30,6	223,3	25,4	
30 мар	0,90	1,2	370,2	30,7	224,0	24,9	
31 мар	0,90	1,2	371,4	30,8	224,7	24,4	
1 апр	0,50	1,1	372,5	30,8	225,4	23,9	
2 апр	1,00	1,2	373,7	30,9	226,0	23,3	
3 апр	0,70	1,2	374,9	31,0	226,7	22,8	
4 апр	1,00	1,2	376,0	31,1	227,4	22,3	
5 апр	0,80	1,2	377,2	31,1	228,1	21,8	
6 апр	1,00	1,2	378,4	31,2	228,8	21,2	
7 апр	1,20	1,2	379,7	31,3	229,5	20,7	
8 апр	1,80	1,3	381,0	31,4	230,3	20,1	
9 апр	1,80	1,4	382,4	31,5	231,1	19,5	
10 апр	1,80	1,4	383,8	31,6	231,9	18,8	
11 апр	2,20	1,5	385,3	31,6	232,7	18,2	
12 апр	2,40	1,5	386,8	31,7	233,6	17,5	
13 апр	3,00	1,6	388,4	31,8	234,6	16,8	
14 апр	2,80	1,7	390,1	32,0	235,5	16,0	
15 апр	3,10	1,7	391,8	32,1	236,5	15,3	
16 апр	2,60	1,7	393,5	32,2	237,5	14,5	
17 апр	2,80	1,6	395,1	32,3	238,4	13,8	
18 апр	2,70	1,6	396,7	32,4	239,4	13,1	
19 апр	2,60	1,6	398,4	32,5	240,3	12,4	
20 апр	2,50	1,6	400,0	32,6	241,2	11,6	Нехватка
21 апр	2,50	1,6	401,5	32,7	242,1	10,9	запасов
22 апр	2,30	1,6	403,1	32,8	243,0	10,3	желточно-
23 апр	2,50	1,6	404,6	32,9	243,9	9,6	го мешка
24 апр	3,00	1,6	406,3	32,9	244,9	8,8	
25 апр	2,80	1,7	408,0	32,9	245,9	8,1	
26 апр	2,70	1,6	409,6	32,9	246,8	7,4	
27 апр	2,70	1,6	411,3	32,9	247,8	6,6	
28 апр	2,70	1,6	412,9	32,9	248,6	5,9	
29 апр	3,10	1,7	414,6	32,9	246,2	5,1	

Дата	Среднесуточная температура, °С	Приращение биологического возраста за 1 календарные сутки	Биологический возраст, сут. б.в.	Длина, мм	Масса, мг	Масса желточного мешка, мг	Биотехнический этап
30 апр	3,00	1,7	416,3	32,9	243,9	4,4	
1 май	3,10	1,7	418,0	32,9	241,8	3,6	
2 май	3,10	1,7	419,8	32,9	239,8	2,8	
3 май	3,10	1,7	421,5	32,9	237,9	2,1	
4 май	6,00	2,1	423,6	32,9	235,8	1,1	Начало кормления
5 май	6,00	2,6	426,2	32,9	233,6	0,0	
6 май	6,00	2,6	428,8	33,0	231,6	7,8	
7 май	6,00	2,6	431,3	33,0	230,0	7,3	
8 май	6,00	2,6	433,9	33,0	228,7	6,8	
9 май	6,00	2,6	436,4	33,1	227,7	6,3	
10 май	6,00	2,6	439,0	33,1	227,0	5,8	
11 май	6,00	2,6	441,5	33,2	226,6	5,4	
12 май	6,00	2,6	444,1	33,3	226,5	4,9	
13 май	6,00	2,6	446,6	33,3	226,8	4,5	
14 май	6,00	2,6	449,2	33,4	227,3	4,1	
15 май	6,00	2,6	451,8	33,5	228,2	3,7	
16 май	6,00	2,6	454,3	33,5	229,3	3,3	
17 май	6,00	2,6	456,9	33,6	230,8	3,0	
18 май	6,00	2,6	459,4	33,7	232,5	2,7	
19 май	6,00	2,6	462,0	33,8	234,6	2,3	
20 май	6,00	2,6	464,5	33,9	237,0	2,0	
21 май	6,00	2,6	467,1	34,0	239,7	1,7	
22 май	6,00	2,6	469,6	34,2	242,7	1,5	
23 май	6,00	2,6	472,2	34,3	246,0	1,2	
24 май	6,00	2,6	474,7	34,4	249,6	1,0	
25 май	6,00	2,6	477,3	34,5	253,6	0,8	
26 май	6,00	2,6	479,9	34,7	257,8	0,6	
27 май	6,00	2,6	482,4	34,8	262,3	0,4	
28 май	6,00	2,6	485,0	34,9	267,2	0,2	
29 май	6,00	2,6	487,5	35,1	272,3	0,0	
30 май	6,00	2,6	490,1	35,2	277,8	-0,1	
31 май	6,00	2,6	492,6	35,4	283,6	-	
1 июн	6,00	2,6	495,2	35,6	289,7	-	
2 июн	6,00	2,6	497,7	35,7	296,0	-	
3 июн	6,00	2,6	500,3	35,9	302,7	-	
4 июн	6,00	2,6	502,9	36,1	309,7	-	
5 июн	6,00	2,6	505,4	36,3	317,1	-	
6 июн	6,00	2,6	508,0	36,5	324,7	-	
7 июн	6,00	2,6	510,5	36,7	332,6	-	
8 июн	6,00	2,6	513,1	36,9	340,8	-	
9 июн	6,00	2,6	515,6	37,1	349,4	-	
10 июн	6,00	2,6	518,2	37,3	358,2	-	

Выпуск
молоди

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Материалы и методы	9
Метод масштабных характеристик, как новый метод количественного описания температурно-временных закономерностей раннего развития горбуши	15
Сравнительный анализ степени аппроксимации данных по длительности развития эмбрионов горбуши математическими уравнениями	15
Связь показателей метода безразмерных характеристик с масштабным коэффициентом квадратичного экспоненциального уравнения	24
Описание метода количественной оценки биологического возраста горбуши, основанного на использовании коэффициентов квадратичного экспоненциального уравнения (метод масштабных характеристик)	27
Хронологическое описание развития горбуши в единицах биологического возраста с применением метода масштабных характеристик	30
Развитие эмбрионов до вылупления (инкубация)	31
Развитие свободных эмбрионов (выдерживание)	36
Развитие личинок (подращивание)	40
Количественное описание роста эмбрионов и личинок горбуши в процессе их искусственного разведения с применением метода масштабных характеристик ..	42
Рост эмбрионов и свободных эмбрионов горбуши	42
Рост личинок горбуши	45
Рост личинок при выдерживании в отсутствие кормления	46
Оценка влияния факторов среды на рост личинок горбуши в ходе подращивания	47
Влияние возраста начала кормления и температуры воды на скорость перехода личинок горбуши на экзогенное питание	51
Влияние возраста начала кормления и температуры воды на темп роста массы личинок горбуши	54
Оптимизация сроков выпуска и перспективы управления скоростью развития и роста молоди горбуши на рыбоводных заводах Юго-Восточного Сахалина	61
Сроки выпуска искусственно воспроизводимой и ската дикой молоди горбуши и коэффициенты возврата	61
Моделирование динамики биологических показателей молоди горбуши на ЛРЗ	76
Заключение и выводы	83
Литература	85
Приложения	96

CONTENTS

Introduction	5
Materials and methods	9
Scale-characteristics method as a new method for a quantitative description of temperature – time mechanism of early pink salmon development	15
A comparative approximation study of mathematical models for the relationship between temperature and hatching time of eggs of pink salmon	15
Interrelation between non-dimensional characteristic method indexes and quadratic exponential expression scale coefficient	24
Description of a new method for quantitative account of pink salmon biological age, based on indexes of quadratic exponential expression application («scale-characteristic method»)	27
Chronological description of pink salmon development in biological age qualitative characteristics with scale-characteristics method application	30
Embryogenesis until hatching time (incubation)	31
Embryogenesis after hatching time (maintenance)	36
Larvae development («growing»)	40
Chronological description of pink salmon embryo and larvae growth during the process of artificial propagation with scale-characteristics method application	42
Pink salmon embryo and free embryo growth	42
Pink salmon larvae growth	45
Larvae growth in maintenance without forced feeding	46
Estimation of environment factors influence for pink salmon larvae growth in growing	47
Influence of biological age on beginning of forced feeding and water temperature for speed of transfer larvae to external feeding	51
Influence of biological age on beginning of forced feeding and water temperature for speed of pink salmon larvae growth	54
Optimization of terms for pink salmon fry release and prospects of salmons early development and growth speed management on southeastern Sakhalin hatcheries.	61
Terms for pink salmon release from hatcheries, wild fry's downstream migration and return coefficients	61
Computational modeling of the biological characteristics of young pink salmon on hatcheries	76
Conclusion	83
Literature	85
Appendix	96

Тарасюк Елена Васильевна, Тарасюк Сергей Наумович

**Метод масштабных характеристик
и его применение для совершенствования
биотехники искусственного разведения горбуши**

Заведующая редакцией *Г.П. Короткова*
Редактор *М.Е. Кривенко*
Корректор *Е.Н. Гаврилова*
Художественный редактор *В.В. Веселова*
Технический редактор *И.И. Алиева*
Компьютерная верстка *И.И. Алиевой*

Подписано в печать 25.04.2007.
Печ. л. 18,6. Формат 60×84 1/8.
Тираж 200. Заказ № 150.

Издательство ВНИРО
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17
Тел.: (499) 264-65-33
Факс: (499) 264-91-87