

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.2; 575.2

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦВЕТА МЯСА У КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* О. ИТУРУП

© 2010 г. Л.А. Животовский¹, Л.К. Федорова², М.В. Шитова¹, Л.А. Воронова²,
С.И. Борзов³, В.П. Погодин⁴, Г.А. Рубцова¹, К.И. Афанасьев¹

1 - Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва

2 - Отдел рыбоводства ЗАО «Гидрострой», Южно-Сахалинск

3 - Рейдовая научно-исследовательская станция, ФГУ «Сахалинрыбвод», Итуруп

4 - Курильский лососевый рыбоводный завод, Итуруп

Поступила в редакцию 06.04.2009 г.

Окончательный вариант получен 26.10.2009 г.

Цвет мяса кеты в течение нерестового хода снижается от ярко-красного до бледносерого. Среди зрелых производителей большинство рыб были низшей категории цвета, но среди них встречались рыбы с заметно окрашенным мясом. На Рейдовом ЛРЗ последние составляли 3,4-4,5%, а на Курильском ЛРЗ – 12,6-13,0%. Столь большая разница в двух соседних стадах кеты может объясняться селективным выловом и селективным разведением кеты. Исследованы корреляции категорий цветности со степенью развития брачного наряда, зрелостью, возрастом и др. Обсуждаются меры по увеличению доли рыб с хорошим по цвету качеством мяса.

Ключевые слова: кета, о. Итуруп, цвет мяса, селективный промысел, селективное воспроизводство, рыбоводный завод.

ВВЕДЕНИЕ

Основным критерием качества сырца для лососевых рыб является цвет мяса, предпочтительно – ясный розовый, оранжевый или красный (Gjedrem, 1997). В морской период лосося, в частности кета *Oncorhynchus keta*, являющаяся объектом нашего исследования, имеют серебристую окраску тела без полос и пятен. В местах нагула в корм кеты включается зоопланктон, от которых в организм попадает каротиноид астаксантин, обеспечивающий характерные розовые оттенки мяса. С входом в опресненную воду прибрежья и затем в реку начинается мобилизация астаксантина в кожу и овоциты, вследствие чего серебристая окраска начинает заменяться «брачным нарядом»: тело кеты становится темным, на боках появляются малиново-лиловые вертикальные полосы, ястыки становятся ярко окрашенными. К моменту нереста цвет мяса, вследствие потери каротиноидного пигмента, из ярко-розового становится бледным или желтовато-розовым, вплоть до обесцвеченного, светло-серого у лошальных производителей.

Насыщенный цвет мяса лососей обращает на себя внимание и привлекает покупателя. Недаром такой цвет вошел в образные обороты речи. Вот выдержка из рекламы скатертей для обеденного стола: «Цвет скатерти очень важен, особенно если подают вино, поскольку, по мнению специалистов, он не должен мешать разглядывать божественный напиток, а, напротив, позволял бы оценить всю его прелесть. Наиболее подходят скатерти белые, розовые и цвета мяса лосося».

Ориентация на качество рыбы, в первую очередь – на цвет мяса, становится основной тенденцией лососеводства (Gjedrem, 1997). В то же время этот вид отрасли начинает испытывать затруднения, связанные с антирекламой и зеленым движением. Дело в том, что при садковом разведении атлантического лосося и некоторых других видов для обеспечения надлежащего цвета мяса рыбу раньше кормили крилем, содержащим достаточное количество астаксантина. Однако такой корм оказался слишком дорогим в массовом применении, и рыборазводные компании перешли на

искусственные, синтезированные каротиноиды. К слову сказать, они же используются и для усиления цвета желтка яиц на птицефермах.

Намечающийся конфликт между возможным вредом для здоровья людей искусственных добавок в корм лососей и коммерчески важным цветовым предпочтением должен, на наш взгляд, найти свое разрешение в ориентации на потребление лосося естественного происхождения – т.е. нагуливающегося в открытых водах, а не растущего на закрытых фермах на усиливающих дозах антибиотиков, гормональных препаратов и подкормок с синтетическими каротиноидами. Это, в первую очередь, кета и горбуша, у которых мальки начинают питаться в основном только после ската, а генофонд «заводской» рыбы постоянно пополняется рыбой естественного воспроизводства.

Таким образом, следует ожидать, что в стратегии воспроизводства тихоокеанских лососей цвет мяса станет одним из ключевых признаков рыбы. В связи с этим возникает необходимость в изучении различий в цвете мяса среди производителей и использования выявленных вариаций в разведении лосося. Наиболее перспективным в этом направлении видится изучение кеты. Действительно, кета широко распространена по всей северной части Тихого океана; на российском Дальнем Востоке нерестится по преимуществу в реках Сахалина, южных Курил, охотоморского побережья материка, Камчатки, являясь вторым по численности видом тихоокеанских лососей после горбуши. Пополнение запасов кеты идет как путем естественного воспроизводства, так и во многом за счет искусственного разведения на лососевых рыбопроизводных заводах (ЛРЗ) (Смирнов и др., 2006). Наиболее впечатляющим примером успехов заводского воспроизводства является созданное на Хоккайдо искусственное стадо кеты, промысловый возврат которого превышает 200 тыс. т, т.е. сопоставимы с объемом вылавливаемых Россией лососей. В последние годы все больший интерес к разведению кеты проявляется и в России: рыбозаводы, предпочитавшие ранее в большей степени заниматься разведением горбуши, прилагают усилия по восстановлению упавшей численности своих стад кеты, а в некоторых случаях по формированию стад, ранее отсутствовавших или крайне малочисленных. При искусственном разведении возможно направленное воздействие на генофонд воспроизводимой популяции, в т.ч. по цвету мяса, для чего необходимо знать о спектре вариативности этого признака.

Нами была исследована суточная динамика разных категорий цвета мяса кеты в путину 2005-2006 гг. в заливах Простор и Курильский о. Итуруп Сахалинской области и подробно исследована изменчивость окраски мышц производителей кеты в 2006 г. на Рейдовом и Курильском ЛРЗ (рис. 1).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Кета о. Итуруп воспроизводится в основном на ЛРЗ «Рейдовый» реки Рейдовая, впадающей в залив Простор. ЛРЗ «Курильский» реки Курилка, впадающей в залив Курильский, разводит, в основном, горбушу, но в последние годы стал наращивать выпуск кеты; в 2006 г. вернулись трехлетки (особи возраста 2+) от первого большого выпуска молоди 2004 г.

Сроки кетовой путины в заливах Простор и Курильский в период исследования 2005-2006 гг. (сдача кеты-сырца на Рейдовский рыбоперерабатывающий комбинат о. Итуруп): начало – 25 сентября в 2005г. и 21 сентября в 2006г., окончание – 10 и 16 ноября, соответственно (рис. 2). Временную динамику категорий цвета мяса кеты в

пути 2005-2006 гг. изучали по ежесуточным данным о качестве сырца Рейдовского рыбокомбината, определенном технологами комбината.

Предварительный анализ данных динамики численности и цвета мяса в уловах 2005 г. указал на необходимость изучения зрелых производителей, и поэтому в 2006г. мы подробно исследовали кету, заходящую на нерест в реки Рейдовая и Курилка. Выборки по 100 рыб на забойках Рейдового и Курильского ЛРЗ совмещали с графиком проведения плановых биоанализов производителей кеты (табл. 1).

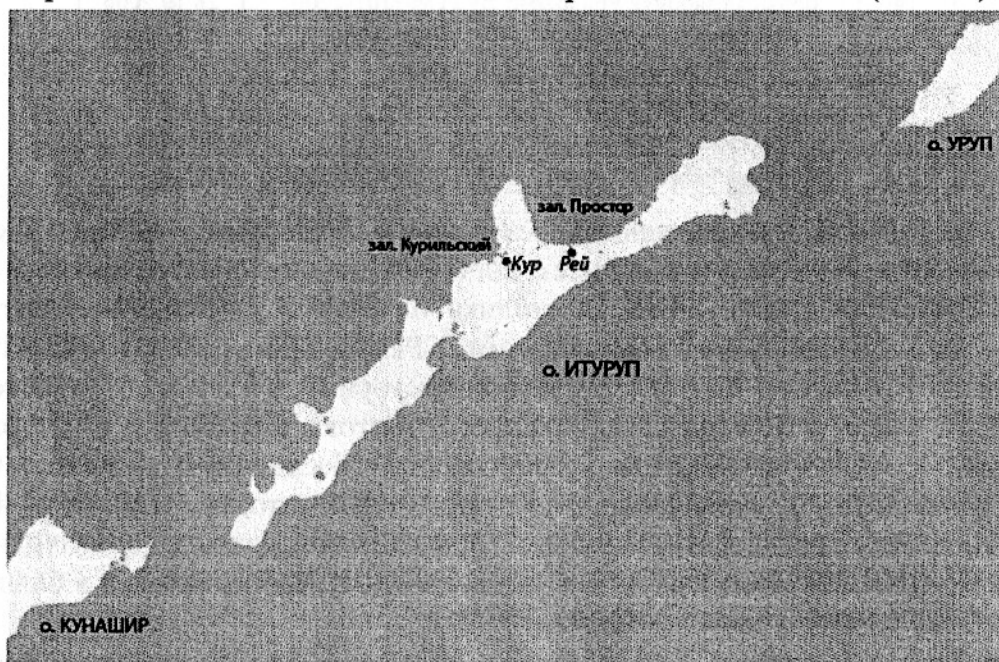


Рис. 1. Места проведения исследования на о. Итуруп (Рей и Кур – Рейдовый и Курильский ЛРЗ).
 Fig. 1. Sample location in Iturup Island (Рей и Кур – Reidovy and Kurilsky hatcheries).

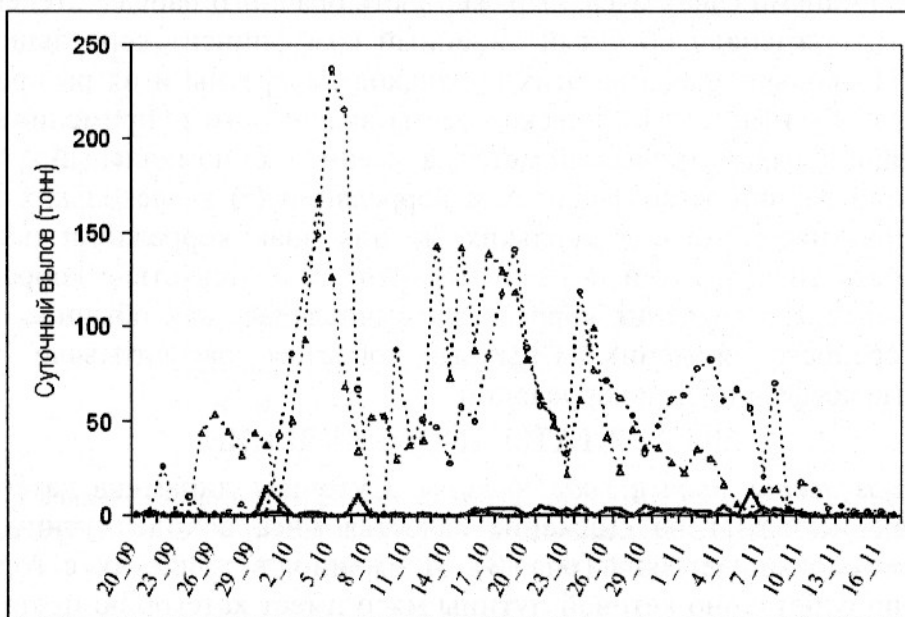


Рис. 2. Суточная динамика вылова кеты в заливах Простор и Курильский о. Итуруп в период кетовой путины 2005-2006 гг. Штриховая линия – залив Простор: треугольники – 2005 г., кружочки – 2006 г.; сплошная линия – зал. Курильский: серая – 2005 г., черная – 2006 г.

Fig. 2. Daily dynamics of chum salmon catches in Prostor and Kurilsky bays during the 2005-2006 runs. Dotted line is for catches in Prostor Bay in 2005 (triangles) and 2006 (circles); solid line for those in Kurilsky Bay; 2005 (grey line) and 2006 (black line).

Таблица 1. Место и даты взятия выборок кеты, в которых исследовали цвет мяса.
Table 1. Locations and dates of taking samples in which meet color was analyzed.

Код	Место взятия выборки и номера рыб	Дата
4-5	две забойки Рейдового ЛРЗ (№301-350 и 351-400)	14.10.2006
6	р. Рейдовая, устье (№ 401-500)	17.10.2006
7	забойка Курильского ЛРЗ (№ 501-550)	18.10.2006
12	р. Рейдовая, устье (№ 901-1000)	25.10.2006
14	большая забойка Рейдового ЛРЗ (№ 1101-1200)	28.10.2006
15	забойка Курильского ЛРЗ (№ 1201-1300)	30.10.2006
16	р. Курилка, устье (№ 1301-1400)	31.10.2006
18	р. Рейдовая, устье (№ 1501-1600)	01.11.2006
19	забойка Курильского ЛРЗ (№ 1701-1800)	07.11.2006
20	большая забойка Рейдового ЛРЗ (№ 1801-1900)	09.11.2006

Цвет мяса рыбы определяли через надрез в хвостовой части со стороны брюшной полости у поротой рыбы путем сопоставления со спектрограммой окраски мяса кеты (Meet color guide, 2004); методика отнесения к категориям цвета была согласована со специалистами-технологами Рейдовского рыбокомбината (зав. лабораторией Л.П. Швец), согласно которой категории от С6 до С1 характеризуют спектр цвета от кармино-розового до бледного желтовато-розового; к категории С0 относили рыб со слабоокрашенным, практически обесцвеченным мясом. Степень развития брачной окраски определяли по стандартной методике, по которой балл 1 относили к серебряной рыбе; высший балл (5) приписывали зрелым производителям с полностью развитым брачным нарядом; стадия зрелости определялась в баллах (от 1 до 5) по степени развития гонад (Смирнов, 1975).

Статистический анализ вели согласно обычным биометрическим расчетам (Глотов и др., 1982). Для оценки силы взаимосвязи признаков, описываемых балльными величинами (цвет мяса, выраженность брачного наряда, степень зрелости гонад, возраст), применяли обычный линейный коэффициент корреляции как меру взаимосвязи. Поскольку значения этих признаков дискретны и их распределение не нормальное, то обычные статистические тесты значимости неприменимы и потому мы использовали непараметрический метод, а именно – биномиальный критерий. Для этого вычисляли величины коэффициента корреляции (r) в нескольких выборках и оценивали вероятность того, в скольких из них знак корреляции одинаков при равновероятности знаков «+» и «-» при нуль-гипотезе отсутствия корреляции. При этом ошибка среднего значения корреляция вычислялась как обычное стандартное отклонение среднего значения. Обычным образом рассчитывали частные и множественные коэффициенты корреляции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика цвета мяса в ходе путины. Суточная динамика категорий цвета мяса в уловах указывает на снижение качества мяса в ходе путины, примерно сходное в исследованные годы (рис. 3). А именно, в приловах с горбушей и в первую неделю собственно кетовой путины мясо имеет категорию цвета С3 и выше (рис. 3а). Затем, начиная с конца сентября-начала октября, эта категория начинает быстро снижаться, заменяясь рыбами С2 и С1 (рис. 3б). А к концу первой декады ноября в уловах доминирует категория С0 (рис. 3с); по большей части эта рыба – из устьевых участков рек.

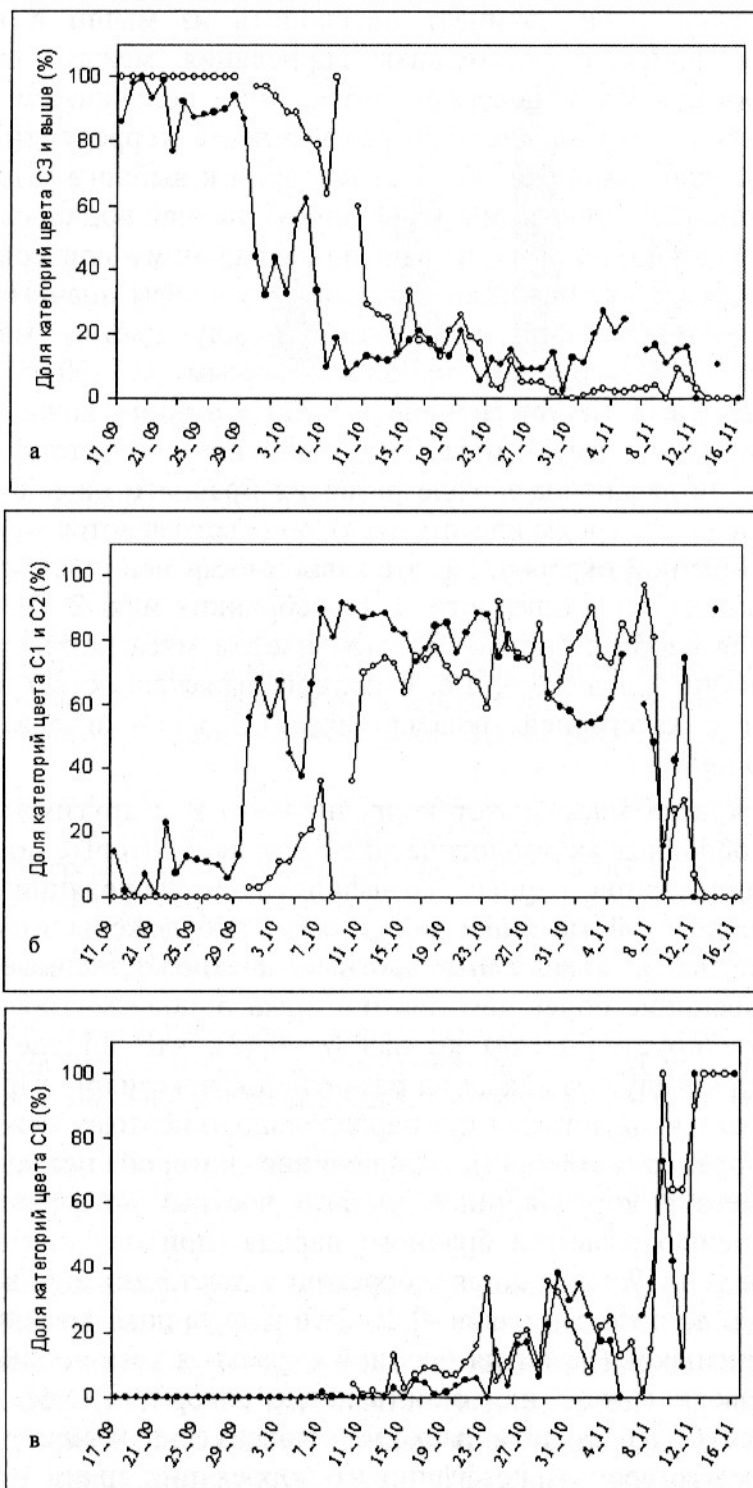


Рис. 3. Суточная динамика вылова кеты разных категорий цвета мяса в заливах Простор и Курильский в 2005 г. (черные кружки) и 2006 г. (белые кружки). а: динамика категорий С3 и выше; б: динамика категорий С2 и С1; с: динамика категории С0. (Разрывы на графиках отвечают дням, когда рыбу не ловили).

Fig. 3. Daily dynamics of the categories of meet color in chum salmon catches in Prostor and Kurilsky bays in 2005 (black circles) and 2006 (white circles). а: dynamics of categories С3 and higher; б: those of category С2 and С1; с: those of category С0. (The lacunas are for days when catches had been prohibited because of the weather).

Факторы, влияющие на цвет мяса. Ухудшение цвета мяса к середине-концу пути обусловлено увеличением доли рыб с элементами брачной окраски (кеты-зубатки), поскольку в процессе преднерестовых изменений уменьшается содержание

пигмента астаксантина – он начинает переходить из мышц в кожу и ястыки. Следовательно, ожидается отрицательная корреляция между окраской мяса и степенью лошалости. Для проверки этого, по полученным нами данным биологического анализа мы вычислили коэффициент корреляции, отдельно для самок и самцов в каждой выборке. Хотя от выборки к выборке и для разных полов величины коэффициента корреляции колебались, не наблюдалось ни одного его положительного значения (рис. 4), что по биномиальному критерию означает, что коэффициент корреляции отрицателен с высоким уровнем значимости: $p=1,5 \times 10^{-5}$. Среднее значение коэффициента корреляции между цветом мяса и степенью лошалости по всем 16-ти группам оказалось равным $-0,50 \pm 0,05$. Это говорит о заметной взаимозависимости интенсивности пигментации кожи рыб (и других брачных изменений) и цвета мяса, что вполне соответствует ожидаемому перераспределению астаксантина в ходе развития брачного наряда кеты: категории цвета С2, С3 и выше (т.е. с ярким цветом мяса) чаще встречаются у серебрянок, чем у рыб с элементами брачной окраски. Но эта зависимость неполная: с одной стороны, даже среди рыб категории лошалости 1 (серебрянки) или 2 (потемнение кожи) нередко встречаются особи с бледно-розовым цветом мяса (категории С1), а среди рыб стадии лошалости 4 и даже 5, т.е. с полной выраженностью брачного наряда, встречаются рыбы с категорией окраски мяса С3 и С4 и даже более густого карминно-розового цвета.

Поскольку окраска мяса может коррелировать и с другими признаками, мы проанализировали основные морфологические признаки, которые могут быть связаны с окраской мышц; матрица парных коэффициентов корреляции представлена в таблице 2. На основе этой матрицы могут быть прослежены взаимосвязи между признаками, в частности вычислены частные и множественные коэффициенты корреляции, учитывающие более чем два признака одновременно. Как видно, цвет мяса заметно коррелирует с весом ястыка ($r=-0,42$), что вполне объяснимо, ибо астаксантин мышц расходуется также на развитие окраски икры. Процессы развития брачной окраски и развития ястыка идут параллельно, и поэтому между ними имеется положительная корреляция ($r=0,44$), исключение которой приводит к меньшим частным коэффициентам корреляции. А именно, частный коэффициент корреляции цвета мяса со степенью развития брачного наряда (при исключении веса ястыка) оказывается равным $-0,39$, а частная корреляция цвета мяса с весом икры (при исключении степени лошалости) равна $-0,26$. Эти цифры показывают «чистый» вклад каждого из этих признаков (развития брачной окраски и веса ястыка) в уменьшение интенсивности окраски мышц; их сопоставление говорит о том, что на брачную окраску приходится большая доля расхода астаксантина мышц, чем на развитие окраски икры. Множественный коэффициент корреляции цвета мяса со степенью развития брачной окраски и весом ястыка равен $-0,55$. Последняя цифра хотя и значительна, но все же говорит о том, что детерминация цвета мяса процессами мобилизации астаксантина в кожу и ястыки лососей в процессе полового созревания равна лишь $0,55^2$, т.е. порядка 30%. Следовательно, имеются еще иные факторы детерминации цвета мяса.



Рис. 4. Распределение величин коэффициента корреляции между цветом мяса и интенсивностью брачной окраски у кеты.

Примечание 1. «0» означает интервал величин коэффициента корреляции от -0,1 до 0,1; «0,2» означает интервал от 0,1 до 0,3; и т.д.

Примечание 2. Для выборки №14 от 28 октября коэффициент корреляции не мог быть рассчитан, поскольку все рыбы имели одинаковую, высшую степень развития брачного наряда (балл 5); не учитывали также выборку №4-5 от 14 октября, в которой лишь одна самка и один самец имели брачный наряд отличный от 5. Таким образом, было рассмотрено 16 групп (оба пола в восьми выборках).

Примечание 3. В каждой выборке коэффициент корреляции оценивали отдельно для самок и самцов, но различия между ними оказались незначимыми; среднее значение величин коэффициента корреляции $0,41 \pm 0,069$ (среднее и ошибку вычисляли по ряду из 16-ти оценок).

Fig. 4. Distribution of correlation coefficient between meat color and the intensity of skin coloration in chum salmon.

Note 1. «0» stands for the interval of coefficient correlation estimates between -0,1 and 0,1; «0,2» for that between 0,1 and 0,2; etc.

Note 2. For sample #14 (October 28), the correlation coefficient could not be estimated as all fish had identical values of skin color (score 5); analogously, we did not consider sample# 4-5 (October 14) because it contained only one male and one female with scores smaller than 5. Therefore, we considered 16 groups (eight for each gender).

Note 3. In each sample, correlation coefficients were estimated separately for females and males and they occurred to not differ significantly from each other; the average value of all 16 correlation coefficients was $0,41 \pm 0,069$.

Среди исследованных нами признаков таких «иных» значимых факторов детерминации цвета мяса не обнаружено. В литературе имеются противоречивые данные о взаимосвязи цвета мяса и размерно-весовых признаков у лососей. Например, у молоди кижуча фенотипическая корреляция между размером рыбы и содержанием каротиноидов достигает 0,55, а генотипическая корреляция 0,85 (Iwamoto et al., 1990). Однако, подобные корреляции у микижи оказались отрицательными (Torrissen, Naevdal, 1984: цит. по Iwamoto et al., 1990). Quinton с соавторами (2005) выявили значительную генетическую корреляцию между цветом мяса и содержанием жира у молоди атлантического лосося (до 0,5-0,7), хотя в других экспериментах на этом же виде (Rye, Gjerde, 1996: цит. по Quinton et al., 2005) была обнаружена высокая отрицательная генетическая корреляция между цветом и содержанием жира (-0,82). Эти примеры показывают, что коррелятивные взаимосвязи могут меняться от вида к виду и даже от популяции к популяции в пределах вида. Противоречивость данных может быть связана также с тем, что в этих экспериментах изучалась молодь, интенсивность накопления каротиноидного пигмента у которых на ранних стадиях развития может значительно варьировать.

Мы обнаружили отрицательную фенотипическую корреляцию между цветом мяса и размером рыбы, $r = -0,27$ (коэффициент корреляции цвета мяса и веса рыбы практически такой же по величине: $-0,26$). Следует подчеркнуть, что приводимые нами коэффициенты корреляции определены у половозрелых рыб, многие из которых уже имели элементы брачной окраски, т.е. мясо которых потеряло часть астаксантина. Более того, детальный анализ показал, что указанная корреляция опосредована связью размерно-весовой характеристики с размером ястыка и развитием брачной окраски (более выраженной у крупных особей). Действительно, частные коэффициенты корреляции цвета мяса с размером рыбы достигают незначительных величин: $0,11$ при элиминации размера ястыка и $-0,09$ при элиминации брачной окраски, соответственно.

Связь цвета мяса с возрастом рыбы также незначительна (табл. 2). Следовательно, можно предположить, что существуют факторы вариабельности цвета мяса кеты иные, чем процессы перераспределения астаксантина мышц в процессе полового созревания в опресненной воде. Несомненно, среди них есть и чисто средовые факторы – в частности, погодные условия в прибрежье, когда зреющая рыба остается в заливе и не изымается промыслом во время штормов. Например, спад в уловах 2005 г. с 6 по 11 октября в зал. Простор (рис. 2) был вызван плохой погодой и снятием морских неводов (вылов кеты в это время пришелся в основном на устье р. Рейдовой). При этом до 12 сентября вся кета была высокой категории цвета – не менее С3 (рис. 3). 12 и 13 сентября уловов вообще не было из-за штормовых условий. Лов возобновился с 14 сентября и именно 14-го и 15-го числа вся рыба оказалась категории С2. Однако погодные условия, скорее всего, сказываются на различиях между различными группировками рыб, подходящих к прибрежью в разные сроки. Высокая вариабельность цвета мяса в пределах каждой выборки, рыбы которой должны бы находиться в равных погодных условиях, говорит о существовании скрытых факторов вариабельности цвета мяса. Предположительно, это могут быть различия в количестве астаксантин-содержащих ракообразных в пище кеты в местах нагула. Однако более реальным представляется наличие генетических факторов, обеспечивающих различную степень аккумуляции астаксантина в мышцах, доставляемого с пищей в местах нагула, и различную интенсивность его последующего расхода в процессе полового созревания.

Генетика цвета мяса у кеты неизвестна, хотя имеющиеся данные по другим видам лососей говорят о большом вкладе наследственных факторов в детерминацию этого признака. Чавыча имеет четкие формы по окраске мяса: белую и красную формы; у белой формы нет каротиноидов в мышцах и мясо у них равномерного серого цвета (Ricker, 1972); предложена модель наследования, согласно которой красная форма чавычи определяется наличием двух доминантных генов, хотя не отрицается и пороговая модель наследования цвета мяса, по которой красная форма развивается при определенной величине некоего детерминирующего окраску признака (Withler, 1986). Нерка имеет две формы: пресноводную жилую форму (кокани) и проходную. Хотя кокани проводит всю жизнь в пресной воде, цвет мяса у нее столь же яркий, как и у проходной нерки. Эксперимент по индивидуальному скрещиванию между проходной формой и кокани показали, что кокани в три раза эффективнее проходной аккумулирует астаксантин (Craig, Foote, 2001). В природе разрушения этого генетического механизма не происходит ввиду репродуктивной изоляции этих двух форм нерки. В экспериментах на молоди кижуча оценили показатель наследуемости цвета мяса, который оказался довольно высоким: 30% и 50% в двух исследованных

селекционных линиях (Iwamoto et al., 1990). Вследствие генетических вариаций наблюдались значительные различия по цвету мяса между популяциями кижуча: рыбы из одних стад были более светлые, из других – более окрашенные, при этом наследуемость цвета в среднем по всем популяциям была 19% (Withler, Beacham, 1994). У атлантического лосося наследуемость цвета мяса – порядка 10-15% (Quinton et al., 2005); однако эти цифры – средние значения и конкретные их величины могут быть разными в разных стадах, тем более у разных видов (Gjedrem, 1997).

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между различными признаками, их стандартные ошибки (верхний треугольник) и уровень значимости корреляций (нижний треугольник).

Table 2. Correlation coefficients and their errors (upper triangle) and significance levels (lower triangle).

	Развитие брачного наряда	Длина АС	Цвет мяса	Стадия зрелости	Возраст	Вес ястыка	Плодовитость
Развитие брачного наряда	---	0,37 ±0,037	-0,50 ±0,050	0,18 ±0,042	0,08 ±0,031	0,44 ±0,095	0,14 ±0,14
Длина АС	$p=1,5 \times 10^{-5}$	---	-0,26 ±0,041	-0,011 ±0,028	0,39 ±0,055	0,77 ±0,068	0,55 ±0,073
Цвет мяса	$p=1,5 \times 10^{-5}$	$p=0,00026$	---	-0,22 ±0,031	-0,099 ±0,041	-0,42 ±0,11	-0,17 ±0,099
Стадия зрелости	$p=0,011$	$p=0,40$	$p=1,5 \times 10^{-5}$	---	-0,034 ±0,041	не определяли	не определяли
Возраст	$p=0,11$	$p=0,0021$	$p=0,011$	$p=0,40$	---	0,096 ±0,14	-0,16 ±0,11
Вес ястыка	$p=0,035$	$p=0,0039$	$p=0,0039$	не определяли	$p=0,36$	---	0,75 ±0,050
Плодовитость	$p=0,36$	$p=0,0039$	$p=0,14$	не определяли	$p=0,14$	$p=0,0039$	---

Примечание 1. Поскольку в анализируемых 8-ми выборках самки были в основном на стадиях зрелости 4 или 5, а на стадии 5 вес ястыка и плодовитость не определяются, то их корреляции со стадией зрелости не могли быть рассчитаны.

Note 1. In the samples, almost all females were at maturation stage 4 or 5 and thus the weights of eggs and fecundity could not be estimated.

Примечание 2. В каждой выборке коэффициенты корреляции оценивали отдельно для самок и самцов, а затем для каждой пары сопоставляемых признаков вычисляли среднюю величину корреляции и стандартную ошибку по ряду из 16-ти оценок (из 8-ми оценок для корреляции веса ястыка и плодовитости).

Note 2. In each sample, correlation coefficients for each pair of traits were estimated separately for females and males and then their mean and error were computed across the 16 estimates (across the 8 estimates for egg weight and fecundity).

Примечание 3. Уровень значимости коэффициента корреляции определяли биномиальным критерием – по числу совпадающих знаков в ряду из 16-ти оценок (из 8-ми оценок для корреляции веса ястыка и плодовитости).

Note 3. Significance level for each correlation coefficient was determined by the sign test across the 16 estimates (or eight estimates for egg weight and fecundity).

Примечание 4. В этой таблице не представлены корреляции исследованных признаков с весом рыбы, поскольку их величины оказались практически идентичными с данными в таблице корреляциями этих признаков с длиной АС (эта идентичность вызвана высокой корреляцией длины и веса рыб; средняя величина корреляции в исследованных выборках оказалась равной 0,95).

Note 4. This table does not contain correlation coefficients of the traits under analysis with fish weight for their values occurred to be almost identical to those with fish length AC (this identity is due to the high correlation between weight and length of fish; their average value across all samples was 0,95).

Генетическая обусловленность цвета мяса существенна для понимания того, что может происходить со стадом лосося, подверженного селективному по срокам вылову и рыбоводному процессу, о чем речь пойдет ниже.

Высокая категория цвета мяса среди зрелых производителей на забойках. Важным результатом нашего исследования явилось то, что среди полностью зрелых, текущих самок и самцов на забойках рыбопроизводных заводов, подавляющая часть которых была категории С0, т.е. с практически обесцвеченным светлосерым мясом, регулярно встречались, хоть и в небольшом количестве, рыбы с яркой окраской мяса – от С2 вплоть до С4 и С5. Поскольку и обесцвеченные, и окрашенные зрелые рыбы встречаются в одной выборке, это вероятно говорит о том, что они принадлежат одной нагульной группировке и находились в относительно равном положении в плане наличия ракообразных в кормовой базе в местах нагула. Если это так, то это значит, что разные особи могут иметь различные наследственные способности аккумулировать больше или меньше астаксантина в мышцах и/или с разной скоростью расходовать его в период созревания. Поэтому некоторые рыбы могут развивать брачную окраску с сохранением некоторого количества астаксантина в мышцах, что придает хороший товарный вид рыбе даже после использования таких производителей в рыбоводном процессе.

Подобные наблюдения в научной литературе нами не найдены, хотя наш прошлый опыт и расспросы технического персонала рыбоводных заводов показали, что зрелые текущие рыбы с яркой окраской мяса встречаются во время закладки икры на инкубацию. Наши данные 2006 г. подтверждают это (табл. 3): в среднем по Рейдовому и Курильскому ЛРЗ доля рыб категорий цветности С2 и выше составляет более 7% среди использованных производителей. Вероятно, в мышцах этих рыб накопилось достаточное количество астаксантина, которое не все было израсходовано в процессе полового созревания; и/или же во время созревания у этих рыб происходил более медленный и ограниченный транспорт астаксантина из мышц в половые продукты и кожу. В любом случае, мясо этих рыб имело привлекательный внешний вид даже после использования их в рыбоводном процессе. Несомненно, что в реке и тем более в море такие рыбы имели еще более насыщенную окраску мяса – вплоть до высших категорий цветности С5-С6.

Большая встречаемость зрелых производителей с ярким цветом мяса в молодом стаде кеты Курильского ЛРЗ. Другим интересным наблюдением явилось то, что среди зрелых рыб доля производителей с интенсивной окраской мяса гораздо выше на Курильском ЛРЗ, чем на Рейдовом заводе – с превышением почти в три раза (табл. 3). Не исключено, хотя и маловероятно, что стадо, разводимое Курильским ЛРЗ, нагуливается в местах более богатых ракообразными, чем стадо Рейдового ЛРЗ. Более обоснованным представляется влияние селективного вылова рыбы и рыбоводного процесса на формирование указанных различий между двумя стадами.

Действительно, стадо Рейдового ЛРЗ воспроизводится длительное время и интенсивность давления промысла на него наибольшая, в то время как увеличенная закладка кеты на Курильском ЛРЗ за последние десятилетия началась недавно и возврат трехлеток (рыб возраста 2+) от первого большого выпуска кеты в 2004 г. появился только в год нашего исследования – в 2006 г. Это наблюдение заставляет нас внимательней отнестись к проблеме наследования цвета мяса у кеты и проблеме селективности вылова и селективности рыбоводного процесса. Действительно, из общей селекционной теории (Фолконер, 1985) следует, что отбор способен значительно изменить биологические характеристики стада по селективируемым признакам и взаимосвязанным с ними особенностями, что подтверждается обширными экспериментальными данными (например, Kincaid et al., 1977; Campton, Gall, 1988). Обсужденные выше высокие величины наследуемости цвета мышц у

лососей говорят о том, что искусственный отбор (в частности, в форме селективного вылова) может заметно изменить процент рыб с большей или меньшей интенсивностью окраски в течение нескольких поколений.

Таблица 3. Встречаемость зрелой кеты на стадии зрелости гонад 5 с мясом различной категории цветности на забойках Рейдового и Курильского рыболовных заводов (количество самок/количество самцов).

Table 3. Distribution of meet color among mature fish at maturation stage 5 at Reidovy and Kurilsky hatcheries (#females/#males).

Выборка	Категории цвета мяса			
	Всего зрелых рыб	C0 и C1	C2	C3 и выше
Рейдовый ЛРЗ (14 октября)	30/26	29/26	1/0	0/0
Курильский ЛРЗ (18 октября)	17/43	15/37	2/4	0/2
Рейдовый ЛРЗ (28 октября)	33/53	31/50	2/2	0/1
Курильский ЛРЗ (30 октября)	22/44	19/41	2/1	1/2
Курильский ЛРЗ (7 ноября)	17/69	15/59	1/9	1/1
Рейдовый ЛРЗ, (9 ноября)	49/40	47/39	2/1	0/0
Курильский ЛРЗ (самки)	56	49	5 (8,9%)	2 (4,1%)
Курильский ЛРЗ (самцы)	156	137	14 (9,0%)	5 (3,6%)
Рейдовый ЛРЗ (самки)	112	107	5 (4,5%)	0
Рейдовый ЛРЗ (самцы)	119	115	3 (2,5%)	1 (0,9%)
Курильский ЛРЗ (всего)	212	186	19 (9,0%)	7 (3,8%)
Рейдовый ЛРЗ (всего)	231	222	8 (3,5%)	1 (0,5%)

Примечание: всего на Курильском ЛРЗ зрелые рыбы с цветом мяса C2 и выше составляют 13,0% среди текущих самок и 12,6% среди текущих самцов, в то время как на Рейдовом ЛРЗ их процент гораздо ниже: 4,5% среди зрелых самок и 3,4% у зрелых самцов.

Note: altogether, the fractions of mature females and males with meet color of C2 or higher is 13,0% and 12,6% at Kurilsky hatchery, while those at Reidovy hatchery were 4,5% and 3,4%, respectively.

С позиций теории отбора обнаруженные различия между стадами кеты Рейдового и Курильского ЛРЗ по встречаемости зрелых рыб с мясом яркого цвета объясняются следующим образом. Кета Рейдового ЛРЗ, особенно его коммерчески ценная головная часть с большим процентом рыб-серебрянок, интенсивно облавливалась в течение десятков лет, в результате чего в воспроизводстве на рыболовном заводе и на естественных нерестилищах участвовали рыбы только более поздних подходов. А хорошо известно, что более поздняя рыба имеет более выраженный брачный наряд и более зрелые половые продукты (Каев, 2003), что влечет за собой снижение содержания астаксантина в мышцах (Холоша, Гнитецкая, 1997). Эти подтверждаются и нашими данными: динамикой вылова рыб разной категории цветности (рис. 3) и отрицательным коэффициентом корреляции между брачной окраской и цветом мяса (табл. 2).

Одной из причин того, что более поздняя кета имеет худшее качество, является истощение за время нерестовой миграции: в период завершения подхода рыбы к берегам в реку заходят наиболее истощенные производители, которые не могут подниматься вверх по реке до тех нерестилищ, до которых свободно доходит более упитанная рыба ранних периодов путины (Кизеветтер, 1963). Промысел кеты на Южных Курилах начинается с приловов ее во время горбушевой путины с конца июля-начала августа. Сама кетовая путина начинается со второй половины-конца сентября. До начала рунного хода (в первой декаде октября) основная часть подходящей кеты изымается промыслом. Тотальное изъятие кеты промыслом в это время фактически оборачивается интенсивным искусственным отбором против ранней рыбы, поскольку сроки возврата наследственно обусловлены (Smoker et al., 1998; McGregor et al., 1999; Sato et al., 2000).

Далее, закладка икры на инкубацию производится лишь при массовом подходе зрелых производителей: чем меньше времени рыба выдерживается в ловушках до созревания, тем удобнее работать рыболовам. Тем самым рыбозаводный процесс также преобразует стадо, ведя еще одну форму искусственного отбора – на наследственное закрепление в стаде быстро созревающих производителей. За счет такого отбора увеличивается доля рыб, развивающих признаки брачной окраски еще до захода в реки, примером чего является заводская кета юго-западного Сахалина (Рухлов, 1980).

Таким образом, процессы селективного вылова и селективного воспроизводства, приводящие к искусственному отбору по признаку созревания, особенно сильно должны затрагивать популяции лососей, нерестящихся в коротких реках Южных Курил, где кета начинает созревать уже в заливах и заходит в реки по большей части с выраженными признаками брачного наряда – в отличие от больших протяженных рек Сахалина и материка, куда в устье рек заходит кета-серебрянка.

Практические рекомендации. Преодолеть негативные последствия селективного вылова и селективного разведения кеты можно лишь обеспечивая периодический пропуск в реки ранней рыбы и вводя в оборот стада рыбу, подходящую к забойкам с менее развитыми гонадами, для чего следует реконструировать забойки и построить бассейны с регулируемой подачей воды для длительного выдерживания незрелых производителей. Дополнительной мерой в условиях заводского разведения кеты может быть сбор и хранение спермы рано подходящих самцов для оплодотворения икры от самок позднего возврата. Перспективным также является использование зрелых производителей с ярко окрашенным мясом в целях улучшения существующих стад или создания новых стад с мясом высшего качества.

Благодарности

Авторы признательны руководству и персоналу Рейдового и Курильского ЛРЗ за предоставление условий и помощь при проведении этой работы. Исследование было поддержано грантами Президиума РАН «МКБ», а также ресурсами ЗАО «Гидрострой».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. Л.: Изд. ЛГУ, 1982. 263 с.

Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2003. 287 с.

- Кизеветтер И.В.* К вопросу о нерестово-миграционном истощении тихоокеанских лососей // Тр. Дальневосточ. технич. инст-та рыбн. промысл. и хоз-ва. 1963. Вып. 3. С. 133-144.
- Рухлов Ф.Н.* Масштабы и эффективность разведения тихоокеанских лососей в Сахалинской области. В кн.: «Лососевидные рыбы». Л.: Наука, 1980. С. 184-188.
- Смирнов А.И.* Биология размножения и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 1975. 334 с.
- Смирнов Б.П., Леман В.Н., Шульгина Е.В.* Заводское воспроизводство тихоокеанских лососей в России: Современное состояние, проблемы и перспективы. Сб.: Мат. Междунар. науч. сем. «Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока». Всемирный фонд дикой природы (WWF). Петропавловск-Камчатский, 2006. С. 16-26.
- Фолконер Д.С.* Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат, 1985. 486 с.
- Холоша О.А., Гнитецкая Н.Н.* Влияние биологических и технологических факторов на содержание каротиноидов в мышечной ткани тихоокеанских лососей // Изв. вузов. Пищевая технология. 1997. №6. С. 35-36.
- Campton D.E., Gall G.A.E.* Responses to selection for body size and age at sexual maturity in Mosquitofish, *Gambusia affinis* // Aquaculture. 1988. V. 68. Pp. 221-241.
- Craig J.K., Foote C.J.* Countergradient variation and secondary sexual color: phenotypic convergence promotes genetic divergence in carotenoid use between sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Evolution. 2001. V. 55. Pp. 380-391.
- Geige H.J., Smoker W.W., Zhivotovsky L.A., Gharrett A.J.* Variability of family size and marine survival in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) has implications for conservation biology and human use // Canad. J. of Fisheries and Aquatic Sci. 1997. V. 54. №11. Pp. 2684-2690.
- Gjedrem T.* Flesh quality improvement in fish through breeding // Aquaculture International. 1997. V. 5. №3. Pp. 197-206.
- Quinton C.D., McMillan I., Glebe B.D.* Development of an Atlantic salmon (*Salmo salar*) genetic improvement program: Genetic parameters of harvest body weigh and carcass quality traits estimated with animal models // Aquaculture. 2005. V. 247. Pp. 211-217.
- Iwamoto R.N., Myers J.M., Herschberger W.K.* Heritability and genetic correlation for flesh coloration in pen-reared coho salmon // Aquaculture. 1990. V. 86. Pp. 181-190.
- Kincaid H.L., Bridges W.R., von Limbach B.* Three generations of selection for growth rate in fall-spawning rainbow trout // Trans. Am. Fish. Soc. 1977. V. 106. №6. Pp. 621-628.
- McGregor A.J., Lane S., Thomason M.A., Zhivotovsky L.A., Smoker W.W., Gharrett A.J.* Migration timing, a life history trait important in the genetic structure of pink salmon // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. 1998. №1. Pp. 262-273.
- Meat color guide. In: Color Evaluation Guide for Pacific Salmon. Alaska Seafood Marketing Institute, Juneau, Alaska, 2004. 2 p.
- Ricker W.E.* Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations. In: «The stock concept in Pacific salmon». Ed. R.C. Simon and P.A. Larkin. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries. Univ. of British Columbia, B.C., 1972. Pp. 19-160.
- Sato H., Amagaya A., Ube M., Ono N., Kudo H.* Manipulating the timing of a chum salmon (*Oncorhynchus keta*) run using Preserved sperm // NPAFC Bulletin. 2000. №2. Pp. 353-357.
- Smoker W.W., Gharrett A.J., Stekoll M.S.* Genetic variation in return date in a population of pink salmon: A consequence of fluctuating environment and dispersive selection in Alaska // Fish. Res. Bull. 1998. V. 5. Pp. 46-54.
- Withler R.E.* Genetic variation in carotenoid pigment deposition in the red-fleshed and white-fleshed chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) of Quisnel River, British Columbia // Canadian J. of Genetics and Cytology. 1986. V. 28. Pp. 587-594.
- Withler R.E., Beacham T.D.* Genetic variation in body weight and flesh colour of the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in British Columbia // Aquaculture. 1994. V. 119. Pp. 135-148.

VARIATION OF MEAT COLOR IN CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA*
FROM ITURUP ISLAND

© 2010 y. L.A. Zhivotovsky¹, L.K. Fedorova², M.V. Shitova¹, L.A. Voronova²,
S.I. Borzov³, V.P. Pogodin⁴, G.A. Rubtsova¹, K.I. Afanasiev¹

1 - N.I. Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow

2 - Department of Fish Reproduction, Company «Gidrostroy», Yuzhno-Sakhalinsk

3 - Reidovaya Scientific-Research Station, FGU «Sakhalinrybvod», Iturup Island

4 - Kurilskiy Hatchery, Iturup Island

Meat color of chum salmon declines from bright red to slight grey during the spawning run. Among mature fish, the majority were of the lowest category of meat color, but some had reddish, up to bright red color. In the Reidovy hatchery, the latter had frequencies of 3,4% to 4,5%, whereas in the Kurilsky hatchery those were at 12,6% to 13,0%. Such a large difference between the two hatcheries can be explained by selective catch and selective breeding. We analyzed correlation coefficients between scores in meat color, maturity stage, gonad stage, age, etc. The measures for increasing the frequency of fish with meat of good color quality are discussed.

Key words: chum salmon, Iturup Island, meet color, selective harvest, selective reproduction, hatchery.