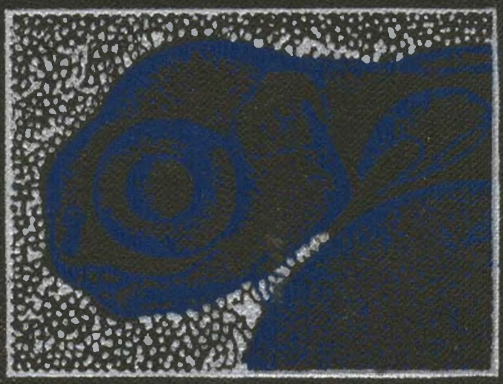
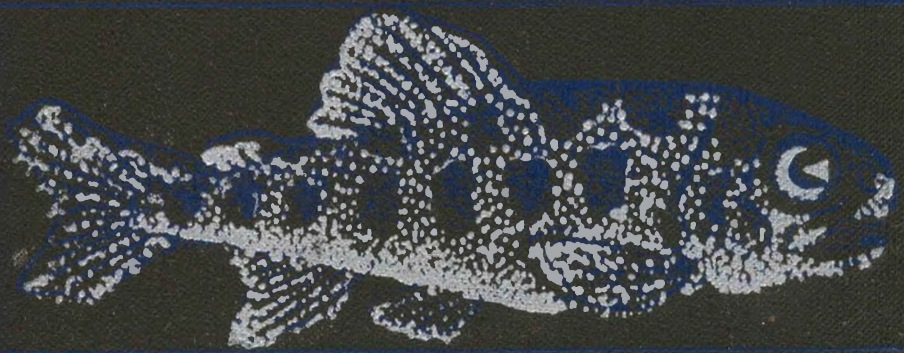
А. И. СМИРНОВ

Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей







А. И. СМИРНОВ

Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА
1975

УДК 597.442 : 639.3.07

Монография основана на материалах многолетних исследований тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, проводившихся на Сахалине, Камчатке, а также в районах интродукции этих рыб. Дается их промыслово-биологическая характеристика. Приводятся сведения о распространении каждого вида, сроках размножения, занимаемых нерестилищах, условиях развития в природе и на рыбоводных заводах. Большое место отводится характеристике половых продуктов и сравнительному поэтапному описанию онтогенеза, при котором использованы данные эколого-эмбриологических исследований. В заключительной части рассматриваются вопросы интенсификации естественного воспроизводства, интродукции и акклиматизации, а также рационализации биотехники искусственного разведения лососей.

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

Рецензенты:

доктор биол. наук *Н. Н. Дислер*,
канд. биол. наук *М. В. Гулидов*

С $\frac{40800-008}{077(02)-75}$ 166—74

© *Издательство Московского университета, 1975 г.*

Памяти дорогого учителя
профессора
Сергея Григорьевича
КРЫЖАНОВСКОГО

Введение

Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (семейство Salmonidae) населяют северную часть бассейна Тихого океана и прилежащие районы бассейна Ледовитого океана. Род включает такие ценные промысловые рыбы, как кета — *O. keta* (Walbaum), нерка, или красная, — *O. nerka* (Walbaum), горбуша — *O. gorbuscha* (Walbaum), чавыча — *O. tschawytscha* (Walbaum), кижуч — *O. kisutch* (Walbaum), сима — *O. masu* (Brevoort). До середины XX в. лососи оставались главным объектом дальневосточного промысла. С развитием активного океанического рыболовства их доля в общей добыче уменьшилась по ряду причин, главная из которых — перелов в море; снизились и абсолютные величины уловов. В значительную часть нерестовых рек рыбы стало заходить очень мало, что нарушает нормальное воспроизводство запасов. Проблема сбережения и рационального использования этих ценнейших биологических ресурсов приобрела общегосударственное значение.

Тихоокеанские лососи отличаются коротким, но сложным жизненным циклом. Это проходные моноцикличные рыбы, погибающие после первого нереста. Они откладывают небольшое количество крупных икринок, и зародыши длительное время развиваются за счет заключенных в них питательных веществ. Оплодотворенную икру самки закапывают в каменисто-песчаный грунт пресных водоемов. В своеобразных гнездах — нерестовых буграх — потомство защищено от хищников и неблагоприятного действия некоторых абиотических факторов, однако развиваться нормально может только при достаточной вентиляции гнезд чистой водой. Нарушение водообмена гнезд, обсыхание, промерзание, заиление нерестилищ, ухудшение качества воды резко увеличивают гибель икры и личинок.

Неблагоприятные условия для размножения и развития лососей складываются как под влиянием естественных, так и антропогенных факторов — нерационального лова, нарушения гидрологического режима и ухудшения качества вод нерестово-выростных водоемов. При низкой численности рыб влияние факторов, затрудняющих процесс размножения, усугубляется. В связи с этим возросло значение научной разработки мер регулирования промысла, охраны и мелиорации нерестово-выростных водоемов. Стала очевидной необходимость перехода к более интенсивным формам воспроизводства лососей.

Для разработки системы мероприятий, которые позволили бы добиваться обильного пополнения стад и высоких стабильных уловов, требуются разносторонние научные данные; фундаментальное значение имеют знания экологии размножения и приспособительных особенностей развития. Достаточным объемом такого рода сведений о разных видах тихоокеанских лососей мы еще не располагаем. До недавнего времени эколого-эмбриологические исследования не проводились. Этот недостаток особенно остро стал ощущаться с развитием массового заводского разведения дальневосточных лососей.

Не вызывает сомнения важность изучения экологии размножения и специфики онтогенеза всех видов, поскольку каждый лосось является ценным объектом промысла и рыбоводства. Такие знания необходимы для уточнения места, занимаемого отдельными видами в природе в различные интервалы жизненного цикла, понимания закономерностей их распространения, анализа межвидовых и внутривидовых отношений. Они позволят более обоснованно прогнозировать урожайность, четче регулировать промысел, организовать охрану производителей, нерестилищ и потомства, разработать мероприятия, направленные на повышение эффективности естественного размножения. Детальные знания эмбриогенеза служат важной основой совершенствования биотехники искусственного разведения и организации биологического контроля за ходом развития лососей на рыбоводных заводах, искусственных нерестилищах и в природе. Мы надеемся, что сравнительное морфо-экологическое изучение развития лососей пополнит научные данные, важные для понимания закономерностей эволюции этой группы, расширит и углубит наши представления в области экологической эмбриологии рыб.

Сборы материалов проводились в разных районах Советского Союза и нам удалось изучить развитие всех видов нашей фауны. Осуществляя исследование, автор руководствовался положениями теории этапности развития (Васнецов, 1946, 1948, 1953 а) и теории экологических групп рыб (Крыжановский, 1949, 1956), составляющих важную основу экологической эмбриологии. В них утверждается представление о диалектическом единстве организма и среды, приспособительном характере процесса развития и целостности онтогенеза. Внимание исследователей обращается на важность выявления и учета специфики среды обитания, морфологии, физиологии и поведения организма в разные отрезки онтогенеза, а также ка-

чественного своеобразия системы адаптаций у представителей различных экологических групп и отдельных видов. Указанные теории получили широкое признание среди биологов разных специальностей и успешно используются при разработке рыбохозяйственных мероприятий.

Предлагаемая книга содержит краткие сведения об образе жизни, экологии онтогенеза, поэтапное описание развития каждого вида. В ней рассматриваются характеристика экологической группы литофильных закапывающих икру рыб, закономерности развития лососей, родовая, видовая специфика и особенности онтогенеза отдельных внутривидовых форм. Обсуждаются некоторые вопросы эволюции лососей, закономерности их распространения, пути интенсификации воспроизводства запасов, усовершенствования биотехники лососеводства, перспективы интродукции и акклиматизации тихоокеанских лососей.

К исследованию тихоокеанских лососей автора привлекли член-корреспондент АН СССР Г. В. Никольский, возглавлявший комплексную экспедицию по изучению дальневосточных лососей, и профессор П. А. Моисеев, являвшийся директором ТИНРО. Наша работа неизменно встречала содействие с их стороны, а также со стороны руководства Сахалинского и Камчатского отделений ТИНРО, Главрыбвода и его дальневосточных управлений, коллективов рыбоводных заводов, на которые мы базировались. Доктор биологических наук Ф. В. Крогиус и доктор географических наук Е. М. Крохин предоставили возможность работать в руководимой ими лаборатории, передали для обработки интересные материалы, помогали ценными советами. Автор имел возможность пользоваться консультациями профессора Б. И. Черфаса, доктора биологических наук В. Я. Леванидова, кандидатов биологических наук И. Б. Бирмана, И. И. Куренкова, И. И. Лагунова и других лиц. В ознакомлении с некоторыми источниками на японском языке любезное содействие оказали С. Ф. Зарубин и Л. И. Ховрин.

Считаю приятным долгом подчеркнуть исключительное внимание к этой работе и большое значение рекомендаций моего учителя профессора С. Г. Крыжановского, продолжительное время осуществлявшего научное руководство темой, а также доктора биологических наук Н. Н. Дислера.

Работа выполнена на кафедре ихтиологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. В ее осуществление заметный вклад внесли члены нашего небольшого отряда, в который входили лаборанты и студенты разных лет обучения, разделявшие трудности экспедиционных условий.

Всем лицам, оказавшим содействие, автор выражает глубокую признательность.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЛОСОСЕЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА, ИХ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

Лососевый промысел с древних времен имел важнейшее значение для населения Дальнего Востока. Лососи привлекали внимание уже первых исследователей, достигавших рек бассейна Тихого океана и морского побережья.

Начало изучению тихоокеанских лососей положено русскими учеными (Крашенинников, 1755; Steller, 1774 и др.). Добытыми ими сведениями широко пользовались позднейшие зарубежные (Suckley, 1861; Günther, 1866; Jordan, Evermann, 1896) и многие отечественные исследователи. Их суждения по некоторым вопросам биологии лососей не утратили значения и в наши дни.

Продолжительное время исследования направлялись на развитие добывающего промысла. Увеличение населения, развитие транспорта и торговли вызвали бурный рост добычи лососей. Плохое регулирование промысла нередко приводило к перелову, и уже в конце XIX в. начали обнаруживаться признаки истощения запасов этих ценных рыб. Встал вопрос об изучении причин колебания численности лососей и заботе о их воспроизводстве. Были сделаны первые шаги в определении путей регулирования промысла, охраны нерестилищ, началось строительство рыбоводных заводов (Бражников, 1900; Шмидт, 1905, 1916; Chamberlain, 1907; Кузнецов, 1912; Солдатов, 1912, 1914; Бородин, 1914; Gilbert, 1914, 1924).

С установлением на Дальнем Востоке Советской власти были усилены рыбоохранные меры, образованы заповедники и заказники, в разные районы направлены группы специалистов для изучения биологии лососей. Сведения о пресноводном цикле их жизни обобщены И. И. Кузнецовым (1928, 1937). Публикуются результаты морфологических (Чернавин, 1918, 1921) и физико-химических исследований преднерестовых изменений лососей (Пентегов, Ментов, Курпаев, 1928), продолживших более ранние работы (Barret-Hamilton, 1900, 1902; Greene, 1904, 1926). Изучается гидрологический и гидрохимический режим нерестилищ (Крохин, 1935, 1936; Крохин, Крогиус, 1937а, б). Накопленные материалы позволили приступить к разработке проблемы внутривидовой дифференциации (Правдин, 1929, 1932; Талиев, 1931, 1932; Берг, 1934 цит. по 1953). Уровень знаний биологии тихоокеанских лососей того времени охарактеризован в известных сводках (Шмидт, 1936, 1947; Davidson, Hutchinson, 1938; Правдин, 1940).

В 1938 г. во Владивостоке состоялось первое совещание по изучению дальневосточных лососей, на котором были подытожены результаты исследований. Его участники признали, что для определения продуктивности нереста, причин колебания запасов и разработки методики составления прогнозов возможных уловов на нерестовых водоемах необходимы стационарные наблюдения. В организации и проведении таких работ на Камчатке приняли участие Ф. В. Крогиус, Е. М. Крохин, В. И. Грибанов, Р. С. Семко, И. И. Лагунов, В. В. Азбелев, в бассейне Амура — А. Я. Таранец, А. Г. Смирнов, И. Б. Бирман, И. М. Леванидова, В. Я. Леванидов.

Трудности военных лет ограничили возможности исследований. После Великой Отечественной войны изучение дальневосточных лососей приняло широкий размах. Этому способствовала организация комплексной экспедиции, объединившей сотрудников ТИНРО, МГУ, ИМЖ АН СССР, Главрыбвода, а позже и других учреждений. В состав экспедиции вошла группа московских ихтиологов и эмбриологов-экологов.

В мае 1953 г. в г. Хабаровске проходило второе совещание по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. На нем было рассмотрено состояние запасов, обсуждены причины их колебаний, вопросы регулирования промысла, работа рыбоводных заводов и рыбоводно-мелиоративных станций, пути интенсификации воспроизводства лососей. Как отмечалось на совещании, эколого-эмбриологические исследования позволили обнаружить недостатки в биотехнике лососеводства и дать ценные рекомендации, направленные на повышение эффективности заводского разведения (Моиссев, 1954; Кагановский, 1954). Среди мероприятий по улучшению организации лососевого хозяйства, намеченных участниками совещания, видное место отводилось совершенствованию рыбоводно-мелиоративных работ, развитию лососеводства, его рационализации, разработке теоретических основ интродукции тихоокеанских лососей.

В начале 50-х годов японские рыбопромышленники развернули нерегулируемый морской промысел лососей, который привел к истощению запасов. В ряде районов заполнение нерестилищ производителями упало до недопустимо низкого уровня, вследствие чего пополнение стад резко сократилось. Обстоятельства требовали научного обоснования предложений по упорядочению и строгой регламентации морского промысла. В связи с этим расширились ихтиологические, гидробиологические и океанографические исследования в районах зимовок, нагула, на путях миграции лососей.

Проблемам, связанным с развитием морского промысла и итогам морских исследований, большое внимание было уделено на третьем совещании по изучению дальневосточных лососей, проходившем в декабре 1960 г. в Петропавловске-Камчатском. Анализ данных промысла, результатов мечения и морских исследований, проводившихся специалистами разных стран, позволил выявить на-

правления миграций лососей в просторах моря, связь миграций с сезонными изменениями температуры, динамикой водных масс и перемещениями кормовых полей. Постепенно уточнялись районы, условия зимовок и нагула лососей, воспроизводящихся в разных регионах и крупных бассейнах, а также другие вопросы, имеющие важное значение для организации и регулирования промысла (Hirano, 1953; Моисеев, 1956, 1958, 1969; Богоров, Виноградов, 1958, 1960; Бирман, 1958, 1967, 1968, 1969; Медников, 1958; Семко, 1958, 1962, 1964; Hartt, 1962; Коновалов, 1971; и др.).

Депрессивное состояние запасов обязывало переходить к более интенсивным формам воспроизводства. Разработке подходов к решению этой задачи отвечало исследование экологии размножения и приспособительных особенностей развития лососей. Такие исследования, проводившиеся многими специалистами в разных районах Дальнего Востока, выявили черты специализации, которые будут рассмотрены при описании видов. Они позволили составить более четкое представление об условиях, благоприятных для естественного размножения лососей, а также решить некоторые вопросы оптимизации режима инкубаторов и питомников.

В послевоенные годы активизировались работы по интродукции тихоокеанских лососей, имеющие вековую историю (Vibert, 1953а; Кудерский и др., 1967). Несмотря на противоречивую оценку перспектив акклиматизации, разработка этой проблемы продолжалась и выдвигались новые проекты (Талиев, 1950; Кузнецов, 1953; Ricker, 1954а; Смирнов, 1954в; 1956, 1962а, 1971, 1972а, б; Крыхтин, Левандидов, 1962; Ricker, Loftus, 1968; Tokui, 1969; Christie, 1970). Достигнутые результаты будут рассмотрены ниже.

Итоги исследований тихоокеанских лососей за последнее десятилетие рассматривались на симпозиуме, проходившем в феврале 1972 г. в Москве. Участники симпозиума заслушали и обсудили доклады о состоянии запасов, динамике численности, естественном и искусственном воспроизводстве, генетике популяций, акклиматизации тихоокеанских лососей. Значительное внимание было уделено совершенствованию методики исследований. На симпозиуме подчеркивалась, в частности, важность изучения влияния индустриализации Дальнего Востока на естественное размножение лососей и разработки методов интенсификации их воспроизводства в условиях дефицита производителей (Лагунов, 1973).

В развитии рыбоводства прослеживается четкая взаимосвязь между уровнем знаний биологии размножения и развития рыб и совершенством биотехники их разведения (Черфас, 1956; Скаткин, 1962). Между тем длительное время не были известны особенности онтогенеза большинства тихоокеанских лососей. Считалось возможным обходиться сведениями о близких видах, особенно атлантических лососях. Объективная ценность таких данных определяется близостью родства и принадлежностью тех и других лососей к одной экологической группе, что обусловливает определенное сходство эмбриогенеза. Однако нельзя забывать и о видовой спе-

цифике экологии и онтогенеза, на что многократно указывал крупнейший знаток эмбриологии рыб С. Г. Крыжановский (1939, 1949, 1950, 1953).

Переходя к анализу литературы по развитию лососей, следует подчеркнуть, что она обширна и не может быть исчерпана в кратком обзоре. Необходимые дополнения нами сделаны при описании собственных материалов и их обсуждении.

Первые исследования развития лососевых рыб провели Леребуллe (Lereboullet, 1861), Гетте (Götte, 1873), Гис (His, 1878), Эллахер (Oellacher, 1872), Клейн (Klein, 1876). Вскоре их данные были пополнены работами Ридера (Ryder, 1881, 1885), Циглера (Ziegler, 1882, 1902), Купфера (Kupfer, 1886), Эннегюи (Henneguy, 1888), Копша (Kopsch, 1894, 1898, 1904), Свена и Браше (Swaen, Brachet, 1889, 1901). Эти авторы изучили строение яиц, формирование бластодиска, дробление, образование перибласта, процесс гаструляции, органогенез. Значительно позже эмбриогенез Salmo salar L. и других представителей того же рода исследовали П. П. Иванов (1937), Беттл (Battle, 1944), Стефанов, Денчева (1964/1965), Винницкий (Winnicki, 1967), А. Ф. Турдаков (1968), О. А. Лебедева, М. М. Мешков (1969) и др. Изучен механизм гаструляции (Pastells, 1936; Ballard, 1968; Ballard, Dodes, 1968).

Тихоокеанские лососи привлекли внимание эмбриологов не так давно. Обстоятельное для своего времени описание развития чавычи содержится в монографии Ридла (Riddle, 1917). Краткие сведения по развитию симы и кеты приводились японскими исследователями (Hata, 1927; Handa, 1933). Был описан ряд стадий развития нерки, кижуча, горбуши и кеты (Иевлева, 1951). Позже опубликованы материалы по эмбриогенезу кеты и некоторые сведения о нерке (Manon, Hoar, 1956; Shiraishi, Uchida, 1957; Olsen, 1964, 1968; Hiroi et al., 1973). Упомянутые исследования выполнялись в традиционном плане описательной эмбриологии.

Обширная литература посвящена более частным вопросам, развитию систем органов и отдельных частей тела. Исследовались активация, оплодотворение яиц лососей. В частности, были изучены процессы активации и оплодотворения у кеты, симы, нерки (Kusa, 1950, 1953, 1956, 1958; Kanoh, 1952; K. Yamamoto, 1951, 1952; T. Yamamoto, 1957, 1966; Hamano, 1957). Выяснялись сроки сохранения фертильности сперматозоидами и яйцами в воде (Смирнов, 1963в, 1964б; Foerster, 1968). Накопленные сведения по морфологии, цитохимии, физиологии сперматозоидов, яиц лососевых и других рыб и изменению половых клеток в процессе оплодотворения рассмотрела А. С. Гинзбург (1963, 1968). Вопросы физиологии водного обмена яиц и эмбрионов рыб освещены А. И. Зотиным (1954, 1961). Изучена скорость роста зародышей в разные интервалы развития (Kronfeld, Scheminsky, 1926; Gray, 1928; Mannery, Irving, 1935; Hayes, Armstrong, 1942; и др.).

В свое время К. Бэр (Baer, 1835) отметил у эмбрионов лосося богатую сосудистую систему желточного мешка и высказал

предположение о ее дыхательном значении. Внимание к изучению сосудистой системы зародышей рыб возросло после исследований С. Г. Крыжановского (1933, 1949, 1956), который показал огромное разнообразие строения эмбрионально-личиночных органов дыхания и их приспособительное значение. Среди тихоокеанских лососей онтогенез кровеносной системы впервые был исследован у кеты (Дислер, 1954, 1957).

В результате прижизненных наблюдений движения зародышей, применения цейтраферной киносъемки, постановки физиологических опытов и изучения интенсивности диффузии кислорода через полупроницаемые мембраны на моделях было показано, что эмбриональная моторика лососей, как и других рыб, и представляет собой один из механизмов интенсификации внешнего дыхания зародышей (Дислер, 1953, 1957; Wülker, 1953; Резниченко, 1957, 1959а, б; Резниченко и др., 1968).

Внимание исследователей привлекали изменения яйцевых оболочек в течение эмбриогенеза, строение и функция желез вылупления. Данные по этим вопросам и сводки литературы содержат многие отечественные источники (Привольнев, 1943; Бузников, 1955, 1961, 1964; Бузников, Игнатьева, 1958; Сакун, Чистова, 1960). Установлена зависимость функции желез вылупления от внешних факторов, в частности, условий газового режима и проточности. Выявлена защитная роль наружного нехитинизированного слоя оболочек (Bell, Hoskins, Bagshaw, 1969).

Описаны процесс формирования плавников лососей (Harrison, 1895; Файтельсон, 1936; Francois, 1957; Szubinska-Kilarska, 1958), развитие миотомов (Рындзюнский, 1939), онтогенез пищеварительной системы (Greene, 1912, 1926; Кудинский, 1966; Вернидуб, 1967а, б) и развитие почек (Ford, 1958, Ford, Newsstead, 1958). Рассмотрен процесс дифференцировки гонад (Robertson, 1953; Manon, Hoar, 1956; Персов, 1962, 1965, 1966, 1968).

В последнее время большой интерес проявляется к морфофункциональному изучению рецепторов, поведению рыб и его изменения в онтогенезе. Изучены развитие глаз и реакция на свет личинок и молоди лососей (Woodhead, 1957; Brett, Ali, 1958; Ali, 1959, 1966). Осуществлено сравнительное исследование развития глаз рыб в связи с их экологией (Бабурина, 1972). Много сделано для познания органа обоняния и его роли в пищедобывательном, оборонительном, нерестовом поведении, образовании стай и ориентации в пространстве во время миграций, показана важная роль хеморецепции при поиске лососями мест размножения (Hasler, Wisby, 1951; Hasler, 1954, 1957; Флеров, 1962; Brett, Groot, 1963; Pfeifer, 1963; Groves et al., 1968; Малюкина и др., 1969, 1974). Развитие органов чувств системы боковой линии кеты и других рыб в связи со сменой поведения в онтогенезе подробно исследовал Н. Н. Дислер (1960).

Изучалась чувствительность развивающейся икры к действию различных абиотических факторов (Hein, 1907; Hata, 1927; Ни-

кифоров, 1939; Привольнев, 1941а; Привольнев, Никифоров, 1959; Вершдуб, 1949, 1951; Hayes, 1949; Hayes et al., 1953; Смирнов, 1954б, 1955б, 1964б; Alderdice, Wickett, 1958; Combs, 1965; Brannon, 1965; Коровина, Любицкая, Дорофеева, 1965; Иевлева, 1967; и др.). Была показана видоспецифичность реакций развивающегося организма на внешние воздействия и однотипность действия лишь таких внешних факторов, которые оказывают влияние на одни и те же физиологические механизмы (Коровина, 1956, 1964).

Значительный интерес представляют сведения об изменении под влиянием внешних воздействий некоторых морфологических признаков. Выяснено, что инкубация икры при разной температуре и газовом режиме ведет к изменению числа сегментов, позвонков, чешуй, лучей в плавниках (Любицкая, 1952, 1961; Tâning, 1952; Garside, 1966b). Выявлены чувствительные и стойкие стадии и отрезки онтогенеза к изменению температуры (Иванов, 1949; Полянская, 1949; Combs, Burrows, 1957; Orska, 1957; Combs, 1965; Городилов, 1969, 1970; и др.). Хорошо известно влияние термического фактора на темп развития. Он изменяется и под воздействием лучистой энергии (Eisler, 1958, 1961; Leitritz, 1960; Hamdorf, 1961; Любицкая, 1961; Коровина, Любицкая, Дорофеева, 1965). В тот интервал онтогенеза, в течение которого лососи развиваются в грунте, воздействие солнечного света вызывает патологические нарушения, характер которых изучен у кеты (Дислер, 1954, 1957).

Существенное влияние на зародышей оказывает газовый режим среды обитания. Исследователи, работавшие с разными видами лососей, отмечают повышение требовательности к кислороду с развитием, появление патологических изменений, увеличение отхода икры и преждевременное вылупление при его недостатке, ускорение развития в условиях высокого насыщения воды кислородом (Васильев, 1958, 1959б; Привольнев, Никифоров, 1959; Bishai, 1960; 1962a, b; Shumwey et al., 1964; Winnicki, 1967; Котляревская, 1968а; Остроумова, 1969; Ходжер, 1973а—в). Высокое насыщение воды углекислотой замедляет развитие (Леванидов, 1954а; Alderdice, Wickett, 1958). Однако в условиях достаточного содержания в воде кислорода лососи способны развиваться при значительном количестве углекислоты (Townsend, Earnest, 1940; Townsend, Cheyne, 1944).

По наблюдениям в природе и экспериментальным данным описаны изменения образа жизни в течение развития и видовые особенности поведения молоди тихоокеанских лососей (Дислер, 1951; 1954, 1960; Hoar, 1951, 1954, 1958; Ali, 1959, 1966; Chapman, 1962; Mason, Chapman, 1965; Камышная, 1967; Reimers, 1968; Ishida et al., 1973). Изучены сроки, условия миграции и состояние молоди разных видов при выходе из рек (Neave, 1943, 1955; Крогиус, 1954, 1967; Крыхтин, 1955, 1962; Scud, 1955; Roppel, 1956; Gouley et al., 1958; McDonald, 1960; Смирнов, Камышная, 1965; Воловик, 1967а; Пушкарева, 1967; Перова, 1968; и др.). Выявлена связь цикличе-

ских колебаний освещенности, температуры и других абиотических факторов с изменениями активности нейро-гормонального комплекса, регулирующего уровень обмена и детерминирующего поведение, в частности миграционное поведение молоди. Выявлено параллельное существование у мигрантов механизмов гипер- и гипотонической осморегуляции, обеспечивающих жизнь в условиях меняющейся солености (Hoar, 1951, 1958; Fontaine, 1954, 1964; Европейцева, 1957; Houston, 1957; Baggerman, 1960, 1963; Баранникова, 1961, 1968; Бочаров, 1961, 1963; Наточин, Бочаров, 1962; Наточин и др., 1970; Закс, Соколова, 1965).

Осуществлено большинство из возможных вариантов межвидовых скрещиваний тихоокеанских лососей. Опыты показали отсутствие физиологических барьеров, препятствующих гибридизации. Некоторые гибриды первого поколения оказались вполне жизнеспособными. Имеются помеси, которые развиваются, растут и созревают ускоренно (Foerster, 1935; Inaba, 1953; Смирнов, 1953а, 1954а, 1969; Крыхтин, 1962; Иванков, 1973). Накоплен ценный опыт селекции тихоокеанских лососей (Donaldson, 1970; Donaldson et al., 1973; Кирпичников, 1973).

Остановимся несколько подробнее на эколого-эмбриологических исследованиях интересующих нас объектов. Экологическое направление в эмбриологии рыб возникло в московской школе сравнительных морфологов, возглавлявшейся академиком А. Н. Северцовым. Оно формировалось под влиянием запросов рыбного хозяйства, прежде всего рыбоводства, нуждавшегося в точных знаниях экологии и особенностей развития различных рыб. Естественное воспроизводство многих ценных видов затруднялось в результате строительства гидроэлектростанций, нарушавших пути миграций и изменявших режим нерестовых рек. Было необходимо разработать методы воспроизводства рыбных запасов в условиях возрастающего воздействия на водоемы антропогенных факторов. В связи с этим во многих бассейнах развернулись эмбриологические исследования, вскрывшие чрезвычайное разнообразие условий, способов размножения и особенностей морфогенеза рыб. Накапливавшиеся факты не укладывались в рамки прежних представлений, рассматривавших онтогенез как «летопись» процессов филогенеза и недооценивавших специфику и адаптивное значение изменчивости ранних стадий развивающегося организма.

Осмыслить огромный эмпирический материал помогло обращение к диалектико-материалистической теории, которая, как известно, процесс развития рассматривает в единстве противоположностей, в единстве количественных и качественных, постепенных и скачкообразных изменений. Материалистическая диалектика утверждает представление о единстве древнего и нового, общего и специфического, формы и функции, внешнего и внутреннего, организма и среды его обитания. Эти представления раскрыли перспективы познания закономерностей развития организмов и ока-

зали большое влияние на формирование в эмбриологии нового направления — экологической эмбриологии.

Сравнительный анализ сведений по развитию рыб привел к ценным обобщениям, из которых по своему значению выделяются теория этапности развития и теория экологических групп рыб.

Тщательные исследования изменений различных систем органов и организма в целом, выполненные В. В. Васнецовым (1946, 1948, 1953а, б) и его сотрудниками на разных видах, позволили выявить качественно отличные интервалы онтогенеза, которые были названы этапами развития. На протяжении каждого из них развивающийся организм существенно не меняет строения, физиологии, поведения, взаимосвязей со средой; система адаптаций остается относительно стабильной. Организм перестраивается, изменяет систему адаптаций, при переходе от одного этапа к другому. Теория этапности развития отражает, таким образом, единство постепенности и скачкообразности онтогенетических преобразований. В качестве примеров могут быть названы этапы дробления, гаструляции, смешанного эндогенного и экзогенного питания и другие. Группы смежных этапов, объединяющиеся общим характером приспособлений, были названы периодами развития. Собственно, на периоды развития исследователи обращали внимание давно, отмечая эмбриональный, личиночный, мальковый, а также период половой зрелости рыб. Теория этапности вскрыла существенные закономерности онтогенетического развития. Она получила признание среди биологов разных специальностей (Аршавский, 1948, 1955; Матвеев, 1956; Шилов, 1965; Бабурина, 1972; и др.). Ее называют «одним из крупнейших обобщений современной ихтиологии» (Гербильский, 1959, стр. 34).

Анализируя результаты морфоэкологических исследований развития рыб, проведенных в разных водоемах, С. Г. Крыжановский (1949) установил наличие определенных экологических групп, представителей которых объединяет сходство среды обитания, способов размножения и особенностей развития. Им были выделены: группа пелагофильных рыб, которые выметывают плавучую икру, фитофильных рыб, выметывающих икру на траву, псаммофильных — размножающихся на песчаных участках, литофильных — мечущих икру на камни, группа остракофильных рыб, приспособившихся развиваться в мантийной полости моллюсков, группы рыб, строящих гнезда, вынашивающих потомство и другие. Названия экологических групп указывают на характер заботы родителей о потомстве, места откладки икры, то есть на своеобразие условий обитания потомства, которые предопределяют природу приспособлений развивающегося организма. Теория экологических групп сыграла заметную роль в развитии теории этапности, в частности позволила осознать приспособительный характер различных этапов онтогенеза у разных рыб. В литературе обращается внимание на большое значение указанных теорий для разработки вопросов, связанных с построением рационального рыбного хо-

зяйства, интенсификацией естественного воспроизводства рыб и совершенствованием биотехники рыборазведения; они позволяют углубить эмбриологические исследования и познание закономерностей эволюции онтогенеза (Васнецов, 1953б, г; Крыжановский, 1950, 1953; Никольский, 1954а, 1965; Матвеев, 1956, 1964; Еремеева, 1964, 1967; Дислер, Резниченко, Соин, 1965; Еремеева, Смирнов, 1965).

С. Г. Крыжановский (1949, 1956) выделил лососей в экологическую группу литофильных закапывающих икру рыб. Четкое определение характера экологической специализации этих рыб позволило конкретизировать дальнейшие исследования. В результате подробного эколого-эмбриологического изучения осенней амурской кеты были выявлены качественно различные периоды, этапы онтогенеза и охарактеризована их специфика (Дислер, 1951, 1954, 1957). Другие авторы исследовали горбушу (Соин, 1954, 1964; Смирнов, 1954а, б, 1964б; Васильев, 1958, 1959б; Фроленко, 1959; Мунтян, 1963; Смирнов, Камышная, 1965), симу (Соин, 1954; Крыхтин, 1955, 1962; Смирнов, 1962б; Канидьев, 1964), чавычу (Смирнов, 1958, 1960б), кижуча и нерку (Смирнов, 1958, 1959а, 1960а, 1963б, 1964а, б; Иевлева, 1967; Егорова, 1970). Сопоставление накопленных фактов указывало на существенные экологические и морфофункциональные отличия видов и некоторых внутривидовых форм. Эти сведения имели важное теоретическое значение и расширяли возможности решения многих вопросов, волновавших практиков. Остановимся на некоторых примерах.

Данные о специфичности мест размножения уточняли принцип регулирования промысла и одновременно путь рационального использования нерестовых фондов. Он состоит в обеспечении оптимального заполнения нерестилищ производителями всех видов и внутривидовых группировок. Учет особенностей зрелых производителей и микрорежима нерестилищ позволил составить представление о приспособительном значении преднерестовых изменений лососей и специфике нерестового этапа (Смирнов, 1959б, 1964б, 1965; Еремеева, Смирнов, 1965; Еремеева, 1967).

Эколого-эмбриологический анализ выявил характерное для лососей мощное развитие эмбрионально-личиночных органов дыхания и вместе с тем соответствие уровня развития этих органов газовому режиму нерестовых бугров, который специфичен. Накапливалась информация об относительно низком насыщении кислородом воды, омывающей икру, особенно у форм, размножающихся на местах выхода родников (Дислер, 1953, 1957; Леванидов, 1954б, 1968; Смирнов, 1954а, 1963б, 1964б; Соин, 1954, 1964; Васильев, 1957, 1958, 1959б; Крохин, 1960; Канидьев, 1965; Канидьев, Леванидов, 1968). Полученные данные расходятся с представлениями об оксифильности лососей (Шмидт, 1947; Третьяков, 1949; Пучков, 1954). В связи с этим потребовался пересмотр рекомендаций по режиму водоснабжения рыбоводных аппаратов при разведении различных объектов.

Морфо-экологические исследования вскрывали особенности строения, поведения и требований вылупившихся зародышей и личинок, обусловленные историческим приспособлением лососей развиваться среди каменисто-песчаного грунта. Становилось понятным, что выдерживание свободных зародышей и личинок в питомниках с гладким дном противоречит экологическим требованиям лососей.

Одной из мер интенсификации заводского разведения кеты и горбуши была признана подкормка молоди, чем на дальневосточных рыбоводных заводах и при акклиматизации указанных рыб ранее не занимались. Методика кормления постоянно совершенствовалась (И. М. Васильев, 1954; Леванидов, 1954а, 1955, 1957, 1964в, 1969; Смирнов, 1954а, 1963б; Чернявская, Танков, 1959; Фроленко, 1964, 1965; Канидьев, 1966; Канидьев, Леванидов, 1968; Канидьев и др., 1970). При дальнейшем изучении этого вопроса было обращено внимание на видовые различия и целесообразность ограничения подкормки горбуши в питомниках временем завершения этапа смешанного питания (Смирнов, Камышная, 1965).

Наблюдения за развитием молоди выявили глубокие этапные изменения строения, смену стаций, характера питания, поведения и взаимоотношений между особями. Такие сведения позволяют понять закономерности распределения молоди разных возрастов и видов в водоемах, уточнить потребности и обеспеченность пищей, характер внутривидовых и межвидовых отношений. Изучение этапов развития служит необходимой базой для познания закономерностей динамики численности популяций (Никольский, 1954а, 1965; Еремеева, 1964, 1967; Еремеева, Смирнов, 1965; и др.). Очевидна необходимость учета видовых особенностей и возрастных изменений организма для практического рыбоводства, перед которым стоит важная проблема выращивания физиологически полноценной молоди. Знание возрастных изменений молоди и ее требований на различных этапах позволяет правильно выбрать время и оптимальные условия выпуска с заводов, что имеет большое значение для повышения коэффициента возврата, следовательно эффективности и рентабельности заводского разведения рыб. Наконец, хотелось бы подчеркнуть, что теория этапности развития и теория экологических групп оказывают существенную помощь при анализе материалов физиологических и биохимических исследований рыб разного возраста.

За последние годы разработка биологических основ построения рационального лососевого хозяйства Дальнего Востока и совершенствование биотехники лососеводства значительно продвинулись вперед. В отдельных районах лососеводство стало основным средством поддержания промысловых стад. Однако запасы лососей продолжают оставаться низкими и чтобы их увеличить, необходимы более значительные усилия. Требуется не только строгое регулирование промысла, но и переход к наиболее интенсивным

формам воспроизводства запасов. Как говорилось, эта проблема может успешно решаться только на основе глубокого знания биологии каждого объекта в различные этапы его жизни. Такого рода сведения об онтогенезе тихоокеанских лососей еще нельзя признать достаточными. До сих пор отсутствует последовательное описание развития таких ценнейших объектов, как нерка, чавыча, кижуч. Имеются лишь краткие публикации по развитию горбуши. Изучение онтогенетических особенностей внутривидовых биологических форм только начинается. Все это свидетельствует о важности сравнительного эколого-эмбриологического изучения тихоокеанских лососей.

РАЙОНЫ РАБОТ, МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспедиционные работы проводились в разных районах, что позволило ознакомиться с видовым и внутривидовым разнообразием лососей. В 1952—1954, 1959, 1960 и 1965 гг. на о. Сахалине изучались осенняя кета, горбуша, сима и кижуч. В качестве основных баз были использованы Соколовский, Адотымовский и Лесной рыбоводные заводы, расположенные, соответственно, в бассейнах рек Найба, Тымь, Лесная, несущих воды в Охотское море. В целях более широкого знакомства с практикой рыбоводства и пополнения материалов мы выезжали на Калининский, Парусный, Поронайский, Пугачевский и другие заводы Сахалина, а также Тепловский рыбоводный завод, расположенный в бассейне р. Бира, впадающей в Амур (рис. 1). В 1956, 1957 и 1961 гг. на базе Паратунской экспериментальной лаборатории Камчатского отделения ТИНРО, которая расположена у оз. Дальнего бассейна р. Паратунки, впадающей в Авачинскую губу, изучались нерка, чавыча и кижуч. В августе и сентябре 1970 г. в Хасанском районе Приморского края на реках Барабашевке и Кедровке собирали материал по приморской симе. В связи с опытами по акклиматизации горбуши и кеты в 1961 г. мы выезжали на Умбский (р. Умба бассейна Белого моря) и Тайбольский (р. Кола бассейна Баренцева моря) рыбоводные заводы, а в 1965, 1967, 1968, 1969 и 1973 гг. экспедиционный отряд собирал материалы на р. Мучке, притоке р. Териберки, впадающей в Баренцево море.

Биологический анализ рыб, биохимический анализ икры и молоди, сбор сведений о метеорологических, гидрологических и гидрохимических условиях нерестилищ, нерестовых бугров, заводских инкубаторов и питомников проводили в основном по общепринятым методикам. Это позволяет ограничиться краткими пояснениями.

Скорость течения измеряли батометром-тахиметром. Для взятия проб воды из грунта нерестилищ, нерестовых бугров и рыбоводных аппаратов применялся прибор, аналогичный псевдобатометру Г. Ю. Верещагина. Количество растворенного в воде кислорода определяли по методу Винклера, свободной углекислоты — путем титрования щелочью, реакцию среды — с помощью прибора Михаэлиса. Скорость фильтрации воды через грунт нерестилищ и нерестовые бугры изучалась с помощью электроизмерительного прибора, который позволял регистрировать перемещение раствора электролита (поваренной соли), выпускаемого в грунт на уровне закладки икры. Подобным методом, известным в гидрогеологии, при изучении нерестилищ пользовался И. С. Васильев (1958), опи-

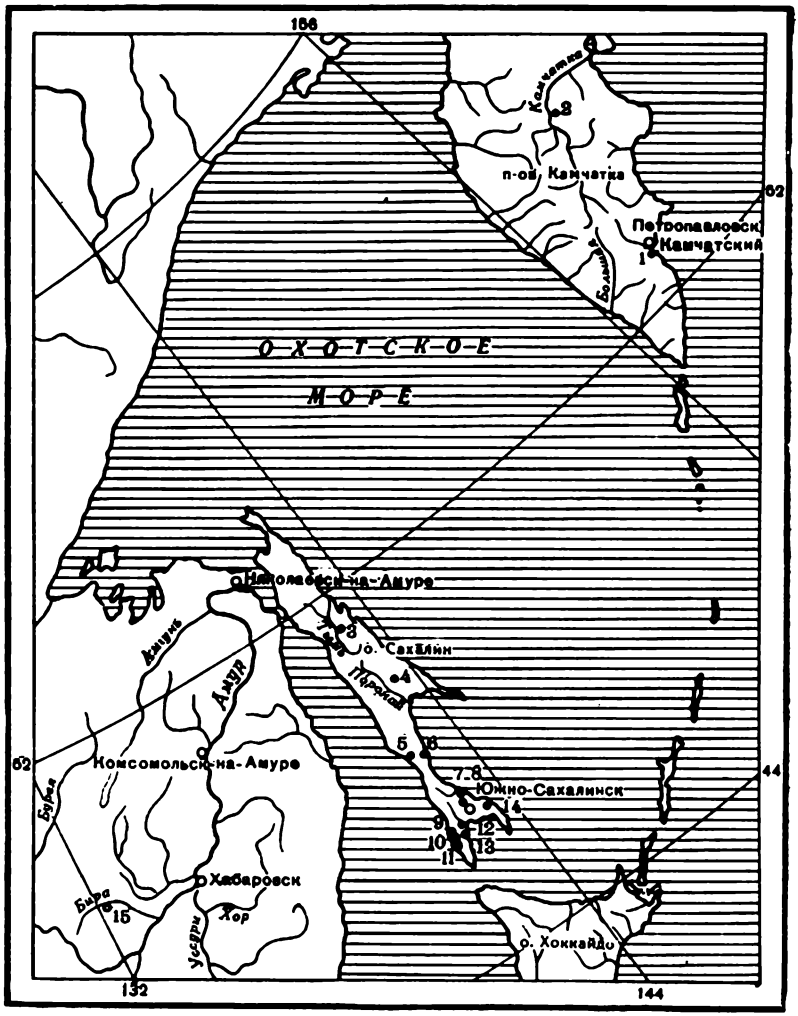


Рис. 1. Схема расположения мест сбора материалов
1 — Паратунская лаборатория Камчатского отделения ТИНРО; рыбоводные заводы: *2* — Ушковский, *3* — Адотымовский, *4* — Поронайский, *5* — Парусный, *6* — Пугачевский, *7* — Соколовский, *8* — Березняковский, *9* — Калининский, *10* — Сокольниковский, *11* — Ясноморский, *12* — Анивский, *13* — Таранайский, *14* — Лесной, *15* — Тепловский

савший схему работы. С целью ориентировки в количестве кислорода, потребляемого икрой, личинками и молодью, применялся метод замкнутых сосудов.

При проведении биохимических анализов брали пробы по 50 или 100 икринок. Полостная жидкость с них удалялась фильтровальной бумагой, после чего икру взвешивали, высушивали в термостате при температуре 70° до постоянного веса и растирали в порошок. Жир из пробных навесок экстрагировали этиловым эфиром в аппарате Сокслета. Общий азот определяли по Кьельдалю (полумикрометодом). Количество зольных веществ определялось после сжигания навески сухого вещества в муфельной печи при температуре 300—350°. Определения вели в двукратной повторности.

Для сбора сведений, характеризующих продуцирование спермы, меченых самцов выдерживали в садках, в условиях, близких к естественным. При продолжительных наблюдениях сперму отцеживали у живых самцов, после чего их возвращали в садок. При однократном анализе самцов забивали. Количество сперматозоидов подсчитывали в камере Горяева, подобно тому, как ведется подсчет форменных элементов крови.

Методика выяснения сроков, в течение которых яйца и сперми сохраняют в воде способность участвовать в оплодотворении (фертильность), описана (Смирнов, 1963в). Воду для опытов брали с мест нереста. Для определения фертильности икринок отдельные порции (150—200 икринок) после выдерживания в течение определенного времени в воде осеменяли свежей спермой. Для определения сроков сохранения фертильности спермиями брали по 1 мл спермы от трех самцов, разводили в 1 л воды и с интервалами в 10 сек. порции суспензии по 15 мл использовали для осеменения свежих икринок. Контрольную икру осеменяли «сухим» способом. Затем икру инкубировали до стадии 8—64 бластомеров, фиксировали и определяли количество дробящихся икринок.

Влияние механических воздействий на развивающуюся икру изучали с помощью механического вибратора (Смирнов, 1954б, 1955б). Опытную партию икры делили на порции примерно по 200 икринок, которые помещали на рыбоводные рамки и инкубировали в заводском аппарате. До осеменения, в процессе набухания и в дальнейшем ходе развития порции икринок с рамкой подвергали воздействию вибрации. После этого икру возвращали в инкубатор. По количеству погибших икринок судили о чувствительности икры в момент воздействия. Наблюдения за ходом развития выжившых икринок позволили выявить и менее существенные последствия испытываемого икрой воздействия.

Икру осеменяли «сухим», или русским, способом (Смирнов, 1963б). Применяли гетероспермное осеменение. После набухания икра размещалась на стандартные рыбоводные рамки размером 31×31 см в количестве от 1,5 до 3 тыс. шт., 10 рамок с икрой ук-

ладывали в специальные стойки и накрывали сверху предохранительной рамкой. Стопки рамок помещали в заводские инкубационные аппараты.

Дальневосточные заводы оборудованы аппаратами лоточного типа (Черфас, 1956; Чернявская, Танков, 1959; Смирнов, 1963б). Дно и стенки аппаратов Соколовского завода выполнены из бетона и вмещают по четыре стопки с икрой. Каждый последующий аппарат располагается на 5 см ниже, и вода, поступающая в него через шандору, аэрируется. На Адотымовском заводе аппараты аналогичной конструкции выполнены из дерева и установлены в лестничном порядке. Паратунский экспериментальный инкубатор оснащен аппаратами Вильямсона. На некоторых сахалинских заводах лотки сделаны широкими и стопки в них устанавливаются поперек течения по нескольку штук. Свободные зародыши и личинки выдерживались как на дне таких лотков, так и в питомниках, имеющих значительно большую площадь. Дно большинства питомников состоит из нескольких слоев крупной обкатанной гальки. В годы нашей работы дно Адотымовского и Тепловского питомников было песчаным. Для инкубации икры в реке мы применяли небольшие аппараты, имевшие деревянный каркас и боковые стенки, а торцевые стенки, дно и перегородки между отдельными секциями были выполнены из латунной сетки, покрытой асфальтовым лаком. Такие «речные» аппараты устанавливали в прибрежной зоне среди чистого галечника. Во всех случаях икра и личинки защищались от солнечной радиации. С целью инкубации опытной икры в грунте нерестилищ применяли сетчатые контейнеры, имевшие жесткий проволочный каркас объемом 1 дм^3. Подопытную икру закладывали в них вперемешку с галькой, после чего пронумерованные контейнеры закапывали в грунт нерестилищ. Все дальневосточные рыбоводные заводы и экспериментальные инкубаторы имеют самотечное водоснабжение, вода, поступающая в них, фильтруется. Многие заводы обеспечиваются грунтовой водой, которая берется из источников, ранее омывавших естественные нерестилища. В последние годы некоторые заводы оборудованы насосными установками для дополнительной подачи воды из рек. На те заводы, которые разводят горбушу, подается речная вода. Она забирается через специальные подрусловые дренажные водозаборы (Копосов, 1959). Сведения о качестве воды, в которой инкубировалась подопытная икра, приводятся при описании развития лососей. Ежегодно часть икры с Сахалина, Камчатки и Кольского полуострова доставлялась на самолетах в Москву. Доинкубация этой икры и выращивание личинок проводились в опытных аппаратах и аквариумах кафедры ихтиологии Московского университета.

Микроскопическое изучение икры и молоди проводили преимущественно на живых объектах. Предварительно зародыши рассматривались через оболочку. При малой прозрачности оболочек некоторые детали удавалось рассмотреть через микропилярное

поле. После этого зародыши осторожно извлекались. Когда это сделать было трудно (на ранних стадиях), часть оболочки на анимальном полюсе икринок удаляли и изучение зародышей вели через искусственное «окошечко». Документами результатов морфологического изучения служили точные рисунки, которые выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-1. Подвижных зародышей, личинок и мальков наркотизировали препаратом MS 222 (трикаин-метансульфонат), уретаном и диуретаном. Следует заметить, что последние два препарата сильнее ослабляют работу сердца, отчего течение крови по мелким капиллярным сосудам останавливается; при продолжительном действии препаратов нередко гибнет и сам зародыш.

С целью уточнения тех или иных деталей, например изучения органов боковой линии, живых зародышей подкрашивали водным раствором метиленовой сини. Для приготовления микроскопических препаратов пробы фиксировали 5%-ным изотоническим раствором нейтрального формалина и жидкостью Буэна.

Развитие каждого вида изучено по нескольким сериям икры, оплодотворенной в разное время и развивающейся в разных условиях. За годы работы получен и просмотрен материал многочисленных серий. Привлечение его полностью придало бы работе чрезмерный объем. Поэтому по каждому виду в основном использованы данные наблюдений над двумя сериями икры, инкубировавшейся в различных условиях.

КЕТА — *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM)

Кета по уловам среди тихоокеанских лососей занимает второе место, а в годы слабых подходов горбуши — первое. Средняя длина половозрелых особей составляет 60—70 см, вес 3—4,5 кг; рекордные экземпляры вырастают более метра и весят свыше 14 кг. Этого лосося давно разводят на Дальнем Востоке. Во многих отношениях он изучен лучше родственных видов.

Распространение и жизнь в море. В течение лета лососи перемещаются в высокие широты, достигая северных берегов Охотского и Берингова морей. Небольшое количество кеты мигрирует в воды Ледовитого океана на западе до р. Лены, на востоке — до р. Макензи (Берг, 1948). У созревающих особей нагульная миграция переходит в нерестовую, а рыба младших возрастов с осенним похолоданием движется к зоне действия теплых вод Куросио и Северотихоокеанского течения на зимовку. Сведения о местах зимовок, нагула, миграциях содержат многие источники (Hirano, 1953; Бирман, 1958, 1967, 1968; Семко, 1958, 1964; Hartt, 1962; Sano, 1966). На юге распространение кеты совпадает примерно с изотермой 10°, на севере — с изотермой 1,0—1,5°. Кета, воспроизводящаяся в водоемах Азии, зимует и нагуливается в разных районах. По имеющимся данным, из района, расположенного южнее западной группы Алеутских островов, миграции прослеживаются к р. Анадырь, восточному и западному побережьям Камчатки, к северу охотоморского побережья. Осенняя кета, меченная в Алеутском районе, вылавливалась в реках Сахалина, Хоккайдо, Хонсю и даже в Амуре. Из района зимовок, лежащих юго-восточнее южных Курильских островов и о. Хоккайдо, в Амур, реки Сахалина и Хоккайдо мигрирует летняя кета. Там же зимует какая-то часть охотской, западно- и восточнокамчатской кеты. В Японском море к востоку и юго-востоку от Корейского полуострова зимует и нагуливается приморская кета и некоторая часть летней кеты Амура, Сахалина и Хоккайдо. Ареал кеты шире родственных видов. Особенно далеко от родных берегов уходит осенненерестующая кета.

Зимой лососи круглосуточно держатся на глубинах, достигающих 300—500 м. Вертикальные миграции, по-видимому, совершаются небольшие; их ограничивает концентрация кормового планктона на определенных горизонтах. С началом весеннего прогрева

увеличивается количество кормовых организмов в поверхностных слоях, куда перемещаются и лососи. Ближе к поверхности они держатся ночью — весной в слое 0—50 м, летом в слое 0—13 м. На глубинах до 8—10 м в это время и осуществляется дрифтерный лов. Днем вслед за кормовыми организмами лососи опускаются на глубины в несколько десятков метров. Вертикальное перемещение рыбы наблюдается примерно в тех же температурных границах, что и горизонтальное расселение. На севере прогревается меньший поверхностный слой и вертикальные миграции здесь короче. Весеннее перемещение кеты с мест зимовок в более холодные районы совпадает с повышением температуры поверхностного слоя моря до 2,5—3°. В период наиболее сильного прогрева океана, в августе—сентябре, распределение нагуливающейся кеты на юге ограничивается поверхностной изотермой около 14°. В районах океана с температурой 15—17° лососи во время нагула не встречаются (Бирман, 1958, 1967, 1968). В Охотском море лососи вылавливались при температуре до 18,7° — более высокой, чем в океане. Такое различие А. И. Фролов (1964) связывает с изменением физиологического состояния рыбы при переходе от кормовой миграции к нерестовой. Оказываясь в зоне влияния речного стока, созревающие производители начинают положительно реагировать на опресненную воду и заходят в эстуарии и устья рек.

Районы размножения. Для размножения кета заходит почти во все реки Азиатского континента от северной границы распространения до р. Тумень-Ула и р. Ракуто на юге. На Командорских островах встречается редко. В массе нерестится в реках Сахалина и Курильских островов, в значительном количестве заходит в реки о. Хоккайдо; границей распространения служат северные реки о. Кюсю. В Северной Америке кета нерестится от р. Макензи до рек зал. Монтерей (Берг, 1948, Clemens, Wilby, 1961; Neave, 1966b; Sano, 1966).

Внутривидовая дифференциация. Промысловики издавна выделяют летнюю и осеннюю кету. Л. С. Берг (1934, цит. по 1953, 1948) назвал их расами, или экотипами; в таком смысле эти термины мы и будем применять. В качестве типичной формы — *O. keta* (Walbaum) он взял летненерестующую кету, причем не обособляя представителей разных регионов. Ей противопоставлялась осенняя амурская кета — *O. keta infraspecies autumnalis* Berg. А. Г. Смирнов (1947) подчеркнул экологическую специфику сезонных форм амурской кеты. В бассейне Амура осенняя кета нерестится на местах выхода грунтовых вод, тогда как летняя размножается в руслах рек и протоках, и ее гнезда омываются преимущественно подрусловым потоком. Температурный и гидрохимический режимы тех и других нерестилищ существенно различаются, о чем подробнее будет сказано ниже. Различия экологии отражаются на всей биологии. В. К. Солдатов (1912) отметил больший размер, вес и плодовитость осенней кеты, которая растет быстрее. Данные о различиях размеров, веса, плодовитости и дру-

гих признаков сезонных рас амурской кеты приводят многие авторы (Кузнецов, 1928, 1937; Ловецкая, 1948; Бирман, 1952, 1956; и др.). Они отличаются морфологически и кариотипами (Григо, 1953; Куликова, 1971, 1972).

В отличие от летней, осеняя кета заходит в Амур во время осеннего паводка, имея слабо развитые гонады. Крупный размер и высокая жирность осенней кеты рассматриваются как приспособление к длительной миграции против течения (Никольский, 1963). По Амуру она поднимается до 2000 км и более. Девятнадцать главнейших для нее нерестовых рек другие лососи не посещают. Основная масса осенней кеты в бассейне Амура нерестует в малоснежных районах с суровыми зимами, и потомство успешно развивается лишь благодаря снабжению гнезд групповыми водами, сильно не остывающими зимой. Эта форма занимает южную часть ареала вида, совпадающую с границами древней системы Палеоамура (Бирман, 1952, 1956).

Летняя кета по Амуру поднимается значительно ниже — в промысловых количествах до р. Ульчи (около 600 км от устья). В бассейнах крупных рек летняя и осенняя кета предпочитают разные притоки. При заходе в один и тот же приток нерестилища осенней кеты располагаются выше. Летняя кета созревает несколько раньше осенней и дружнее: в Амуре главным образом четырехлетками, иногда трехлетками, тогда как в нерестовой популяции осенней кеты значительный удельный вес занимают пятилетки и четырехлетки; небольшое число особей созревает семилетками, а на юге ареала — двухлетками (Ловецкая, 1948; Бирман, 1951, 1956; Sano, 1959; Воловик, Ландышевская, 1968).

Различаясь экологически, сравниваемые формы по разному реагируют на изменения климата. В бассейне Амура ранее количественно преобладала летняя кета. В суровые зимы 1911—1914 гг. ее численность катастрофически снизилась и до сих пор запасы находятся в депрессивном состоянии. Потомство осенней кеты меньше страдает в суровые малоснежные зимы и ее запасы стабильнее (Никольский, 1952, 1954а; Бирман, Леванидов, 1953; и др.).

Н. И. Куликова (1972) пишет о большей вариабильности признаков летней кеты по сравнению с осенней и связывает это с обширностью ареала, охватывающего несколько географических зон. По нашему мнению, отмеченное разнообразие объясняется прежде всего тем, что совместно рассматривалась вся кета, размножающаяся летом, а она представлена формами, существенно различающимися экологически, следовательно и морфобиологически.

Необходимо подчеркнуть, что камчатская летненерестующая кета, в отличие от амурской летней кеты, для икрометания предпочитает тихие протоки, ключи, лимнокрены и устраивает гнезда на местах выхода грунтовых вод (Кузнецов, 1928, 1937; Крохин, Крогиус, 1937б; собственные наблюдения). Следовательно, летненерестующая камчатская кета оказывается экологическим аналогом не летней, а осенней амурской кеты. Имеет значение и то, что

сравниваемые формы воспроизводятся в бассейнах, которые издревле обособлены в системы Палеоюкона и Палеоамура (Линдберг, 1948, 1972); разобщены и их нагульные ареалы. Именно с различиями экологии развития, а также с древней изоляцией и следует связывать морфобиологическую обособленность камчатской и амурской летненерестующих форм кеты. Имеются все основания таксономически их разделить. Амурскую летнюю кету предложено называть *O. keta infraspecies amurensis* (Смирнов, 1973).

Неоднородна морфобиологически и кета Камчатки. В. В. Абрамов (1948) обратил внимание на отличия камчатской кеты позднего хода, называемой местными жителями мáнок, и выделил ее в отдельную расу. По его данным, *O. keta infraspecies manok* Abramov отличается от камчатской летней кеты крупным размером (средняя длина 66,10±0,23 см), малой плодовитостью (2122±36 икринок), большим числом позвонков и некоторыми другими признаками. Этот лосось идет в реку с менее зрелыми половыми продуктами, нерестится в октябре—ноябре и даже позже. В р. Банной, притоке р. Плотниковой, мáнок размножается на участках с быстрым течением и выше летней кеты. Места нереста не связаны с выходами грунтовых вод. Молодь после выхода из грунта в реке почти не задерживается. Морфобиологически мáнок отличается от амурской осенней кеты. Материалы И. Б. Бирмана (1964) подтверждают специфику летне- и осенненерестующей кеты Камчатки. Для него оставался открытым лишь вопрос о таксономическом ранге названных форм.

Рассмотренные группировки не охватывают всего внутривидового разнообразия кеты. Л. С. Берг (1948, стр. 178) писал: «Быть может, дальнейшие исследования заставят выделить ленскую кету в особую форму». В этой связи представляет интерес отмечаемое морфобиологическое своеобразие кеты р. Анадырь (Куликова, 1971, 1972). Так же как и И. Ф. Правдин (1940), Л. С. Берг говорил еще об особой форме камчатской мелкой кеты, отличающейся ранним ходом, большим количеством пилорических придатков и другими признаками.

В изучении дифференцировки сезонных рас много сделал И. Б. Бирман (1951, 1952, 1956). Он обратил внимание на то, что в р. Амгунь идет сравнительно мелкая малоплодовитая осенняя кета. Ее средние показатели: длина самцов (АС) 64,4 см, самок — 63,0 см, плодовитость 3258 икринок. Особенно крупная осенняя кета нерестится в р. Кур; здесь средняя длина самцов 73,7 см, самок — 70,2 см, плодовитость 4293 икринки. Варьируют и размеры икринок, которые особенно мелки у кеты из р. Бира. Учтя также некоторые морфологические различия, И. Б. Бирман пришел к выводу о биологической специфичности осенней кеты всех более или менее крупных притоков Амура и назвал их локальными стадами.

Тот же автор предположил существование обособленных локальных стад и у летней амурской кеты. Последующие исследо-

вания подтвердили справедливость его предположения (Световидова, 1961). Оказалось, например, что в р. Бешеную идет мелкая рыба (средний размер самцов 57,5 см, самок 55,5 см) с низкой плодовитостью (2266 икринок). Представителей этого стада отличает большой размер тушки, у них много позвонков и жаберных тычинок, длинный спинной плавник. Крупным размером выделяется летняя кета рек Ул и Джапи (средняя длина самцов 62,7 см, самок 60,6 см). У летней кеты р. Амгунь плодовитость наименьшая (2190 икринок) и она особенно высокотела. Высокую плодовитость, в среднем 2523 икринки, имеет летняя кета р. Мы. Рыба из этой реки отличается низким темпом роста, особенно на первом году жизни в море. Рыба же из р. Ул медленно растет на третьем году, а на четвертом, в год созревания, — быстро. Обнаруживаются различия и в картине хода. В небольшой р. Мы наблюдается один максимум, или пик, хода, в р. Ул — два пика, а в крупной р. Бешеной — три срока интенсивного хода кеты на нерест. Это позволяет предположить, что в крупных притоках нерестится не одна качественно своеобразная группировка кеты. Основываясь на отличиях характеристики роста летней кеты разных рек, А. А. Световидова высказала предположение о расхождении районов их нагула в море.

Коротко охарактеризуем кету о. Сахалина, района наших работ. Запасы летней кеты здесь также находятся в депрессивном состоянии и южнее залива Терпения в настоящее время она встречается редко. Ее средняя длина 62,5 см, средняя плодовитость 2366 икринок (пределы колебаний 1254—3528 икринок). Экология размножения сходна с экологией летней амурской кеты (Двинин, 1952).

Осенняя кета заходит на нерест практически во все сахалинские реки. Богаче других рыбой реки Тымь, Поронай, Найба, Лютога. Средняя длина самок из юго-западных рек Сахалина в разные годы колеблется от 63,9 до 68,5 см, средний вес — в пределах 2,7—3,9 кг. Они выметывают от 1712 до 3928 икринок, средняя плодовитость в разные годы колеблется от 2483 до 2542 икринок. Средний размер самцов в разные годы составляет 64,1—70,7 см, вес — 2,7—4,3 кг (наибольшие: длина 82 см, вес 6,8 кг). В эти мелкие реки рыба заходит на IV—V и V стадиях зрелости, а молодь в массе мигрирует из рек до закладки чешуи (Двинин, 1952). Осенняя кета в р. Тымь особенно крупная, выделяется быстрым ростом. В отдельные годы средний размер самок достигает 69,6 см и вес 3,65 кг, а самцов, соответственно, 74,6 см и 4,69 кг. Средняя плодовитость немного выше 3000 икринок. В Тымь и Поронай кета заходит без брачного наряда, в основной массе на четвертом и пятом годах жизни. Осенняя кета р. Найба, которая разводится на Соколовском и Березняковском заводах, созревает на год раньше, по размерам занимает промежуточное положение. Средняя длина самок для разных лет указывается в пределах 58,0—67,3 см, вес 2,80—3,48 кг; длина самцов 59,1—69,6 см, вес 2,54—3,70 кг. Сред-

няя плодовитость превышает 3500 икринок. У кеты из разных рек отмечены некоторые отличия морфометрических показателей (Воловик, Ландышевская, 1968; Иванков, 1972).

В 1952 г. наше внимание привлек заход в р. Найбу в конце нерестового сезона заметно более крупной кеты. У особей, подошедших к ловушке Соколовского завода 21/IX, средняя длина самцов составляла 61,8 см, а среди подошедшей 2/XII — 66,0 см. Средний размер самок оказался, соответственно, 63,5 и 65,0 см, а их плодовитость 2772 и 3052 икринки. Интересно, что рыба, зашедшая в реку позже, оказалась менее зрелой. Среди нее мы выловили рекордную самку, которая весила 7 кг и имела 7865 икринок (Смирнов, 1954а). Не исключено, что именно эта крупная рыба позднего хода во время нагула поднимается к Алеутским островам и затем подходит к нерестовым рекам не с юга, а с севера. Выявлена генетическая неоднородность кеты р. Найбы (Алтухов, 1973).

Дифференциация кеты в реках о. Сахалина имеет экологическую основу. Известно существенное отличие климата разных районов острова, растянутого в широтном направлении и омываемого водами холодного и теплого течений. Юго-западные реки острова небольшие, тогда как длина р. Тымь 330 км, а р. Поронай — 350 км; отличаются паводковый режим и доля грунтового питания рек (Федорова, 1962; Земцова, 1968). Кроме того, в реки острова рыба идет из разных районов зимовки и нагула — из Японского моря и Тихого океана. Сходными моментами, видимо, определяется и разнокачественность кеты, воспроизводящейся в реках о. Хоккайдо (Sano, 1959, 1966). В реках Южных Курильских островов размножается очень крупная кета (Иванков, 1968, 1970).

Из краткого обзора видно, насколько велико экологическое и морфобиологическое разнообразие азиатской кеты. Оно определяется отнюдь не только различием сезонов размножения, что продолжает больше всего привлекать внимание. В процессе эволюции этот вид приспособился размножаться как на грунтах, омываемых в основном подрусловым потоком, так и на местах выхода подпочвенных вод, существенно отличающихся термическим, газовым режимом и солевым составом. При этом в разных регионах — крупных речных системах, изолированных с древнейших времен, в один и тот же сезон размножаются экологически различные формы. Они, в свою очередь, разделяются на локальные стада или популяции, которые могут быть также дифференцированными.

В североамериканских реках ход кеты не имеет такого четкого разграничения по сезонам, как например в Амуре, нерест проходит преимущественно осенью, нерестилища располагаются не высоко, в нижних притоках и мелких ручьях, включая зону действия приливов и отливов (Foerster, 1955; Clemens, Wilby, 1961; Neave, 1966b). Выделяется кета р. Юкон. В эту реку рыба заходит рано, в конце июля ход заканчивается, миграция совершается на

большое расстояние (Gilbert, 1924). В североамериканских водах не отмечается столь большого разнообразия кеты, как в Азии, и там этого лосося вылавливается примерно вдвое меньше, нежели у азиатских берегов (Леванидов и др., 1970).

Анадромная миграция, созревание производителей. Сроки нерестового хода кеты, как указано в цитированных выше источниках, растянуты. Наиболее ранние подходы отмечаются в восточнокамчатском районе, в начале второй декады июня. В анадырском районе подходы поздние, с середины июля до конца августа. В западнокамчатском районе кета появляется в двадцатых числах июля. В реки залива Терпения производители заходят с конца июля — начала августа до конца сентября. В лимане Амура ход летней кеты начинается с первых чисел июля, через несколько дней становится массовым и остается таким около месяца, а заканчивается — в середине или конце августа. Самки летней кеты заходят в реки близко ко времени завершения в овоцитах процесса вителлогенеза (III, III—IV стадии зрелости). У самцов в это время активно идет процесс сперматогенеза. В ампулах семенников, помимо сперматогоний, обнаруживаются сперматоциты и сперматиды (Иевлева, 1964).

В Амуре первые экземпляры осенней кеты появляются в июле — середине августа, рунный ход приходится на конец августа — начало сентября, последние производители заходят в середине сентября. При входе в Амур половые продукты у осенней кеты менее зрелы, нежели у летней. Нерест наблюдается с середины сентября по декабрь включительно. Нерестилища осенней кеты имеются в небольших реках лимана и нижних притоках Амура, но основная масса рыбы поднимается в притоки среднего течения, главным образом в реки Гур, Тунгуска, Анюй, Бира, Биджан. Важнейшие нерестилища расположены в притоках р. Уссури (Хор, Б. Уссурка, Бикин). Значительное количество особей достигает р. Кумары, а отдельные экземпляры поднимаются до рек Аргунь и Онон. В реки Сахалина осенняя кета заходит с конца августа — начала сентября, в массе — со второй половины сентября или начала октября, заход длится до середины ноября. В бассейне р. Найба ход и нерест сильно растянуты. Первые экземпляры в ловушку Соколовского рыбоводного завода начинают заходить в конце августа, при среднесуточной температуре воды около 15°. Затем примерно на 15—20 дней ход прекращается. Подход возобновляется с конца второй декады сентября, когда температура воды снижается до 12—13°. В конце сентября суточные уловы достигают нескольких сот экземпляров. Обильные подходы совпадают с повышением уровня реки, ускорением течения и охлаждением воды примерно до 10°. В начале октября интенсивность хода несколько ослабевает, но с середины октября ход становится особенно обильным и сохраняется таким до начала декабря. Продвижение кеты к нерестилищам наблюдается до двадцатых чисел декабря. К декабрю температура воды снижается до 0,5—0,2°. Ры-

ба движется к местам выхода грунтовых вод, которые в это время имеют температуру 5—7°, а местами и выше. В реках о. Хоккайдо ход кеты продолжается весь декабрь, наблюдается и в январе (Sano, 1959, 1966).

В отличие от Амура и других крупных рек в небольшие реки Южного Приморья, Сахалина, Хоккайдо во время рунного хода производители кеты заходят лошалыми, на IV—V и V стадиях зрелости, и нерест наблюдается на первых километрах от моря.

В начале созревания чешуя утрачивает серебристый блеск. Тело принимает буровато-желтый оттенок, спинка темнеет. По мере продвижения по реке и созревания на боках появляются 6—7 и более поперечных светло-лиловых полос, превращающихся затем в темно-лиловые или темно-малиновые. На брюхе они сливаются в сплошную продольную полосу. По бокам яркие цветные полосы чередуются с темными. Со временем брюхо, голова и спинка становятся почти черными. К концу нереста темнеют нёбо, язык, основания жаберных дуг. Одновременно с изменением окраски кожа утолщается, в нее погружается чешуя, которая частично резорбируется. На челюстях, нёбе, сошнике и языке вырастают крючковатые зубы, более крупные у самцов. Челюсти удлиняются и у самцов изгибаются. Тело самцов уплощается с боков, на спине вырастает небольшой киль. Преднерестовые изменения больше затрагивают самцов, причем наиболее крупных. Замечено, что брачный наряд проявляется особенно ярко у особей, нерестящихся в слабопроточных ключах, вода которых содержит мало кислорода. Пропорции тела самок меняются в меньшей степени (рис. 2).

В пресной воде производители, как известно, не питаются; развитие гонад и продвижение рыбы в верховья идет за счет питательных веществ, накопленных в море. За время движения по Амуру на 1200 км самки расходуют 8%, а самцы 5,8% жира (Пентегов, Ментов, Курнаев, 1928).

Нерестилища, нерест, условия развития. Обсуждая экологию размножения кеты, интересно сравнить нерестилища летней амурской кеты и горбуши. Эти лососи иногда выбирают для размножения сходные, нередко сближенные участки, и сроки нереста частично перекрываются. На этой основе может складываться впечатление о сходстве их требований к условиям размножения и соответствующие суждения о взаимоотношении видов. Замечено, однако, что летняя кета в бассейне Амура и в сахалинских реках, как правило, в массе нерестится в нижнем и среднем течении рек, тогда как для горбуши закономерен подъем в более верхние участки. При обильных подходах в среднем течении рек места нереста сближаются и оба вида могут устраивать гнезда в непосредственном соседстве. Но и при этом все-таки проявляется определенная избирательность. В отличие от горбуши кета выбирает для нереста более глубокие места (от 60 до 100 см) и преимущественно ближе к берегам, где есть тень или лежат подводные карчи (Кузнецов, 1928). Летняя кета нерестится в удалении

от перекатов, на более глубоких плесах. В таких местах течение спокойное: на р. Мы, впадающей в лиман Амура, наблюдалась скорость течения от 10—20 до 60—80 см/сек. Грунт нерестилищ подвергается значительному заилению, ухудшающему водоснаб-

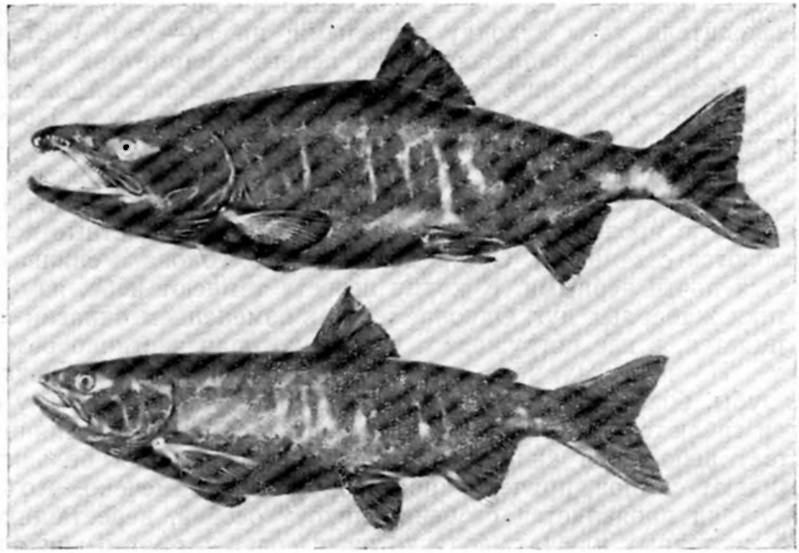


Рис. 2. Зрелые (текучие) производители осенней кеты самец (вверху) и самка

жение нерестовых бугров (Никольский, 1952; Никольский, Соин, 1954; Васильев, Юровицкий, 1954; Васильев, 1958; Стрекалова, 1963).

Летняя амурская кета нерестится в самое теплое время, когда в устьях рек температура колеблется от 9,8 до 13,6°, а в верхнем районе нерестилищ снижается до 6—7° (Кузнецов, 1937). Икра, выметываемая в начале нереста, довольно долго развивается при температуре 12—14° и ее инкубация длится около месяца. В конце нереста, в сентябре, некоторое время сохраняется температура 9—10°, в октябре она падает до 3°, а затем приближается к нулю (Соин, 1954).

Брачные игры лососей, процесс закапывания икры описывали многие авторы (Rutter, 1904; Chamberlain, 1907; Солдатов, 1912; Кузнецов, 1928; Семко, 1954; Sano, 1959; Стрекалова, 1963; Барсуков, 1964). В избранном участке самка останавливается у дна головой против течения, поворачивается на бок и производит хвостом энергичные волнообразные движения, перемещаясь вперед. Мощные удары хвоста поднимают со дна ил, песок, мелкие камни. Течение реки способствует сносу поднятого со дна материала.

Однако выбивание ям и устройство нерестовых бугров успешно осуществляется лососями и при отсутствии течения. Когда образуется ямка значительной величины, в нее вместе с самкой заходит самец (иногда два или даже три самца). Около нерестящихся самок держится по нескольку самцов. Самка и чаще самый крупный самец останавливаются рядом, сближаются, опускают хвосты ко дну и по их телу проходят волны конвульсивных движений, которые способствуют выметыванию икры и молóк. Икру, политую молоками, самки тут же начинают закрывать грунтом, действуя как и при устройстве ямки. Летняя кета выметывает икру двумя, чаще тремя порциями, каждая из которых в общем нерестовом бугре располагается таким образом, что омывается свежей водой. Рассредоточение икры повышает шансы на выживание потомства. Закладывается она на значительную глубину: в рыхлом грунте до 30—40, даже 50 см, в твердом — ближе к поверхности.

В процессе икрометания расчищается площадка длиной до 3 м и шириной 2,5 м. Чаще эти величины составляют соответственно 1,2 и 1,0 м. Грунт нерестовых бугров оказывается очищенным не только от ила и мелкого песка, но и определенным образом стратифицированным. На глубине закладки икры он крупнее и икринки попадают в щели между камнями. Затем следует мелкая галька, а на поверхности оказываются камешки среднего размера. Икрометание обычно совершается ночью, реже в сумерки и днем. Процесс откладки икры длится в 50% случаев 3—5 дней, но может совершиться за сутки или растянуться на неделю. Гибель самок после икрометания наступает чаще через 9—14 дней, при варьировании этого срока от 4 до 22 суток (Кузнецов, 1928, 1937). Самцы после вымета икры одной самкой переходят к другим и участвуют в нересте с несколькими самками. Для кеты типичны массовые нерестилища.

Икра в гнездах летней амурской и сахалинской кеты омывается в основном так называемым подрусловым потоком, обновляющимся за счет поступления в него русловой воды. Отмечается небольшая примесь грунтовых вод поверхностного залегания (Леванидов, 1969). Разрыхление и очистка грунта нерестовых бугров улучшает его проницаемость. Суточные колебания температуры в буграх меньше, чем на поверхности и обычно не превышают 1,5—2°. Однако зимой разницы в 0,2—0,5° уже достаточно, чтобы предохранить икру от промерзания.

Кислорода в воде из нерестовых бугров содержится несколько больше, нежели в воде, взятой из грунта по соседству с буграми. Различие объясняется очисткой грунта нерестовых бугров от ила, активно поглощающего кислород. В сентябре в гнездах летней кеты на р. Мы отмечалось от 2—3 до 8 мг/л кислорода; его было на 3,5—4 мг/л меньше, чем в толще воды. Количество углекислоты колебалось примерно от 2 до 10 мг/л, а pH — в пределах 6,2—6,3. Скорость течения в буграх составляла 0,3—2,6 м/час (средняя величина — 1,24). В связи с осенним похолоданием воды и

повышением растворимости в ней газов количество кислорода возрастало. Зимой падение уровня реки, заиление и уплотнение грунта вызывает снижение проточности и ухудшение газового режима гнезд. Особенно опасно промерзание грунта, при котором создаются экстремальные условия. Для развития летней амурской кеты благоприятно содержание кислорода от 4,5 до 7—8 мг/л (Васильев, Юровицкий, 1954; Васильев, 1957, 1958, 1959б).

Камчатская летненерестующая кета тяготеет к выходам грунтовых вод. Скорость течения на ее нерестилищах составляет 12—33 см/сек. В воде речных нерестилищ содержится кислорода 8—9 мг/л (около 70% насыщения), свободной углекислоты от 5,80 до 13,75, в среднем 7—9 мг/л, pH колеблется от 6,4 до 6,9 (Крохин, Крогиус, 1937б).

В Амуре, реках Приморья, Курильских островов, Сахалина, Хоккайдо, Хонсю осенняя кета размножается в водоемах, снабжаемых грунтовыми водами. В лимнокренах и нерестовых ключах бассейна Амура летние температуры не превышают 11—12°, зимой колеблются в пределах 2,5—5° (на нерестилищах хоккайдских рек температура бывает и выше). Развивается этот лосось при температуре 1,0—11,5° (Леванидов, 1954б; Sano, 1959). В реках Британской Колумбии во время нереста кеты температура иногда достигает 16° (Neave, 1966b).

Осенняя кета крупнее летней и ее нерестовые бугры больше. На рыхлом грунте и при слабом течении выкапываются глубокие короткие ямы, немного превышающие длину самок. При крупном камне и быстром течении нерестовые бугры принимают удлиненно-овальную форму. Их ширина обычно составляет 1,5 м, длина 2,5 м. Ширина бугров колеблется от 106 до 213 см, а длина — от 125 до 320 см. От поверхности грунта икра залегает на глубине до 30—40 см, иногда глубже 50 см (Кузнецов, 1929, 1937). Средняя площадь нерестовых бугров в сахалинских реках равна 1,6 м^2 (Рухлов, 1969).

На перекатах, в местах нереста осенней кеты, скорость течения составляет 10—30 см/сек, а на плесах она совершенно незначительна. Скорость фильтрации воды в гнездах разных нерестилищ колеблется в среднем от 11 до 36,5 и может достигать 72 м/час. Поверхностные воды нерестилищ р. Хор и в оз. Теплом в октябре содержат кислорода в среднем 6,8—9,5 мг/л, в ноябре 5,8—8,8, в феврале на некоторых нерестилищах 1,6—6,2 мг/л (12,6—48,4% насыщения); с апреля аэрация грунтовых вод улучшается. В некоторых гнездах вода содержала кислорода около 2 мг/л (15% насыщения), тем не менее икра в них развивалась нормально. Границы для успешного развития осенней кеты определяются содержанием кислорода около 2—8 мг/л (15—60% насыщения), а углекислоты 7—14 мг/л в начале, и 15—27 мг/л в конце эмбриогенеза (Леванидов, 1954б, 1969).

Об условиях развития того же лосося на Сахалине можно судить по данным анализов грунтовых вод, ранее питавших не-

рестовый ключ, а в настоящее время — один из цехов Соколовского завода. По 39 определениям, проведенным нашим отрядом в 1960 г., поступающая на завод вода содержала кислорода 4,38—6,52 мг/л (насыщение 39,3—53,3%, в среднем 45,1%). В 1952 г. отмечено максимальное содержание кислорода — 7,3 мг/л, а свободной углекислоты — от 21,6 до 30,8 мг/л. Вода постоянно имела слабую кислую реакцию; временами pH снижалось до 6,4—6,2.

Эффективность нереста, выживание. Длительное развитие в хорошо защищенных условиях обычно обеспечивает высокую выживаемость лососей и хорошее пополнение стад. Однако наблюдается и падение численности этих рыб, принимающее временами катастрофический характер. Анализ причин массовой гибели потомства указывает на доминирующее влияние изменчивости условий жизни в пресных водах; морская среда представляется более стабильной (Леванидов, 1964б, 1968, 1969).

В теле отнерестившихся самок, как правило, остаются единичные икринки; их количество редко превышает 1—1,5% плодовитости. Со времени работ И. И. Кузнецова известен также высокий процент оплодотворения икры. Иначе обстоит дело с потерями во время нереста. В бассейне Амура они составляют 21—31% (Леванидов, 1954б), на Камчатке достигают 68% (Семко, 1954), на Сахалине — 75% (Рухлов, 1969) от средней плодовитости. Основные факторы смертности — промерзание, обсыхание в маловодные годы, заиление и снижение проточности гнезд. В Амуре у летней кеты и горбуши насчитывали 25—50% гнезд с полностью погибшей икрой; в суровые годы в отдельных реках промерзает до 90—100% гнезд горбуши (Бирман, Леванидов, 1953). Поскольку в бугры летней кеты поступает некоторое количество грунтовых вод, опасность их промерзания снижается.

Условия развития осенней кеты стабильнее. У нее промерзает и заиливается от 10 до 20% гнезд. И. И. Кузнецов (1928) оценил выживание до выхода из грунта в 50% от средней плодовитости. Тот же показатель на Амбанских нерестилищах р. Хор составил 37±5%, на Георгиевских — 37±3%, а средний процент выживания отложенной икры был равен соответственно 58 и 51. Икры летней кеты за период эмбриогенеза выживало, по данным вскрытия в разных реках 150 бугров, 24±4%, тогда как горбуши, по результатам вскрытия 125 нерестовых бугров, — 22±5% потенциальной плодовитости (Леванидов, 1969). В р. Мэму о. Хоккайдо потери икры осенней кеты за инкубацию определены в 7,7% (Sano, 1959), что указывает на очень благоприятные условия исследованного нерестилища.

В ключе Карымайском (бассейн р. Большой на Камчатке) количество молоди, выходящей из гнезд, в разные годы составляло 1,2—4,8% от количества икры. Хищники, которых здесь много, уничтожали от 1,6 до 68% вышедшей из гнезд молоди. В итоге на одну нерестящуюся самку кеты из ключа мигрировало от 20,5 до 106, в среднем за 7 лет 52,8 особей (Семко, 1954). В дальнейшем

эта величина еще более снизилась и за 19 лет составила в среднем 40 особей (Леванидов, 1969). Из р. Хукноуз (Британская Колумбия) на каждую отнерестившуюся самку в среднем мигрирует 260 мальков (Parker, 1962), а в р. Улхан (северо-западное побережье Охотского моря) — 400 особей (Костарев, 1964).

Количество мигрантов в процентах к средней плодовитости (коэффициент ската) — величина весьма изменчивая. В ключе Карымайском пределы колебаний составили 0,68—4,2% (в среднем 2,3%), в р. Улхан 0,4—33,0% (в среднем 13,9%), в р. Хукноуз 0,99—22,04% (в среднем 11,6%). В сахалинской р. Тымь коэффициент ската в 1962—1968 гг. колебался от 2,0 до 24,3% и в среднем составил 9,1% (Рухлов, 1969; Канидьев и др., 1970). Тот же показатель для летней кеты, по подсчету на пяти реках бассейна Амура с 1953 по 1960 г., колебался от 2,0 до 22,1%, составив среднюю величину 9,7% (Леванидов, 1964б).

На основании мечения мальков Тепловского завода, возврат производителей осенней кеты оценен в 1,5%. Коэффициент возврата осенней кеты от молоди, выпускаемой сахалинскими заводами (без учета вылова рыбы в море), колеблется от 0,24 до 0,57% (Канидьев и др., 1970). Выживание кеты в море восточной части ареала оценивается в 0,85—2,5% от мигрировавшей молоди. Считается, что молодь гибнет в основном во время нагула у берегов, тогда как в открытом море элиминация невелика (Foerster, 1955; Parker, 1962; Ricker, 1967).

РАЗВИТИЕ КЕТЫ

Представляется целесообразным сделать некоторые замечания, касающиеся периодизации онтогенеза и терминологии, применяемой при описании развития, поскольку в литературе по этим вопросам встречаются расхождения.

В морфологии под стадией развития принято понимать любое произвольно взятое состояние организма (Васнецов, 1953а; Крыжановский и др., 1953). В качестве примеров можно назвать стадии 2-, 32-бластомеров, стадии 5, 20 сегментов, эмбрион 6 мм длины, стадию начала пигментации глаз и т. д. Совокупность последовательных стадий определенного интервала онтогенеза, в течение которого развивающийся организм и его связи со средой существенно не меняются, В. В. Васнецов назвал этапом развития. «Каждый этап отличается от других специфическим для него строением, физиологией и биологией, причем и строение, и физиология приспособлены к данной биологии и данным специфическим условиям» (Васнецов, 1953а, стр. 210). Мы будем придерживаться указанного содержания этих понятий. Разными авторами этапы обозначаются буквами, цифрами, называются по основным морфофункциональным признакам и особенностям экологии.

С. Г. Крыжановский обратил внимание на то, что в течение каждого этапа происходят и количественные и качественные, и

постепенные и скачкообразные изменения, в пределах определенной меры не изменяющие, однако, основного качества, характеризующего этап. Только после достижения меры количество переходит в новое основное качество, организм переходит на новый этап развития. Все основные предпосылки для перехода в новое качество, на новый этап развития создаются на предшествующем этапе развития (Крыжановский и др., 1953, стр. 72).

Группы этапов, характеризующиеся общими приспособлениями, в свою очередь, объединяются в периоды развития.

В эмбриональный период онтогенеза зародыши питаются материнскими запасами пищи, заключенными в желтке. Такое эндогенное питание свойственно не только зародышам, находящимся под оболочкой икринок, или собственно эмбрионам, но сохраняется определенное время и после их вылупления у свободных зародышей. По этой причине данный интервал онтогенеза можно также называть зародышевым периодом, или периодом эндогенного питания.

Важнейшее биологическое отличие личинок состоит в переходе к активному добыванию пищи из внешней среды и наличии провизорных личиночных органов. Задаче активного добывания пищи подчинены приобретаемые личинками морфологические, физиологические и экологические особенности, сохраняющиеся в течение личиночного периода развития. Лососи подготавливаются к началу активного питания, имея еще большой остаток желтка, и для их личинок характерен продолжительный срок смешанного эндогенно-экзогенного питания. При отсутствии доступной пищи время смешанного питания сокращается.

К мальковому периоду жизни провизорные личиночные органы исчезают и появляются некоторые характерные для взрослых рыб органы (например, непарные и парные плавники со скелетом и мускулатурой, чешуя). Соответственно меняется среда обитания и поведение.

Существенная особенность жизнедеятельности взрослых рыб состоит в интенсивном нагуле, обеспечивающем своевременное созревание половых желез и успешное размножение. Нагул лососи могут осуществлять как в пресной воде (жилые и остаточные формы), так и в морской (анадромные, или проходные, формы).

Выходу лососей на места икрометания предшествуют глубокие морфофункциональные превращения. Во время нереста меняются среда и поведение. Комплекс разносторонних изменений свидетельствует о биологической специфичности этого интервала онтогенеза, выделенного нами в нерестовый этап, который вместе с преднерестовой миграцией логично объединить в период размножения (Смирнов, 1959б, 1964в, 1965; Еремеева, Смирнов, 1965; Еремеева, 1967). После размножения тихоокеанские лососи погибают.

Переходим к характеристике половых продуктов и развития кеты.

Половые продукты. Сперматозоиды кеты, так же как у родственных ей видов и других костистых рыб, жгутикового типа (Riddle, 1917; Lowman, 1953; Гинзбург, 1968). Созревшие сперматозоиды лососи выделяют отдельными порциями в течение продолжительного времени. Чтобы составить представление о сроках и количестве выделяемой спермы, зрелых самцов выдерживали в садках (Смирнов, 1963а, 1964б). По мере созревания очередной порции сперма отцеживалась прижизненно. Определялся объем отдельных порций спермы (объем эякулята), концентрация сперматозоидов, способность спермы оплодотворять икру.

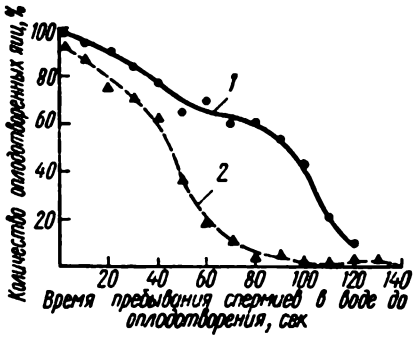


Рис. 3. Время сохранения фертильностн спермиями кеты в воде
1 — при температуре 5,3°, *2* — 11,0°

Отдельные самцы выделяли сперму почти в течение месяца. С перерывами в 1—2 или 3 суток от одного самца удавалось получить до 10—11 порций спермы. Объем эякулята варьировал от 3,6 до 17,9 мл и составил в среднем 9,2 мл. От одного подопытного самца было получено свыше 130 мл спермы. В наиболее густой сперме в 1 мм^3 содержалось 32,4 млн. сперматозоидов, тогда как в жидкой — 17,36 млн.; средняя величина — 24,12 млн. в 1 мм^3. Подсчет показал, что в эякуляте среднего объема содержится более 220 млрд. сперматозоидов. Сперма разных порций использовалась для искусственного оплодотворения икры. Проверка показала ее доброкачественность.

При температуре 10—11° энергичное поступательное движение сперматозоидов осенней кеты и горбуши в воде, взятой с мест нереста, наблюдалось в течение 30—55 сек.; слабые колебательные движения отмечались через 90 и даже 170 сек. Это близко к тем срокам, которые указываются для озерной форели (Гинзбург, 1968).

Попав в воду, спермии быстро утрачивают фертильность (рис. 3). В наших опытах при температуре 11° уже через 10 сек. разведенная сперма оплодотворяла икринок на 6% меньше, чем при «сухом» способе осеменения, через 30 сек. — на 22% меньше, а после 90 сек. разбавленной водой спермой оплодотворялись единичные икринки. При более низкой температуре сперматозоиды сохраняли фертильность дольше.

Кета выметывает очень крупные икринки. У проанализированных 64 самок осенней кеты из р. Б. Такой средний вес зрелых яиц колебался от 183 до 300 мг ($M=239{,}25\pm0{,}19$; $\sigma=29{,}8$). Диаметр набухших икринок осенней сахалинской кеты колеблется от 6,7 до 9,0 мм, модальная величина — 7—8 мм. Яйца телолецитальные

ные, олигоплазматические, причем они содержат очень мало протоплазмы и огромное количество желтка. Большой запас питательных веществ обеспечивает развитие крупных зародышей и длительное их существование за счет эндогенного питания.

Сведения о биохимическом составе яиц кеты и родственных видов приведены в табл. 1.

Таблица 1

БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ИКРЫ ЛОСОСЕЙ РОДОВ *ONCORHYNCHUS* И *SALMO*

(по Смирнову, Камышной, Калашниковой, 1968)

Название лосося	Число самок	Длина самок, см	Вес одной икринки, мг	Сухое вещество, %	Содержание в сухом веществе		
					жир, %	протеин, %	зола, %
Кета	7	63,2	195.4	44,28	9,73	66,28	3,72
Нерка, проходная . .	3	58,0	111,0	39,74	7,77	66,54	3,73
Нерка карликовая .	3	24,3	59,6	38,63	5,50	67,14	3,81
Горбуша (Сахалин) . .	4	53,0	166,0	41,72	12,84	69,11	3,44
Горбуша (Кольский п-ов)	6	47,5	115,0	43,49	8,02	69,82	3,56
Чавыча .	1	103	(259,0)	(37,35)	8,74	68,07	2,45
Кижуч . . .	4	65,7	176,0	40,07	4,65	73,52	4,07
Сима (1959 г.) .	11	49,1	171,6	45,64	12,93	63,70	3,55
Сима (1960 г.)	5	49,9	173,7	45,21	8,53	65,04	3,48
Семга	21	87,0	110,0	40,24	7,90	71,64	4,35
Балтийский лосось .	6	87,0	114,0	39,21	6,75	71,29	4,45

Примечание. Указаны средние величины. В скобках приведены данные анализов набухшей икры чавычи.

У лососевых рыб яйцевые оболочки состоят из лучистой зоны (zona radiata) и тонкого внешнего гомогенного слоя. Толщина оболочек набухших яиц осенней кеты около 55 мк (55,1±0,38). Построена оболочка из ихтулокератина (Bell et al., 1969). У кеты дифференцируются два слоя лучистой зоны (K. Yamamoto, 1951; Kanoh, Yamamoto, 1957; собствен. данные). Внутреняя часть лучистой зоны, толщиной около 5 мк, отличается более рыхлой структурой. Гомогенный поверхностный слой имеет толщину 1—1,5 мк. У S. gairdneri (Rich.) наружный слой хориона содержит нейтральные карбогидраты, белок и мукополисахариды несульфатного типа (Hagenmaier, 1973). Он предохраняет икру от действия на нее ферментов вылупления с внешней стороны (Bell, Hoskins, Begshaw, 1969).

У осенней кеты икринки ярко-оранжевые. Сравнение цвета икры разных самок с цветовыми полями Атласа цветов (Рабкин, 1956) позволяет охарактеризовать вариации цветового тона длиной волны 589—592 ммк. Окраска обусловлена каротиноидным пигментом. Оплодотворенные икринки камчатской кеты содержат 1,60—1,76% астаксантина (Яржомбек, 1970).

Время, в течение которого яйца кеты в воде сохраняют спо-

собность к оплодотворению (фертильность), указывается от 2 до 30 мин. (Kusa, 1950; K. Yamamoto, 1951). В связи с этим важно подчеркнуть, что основная масса икринок после активации водой быстро утрачивает фертильность. В наших опытах при температуре 10—11° через 1 мин. после выдерживания икринок в воде оплодотворялось на 40% меньше, нежели при «сухом» способе осеменения (контроль), через 3 мин. — на 80—90% меньше, а через 12 мин. оплодотворялись лишь единичные икринки (рис. 4).

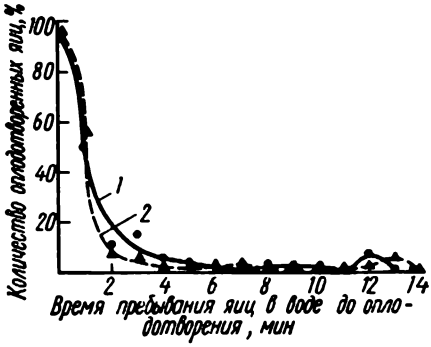


Рис. 4. Время сохранения фертильности яйцами кеты в воде
1 — при температуре 11,0°, *2* — при 10,3°

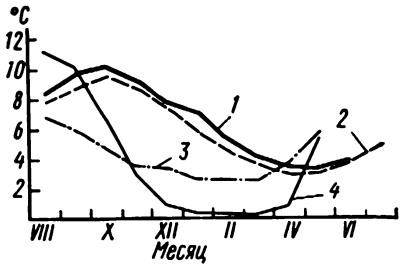


Рис. 5. Температурный режим инкубаторов в годы сбора материалов
1 — Соколовский завод, сезон 1952—1953 гг.; *2* — там же 1953—1954 гг.; *3* — Адотымовский завод, сезон 1954—1955 гг.; *4* — Лесной завод, сезон 1964—1965 гг.

Условия развития изучавшегося материала. Описание основывается на наблюдениях за икрой, развивавшейся в инкубаторе Соколовского завода. В инкубатор подавалась чистая ключевая вода, содержащая кислорода 3,4—8,0 мг/л, свободной углекислоты 20—30, иногда около 40 мг/л, значение pH варьировало в пределах 6,2—6,6. Суточные колебания температуры не превышали 0,1—0,2° (рис. 5). Вода медленно прогревалась летом и в начале осени, в середине октября температура воды достигала 10—10,5°, и только после этого начинала медленно охлаждаться; в декабре температура была 7—8°, наиболее низкая — 2,5—5° — в марте—апреле; в конце апреля вода вновь начинала прогреваться.

Темп развития кеты на Соколовском заводе мы сравниваем с темпом развития амурской осенней кеты на Тепловском заводе (Дислер, 1957). На Тепловском заводе среднемесячная температура воды в 1950 и 1951 гг. составляла, соответственно: в октябре 3,9 и 4,4°, в январе она снижалась до 2,7 и 3,3°, в апреле прогревалась до 5°, а в мае — до 6,8°. Насыщение кислородом воды в аппаратах составляло 40—60% от нормального, а количество углекислоты колебалось от 4,4 до 17,0 мг/л.

Эмбриональный, или зародышевый, период развития

В течение зародышевого периода развитие осуществляется за счет запасов, заключенных в желтке, и потому его называют также периодом эндогенного питания. Тот интервал развития, который эмбрионы проводят в икринке, часто называют инкубационным.

Существование дочернего организма начинается со слияния ядер родительских гамет и образования зиготы. Этому предшествуют сложные процессы, изученные у кеты достаточно подробно.

Осеменение, активация икры, образование зиготы. По данным Ямамото (K. Yamamoto, 1952), зрелые икринки кеты находятся на стадии метафазы второго деления созревания. Это типично для зрелых овоцитов костистых рыб (Гинзбург, 1968). Дальнейшее продвижение мейотического процесса осуществляется после встречи сперматозоида с яйцом и его активации водой. При температуре 7,5—9,0° преобразование ядра яйцеклетки завершается примерно через 3 час. после осеменения, и женский пронуклеус начинает мигрировать к мужскому, который к этому времени уже достигает места будущей встречи. Через 3,5—4 час. после осеменения пронуклеусы конъюгируют и образуется зигота.

Преобразование ядерного аппарата родительских гамет совпадает по времени с обводнением яиц, образованием перивителлинового пространства и затвердением оболочки (Зотин, 1954, 1961). Процесс оводнения начинается после активации яиц водой и выделения под обволочку осмотически активных веществ, содержащихся в альвеолах кортикального слоя цитоплазмы. Кортикальные альвеолы яиц кеты и горбуши имеют диаметр от 3 до 30 мк и содержат осмотически активные кислые мукополисахариды, а также небольшое количество белков и, предположительно, аминосахаров (Kusa, 1949, 1956, 1958; Kanoh, K. Yamomoto, 1957; K. Yamamoto, 1951; T. Yamamoto, 1957; Hamano, 1957).

У лососей полостная жидкость служит мощным активатором и спермии сохраняют в ней подвижность значительно дольше, нежели в воде (Scheuring, 1925; Dorier, 1951; Гинзбург, 1968). В полостной жидкости и в изотоническом растворе спермии лососей способны проникать в яйца (Привольнев, 1941б). Исследованиями, проведенными на яйцах кеты (Kusa, 1950; K. Yamamoto, 1951) и других лососевых рыб (Гинзбург, 1963, 1968), было показано, что для вовлечения спермия в дальнейшее развитие необходима активация яиц водой. Указанным особенностям половых продуктов отвечает методика «сухого», называемого также русским, способа искусственного оплодотворения икры, разработанного В. П. Врасским. В настоящее время он применяется в несколько измененном виде (Смирнов, 1963б). Икра перемешивается с неразбавленной спермой, которая берется от нескольких самцов. Затем приливается немного воды и перемешивание повторяется. Пос-

ле смены воды, икра выдерживается при полном покое для набухания. В наших опытах при температуре 6—7° и 5° обводнение яиц завершалось в течение от 40—50 до 60 мин. (рис. 6). В результате обводнения вес яиц кеты увеличивается на 13,4—18% (Aoki, 1939).

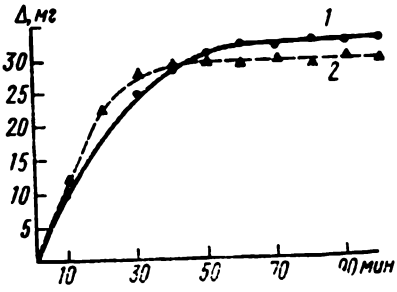


Рис. 6. Потребление воды осемененными икринками кеты
1 — при 6—7°, средний вес икринки до набухания 196 мг;
2 — при 5°, средний вес икринки до набухания 180 мг

Через 10—15 мин. после помещения в воду икринки приобретают слабую клейкость. Они могут соединяться в группы и прикрепляться к частицам грунта, что в какой-то мере предохраняет их от вымывания из гнездовых ям. При искусственном оплодотворении к икринкам могут прилипать погибшие сперматозоиды, сгустки крови, слизь и другие органические частицы, которые оказываются субстратом для развития сапролегнии. Клейкое вещество смывается при смене воды. Промывку икры следует производить в течение 5—10 мин. после осеменения, пока икра имеет низкую чувствительность к механическим воздействиям. После указанного срока чувствительность икры начинает повышаться (Смирнов, 1955б).

В опытах, данные которых приведены в табл. 2, было показано, что до попадания в воду икра стойко переносит значительные механические воздействия. Этим обеспечивается сохранность икры при толчках самок во время выбивания нерестовых ям и закопке икры. Это же качество позволяет успешно транспортировать зрелых наркотизированных или умерщвленных самок, как и неоплодотворенную икру, помещенную в специальную изотермическую тару.

Через 15 мин. после осеменения воздействие вибратора повышало отход, который был особенно велик в опыте, проведенном через 30 мин. Позже чувствительность икры снижалась. Высокая чувствительность совпадала со временем обводнения икринок. Одна из очевидных тому причин — ослабление прочности оболочек, другая — ослабление прочности поверхностного слоя цитоплазмы яйцеклетки вследствие разрушения кортикальных альвеол. Набухающая икра должна находиться в полном покое.

У набухших икринок жировые капли сосредоточиваются у анимального полюса, образуя куполообразное выпячивание, на котором формируется цитоплазматический бугорок, или зародышевый диск. Благодаря полярности строения яйцо всегда располагается анимальным полюсом кверху.

Необходимо заметить, что в случаях передержки зрелых самок некоторые икринки могут начать обводняться еще в полости тела, их оболочки затвердевают, жировые капли сливаются, ук-

Таблица 2

ОТХОД ИКРЫ ОСЕННЕЙ КЕТЫ, ВЫЗВАННЫЙ ВОЗДЕЙСТВИЕМ ВИБРАТОРА НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ

(по Смирнову, 1955б)

Возраст после оплодотворения	Стадия развития	Отход икры, %	
		1-я серия	2-я серия
	До помещения икры в воду	0,9	0,5
15 мин.	Интенсивное обводнение	27.3	86,5
30 »	Продолжается набухание	68,1	89,0
1 час.	То же	8,6	16,6
2 »	Набухание заканчивается	1,0	5,6
3 »	Формируется зародышевый бугорок	6,9	18,2 (?)
5 »	То же	1,0	3,3
8 »	У части икринок 2 бластомера	3,5	13,7
11 »	2—4 бластомера	4,4	11,6
1 сут.	До 16 бластомеров и более	7,3	13,2
1,5 »	Крупноклеточная морула	7,7	15,7
2 »	Среднеклеточная и у отдельных икринок мелкоклеточная морула	7,8	17,4
3	Мелкоклеточная морула, у некоторых яиц бластула	8,4	14,5
4 »	У некоторых икринок начинается гаструляция	7,0	16,3
5 »	«Перстневидная» стадия	11,8	15,4
6 »	Четко обозначился «зародышевый узелок»	18,5	32,5
8 »	Формируется «зародышевая полоска»	5,2	9,4
10 »	6—8 сегментов, намечаются зачатки глаз	1,6	17,8
12 »	Сегментов 20 и более, обрастанием охвачено около половины желточного мешка	3,7	7,8
15 »	У одних эмбрионов сегментов 47—48, пульсирует сердце; у других до 52 сегментов, завершается эпиболия	20,5	24,7
18 »	Миотомов 60 и более, на желточном мешке формируется сосудистая сеть	0,8	1,2
22 »	Начало пигментации глаз	0,3	0,5
33 »	Выявляются зачатки спинного и анального плавников	0,0	0,4
45 »	На голове появился черный пигмент	0,7	0,4
53 »	За три дня до начала вылупления	0,6	0,6

Примечание. Икра инкубировалась при температуре 8,0—9,6°. В 1-й серии икринки на разных стадиях подвергались воздействию вибрации в течение 70 сек. За это время ось вибратора вращалась 100 раз; во 2-й серии в каждом опыте воздействие длилось 210 сек.

рупняются. Такую перезревшую икру рыбоводы образно называют «горохом». Она не способна оплодотворяться, а ее присутствие указывает и на общее снижение качества икры.

1 этап. Образование цитоплазматического бугорка — зародышевого диска. За начало первого этапа онтогенеза мы принимаем образование зиготы. Продолжается этап до начала дробления. На

Тепловском заводе при средней температуре 3,4° этот этап длился около 20 час. На Соколовском заводе при 9,6° у одних икринок начало дробления отмечено через 8 час., у других—через 10 час. после осеменения.

В течение этапа на анимальном полюсе икринок, в месте скопления жировых капель формируется цитоплазматический бугорок. У зрелых яйцеклеток на анимальном полюсе выявляется лишь небольшое скопление цитоплазмы. В первые часы после осеменения икринок процесс концентрации цитоплазмы протекает медленно. В нашем случае через 6 час. после осеменения цитоплазматический бугорок оставался уплощенным и имел диаметр 1,4—1,6 мм, причем контуры его были нечеткими, изломанными, что указывало на незавершенность процесса концентрации цитоплазмы. Сформировавшийся же зародышевый бугорок принимает форму, близкую к полушарию. Его контур четко очерчивается. Диаметр сформировавшегося зародышевого диска у осенней кеты варьирует от 0,9 до 1,3 мм.

К концу этапа нижняя поверхность желточного мешка приобретает способность прилипать к оболочке (Дислер, 1957). Между поверхностью анимального полюса яйцеклетки и оболочкой образуется пространство, достигающее 0,4—0,8 мм (рис. 7, *Б*).

В течение этапа чувствительность икры к травмам понижена. Это благоприятствует перевозке набухшей икры с пунктов сбора в инкубаторы и раскладке ее на рамки. На Сахалине рыбоводы перевозят влажную икру без воды, применяя плотную упаковку. Отход икры за время транспортировки составляет 1—2%.

2 этап. Дробление зародышевого диска. Этап начинается с появления первой борозды дробления и заканчивается образованием бластомерной бластулы, которая формируется при 3,3° в возрасте 8 сут., а при 10,4° в возрасте 3 сут. (около 31 градусо-дня). Образовавшиеся два бластомера по форме напоминают семена бобов. Вторая борозда дробления проходит перпендикулярно первой, образуя четыре плотно прилегающих друг к другу бластомера. Две третьих борозды дробления проходят параллельно первой и образуют 8 бластомеров, располагающихся двумя параллельными рядами (рис. 7, *Ж—И*). Зародышевый диск на этой стадии принимает форму удлиненного овала и его площадь несколько увеличивается. По наблюдению Н. Н. Дислера, у кеты тепловского стада на этой стадии два, три или четыре бластомера лежат над другими, непосредственно прилегающими к желтку. Борозды четвертого дробления проходят уже в горизонтальной (экваториальной) плоскости и образовавшиеся 16 бластомеров располагаются двумя слоями. Нижние бластомеры крупнее верхних. При просмотре дробящихся икринок можно видеть не только 4, 8, 16, 32, но также 3, 6, 12, около 30 и иное число бластомеров, что указывает на необязательность синхронного деления всех бластомеров. После 4—5-го дробления зародышевый диск принимает округлую форму.

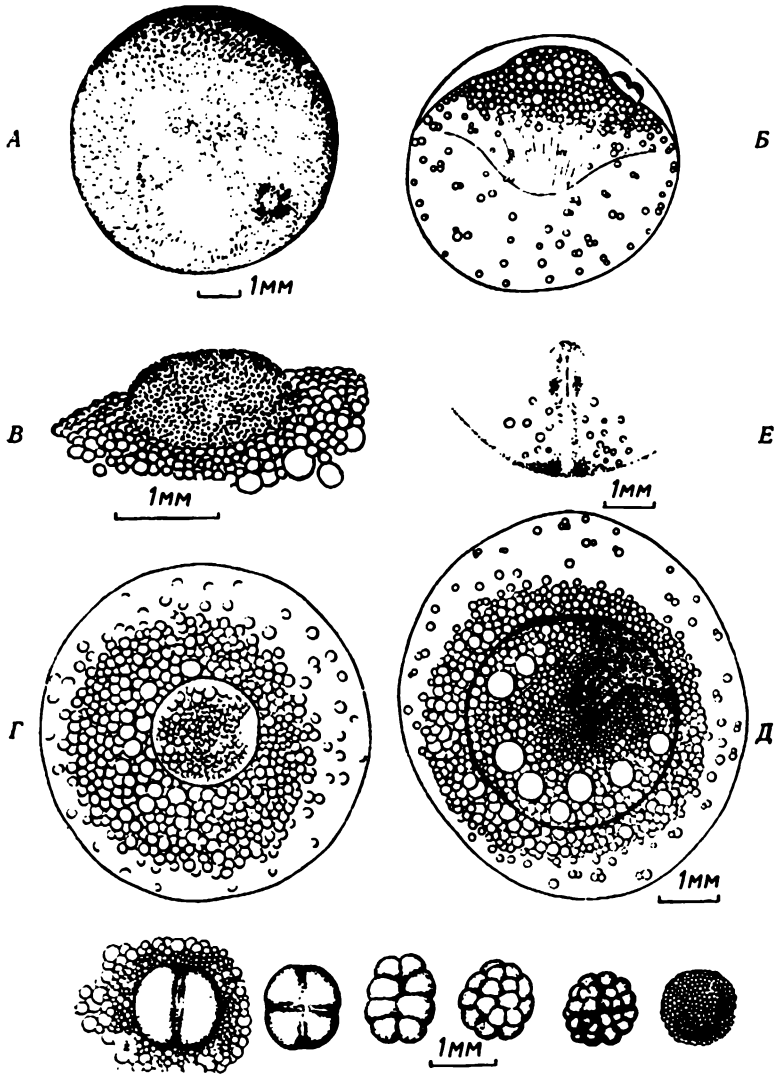


Рис. 7. Ранние стадии развития осенней кеты

А — икринка после набухания, вид сверху; заметно темное микропилярное поле; левее через оболочку просвечивается зародышевый диск. *Б* — живая икринка сбоку на стадии двух бластомеров в проходящем свете. *В* — зародышевый диск на стадии бластомерной бластулы. *Г* — икринка на стадии появления «краевого узелка». *Д* — стадия «краевого языка» (дифференцировка зародышевых пластов и хорды), вид сверху в проходящем свете. *Е* — участок зародышевого диска на стадии образования переднего конца зародыша. *Ж—М* — стадии дробления зародышевого диска, вид сверху; препараты подкрашивались метиленовой синью. Рисунки *А—Е* по П. Н. Дислеру (1957); рисунки *Ж — М* собственные

В процессе дальнейшего дробления верхние бластомеры располагаются плотнее, они немного мельче и уплощены. Нижние бластомеры крупнее, делятся медленнее, расположены рыхло. Те из них, которые лежат на периферии бластодиска, сохраняют связь с краевой цитоплазмой. Часть цитоплазмы нижних бластомеров заходит между глыбками желтка, давая начало центральному участку перибласта.

Под зародышевым диском и в непосредственной близости от него расположены более мелкие жировые капли. Если яйцо быстро перевернуть, они перемещаются вместе с бластодиском. Более крупные жировые капли, расположенные по периферии, перемещаются в желточном мешке легко, независимо от бластодиска (Дислер, 1957).

С началом дробления повышается чувствительность икры к механическим воздействиям (см. табл. 2). Поэтому к началу дробления икра должна быть размещена в аппараты и инкубироваться при полном покое.

3 этап. Бластула. Продолжается от образования бластомерной бластулы до начала гаструляции. При температуре 3,3° этап длится 10—11 сут., при 10,4° — 2,5—3 сут. Одним из внешних признаков перехода к стадии бластулы служит начало увеличения бластодиска (Иванов, 1937; Дислер, 1957). У кеты диаметр бластодиска в это время составляет 1,3—1,4 мм. Он куполообразно выдается над поверхностью желточного мешка и охватывает зону мелких жировых капель.

На стадии бластулы хорошо выражен перибласт, формирующийся в результате деления бластомеров, прилегающих к желтку. При этом одно из новых ядер образует типичный бластомер, а второе ядро проникает в промежуточный слой цитоплазмы, отделяющей бластодиск от желтка. При дальнейшем митотическом делении этих ядер под бластодиском образуется многоядерное синцитиальное образование, называемое перибластом, или парабластом (Riddle, 1917; Иванов, 1937; Manon, Hoar, 1956).

Поверхность бластулы покрыта слоем плотно прилегающих друг к другу клеток полигональной формы, под которыми рыхло располагаются более крупные клетки. Начальную стадию бластулы благородного лосося П. П. Иванов назвал бластомерной бластулой. В дальнейшем наружный слой клеток уплотняется и к нему прилегают нижележащие бластомеры, наблюдается процесс эпителизации. Поздняя бластула названа эпителиальной бластулой. Диаметр поздней бластулы у осенней амурской кеты достигает 2,3—2,6 мм (Дислер, 1957). Яйца сахалинской осенней кеты крупнее, и у нее диаметр бластулы достигает 3,0—3,2 мм.

4 этап. Образование зародышевых пластов. В течение этапа протекает процесс гаструляции. В условиях Соколовского завода при средней температуре 10,4° образование зародышевых пластов начиналось на исходе шестых суток. Этап закончился через двое суток, когда образовались первые мезодермальные сегменты. На

Тепловском заводе при 3,4° гаструляция начинается в возрасте 18—19 сут. и завершается примерно через 6 сут.

Во время гаструляции зародышевый диск увеличивается, уплощается, в центральной части становится тонким. В одном из краевых участков бластодиска, будущем каудальном конце формирующегося зародыша, образуется утолщение — «краевой узелок» (рис. 7, *Г*). Методом прижизненной маркировки участков бластодисков установлено, что поверхностные клетки бластодермы у лососевых и других костистых рыб распространяются по поверхности желточного мешка исключительно путем эпиболии, не подворачиваются под зародышевый диск и не принимают участия в формировании гипобласта. Процесса инвагинации, описывавшегося ранее (Pasteels, 1936), у костистых рыб не наблюдается. В определенное время внутренние клетки разрастающейся бластодермы поодиночке или группами отделяются от нее, мигрируют в направлении зачатка тела и образуют гипобласт, а клетки, лежащие непосредственно под эпителиальной поверхностью бластодермы, смещаясь единым пластом, формируют эпибласт (Ballard, 1966, 1968; Ballard, Dodes, 1968; Тринкаус, 1972).

При диаметре зародышевого диска около 3,5 мм его края переходят зону расположения мелких жировых капель. «Краевой узелок» удлиняется и превращается в «зародышевый язычок». Зародышевые пласты обособляются четче. По данным Манон и Хора (1956), эпидермальный слой зародыша представлен уплощенными клетками. Под ним лежат более крупные клетки эктодермы. Непосредственно под эктодермой, по продольной оси зародыша, плотным тяжем располагаются клетки мезодермы. Между ними и перибластом разбросаны клетки энтодермы, которые несколько позже уплощаются. В переднем конце зародыша эктодерму подстилает выделяющийся слой клеток прехордальной пластинки. В ядрах центрального перибласта митоза уже не наблюдается, они делятся амитотически. В начале гаструляции Манон и Хор обнаруживали группу заметно увеличенных клеток с выростами, подобными псевдоподиям амебы. Эти амебообразные клетки предположительно были названы примордиальными зародышевыми клетками. Г. М. Персов (1966, 1968) относит появление первичных половых клеток у кеты к несколько более позднему возрасту.

Когда диаметр зародышевого диска достигает 4 мм, зародышевая полоска увеличивается до 1,5 мм. На поперечных срезах такого зародыша, сделанных несколько впереди его каудального выступа, в центральной части выявляются концентрически располагающиеся клетки зачатка хорды. По бокам от него лежит недифференцированная боковая мезодерма. Под зачатком хорды и немного сбоку образуется полость, окруженная цилиндрическими клетками, представляющая зачаток Купферова пузырька. Снаружи по сторонам продольной оси эмбриона утолщенный слой эктодермальных клеток образует небольшие продольные выпячивания — нервную пластинку.

Зародышам рыб на ранних этапах развития свойственна протоплазматическая моторика, наблюдавшаяся многими исследователями. У благородного лосося эмбриональная моторика исследовалась методом цейтраферной киносъемки (Wülker, 1953). Изучены закономерности изменений эмбриональной моторики в онтогенезе рыб разных экологических групп и ее зависимость от температуры и газового режима (Резниченко, 1959а, б; Резниченко и др., 1968). Движения яиц под оболочкой обусловлены сократительной активностью цитоплазмы, покрывающей желточный мешок. Волны ее сокращений вызывают деформацию и смещения центра тяжести яйца, что приводит к изменению его положения в пространстве. У лососей на ранних этапах развития анимальный полюс яйца описывает круговое движение по направлению или против движения часовой стрелки. При низкой температуре уловить эти движения, наблюдая живое яйцо под микроскопом, трудно. На данной стадии движения становятся заметнее. Во время наших наблюдений при 14° бластодиск кеты описывал полный «круг» вращения за 4 мин. 40 сек. — 5 мин. В результате подобных движений яйца, а позже и самого эмбриона перемешивается перивителлиновая жидкость и интенсифицируется внешнее дыхание зародышей.

С началом гаструляции чувствительность икры к механическим воздействиям возрастает и одинаковое воздействие на стадии хорошо выраженного «зародышевого узелка» вызывает примерно вдвое больший отход, чем после воздействия на стадиях дробления.

5 этап. Формирование головы и туловища зародыша. Этап охватывает интервал развития от начала сегментации туловищной мезодермы до образования 46—47 сегментов. При средней температуре 3,2° он начинался на 24—25-е сут. и заканчивался на 35—36-е сут. В условиях Соколовского завода начало сегментации отмечено на исходе 8-х — в начале 9-х сут. (81—85 градусо-дней). К исходу 10-х сут. зародыши имели до 18—20 сегментов, в 12 сут. — 35—36 сегментов. Этап закончился в возрасте 14 сут. (137—142 градусо-дня).

Первые сомиты формируются у зародышей длиной 2 мм, когда диаметр зародышевого диска увеличивается до 4,5 мм (Manon, Hoar, 1956). Н. Н. Дислер образование трех сомитов и начало дифференцировки отделов головного мозга отметил при длине эмбриона 2,5 мм. С достижением длины 3 мм число сомитов возрастало до семи (при 3,4° на 26-е сут.). Бластодиск к этому времени охватывал до половины окружности яйца. У эмбрионов длиной около 3,5 мм число сегментов возрастало до 13 (рис. 8, *А—В*).

Манон и Хор указывают, что при длине эмбриона 3,0—3,5 мм в зачатках глаз образуются полости, они превращаются в глазные пузыри. Вскоре дистальная часть их стенки инвагинирует и образуются глазные бокалы. Над передним концом хорды благодаря инвагинации внутренних слоев эктодермы появляются зачатки слу-

ховых пузырьков. В момент закладки они удалены от переднего конца зародыша на значительное расстояние. В основании головного мозга на уровне заднего края глаз закладывается воронка (infundibulum). Несколько позади этой области эктодермальный зачаток подгибается внутрь, давая начало глоточным карманам. Из нижнего участка мезодермы начинает формироваться зачаток сердца. Мезодермальные боковые пластинки делятся на соматический и спланхнический слои, узкая щель между которыми указывает на образование перикардиального целома. Продольное скопление энтодермальных клеток в средней части тела зародыша образует зачаток кишки.

У зародышей длиной 4 мм сомиты дифференцируются на дерматом, миотом и склеротом. Формируется пронефрическая складка. Вентролатеральнее склеротома вдоль тела располагаются клетки, дающие начало осевым кровеносным сосудам и клеткам крови.

На Тепловском заводе на 31-е сутки развития, когда зародыши достигли длины около 4,0—4,5 мм, у них насчитывалось 30—31 сомит и бластодермой покрылось более $^3/_4$ желточного мешка. При витальном микроскопировании были хорошо видны дифференцировка отделов головного мозга и энцефаломеры продолговатого мозга, глазные бокалы, плакоды хрусталиков, слуховые пузырьки. Зачаток сердца в виде трубки опустился в обширную перикардиальную полость (рис. 8, *Г*).

По данным наших опытов, с того времени, когда бластодермой покрывается более половины поверхности желточного мешка, чувствительность икры к толчкам на некоторое время снижается.

6 этап. Обособление задней части тела зародыша от поверхности желточного мешка. По данным Н. Н. Дислера, этап продолжается от формирования 46—47 до 65 сегментов. На Тепловском заводе при средней температуре 3° этап длился с 35—36 до 45 сут. В течение этапа длина зародышей увеличивалась от 4,8 до 6,5—7,0 мм. На Соколовском заводе при средней температуре 9,6° этап начинался в 15-суточном возрасте, а при 10,1° — на исходе 14 сут. и длился 4—4,5 сут. Существенная функциональная особенность этапа состоит в становлении первномышечной моторики эмбрионов.

Внешний вид зародыша в начале этапа показан на рис. 8, *Д*. К этому времени процесс эпиболии — обрастание желточного мешка бластодермой — приближался к завершению. Начала дифференцироваться хвостовая почка. Впереди глаз выявились обонятельные плакоды. Намстились зачатки жаберных крышек. Сердечная трубка становится изогнутой, наблюдаются редкие, слабые сокращения ее стенок. Частота пульсаций сердца быстро нарастает, обеспечивая перемешивание полостной жидкости. Миотомы приобрели способность сокращаться. Потребление кислорода икрой заметно увеличивается (см. табл. 3), что отвечает возросшим потребностям эмбрионов, которые достигли значительного размера.

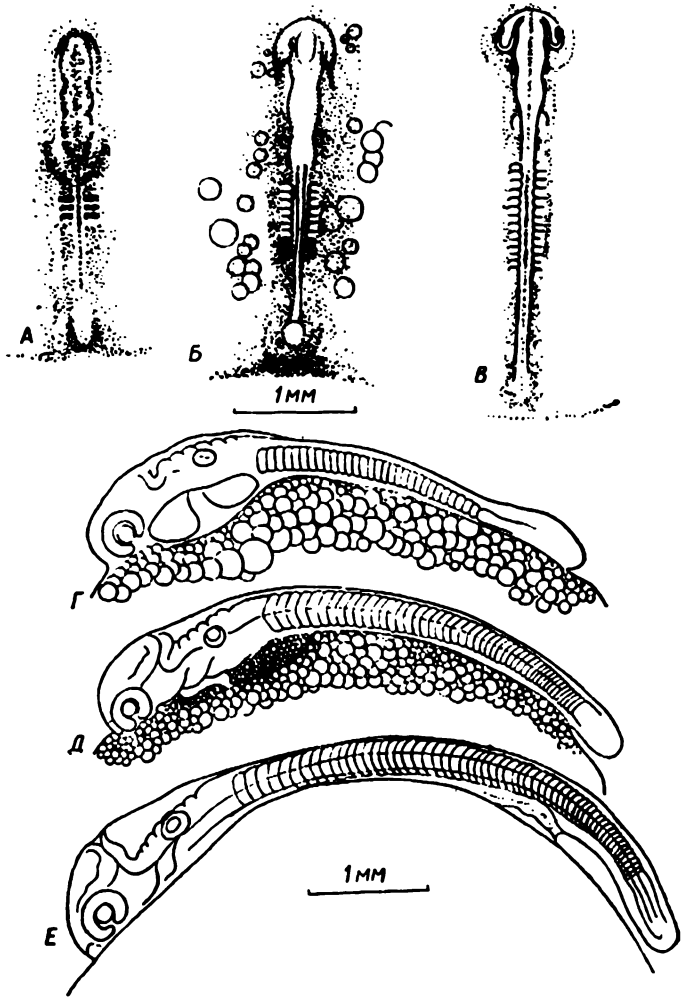


Рис. 8. Стадии начала сегментации мезодермы и формирования головы и туловища зародыша осенней кеты
А — зародыш на стадии трех сегментов, снятый с фиксированной икринки; вид сверху. *Б* — стадия 7 сегментом. *В* — стадия 13 сегментов. *Г* — зародыш на стадии 30—31 сегмента; вид сбоку (как и на следующих рисунках). *Д* — стадия 46—47 сегментов. *Е* — стадия 58 сегментов (по Н. Н. Дислеру, 1957)

Таблица 3

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА ЗАРОДЫШАМИ, ЛИЧИНКАМИ И МАЛЬКАМИ КЕТЫ

Температура °С	Стадия, этап развития	Потребление кислорода, мг/час/1000 икринок, особей
	По Ханда (Handa, 1934)	
Около 8	Начало развития .	0,10
	Пигментация глаз . . .	1,00
	За 2 дня до вылупления .	4,10
	Вылупление	6,00
	3 дня после вылупления .	8,30
	По Уикетту (Wickett, 1954)	
3,7—5,2	Начало развития .	0,13
8,0—8,2	До стадии глазка	0,30
0,1—0,7	То же	0,20
0,1—0,7	Слабая пигментация глаз	0,20
3,6—4,9	Темные глаза	0,79
5,9—6,1	За 10 дней до вылупления .	0,20
	По Лукиной, 1973*	
3,5	Образование зародышевого диска .	0,15
3,5	Дробление зародышевого диска .	0,17
3,5	Бластула . .	0,19
4,0	Гаструляция	0,28
4,0	Формирование головы и туловища	0,49
4,0	Обособление задней части тела .	0,76
4,0	Начало кровообращения	1,91
4,0	Подкишечно-желточное кровообращение	2,88
4,0	Печеночно-желточное кровообращение .	3,39
4,5	Перед вылуплением .	4,91
4,5	Во время вылупления	7,34
4,5—5,0	Более поздние вылупившиеся зародыши	9,51
5,0—6,0	Личинки	13,2
8,0—9,0	Мальки	33,5

*Примечание. Опыты проводились с 3-кратной повторностью при содержании кислорода: до вылупления 6—8 мг/л, у свободных зародышей и личинок — 7—8 мг/л, у мальков — при 8—10 мг/л.

Мелкие жировые капли располагаются преимущественно под головной областью зародыша. Они и небольшое количество прилежащих к зародышу крупных жировых капель при повороте икринки перемещаются вместе с зародышем. Жировые капли, отстоящие дальше от тела эмбриона, при повороте икринки меняют свое положение в желтке независимо от его расположения.

У зародыша длиной 5 мм зачатки хрусталика еще не отделены от эктодермы. В глазах начинают дифференцироваться ретинальный и пигментный слои. Обозначилась закладка мозжечка. Видны три пары глоточных карманов. Формируется эпимиокард.

Заложились осевые кровеносные сосуды и в перикардиальной полости появились эмбриональные кровяные клетки. Вдоль средней линии тела выявляются зачатки органов боковой линии.

После отчленения хвостовой почки быстро нарастает число хвостовых сегментов. Хвост удлиняется, на нем появляется зачаток непарной плавниковой складки. С началом отделения от желтка задней части туловищного отдела развивается преанальная складка.

На Тепловском заводе в возрасте 42 сут. (147 градусо-дней) у зародышей насчитывалось до 58 сегментов, из которых 16—17 хвостовых. Длина зародышей достигала 5,5—6,0 мм. У них сформировался задний отдел кишки и образовалось анальное отверстие (рис. 8, *Е*). Аналогичного состояния на Соколовском заводе зародыши достигали в возрасте 15 сут. (150 градусо-дней), имея длину 6,0—6,3 мм. Процесс эпиболии в условиях Тепловского завода завершался на 45 сут. (156 градусо-дней), а Соколовского — на 18-е сут. (183 градусо-дня). Во время закрытия желточной пробки икринки кеты и других лососей чрезвычайно чувствительны к толчкам и погибают даже от слабых прикосновений. Эпиболия завершается у разных зародышей не одновременно и пока этот процесс не закончится, икра должна находиться в абсолютном покое.

Эмбрионы кеты имеют очень большой желточный мешок и его обрастание затягивается до поздних стадий развития. В самых мелких икринках кеты эпиболия завершается при 52—53 сегментах, тогда как у зародышей S. salar при наличии около 30 сегментов (Battle, 1944).

После завершения процесса эпиболии чувствительность икры к травмам резко падает. Даже у кеты это происходит раньше появления пигмента в глазах, что полезно учитывать рыбоводам.

К моменту исчезновения желточной пробки хрусталики отделяются от эктодермы и погружаются в глубь глазных бокалов. Значительно продвигается дифференцировка головного мозга: увеличиваются его желудочки, закладываются обонятельные доли, формируются крупный мозжечок, эпифиз и гипофиз. Намечается дифференцировка первых жаберных дуг. Энтодерма образует кишечную трубку. Пальцеобразный вырост средней кишки дает начало печени. Начинают формироваться почечные клубочки и пронефрический проток. На желточном мешке появляются кровяные островки.

К концу этапа задняя часть туловищного отдела до 29-го сегмента отделяется от желточного мешка. В течение этапа увеличивается подвижность эмбрионов. Они поводят из стороны в сторону хвостом и временами совершают им волнообразные движения.

7 этап. Развитие подкишечно-желточной системы кровообращения. Этап охватывает интервал от начала кровообращения до формирования кардинальных вен. При средней температуре 9,6°

он длится 1,5—2 сут., при 3,5° — около 5 сут. К концу этапа эмбрионы достигают длины 7,3—7,8 мм и у них формируется до 71 сегмента.

В условиях Соколовского завода начало кровообращения у некоторых эмбрионов отмечалось при 52—53 сегментах, когда еще имелась небольшая желточная пробка (15 сут., 144 градусодня). У основной массы эмбрионов это происходило на 16—17-е сутки, когда число сегментов возрастало до 58—60. В начале кровообращения ток крови в сосудах слабый, эритроцитов мало и они имеют светлую окраску. Гистохимически присутствие гемоглобина у лососей выявляется до начала тока крови (Остроумова, 1962).

В начале этапа от сердца кровь течет по парным мандибулярным дугам аорты — arc. mandibularis aortae. Над жаберной областью от них ответвляются сосуды, по которым кровь течет в голову и, по спинной аорте — aorta dorsalis в туловище. Позади ануса спинная аорта переходит в хвостовую артерию — a. caudalis. В начале кровообращения хвостовая артерия проходит лишь вдоль 2—3 хвостовых сегментов, изгибается книзу и переходит в хвостовую вену — v. caudalis. Этот сосуд, обогнув заднюю кишку, непосредственно переходит в подкишечную вену — v. subintestinalis, по которой кровь течет на протяжении 25—26 сегментов. Чуть впереди преанальной плавниковой складки подкишечная вена выходит на левую сторону поверхности желточного мешка, давая начало желточной вене — v. vitellinae, которую называют также подкишечножелточной веной — v. subintestinalis vitellinae (Соин, 1968). На левой стороне желточного мешка поток крови описывает небольшую дужку, объединяется с кровью, идущей из передней кардинальной вены — v. cardinalis anterior и попадает в предсердие. У других лососей первичный круг кровообращения образуется аналогично.

В условиях Тепловского завода у кеты начало кровообращения отмечалось в возрасте 45 сут., тотчас после закрытия желточной пробки. Эмбрионы имели длину от 6,5 до 7,2 мм, у них насчитывалось 65 сегментов, из которых 41 в туловище. К этому времени закладывались грудные плавнички. Голова начинала отделяться от поверхности желточного мешка. Уже в начале этапа кровь текла по хвостовой вене до 10-го хвостового сегмента и у заднего участка подкишечно-желточной вены имелись два или три капиллярных сосуда (рис. 9, *А*, *Б*). Это более поздняя стадия дифференцировки. Задержку начала кровообращения можно объяснить меньшим размером икринок и лучшей аэрацией воды, подаваемой в инкубатор Тепловского завода.

В течение этапа хвостовые артерия и вена удлиняются, подкишечно-желточная вена опускается ниже, число капилляров на желточном мешке увеличивается. Желточная вена смещается вниз следующим образом. Постепенно количество форменных элементов в кровяных островках, расположенных вблизи внеш-

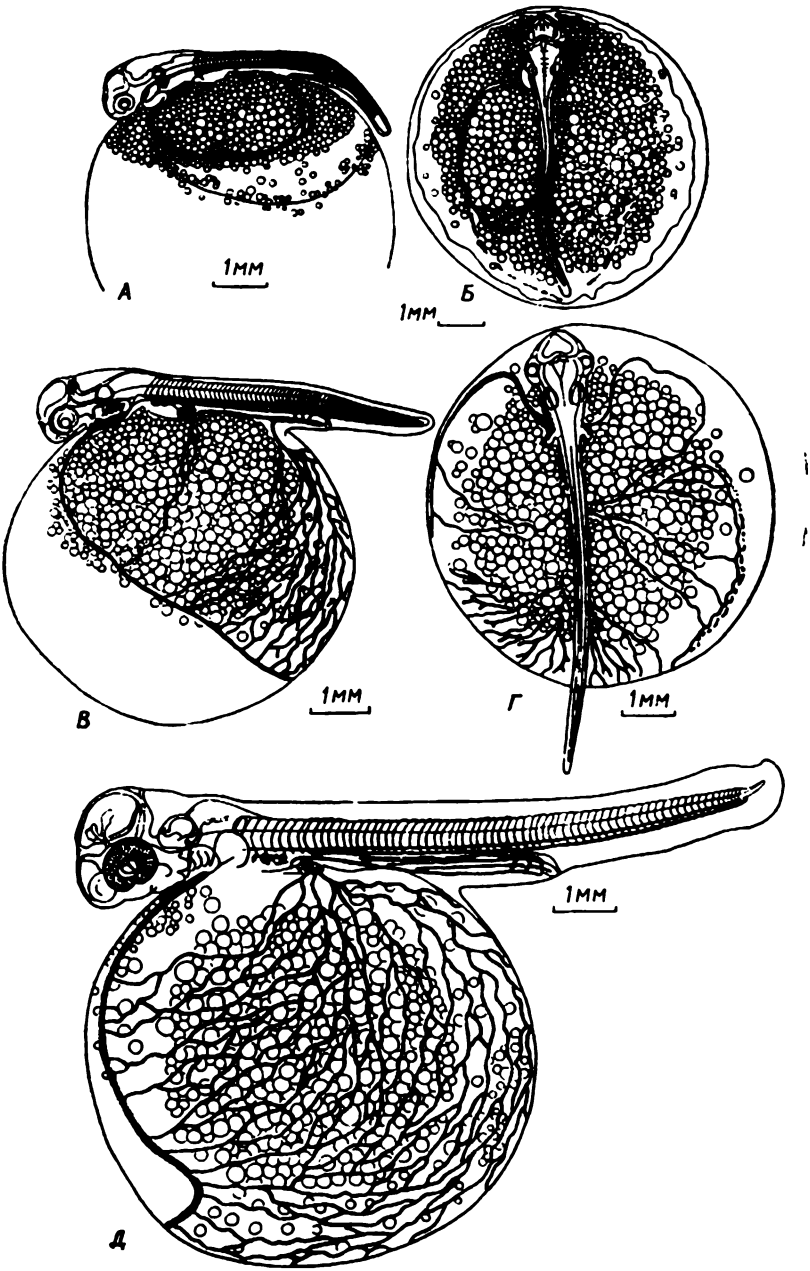


Рис. 9. Зародыши осенней кеты на разных стадиях развития подкишечно-желточного кровообращения; зарисовка с живых объектов *А* — зародыш длиной 7,2 мм, стадия 65 сегментов; начало кровообращения. *Б* — тот же зародыш, вид сверху, оболочка частично спята. *В* — зародыш длиной 7,8 мм, стадия 73 сегментов, появились печеночно-желточные вены. *Г* — зародыш длиной 8,2 мм, 73 сегмента; вид сверху. *Д* — зародыш длиной 11 мм, число сегментов сократилось до 66 (по Н. Н. Дислеру, 1957)

ней стороны вены, увеличивается, они сливаются и включаются в кроветок, тогда как внутренний участок сосуда постепенно запустевает. Новые капилляры образуются также за счет слияния кровяных островков (Дислер, 1957).

Развивающиеся зародыши двигаются все энергичнее и чаще. С началом кровообращения потребление икрой кислорода по сравнению с предшествующим этапом почти удваивается. Икра стойко переносит механические воздействия (см. табл. 2).

8 этап. Возникновение кардинальных вен и смешанного подкишечно-желточного и печеночно-желточного кровообращения. При развитии в инкубаторе Тепловского завода существенные изменения эмбрионов отмечены на 50-й день развития (около 160 градусо-дней), а на Соколовском заводе — в 18—19-суточном возрасте (183—193 градусо-дня). В первом случае этап длился около 14 сут., во втором — 5 сут. К его завершению эмбрионы достигали 10,5—11,0 мм длины.

К началу этапа сосуды обильно заполняются эритроцитами, имеющими интенсивную окраску. Начинается кровоснабжение глаз. Из головы кровь отводится передними кардинальными венами — v. cardinalis anterior, которые впереди грудных плавников сливаются с возникшими задними кардинальными венами — v. cardinalis posterior и образуют короткие кювьеровы протоки — d. d. Cuvieri (рис. 10). В сосудах двух первых пар жаберных дуг появляются кровяные элементы, но тока крови в них еще нет. На значительной части задней половины желточного мешка образуется сеть капиллярных сосудов. Они имеются теперь не только на левой, как было ранее, но и на правой стороне. У живых зародышей позади грудных плавничков хорошо просматриваются клубочки пронефроса.

На Тепловском заводе через 3—5 сут. после начала этапа, а в нашем случае через 1—1,5 сут. сегментация хвоста заканчивается и число миотомов достигает максимума — 72—73, из которых 30—31 хвостовых. Длина эмбрионов — 8—8,2 мм. К этому времени заметно вырастают грудные плавники. На спине непарная плавниковая складка разрастается до первых миотомов. Голова обособляется от желточного мешка. В связи с образованием изгибов головного мозга слуховые пузырьки сблизились с глазами и длина головы уменьшилась. В слуховых пузырьках идет формирование полукружных каналов, образовалось по нескольку мелких отолитиков. В глазах можно заметить зерна меланина. Формируются обонятельные ямки. Появился ток крови в первых парах жаберных дуг. На желточном мешке кровеносные сосуды заняли значительную площадь. Краевая желточная вена опустилась на нижнюю сторону желточного мешка. Печень достигла довольно крупного размера, расположена между 5 и 9 сегментами, причем сдвинута немного вправо. Возникло печеночно-желточное кровообращение. Первоначально из печени на левую сторону желточного мешка кровь течет по одному тонкому сосуду

и впадает в краевую желточную вену. На правую сторону желточного мешка из печени выходят два сосуда. Первый образует короткую петлю и впадает в правый кювьеров проток, кровь из второго сосуда течет к краевой желточной вене. Эти сосуды вскоре начинают ветвиться (рис. 9, *В*, *Г*). Подкишечно-желточная

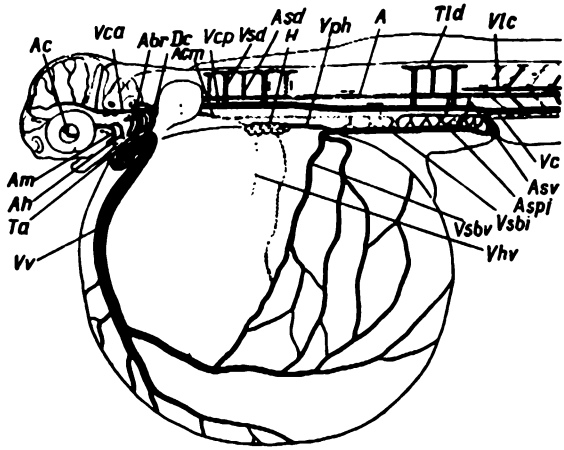


Рис. 10. Схема расположения основных кровеносных сосудов эмбрионов лососей (показаны сосуды, реально существующие на разных стадиях развития)

Abr — arteria branchialis; *Ac* — arteria cerebralis; *Acm* — arteria coeliaco — mesenterica; *A* — aorta dorsalis; *Ah* — arcus hyoideus; *Am* — arcus mandibularis; *Asd* — arteria segmentalis dorsalis; *Aspi* — arteria supraintestinalis; *Asv* — arteria segmentalis ventralis (позднее — arteria mesenterica posterior); *DC* — ductus Cuvieri; *H* — hepar; *Ta* — truncus arteriosus; *Tld* — truncus longitudinalis dorsalis; *Vc* — vena caudalis; *Vca* — vena cardinalis anterior; *Vcp*—vena cardinalis posterior; *Vhv* — vena hepatico—vitellina: *Vlc* — vena lateralis cutanea; *Vph* — vena portae hepatis; *Vsd* — vena segmentalis dorsalis; *Vsbi* — vena subintestinalis; *Vsbv* — vena subintestinalis vitellina; *Vv* — vena vitellina

вена, снабжающая кровью сосуды каудального участка желточного мешка, после образования задних кардинальных вен и печеночного кровообращения постепенно запустевает. Вместе с тем на желточном мешке возрастает количество сосудов, снабжаемых кровью из печени. Таким образом, для описываемого этапа характерно смешанное кровоснабжение желточного мешка при постепенном возрастании роли печеночного кровоснабжения.

У кеты, развивающейся в инкубаторе Соколовского завода, в возрасте 21 суток (205 градусо-дней) в цитоплазме некоторых

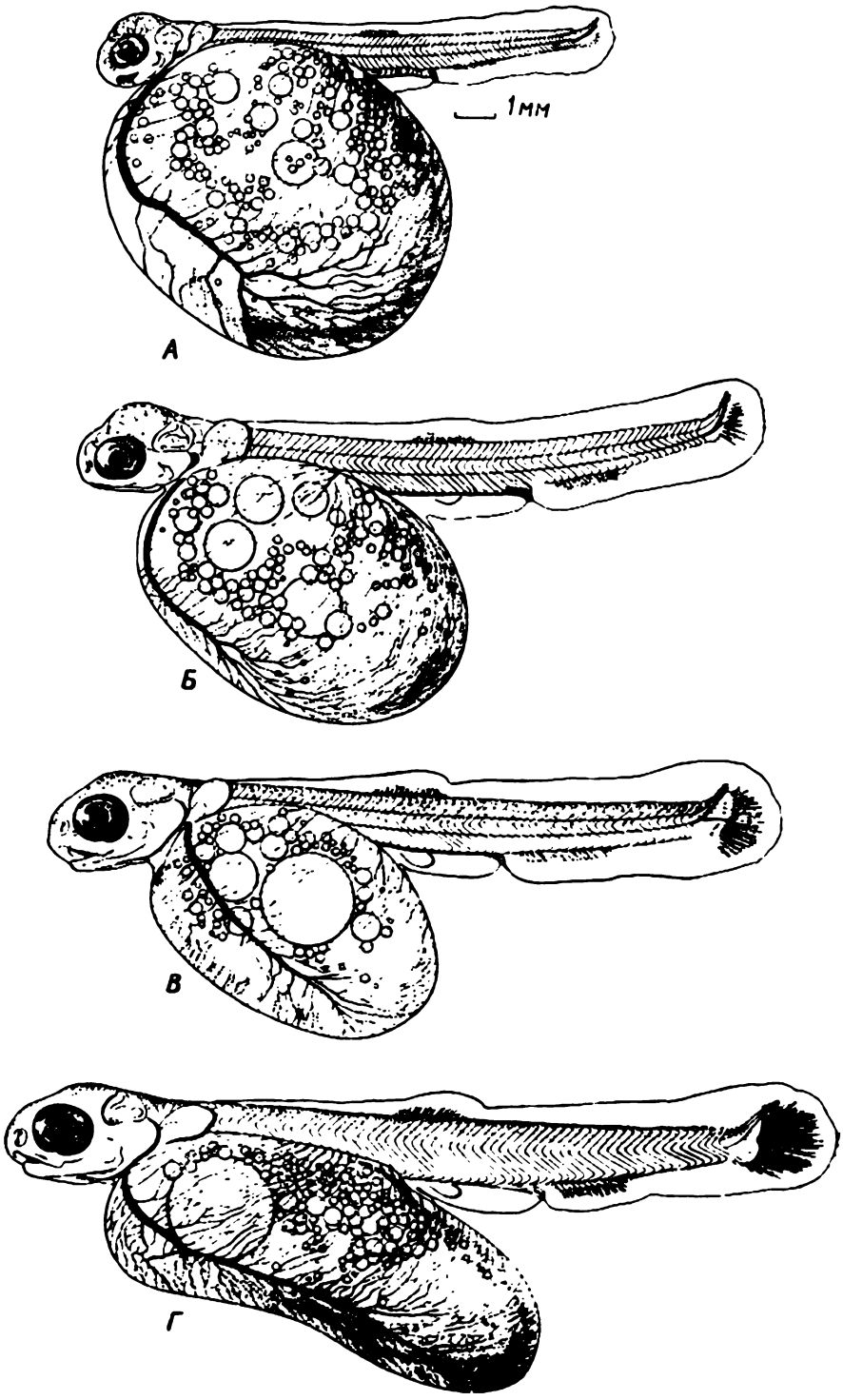
эпителиальных клеток в области формирующихся ротовой и жаберной полостей обнаружены гранулы секрета полисахаридной природы. Предполагается, что эти клетки выделяют в подоболочечное пространство фермент гиалуронидазу (Сакун, Чистова, 1960). Этот фермент обнаружен в перивителлиновой полости икринок кеты. Его функцию связывают с регулированием проницаемости яйцевых оболочек и покровов эмбрионов, а также с участием в акте вылупления (Бузников, Игнатьева, 1958).

9 этап. Функционирование печеночно-желточной системы кровообращения. Этап длится с переключения функции кровоснабжения желточного мешка полностью на печеночные вены до начала дифференцировки конусов миотомов. На Тепловском заводе он начинался на 64-е сут. (224 градусо-дня) и продолжался около 19 сут., на Соколовском — в возрасте 23—24 сут. (235—245 градусо-дней) и заканчивался через 6—7 сут.

К началу этапа увеличивается высота головы зародышей (рис. 9, *Д*). Слуховые капсулы приближаются к глазам. Глаза становятся темными. Многочисленные мелкие отолитики объединяются в крупные образования. Намстившаяся ранее воронка ротовой полости углубилась. Ускорился рост нижней челюсти. Заметно разрастаются жаберные крышки. Основания грудных плавников образуют с продольной осью тела угол около 30°. Удлинившийся хвостовой отдел превышает $^1/_3$ общей длины эмбриона. Задний конец хорды изогнулся вверх и хвостовой плавник утратил симметричность. Начали формироваться опорные и мышечные элементы хвоста (рис. 11, *А*). Число хвостовых сегментов сокращается до 27—28. Аналогичный процесс свойствен и другим костистым рыбам. В хвостовом отделе идет обособление позвонков. Содержимое кишечника приобрело лимонно-желтую окраску, обусловленную, по-видимому, появившимися желчными пигментами.

У эмбрионов четко различаются предсердие и желудочек. Обнаруживается движение крови в гиоидных дугах, в третьей, а немного позже и в четвертой парах жаберных дуг. Развивается сеть капилляров в покровах теменной области головы, затем над мозжечком и в затылочной области. Появляются сегментальные сосуды, формирование которых идет от головы к хвосту. Хвостовая вена утрачивает связь с подкишечной, а последняя — с сосудистой системой желточного мешка. Задний отдел кишки оплетают разветвления надкишечной артерии (a. supraintestinalis), а средний отдел — капилляры кишечной артерии (a. coeliaca). Из этих капилляров кровь поступает в подкишечную вену, по которой направляется к печени. На желточном мешке развивается мощная сосудистая сеть, снабжаемая кровью исключительно через печеночные вены.

При длине эмбрионов около 13 мм в месте закладки анального и спинного плавников обнаруживается скопление мезенхимы и зачатки мускульных почек. Удлинившийся хвостовой отдел до-


1мм
А
Б
В
Г

стигает 37% общей длины эмбриона. В месте закладки опорных и мышечных элементов хвостового плавника появляются петли капилляров. Капилляры покрывают всю поверхность желточного мешка. У извлеченных из икринок зародышей желточный мешок принимает яйцевидную форму. Диаметр некоторых жировых капель достигает 1 мм.

10 этап. Дифференцировка верхних и нижних конусов миотомов. Верхние и нижние конусы миотомов при средней температуре 3,3° начинали формироваться на 83-й день (около 270 градусо-дней). В нашей серии это происходило на 30—31-е сут. (207—217 градусо-дней). При температуре 3,3° этап длился 12—17 сут., а при 10° — 5—6 сут.

В начале этапа эмбрионы имеют длину 14 мм и более (рис. 11, *Б*). К этому времени жаберные крышки стали прикрывать 2-ю пару жабер. На 3-й, а затем 4-й и первой парах жаберных дужек появляются зачатки жаберных лепестков. Основания грудных плавников принимают почти вертикальное положение и они приобретают подвижность. Под 25—30 туловищными миотомами появляются небольшие продольные складочки зачатков брюшных плавников. В основания закладывающихся непарных плавников врастают выступы конусов миотомов, образующие впоследствии мышцы плавниковых лучей. Зачатки лучей первоначально представлены стержневидными сгущениями мезенхиматозных клеток. Процесс охрящевения приводит к образованию лепидотрихий, которые опираются на птеригиофоры (Y. François, 1955, 1957). У кеты и других тихоокеанских лососей дифференцировка анального плавника несколько опережает дифференцировку спинного. Постепенно разрастается брюшная лопасть хвостового плавника. В нем формируется до 8—10 лучей. Нижние остистые отростки последних позвонков образуют широкие пластинки-гипуралии.

В течение этапа густота капиллярной сети желточного мешка продолжает возрастать за счет увеличения числа анастомозов между сосудами. Краевая вена опускается на вентральную сторону желточного мешка. Капиллярные сосуды развиваются почти на всей верхней поверхности головы. Появляются капилляры в зачатках псевдобранхий. Подключичная артерия — a. subclavia образует кольцевые сосуды грудных плавников. Во всех хвостовых миотомах появляются сегментальные сосуды. От передних туловищных сегментальных артерий ответвляются сосуды, идущие к спинному мозгу, в толщу мышечной ткани и к поверхности

Рис. 11. Поздние эмбрионы осенней кеты
А — возраст 30 сут., длина 13,1 мм. *Б* — возраст 38 сут., длина 17,7 мм. *В* — возраст 48 суток, длина 21,5 мм. *Г* — зародыш в момент массового вылупления, возраст 51 сут., длина 23,5 мм. Развитие при температуре 9,2—10,5° (в Соколовском инкубаторе). Прижизненная зарисовка

тела. В покровах тела образуется сеть капилляров, несущая дыхательную функцию (Смирнов, 1953б). Ответвления сегментальных сосудов над миотомами образуют truncus longitudinalis dorsalis, у поверхности тела вдоль средней линии — truncus longitudinalis lateralis, они же питают кровью капилляры, проходящие у поверхности тела по межсегментальным миосептам. В начале этапа в покровах головы, а затем и туловища появляются меланофоры.

Развитие верхних и нижних конусов миотомов идет в направлении от хвоста к голове, в порядке, обратном возникновению миотомов. В такой же последовательности дифференцируются и позвонки. Более раннее усложнение формы миотомов хвоста А. Г. Рындзюнский (1939) связывает с его важностью для плавания, т. е. с функцией органа на более поздних этапах развития. Следует заметить, что движения хвоста важны для жизни эмбриона. Они благоприятствуют циркуляции крови и обеспечивают перемешивание перивителлиновой жидкости.

К концу этапа число хвостовых сегментов сокращается до 22—23 и их общее число уменьшается до 65—63. Непарная плавниковая складка в месте закладки непарных плавников расширяется и в них формируются опорные элементы. В хвостовой лопасти развивается довольно густая сеть капилляров. Передний край нижней челюсти достигает вертикали, опущенной от переднего края глаз. Выявляются контуры костных элементов верхней и нижней челюстей. Рот приобретает подвижность. Жаберные крышки прикрывают 3-ю пару жабер. Печень развивается в мощный орган, пронизанный густой сетью кровеносных сосудов. Заканчивается дифференцировка верхних и нижних конусов миотомов. Обонятельные ямки приобретают удлиненную форму. Слуховые пузырьки принимают вид неправильных пирамидок. В покровах головы появляются мелкие оранжево-красные липофоры. По бокам головы и под ней на передней части желточного мешка обозначаются железки вылупления (рис. 11, *В*). К концу этапа длина зародышей увеличивается до 16—18 мм.

11 этап. Развитие подвижности челюстей, жаберных крышек, завершение инкубации. Настоящим этапом завершается развитие эмбрионов под оболочкой. Длительность инкубации при разной температуре варьирует в широких пределах. В описываемой серии инкубация икринок длилась 51—55 сут. (521—530 градусо-дней). Основная масса зародышей при вылуплении имела длину 22—23 мм, а некоторые достигали 24 мм. На Тепловском заводе Н. Н. Дислер отметил вылупление кеты в возрасте 122—128 сут. (408—420 градусо-дней), при длине зародышей 20—22 мм. Меньший размер этих зародышей связан с тем, что кета тепловского стада выметывает более мелкие икринки.

В течение этапа продолжает формироваться ротовой аппарат. Нижняя челюсть вырастает за вертикаль переднего края глаз. Рот принимает полунижнее положение. Прорывается дно

ротовой воронки. Жаберные крышки прикрывают все жабры. Намечается образование перемычки, разделяющей отверстие обонятельной ямки на переднее и заднее (рис. 11, *Г*). Рот, жаберные крышки и жаберный аппарат приобретают подвижность. Движения челюстей и жаберных крышек в икринке затрудняются тем, что крупная голова эмбриона оказывается вдавленной в желточный мешок.

Ко времени вылупления разрастаются лопасти грудных плавников и их вершины достигают 5—6-го миотомов. В спинном и анальном плавниках четко выявляются лучи. Плавники вычленяются из непарной плавниковой складки, которая заметно резорбируется. В месте закладки жирового плавника намечается скопление мелких меланофоров и липофоров. Вершины увеличившихся брюшных плавников приближаются к краю преанальной плавниковой складки. В хвостовом плавнике развивается 15—19 лепидотрихий.

Дорсальная поверхность зародышей заметно темнеет. Зерна пигмента в хроматофорах приобрели способность мигрировать, благодаря чему зародыши могут изменять окраску. На туловище меланофоры многочисленны до средней линии тела, а ниже единичны. Появились меланофоры между лучами хвостового плавника. Образуется ряд пигментных клеток над спинным мозгом (невральный ряд), вдоль крупных кровеносных сосудов (гемальный ряд), пигментируется выстилка брюшной полости. Мелкие красно-оранжевые липофоры покрывают дорсальную поверхность головы и в небольшом количестве появляются на спине зародыша. Позади зачатков спинного и анального плавников липофоры проникают в основание непарной плавниковой складки.

К концу этапа капиллярная сеть на желточном мешке достигает максимальной густоты. Длина капилляров на 1 мм² его поверхности достигает 7,5—8 мм. Усложняется сеть капилляров вблизи поверхности тела. Нужно заметить, что при наркотизации зародышей мелкие капилляры покровов тела быстро запустевают, и эти сосуды следует изучать без применения наркоза.

За несколько дней до вылупления в гонадах выделяются крупные зародышевые клетки диаметром 7,2—15,4 мк. В их ядрах наблюдаются фигуры митоза. Митотическое деление первичных половых клеток продолжается и после вылупления (Robertson, 1953).

Эмбрионы способны производить хвостом энергичные волнообразные движения и при возбуждении начинают вращаться под оболочкой. Если такого зародыша извлечь из икринки, он способен подняться в толщу воды и продвинуться на несколько сантиметров вперед, но локомоции хвоста быстро ослабевают и эмбрион опускается на дно. При благоприятных условиях аэрации эмбрионы в икринке движутся редко, что помогает экономить запасы энергии. Перемешивание перивителлиновой жидкости в это время осуществляется в основном благодаря ритмичному

движению грудных плавничков. Выполнению той же задачи служат движения рта и жаберного аппарата.

К концу инкубации весь мочеточник и мочевой пузырь заполняются накопленными и кристаллизовавшимися продуктами азотистого обмена. Как известно, во время инкубации икры через оболочку выделяется лишь небольшое количество аммиака (Светлов, 1928; Hayes, 1949). Для лососей, откладывающих икру кучно в грунт, где проточность слабая, отмеченная особенность имеет жизненно важное значение, так как благодаря этому не загрязняется вода нерестовых бугров.

Непосредственно перед вылуплением эмбрионы ведут себя беспокойно, энергично ворочаются. Под действием протеолитического фермента, выделяемого железками вылупления, яйцевые оболочки разрушаются и эмбрионы выходят наружу. Опыты на икре европейского лосося показали, что фермент вылупления выделяется в подоболочечное пространство за короткое время и быстро разрушает оболочку. Подготавливает оболочку к действию фермента вылупления накопившаяся гиалуронидаза. Значение механических факторов в акте вылупления невелико. В опытах, обездвиженные наркозом зародыши вылупляются вполне успешно исключительно за счет растворения яйцевых оболочек ферментом вылупления. Адекватным раздражителем, возбуждающим секреторную деятельность желез вылупления, является снижение парциального давления кислорода в перивителлиновой жидкости. Процесс секреции протекает, возможно, как нейрогуморальный рефлекс (Бузников, 1955, 1961, 1964; Бузников, Игнатьева, 1958). «Вылупление может произойти или раньше, или позже по отношению к развитию самого зародыша в зависимости от влияния условий среды» (Васнецов, 1953а, стр. 210).

Поскольку железки вылупления у лососей сгруппированы на голове и передне-верхнем участке желточного мешка, выделяемый ими секрет мог бы действовать локально. Это предотвращается движениями зародышей, с помощью которых фермент распределяется в подоболочечном пространстве и воздействует на всю оболочку. Если же складываются неблагоприятные условия, зародыши угнетаются и утрачивают подвижность, секрет желез вылупления действует локально, растворяет небольшой участок оболочки и наружу высовываются только головы, выход зародышей затрудняется и они могут погибнуть. В условиях высокого насыщения воды кислородом вылупление может задерживаться; к этому же приводит и излишне сильный ток воды. Рыбоводы заинтересованы в быстром прохождении вылупления. «Дружный выход зародышей из оболочек можно получить только в условиях слабого тока воды, т. е. в условиях, которые приближаются к естественным» (Дислер, 1957, стр. 27).

На рыбоводных заводах разных стран наблюдались заболевания икры, приводящие к преждевременному ослаблению яйцевых оболочек, их разрушению и выходу ослабленных эмбрионов

на ненормально ранних стадиях развития. Подобное заболевание могут вызывать грамотрицательные бактерии, некоторые простейшие животные, одноклеточные грибки из класса Archymyceteae. Иногда заболевание принимает чрезвычайно большие масштабы, и гибнут десятки миллионов икринок (Handa, 1933, 1934; Ляйман, 1957; Сакун, Чистова, 1960). Заболевание удается предупреждать и успешно ликвидировать, применяя для профилактики и лечения формалин, малахитовый зеленый и другие препараты, о чем свидетельствует практика Соколовского и других сахалинских заводов (Смирнов, 1963б, 1964б).

Еще В. К. Солдатов (1912) отмечал, что зародыши выходят в разные сроки из икринок, взятых даже от одной самки, и связывал это с индивидуальными особенностями икринок. В условиях Соколовского завода массовое вылупление длится 2—3 дня, но может растягиваться на 7—10 дней и более, если температура воды низкая. На том же заводе, в зависимости от температуры, сроки инкубации икры колеблются от 49 до 80 и более суток, но чаще вылупление приходилось на 53—60-е сут. На других заводах, приспособленных для разведения кеты, сроки инкубации варьируют от 45 до 196 суток (223—610 градусо-дней). В одних случаях вылупление начинается в конце октября (Соколовский завод), в других — весной (Краснопольский завод) и продолжается, соответственно, до ноября или мая. Сравнение показывает большие различия темпа развития и сроков инкубации кеты на Соколовском и Тепловском заводах; подобные различия наблюдаются и в природе. Замечено, что с понижением температуры воды время инкубации икры увеличивается, тогда как число градусо-дней уменьшается. Поэтому определение темпа развития в градусо-днях имеет ориентировочное значение.

12 этап. Пассивное состояние свободных зародышей. Этап начинается после выхода зародышей из оболочек и длится при температуре 3,3° 5—7 дней, при температуре 9° — 3—4 дня. Вылупившиеся зародыши слабо реагируют на внешние раздражители и мало подвижны. Их длина варьирует в широких пределах. Размер зависит от величины икры и стадии развития. Так, из икринок среднего диаметра 8,7 мм зародыши выходили длиной 21,0—24,5 мм, при модальной длине 22,5—23,0 мм, тогда как из икринок диаметром 7,9 мм вылуплялись зародыши длиной 19—23 мм, при модальной длине 20,5—20,7 мм. Мелкие экземпляры, выходящие из икринок сходного размера, имели в хвосте на 1—3 луча меньше, нежели крупные зародыши. На Поронайском заводе кета из смешанной икры вылуплялась при длине 21—25 мм ($M=23{,}0\pm0{,}08$) и весе от 149 до 240 мг, причем $M=199{,}6\pm2{,}1$ мг (Житенева, Галкина, 1965). На Тепловском заводе зародыши выходят из икринок, имея длину от 17,3 до 22,0 мм, в среднем 19,0 мм, и вес 174 мг (Леванидов, 1954б; Дислер, 1957). Различия объясняются небольшим размером икринок кеты тепловского стада.

При выходе из икринки кета имеет огромный желточный мешок яйцевидной формы. В желтке содержится много мелких жировых капель и обычно одна крупная, диаметром около 3 мм. При изменении положения зародыша жировые капли в желтке по-прежнему могут перемещаться. На рис. 11, *Г* изображен зародыш, у которого за время зарисовки жировые капли сместились на левую сторону.

Число туловищных сегментов осталось прежним, в хвосте к моменту вылупления оно сократилось до 22—21. Хвостовые миотомы стали шире, вследствие чего длина постанального отдела составляла 36,5% всей длины зародыша. Форма хвостовой лопасти асимметрична.

Непарная плавниковая складка продолжает резорбироваться. Из нее обособился спинной плавник, наметились контуры жирового плавничка. В спинном и анальном плавниках заложилось большинство лепидотрихий. Ко времени массового вылупления в хвостовом плавнике обычно закладывается 17—19 лепидотрихий. Если же при вылуплении их количество менее 15, это указывает на раннее вылупление. У зародышей образовался костный плечевой пояс. Грудные плавники крупные, округлой формы. В брюшных плавниках опорные элементы еще отсутствуют. Преанальная плавниковая складка ко времени вылупления достигает максимального развития.

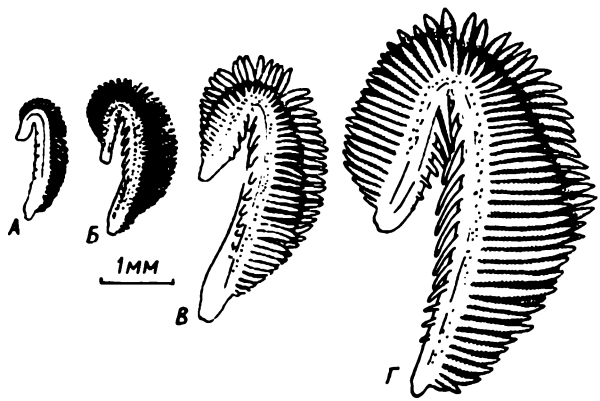


Рис. 12. Первая левая жабра кеты
А — в момент массового вылупления, длина зародыша 23 мм. *Б* — при появлении темных пятен на боках тела, длина зародыша 29,2 мм. *В* — в начале заполнения воздухом плавательного пузыря, длина личинки 34 мм. *Г* — в начале малькового периода жизни, длина малька 44 мм

Рот у вылупившихся зародышей занимает полунижнее положение. В слуховых капсулах четко различаются полукружные каналы и крупные отолиты. Статоакустические органы максимально сблизились с глазами. Жаберные крышки закрывают жабры.

На первой жабре средние лепестки имеют длину 0,25 мм и становятся ветвистыми; в лепестках появились капиллярные сосуды. Закладываются жаберные тычинки, имеющие вид небольших бугорков (рис. 12, *А*).

В начале этапа желудочно-кишечный тракт представляет собой почти прямую трубку. Зачаток желудка, имеющий длину около 1 мм, выделяется утолщенными стенками и некоторым

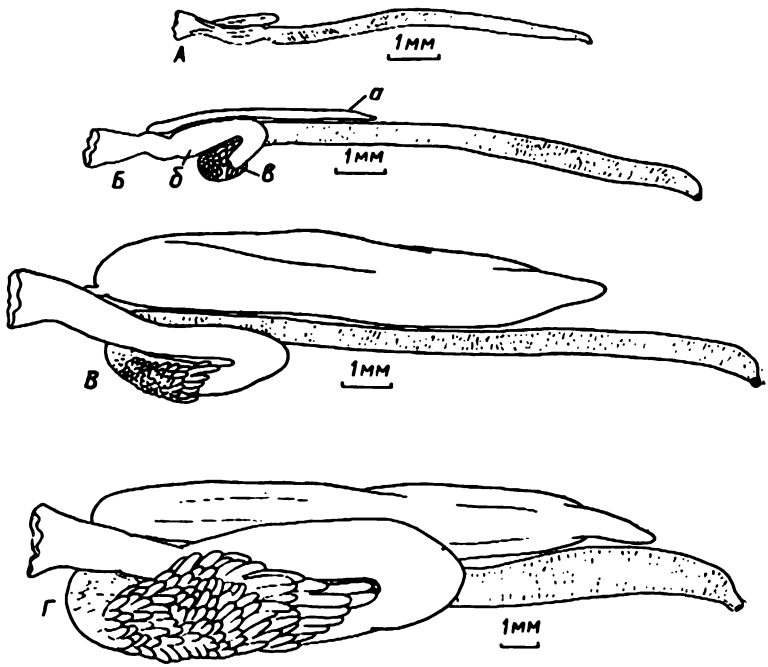


Рис. 13. Желудочно-кишечный тракт и плавательный пузырь кеты *А* — при массовом вылуплении, длина зародыша 23 мм. *Б* — при появлении темных пятен на боках тела, длина зародыша 29,2 мм. *В* — у личинки длиной 36 мм. *Г* — у малька длиной 44 мм: *а* — зачаток плавательного пузыря; *б* — передний (железистый) отдел желудка; *в* — зачатки пилорических придатков на пилорическом отделе желудка

сужением на границе с кишкой. На его будущем пилорическом отделе заметны почкообразные выпячивания — зачатки первых пилорических придатков. Длина кишки 7,5—8,0 мм — около 39% общей длины зародыша. Слизистая кишки приобрела складчатость. Зачаток плавательного пузыря вырос до 1,1—1,2 мм (рис. 13, *А*).

Мочевой пузырь после вылупления начинает периодически опорожняться и заполняться вновь. Вместе с этим уменьшается количество кристаллов, обильно заполнявших мочеточник. Зародыши быстро освобождаются от накопленных продуктов обмена

и если в питомниках проточность слабая, а плотность посадки чрезмерно высокая, окружающая зародышей среда может ухудшиться.

Ко времени вылупления формируются темные пятна над глазами и слуховыми капсулами, меланофоры равномерно покрывают всю дорсальную половину тела, располагаются между лучами хвостового плавника. Усиливается и липофоровая пигментация головы. Липофоры появляются на всей дорсальной стороне тела и в хвостовом участке непарной плавниковой складки.

Органы боковой линии — невромасты, — имеют вид бугорков. Они образуют ряды: надглазничный, подглазничный, височный и преоперкуло-мандибулярный; появляются невромасты и около обонятельных отверстий. Вдоль средней линии тела чувствующие бугорки дифференцировались до середины хвостового отдела или немного дальше. Невромасты надвисочной и югальной групп еще не дифференцированы. Чувствующие бугорки у живых зародышей прокрашиваются водным раствором метиленовой сини, нервы же, иннервирующие их, еще не прокрашиваются, что указывает на недостаточную функциональную зрелость (Дислер, 1957, 1960).

Выйдя из оболочек, зародыши остаются лежать между камнями нерестовых бугров. В питомниках с ровным дном они ложатся на бок. Грудные плавнички находятся почти в постоянном движении, что способствует смене воды у поверхности желточного мешка и тела и имеет дыхательное значение. Ритмичная работа рта и жаберных крышек обеспечивает хорошую вентиляцию жабер. Потребление кислорода после выхода эмбрионов из оболочки резко возрастает.

В питомниках зародыши временами начинают активно двигаться, переворачиваются спиной кверху и устремляются вперед. Движутся они без отрыва ото дна, наклонив голову книзу. Будучи помещенными в толщу воды, быстро опускаются ко дну. Их маневренности мешает большой желточный мешок. Опыты показали, что такие зародыши на струи воды реагируют еще не четко, к прикосновению каким-либо предметом относятся безразлично, на стук не реагируют. На свет зародыши реагируют слабо отрицательно и при ярком освещении постепенно передвигаются в затененные участки (Дислер, 1957, 1960). В гнездах вылупившиеся зародыши некоторое время остаются там, где лежала икра, а затем начинают передвигаться по щелям между камнями. В зависимости от режима водоснабжения нерестилищ они могут двигаться в разные стороны, со временем приближаются к поверхности грунта. В питомниках вылупившиеся зародыши проваливаются через ячею рыбоводных рамок и скапливаются под стопками. Вследствие большой скученности, они закрывают друг другу поверхность желточного мешка, важную для дыхания, и могут задохнуться даже при хорошем насыщении воды кислородом. Такие скопления надо своевременно рассеивать.

Описанное относительно спокойное состояние вылупившихся зародышей («предличинок») кеты, свойственное и другим лососям, имеет определенные черты сходства с малоподвижным состоянием вышедших из икры зародышей многих литофильных и фитофильных рыб (Крыжановский, 1949; Крыжановский, Смирнов, Соин, 1951). Благодаря такому поведению экономятся запасы питательных веществ, которыми располагают зародыши.

13 этап. Формирование непарных, брюшных плавников и плавательного пузыря. Переход к новому этапу развития четко выявляется по смене поведения. Зародыши (рис. 14, *А*) начинают

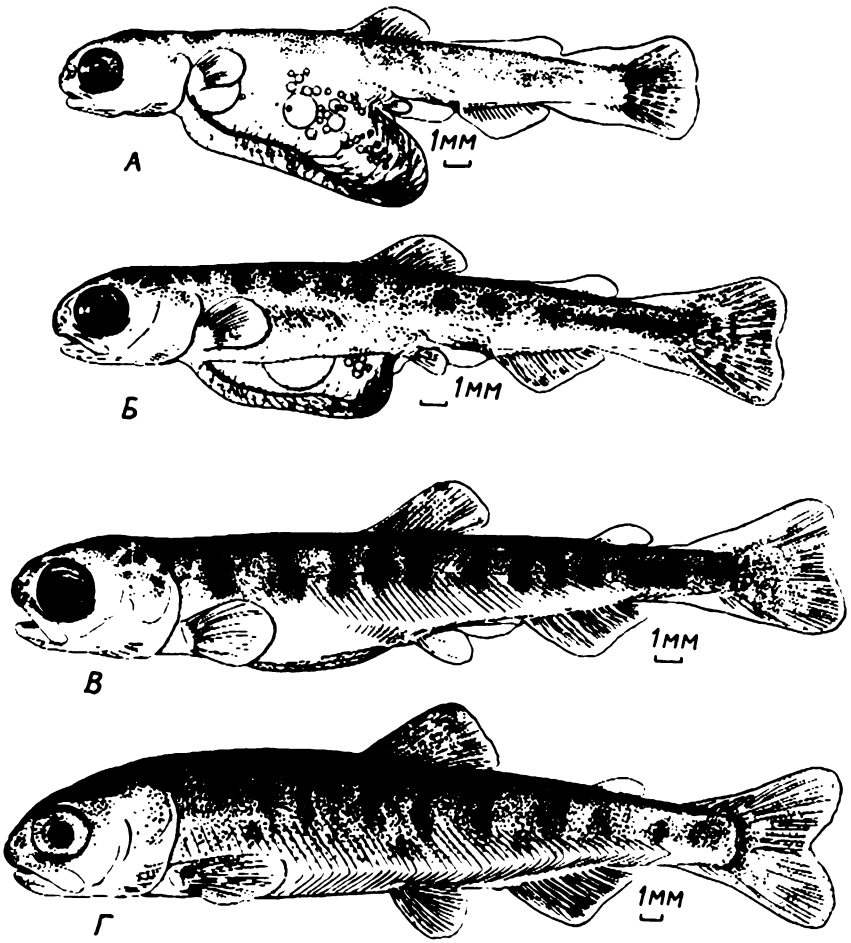


Рис. 14. Молодь осенней кеты
А — через 20 сут. после выхода из икринки; развитие при средней температуре 7,3°, длина 28 мм. *Б* — личинка через 32 сут. после выхода из икринки, длина 31,7 мм. *В* — покатная личинка, длина 36,5 мм. *Г* — малек, длина 52,5 мм

укрываться от света, активно двигаются навстречу течению. Появляется ярко выраженная положительная реакция на прикосновение посторонних предметов (положительное тактильное чувство).

На Тепловском заводе в начале этапа зародыши имели длину 24—26 мм. При температуре 3,4° этап длился 45—48 сут. На Соколовском заводе при 8,5° этап длился 25—27 сут.

В течение этапа формируются непарные и брюшные плавники. Очень быстро растет плавательный пузырь, удлиняется и дифференцируется пищеварительный тракт. К концу этапа личинки достигают длины 30—32 мм и начинают потреблять внешнюю пищу.

Ускоренно растет хвостовой отдел и через 20 сут. после вылупления длина постанального отдела превышает 38,5% общей длины. Продолжается резорбция дорсальной и вентральной плавниковых складок. Преанальная складка сохраняет прежний размер. Увеличивается высота спинного, анального и жирового плавников. В спинном и анальном плавниках закладываются все лучи. Хвост снова приобретает симметричную форму. Ускоренный рост верхних и нижних лучей приводит к образованию вырезки лопасти хвостового плавника. В его крупных лучах формируется до 3—4 члеников. Закладываются лучи в грудных и брюшных плавниках.

На челюстях появляются зачатки зубов, которые прорезаются к концу этапа. По краям жаберных крышек вырастают кожистые складки и в них формируются лучи. Кожистые складки достигают плечевого пояса и хорошо прикрывают жабры. Нижние челюсти и жаберные крышки совершают ритмичные дыхательные движения. Смене воды в жаберной полости способствует развившийся во рту парус — velum. Смыкаются боковые выросты стенок обонятельных ямок, обособив переднее и заднее обонятельные отверстия. Расстояние между глазами и слуховыми капсулами начало медленно увеличиваться. Возрастает абсолютный и относительный размер головы.

После вылупления зародышей резорбция желтка ускоряется. При изучении кеты и других лососей показана важная роль в этом процессе перибласта, входящего в тесный контакт с желточными венами в местах отсутствия у них эндотелия (Cordier, 1941; Yamada, 1959). Со временем все большая часть желточного мешка закрывается вентральными выростами миотомов, мелкие кровеносные сосуды на его поверхности запустевают и все большую роль в обеспечении организма кислородом играют жабры. Дыхательную функцию несут также капилляры, расположенные в лопасти хвостового плавника и у поверхности тела.

За счет формирующихся изгибов удлиняется желудочно-кишечный тракт. Кишечник заполняется содержимым зеленовато-желтого цвета, заметны перистальтические движения его стенок. Увеличивается число пилорических придатков и их размер. Быстро растет плавательный пузырь (рис. 13, *Б*). Васкуляризуется

средняя область гонад и продолжается размножение зародышевых клеток (Robertson, 1953).

Меланофоры по бокам тела распространяются до нижних конусов миотомов, появляются в основании и вдоль переднего края спинного плавника, их становится заметно больше в хвостовом плавнике. Усиливается пигментация оболочек головного и спинного мозга, выстилки брюшной полости, кровеносных сосудов. Мелкие красно-оранжевые липофоры распространяются ниже средней линии тела.

Заканчивается дифференцировка чувствующих бугорков органов боковой линии на голове и по всему телу. Водным раствором метиленовой сини прокрашиваются не только невромасты, но и нервы их иннервирующие, что указывает на функциональную зрелость этой системы органов чувств. Зародыши четко реагируют на ток воды и движутся навстречу ему, способны противостоять слабому течению. Они воспринимают токи воды, вызываемые движением других особей, и вслед за возбуждением нескольких экземпляров в движение приходит вся масса зародышей. Ярко выражена положительная реакция на прикосновение. Эта реакция возникла в связи со своеобразием каменисто-песчаных гнезд и препятствует преждевременному выходу свободных зародышей из грунта. Оказавшись по каким-либо причинам вне гнезда, зародыши возбуждаются и активно плавают до тех пор, пока опять не попадут в расщелины между камнями. Преждевременному выходу личинок из гнезд препятствует также их светобоязнь.

Как известно, солнечный свет на икру и вылупившихся зародышей лососей действует отрицательно. По наблюдениям Н. Н. Дислера (1957), при средней температуре 4,1° пагубное действие света отмечается до одномесячного возраста после вылупления. Солнечный свет вызывает обесцвечивание эритроцитов и уменьшение их количества. Под его действием интенсивнее развивается черный пигмент, тогда как оранжевый разрушается и сохраняется только на теменной поверхности головы. На желточном мешке появляются белесые островки отмирающей ткани. К разрушенным участкам присасываются планарии, которые поглощают желток и ускоряют гибель зародышей. Изменение окраски рыб под воздействием света отмечалось и раньше. Было показано участие каротиноидов в светочувствительных реакциях рыб (Sumner, Fox, 1933, 1935).

С возникновением положительной реакции на течение, прикосновение к посторонним предметам, светобоязни зародыши в питомниках с ровным дном начинают двигаться навстречу притока воды и ищут укрытий. Они скапливаются у мест поступления воды, в углублениях дна, забиваются в щели между досками. Подобные скопления, как говорилось, опасны для жизни зародышей и на их разгонку рыбоводы вынуждены тратить много усилий. Во время перемещений в питомниках зародыши о шерохо-

ватое дно повреждают нежный покров желточного мешка, что может привести к гибели. В питомниках иногда наблюдается дугообразное искривление туловища, изменение формы желточного мешка, смещение жировой капли назад, где она может давить на кишечник. Такие изменения связываются с выдерживанием свободных зародышей кеты на ровном дне, то есть в несвойственных для них условиях. Указывается, правда, на нивелировку подобных отклонений в ходе дальнейшего развития. В связи с освещенностью питомников ускоряется развитие предметного видения, кета несколько раньше переходит на плав и может преждевременно покидать питомник (Дислер, 1954, 1957, 1960). Естественным потребностям свободных зародышей отвечает покрытие питомников несколькими слоями крупной обкатанной гальки, которая должна омываться водой снизу.

Этап завершает зародышевый период развития кеты. На Тепловском заводе он заканчивался в возрасте 177—180 сут. (601—612 градусо-дней), на Соколовском заводе в возрасте 80—83 сут. (число градусо-дней оказывалось значительно большим — 760—788).

Личиночный период развития

В начале личиночного периода развития зародыши приобретают способность добывать и переваривать внешнюю пищу. Кета при наличии доступной пищи и подходящей температуре переходит на внешнее питание при большом остатке желтка, достигающем почти половины его величины во время вылупления. Поэтому у личинок длительное время сохраняется смешанное эндо- и экзогенное питание. В качестве органов движения личинкам продолжают служить непарные плавниковые складки, которые редуцируются к началу малькового периода. К личиночным чертам организации относятся также остатки эмбриональных органов дыхания, значение которых постепенно снижается и возрастает роль жаберного аппарата. В начале периода на боках тела личинок появляются темные пятнышки, усиливающиеся по мере развития. Н. Н. Дислер в личиночном периоде жизни кеты и родственных видов выделил один этап — этап смешанного питания.

Этап смешанного питания. В условиях Тепловского завода при температуре 3,5° личиночный период развития начинался на 50—55 сут. после выхода зародышей из оболочек. При средней температуре 5° этап смешанного питания длился 30—40 сут. За это время личинки вырастали с 30—32 до 38—40 мм (Дислер, 1957; Кольгаев, 1963). На Соколовском заводе к смешанному питанию кета переходила при длине 29—32 мм и весе 230—255 мг; остаток желтка при этом весил 70—83 мг и составлял от 27,5 до 35% веса личинки. При средней температуре 7,5° этап продолжался 24—26 сут.

Нижняя челюсть у ранних личинок почти достигает кончика рыла. Прорезаются челюстные зубы. Личинки совершают ртом хватательные движения. Желточный мешок утрачивает свисавший книзу задний участок и нижний контур его оказывается почти параллельным продольной оси тела. Форма тела становится обтекаемой (рис. 14, *Б*). Возрастает подвижность молоди.

К началу личиночного периода развития большинство жировых капель желтка сливается и образуется очень крупная капля, которая вскоре приобретает вытянутую яйцеобразную, а иногда грушевидную форму. Желток становится вязким, в связи с чем перемещение в нем жировой капли затрудняется. Если до этого личинки располагались головой кверху, жировая капля оказывается спереди. Так как жировая капля несет функцию гидростатического органа, при ее переднем положении личинки хорошо маневрируют. В питомниках с ровным дном личинки при движении держатся головой вниз и жировая капля смещается в задний участок желточного мешка. В таком положении она давит на кишку и затрудняет прохождение пищи, а при подъеме личинок в толщу воды сковывает их движения.

В начале этапа нижние конусы туловищных миотомов закрывают примерно половину желточного мешка, а в конце — весь его остаток (рис. 14, *В*) и, наконец, желток резорбируется полностью. С утратой дыхательных поверхностей желточного мешка основная роль в обеспечении личинок кислородом переходит к жабрам.

В течение этапа заканчивается вычленение из плавниковой складки жирового плавника, резорбируется преанальная плавниковая складка, развивается вырезка лопасти хвостового плавника. Лепидотрихии хвостового плавника разветвляются, в них увеличивается число члеников. Выше и ниже длинных лучей появляются короткие, так называемые редуцированные лучи хвостового плавника. Возникает членистость лепидотрихий других плавников.

У ранних личинок заполняется воздухом плавательный пузырь, дифференцируются передний (железистый) и пилорический отделы желудка, закладывается много пилорических придатков (рис. 13, *В*). Уровень дифференцировки этих органов выше, нежели у семги и балтийского лосося (Вернидуб, 1967б). В условиях Соколовского завода через 55 сут. после вылупления обнаруживаются признаки перехода от оогоний к ооцитам и начало протоплазматического роста последних, происходит дифференцировка пола (Персов, 1966, 1968). Глаза приобретают подвижность. На голове и туловище увеличивается количество невромастов.

С возрастом пигментация личинок усиливается, особенно на спинной поверхности. На боках формируются темные овальные поперечные пятна, parr marks, которых у кеты чаще бывает 10—12, изредка до 14. Меланофорами обильно покрывается выстилка брюшной полости, головной и спинной мозг, крупные

сосуды. Усиливается липофоровая пигментация тела. Оранжево-красную окраску плавников уже можно различить невооруженным глазом. На поверхности жаберных крышек и по бокам тела появляются отложения гуанина. Свойственную таким личинкам окраску удачно характеризует термин «пестрятка».

В природе кета начинает добывать пищу — детрит, диатомовые водоросли, циклопов, изредка мелких личинок хирономид, — находясь еще в грунте. Пища разыскивается при помощи органов осязания и вкуса. У личинок 30—33 мм длины, добытых из грунта нерестилища Тепловского озера, пища была обнаружена более чем у 60%. Переход к внешнему питанию осуществляется до наполнения воздухом плавательного пузыря (Дислер, 1954, 1957). В других водоемах у ранних личинок кеты, извлеченных из нерестовых бугров, пища не обнаруживалась или она имелась у небольшого количества особей (Леванидов, 1957). Вероятно, возможность начала питания в гнездах связана с обилием кормовых организмов в грунте.

К концу пребывания в гнездах светобоязнь и положительная тактильная реакция личинок ослабевают. Постепенно они приближаются к поверхности. Первые выходы из гнезд совершаются ночью, а днем личинки снова прячутся под камни (Woodhead, 1957; Heard, 1964; Dill, 1969, 1970; McNeil, 1969). Яркий свет они еще избегают. Личинки уже подготовлены к обитанию в водоеме и выживают в случае разрушения гнезд весенними паводками. Однако значительная масса желтка отягощает личинок, связывает их движения, и такие личинки оказываются легкой добычей для хищников. Развитие лососей в грунте до поздних стадий повышает их выживаемость. Возможность продолжительного использования кетой защитных свойств гнезда сочетается с факультативностью внешнего питания в начале личиночного периода развития.

Выйдя из грунта, личинки поднимаются к поверхности воды, заглатывают пузырьки воздуха и заполняют им плавательный пузырь. После этого они приобретают способность устойчиво удерживаться в толще воды. Первое время личинки остаются в районе нерестилищ, скапливаются в мелководных прибрежных участках со слабым течением, часто поросших высшей растительностью. Их пища состоит из представителей фауны зарослей, обрастаний камней, обитателей грунта; планктонные организмы потребляются редко.

Личинки держатся стайно. По данным Н. Н. Дислера (1954, 1957, 1960), в стаях они координируют свои движения, пользуясь преимущественно зрением. Зрение выполняет также важную роль при добывании пищи и ориентировке в пространстве. На течении личинки устойчиво придерживаются избранного участка. Снос потоком контролируется при помощи зрения и тактильно — путем периодических прикосновений брюшной поверхностью ко дну. Надо заметить, тактильная реакция имеет особенно важное

значение для удерживания личинок на избранном участке водоема ночью, когда зрительная ориентировка в пространстве утрачивается. Ранние личинки на движение предметов над водой не реагируют и вяло реагируют на колебания предметов. При прикосновении отплывают от раздражающего предмета. К концу этапа появляется верхнее поле зрения. Личинки начинают схватывать упавших в воду мелких насекомых. В это время на голове появляются зачатки канальцев органов боковой линии. Кета выходит на открытые, более глубокие места, образует значительные скопления. В таких скоплениях нередко наблюдается характерное движение по кругу (Hoar, 1954, 1958).

В конце этапа остаток желтка и жировая капля быстро резорбируются, но запасы, заключенные в них, не расходуются полностью, а происходит их перераспределение в организме, и в брюшной полости появляются отложения жира. Сковывавший движения личинок желточный мешок исчезает, но часть заключавшихся в нем питательных веществ сохраняется в виде жировой ткани и представляет энергетический резерв на время ската, когда расходуется много энергии и молодь может попадать в малокормные участки водоема.

У личинок кеты, как и у горбуши, в основании жаберных лепестков рано появляются особые крупные натрийэкскретирующие клетки Кейс-Вильмера, позволяющие им избавляться от избытков натрия при переходе в морскую воду. У тех же лососей, молодь которых живет в реке продолжительное время, эти клетки долго не появляются (Black, 1951, 1957). Личинки рано начинают проявлять предпочтение соленой воде. Они переносят многократную пересадку из пресной воды в морскую и обратно. Это свидетельствует об одновременном существовании механизмов гипотонической и гипертонической осморегуляции (Наточин, Бочаров, 1962; Бочаров, 1963). Указанное качество позволяет молоди продолжительное время находиться в приустьевых пространствах рек и прибрежных участках моря, где соленость изменчива.

Молодь кеты из небольших рек в массе мигрирует в море на этапе смешанного питания, еще с остатком желтка. 25 мая 1954 г. в р. Пугачевке самые мелкие из отловленных скатывавшихся особей имели длину 35 мм и вес 276 мг, их средняя длина составила 38 мм, а вес — 335 мг. Несмотря на сплошную облачность, дождь и мутную воду, первые покатники были пойманы в 20 час. 40 мин., а массовый скат начался лишь с наступлением глубокой темноты. Из других рек Сахалина кета в массе мигрирует при длине 35—45 мм и весе от 333 до 600 мг; изредка попадаются экземпляры до 56 мм длины и весом 1400 мг (Есаулов, Федотова, 1963). Однако еще В. К. Солдатов (1912) отмечал, что кета в реках может задерживаться до 3—4 месяцев и достигать значительной величины. Как правило, катадромная миграция проходит интенсивно в ночное время, с максимумом через 2—3 час. после захода солнца. При ярком лунном свете интенсив-

ность миграции снижается. Наблюдается миграция кеты и в дневное время. Это обычно происходит в крупных реках, особенно при мутной воде. Иногда дневной скат может быть обильнее ночного. Миграция носит активный характер (Neave, 1955; Roppel, 1956; Василенко-Лукина, 1962; McDonald, 1960; Ландышевская, 1967).

При сплывании по крупным рекам кета задерживается на хороших кормовых участках, заходит в заливы и озера, расположенные на пути движения, в половодье расселяется по залитым площадям. Она активно питается и интенсивно растет. Задержка в реках и увеличение размера оцениваются как фактор, благоприятствующий дальнейшему выживанию кеты (Леванидов, 1964а, в; Sakano, 1964; Кашидьев, 1966).

При ранней миграции у кеты, как и у горбуши, не отмечается сдвига в соотношении пропорций тела, в весе, интенсивного посеребрения, отмечаемых перед выходом в море у других лососей. Некоторыми авторами морфологические, физиологические и этологические отличия покатников кеты и горбуши расцениваются как свидетельства отсутствия у них так называемой стадии «smolt» и процесса смолтификации (Hoar, 1951, 1958; Houston, 1957). Когда в покровах личинок кеты начинает откладываться гуанин, обнаруживаются признаки активации щитовидной железы. На этой основе данное состояние аналогизируется с процессом смолтификации (Зуева, 1965). Между тем весной у покатников кеты активность щитовидной железы низкая. Летом же при вынужденной задержке в пресной воде обнаруживаются признаки активизации этого органа (Baggerman, 1960; Eales, 1963).

Мальковый период развития

К началу малькового периода развития исчезают провизорные личиночные органы, в том числе преанальная плавниковая складка, и появляются некоторые органы и функции, характерные для взрослых рыб. Закладывается чешуя. У мальков изменяются пропорции тела, форма плавников, окраска. Этот период кета может проводить как в реках, так и в приустьевых пространствах моря.

Первый мальковый этап. Н. Н. Дислер (1957) в мальковом периоде развития кеты выделил два этапа. По его данным, личинки кеты превращаются в мальков при достижении длины 38—40 мм. В течение первого этапа мальки достигают длины 50—55 мм. При средней температуре 6,5° этап длится около месяца. В разных условиях начало закладки чешуи отмечается при длине от 27 до 40 мм (Sano, 1959).

В начале этапа насчитывается 18—20 жаберных тычинок, число которых постепенно нарастает; жаберные лепестки удлиняются, становятся ветвистыми, обильно снабжаются кровью (рис. 12, *Г*). У молоди из р. Найба при удлинении тела с 36 до

48 мм длина тушки по отношению к длине тела увеличилась с 65,4 до 66,6%, высота тела — с 16,7 до 17,1%, антеанальное расстояние — с 62,6 до 63,2%, пектовентральное — с 26,8 до 27,4%, вентроанальное расстояние — с 13,4 до 14,7%, тогда как антедорсальное расстояние уменьшилось с 46,3 до 44,7%. Возрос размер плавников; длина грудных увеличилась с 13,9 до 14,3% от длины тела, высота спинного — с 11,3 до 11,7%. Увеличились лопасти хвостового плавника, а относительная длина его средних лучей уменьшилась. Длина рыла увеличилась с 2,9 до 4,1%. Примерно на 0,5% уменьшился относительный диаметр глаз. В плавниках продолжалось разветвление членистых лепидотрихий. Произошедшие изменения экстерьера отвечают более подвижному образу жизни мальков. Коэффициент упитанности, по Кларк, возрос с 0,52 до 0,61.

Шираиши и Учида (Shiraishi, Uchida, 1957) методом графического сопоставления изменений пропорций тела и отдельных органов кеты выявили переломный момент в изменении относительного размера головы, глаз, спинного, анального и грудных плавников в конце резорбции желтка, т. е. при переходе из личиночного в мальковое состояние. У крупных мальков повышается упитанность, что рассматривается как подготовка к скату (Кизеветтер, 1948; Леванидов, Леванидова, 1957).

На боках тела мальков выше и ниже крупных поперечных темных пятен появляются дополнительные мелкие пятнышки, примерно равные диаметру зрачка. По окраске и экстерьеру молодь кеты (рис. 14, *Г*) сходна с молодью нерки, и их разделение по существующим определителям затруднено (Лагунов, 1939). Ряд выявленных нами признаков позволяет упростить диагностику. Например, на анальном плавнике кеты меланофоры имеются, а у нерки они отсутствуют; на жабрах кеты средние лепестки заметно длиннее тычинок, а у нерки, наоборот, жаберные тычинки длиннее лепестков. Отличается и чешуя названных видов.

По данным Н. Н. Дислера (1957, 1960), в начале малькового периода невромасты на туловище и хвосте остаются открытыми. На туловище появляются акцессорные чувствующие бугорки, отпочковывающиеся от основного ряда. Начинают формироваться надглазничный, подглазничный и височный каналы органов боковой линии, а также каналы на предкрышке и нижней челюсти. Мальки становятся более подвижными, очень чувствительными к волнению воды. Глазами они улавливают движение предметов не только в воде, но и над водой. Мальки, как и личинки, держатся стайками.

Питание молоди исследовалось в разных водоемах (Константинов, 1951; Сынкова, 1951; Леванидов, 1954а, 1955, 1957; 1964а, 1969; Леванидов, Леванидова, 1957; Воловик, 1964; Фроленко, 1965; Николаева, 1968, 1972; Шершнев, 1971). Спектр питания довольно широкий. Основными и предпочитаемыми пищевыми объектами являются личинки и куколки хирономид преимущест-

венно из подсемейств Orthocladiinae и Diamesinae. В массе потребляются нимфы поденок родов *Ephemerella*, *Siphlonurus* и веснянок, личинки, куколки и взрослые особи мошек рода *Simulium* и некоторых комаров, а также *Oligochaeta*. В отдельных водоемах кета потребляет много мелких водяных осликов, личинок мух и других организмов. Такие мелкие планктонные формы, как циклопы и дафнии, в желудках встречаются редко и являются случайным кормом. У более крупных мальков пищевой спектр расширяется за счет наземных беспозвоночных. В р. Найбе у мальков диагностировано 30 различных пищевых компонентов. При этом далеко не во всех случаях по сохранившимся остаткам определение можно было доводить до вида. Крупные мальки питаются реже мелких (отмечены утренний и предвечерний максимумы), но с большей интенсивностью.

Установлено, что личинки хирономид — не только предпочитаемая, но и наиболее эффективная пища; их кормовой коэффициент равен 2,6, а поденок — 3,8. При смене пищи рост замедляется и расход нового корма на единицу привеса резко возрастает (Николаева, 1972). По данным В. Я. Леванидова (1954а, 1969), суточные пищевые рационы при температуре воды 7—10° составляют 10—12% веса тела мальков и 17—20% — при температуре 12—16°. Суточный весовой прирост в первом случае равен 3,5—3,9% веса тела. Соответственно изменяется интенсивность дыхания. Если при температуре 10° за час на 1 г живого веса малька потребляется 0,325 мг кислорода, то при 20° эта величина возрастает до 0,636. Мальки предпочитают температуру от 8 до 14°. В Амуре они активно питаются при температуре, достигающей 25—26°, а в условиях эксперимента крупные особи переносили температуру 28—30°. В. Я. Леванидов (1955) встречал мальков кеты в водоемах, содержащих от 5—6 до 12—14 мг/л кислорода. По его данным, интенсивность питания, величина усвоения и прироста не меняются при колебании содержания кислорода от 5 до 11 мг/л. При 10° асфиксия наступает, когда содержание кислорода понижается до 1,5 мг/л. Для сеголетков кеты пороговое содержание кислорода при 17° составляет 1,99 мг/л, а при 25° повышается до 3,36 мг/л (Привольнев, 1963).

Второй мальковый этап. При достижении длины 5—5,5 см мальки уходят с мелководий на более глубокие участки рек, лимнокренов и озер, а скатившиеся из рек ранее живут в приустьевых участках, эстуариях, прибрежных районах моря. В районе Тепловского завода мальки не задерживаются после достижения 6—7 см длины, в Амуре же встречаются размером до 9 см (Леванидов, 1964а). Так как кета может проводить в реках первый и значительную часть второго малькового этапа развития, ее можно подращивать на заводах достаточно продолжительное время.

Общее направление изменения экстерьера молоди было охарактеризовано выше. Ко времени достижения длины 6—7 см

заканчивается процесс дифференцировки плавниковых лучей. Мальки, задержавшиеся в пресной воде, приобретают некоторую вальковатость (рис. 15). Число пилорических придатков у них

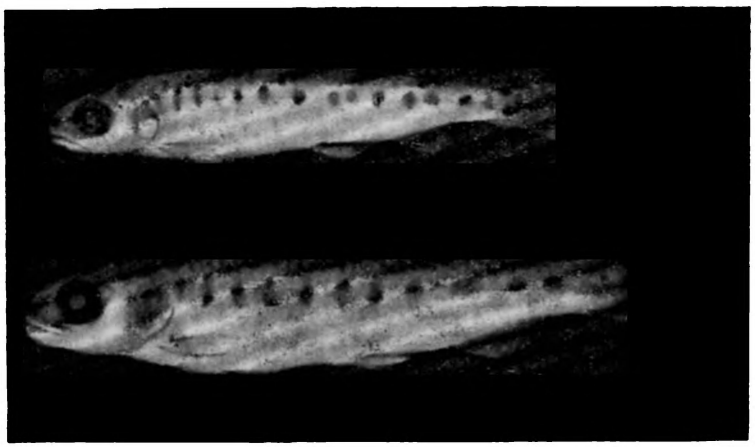


Рис. 15. Мальки кеты длиной 56 и 69 мм, вес 1,5 и 3,5 г соответственно

практически достигает дефинитивного количества. При том же размере завершается формирование каналов органов боковой линии на голове, туловище и хвосте (Дислер, 1957, 1960).

Молодь, выходящая в море в начале сезона ската, около 3—4 месяцев держится вблизи берегов. Мелководные участки моря прогреваются рано и в конце апреля — начале мая здесь развивается много кормового зоопланктона. Мальки на отмелях интенсивно питаются, быстро растут. Весной основным кормом служат разнообразные мелкие формы Harpacticoida. В июне—июле постепенно возрастает роль крупных форм Gammaridea и Musidacea. В пище более крупных мальков, которые отходят на приглубые участки, все чаще встречаются взрослые насекомые, крупные мизиды, десятиногие рачки, личинки рыб (Фроленко, 1965; Шершнев, 1971)..

Выход в море на разных этапах развития и нагул у берегов, где соленость изменчива, свидетельствует о продолжительном сохранении у кеты механизма гипертонической и гипотонической осморегуляции. Исчезновение молоди из прибрежных районов после достижения длины 10—12 см связано, вероятно, с перестройкой этого механизма и адаптацией к жизни в условиях океанической солености.

Особенности размножения и развития кеты

Кета, как и другие виды рода *Oncorhynchus*, моноцикличная рыба. Созревает она в возрасте от 2 до 8 лет. В нерестовых популяциях обычно преобладают какие-либо две возрастные группы: чаще это 3- и 4-летки, или 4- и 5-летки. Вид представлен только проходной формой, по численности стоит на втором (после горбуши) месте, рассселился шире других представителей рода *Oncorhynchus*.

Кета занимает нерестилища двух принципиально отличных типов. Одни располагаются в реках и омываются подрусловым потоком с некоторой примесью грунтовых вод поверхностного залегания. В этих случаях термический и гидрохимический режимы нерестовых бугров находятся в тесной зависимости от режима русловых вод, чем объясняется затухание нереста при осеннем похолодании и высокая гибель потомства в суровые зимы. Нерестилища другого типа располагаются в разного рода водоемах на местах выхода грунтовых вод. Эти воды беднее кислородом, содержат много свободной углекислоты, имеют слабую кислую реакцию. Их режим стабильнее, не стоит в прямой связи с колебаниями температуры воздуха и речной воды, и на подобных нерестилищах нерест может проходить в разные сезоны, в том числе глубокой осенью и зимой. Нерестилища первого типа свойственны летней, а второго — осенней кете Амура, а также рек Приморья, Сахалина и Хоккайдо. Летняя и осенняя расы, размножающиеся в границах древнего бассейна Палеоамура, отличаются морфологически, кариотипами, размерами, темпом роста, плодовитостью, сроками жизни молоди в реках; они предпочитают разные районы, водоемы, стации. Расовые различия наследственно стойки.

Необходимо подчеркнуть, что кета, размножающаяся в один и тот же сезон, в разных регионах образует качественно своеобразные формы. Например, летненерестующая камчатская кета (вероятно, в границах Палеоюкона) избирает нерестилища, снабжаемые грунтовыми водами, и следовательно, по экологии развития аналогична не летней, а осенней амурской кете. Сопоставляемые формы нагуливаются также в разных районах, различаются морфобиологически и различия между ними достигают подвидового ранга.

В свою очередь, подвиды образуют популяции, приуроченные к крупным рекам или рекам определенного района, которые делятся на генеративно обособленные локальные стада (субпопуляции). При сравнении биологии размножения привлекают внимание различия, связанные с протяженностью анадромных миграций. Удаленность нерестилищ от моря отражается на размерах, жирности, состоянии зрелости производителей при заходе в реки, продолжительности жизни молоди в пресной воде и других

признаках. В одни и те же нерестовые реки, например реки о. Сахалина, кета заходит из разных районов нагула и качественно различается.

Самцы кеты продуцируют сперму продолжительное время, выделяют ее большими порциями с высокой концентрацией сперматозоидов. Абсолютная плодовитость сравнительно низкая, икринки очень крупные: их вес достигает 300 мг и превосходит вес икринок горбуши в 1,5 раза, а нерки — более чем в 2 раза. Икра содержит значительное количество астаксантина и окрашена в оранжевый цвет, более интенсивный у форм, размножающихся в местах выхода грунтовых вод.

Отметим некоторые особенности морфогенеза. В отличие от благородного лосося и нерки у кеты уже четвертая борозда дробления проходит в экваториальной плоскости и образует два слоя клеток, а иногда тенденция к расположению бластомеров в два слоя отмечается на стадии 8 бластомеров. Вследствие большого количества желтка процесс эпиболии затягивается до образования 56—58 сегментов. В связи с этим икра долго сохраняет высокую чувствительность к толчкам. При низком содержании кислорода кровообращение может начинаться на стадии 52—53 сегментов, обычно же несколько позже. Эмбрионально-личиночные органы дыхания мощнее развиты у форм, нерестящихся на местах выхода грунтовых вод. Вид приспособился развиваться в условиях невысокого насыщения воды кислородом. В покровах тела меланофоры обнаруживаются в начале 10-го, а липофоры — в конце 10-го этапа развития. При температуре около 10° инкубация длится 50—60 сут. (до 600 градусо-дней и более), а при более низкой — растягивается до 130 сут., но число градусо-дней уменьшается (примерно до 420). Типично дружное вылупление.

Как и у других рыб той же экологической группы, икринки кеты выдерживают значительное давление, однако очень чувствительны к толчкам, вибрации, переворачиванию; они приспособлены развиваться при полном покое и в темноте. Вылупившиеся зародыши приобретают положительную реакцию на течение, прикосновение посторонних предметов, светобоязнь. Положительная тактильная реакция и светобоязнь утрачиваются личинками перед выходом из гнезд. Период эндогенного питания зародышей и этап смешанного питания личинок у этого вида особенно продолжительны. В гнездах кета достигает высокого уровня дифференцировки и значительного размера — до 30 мм и более.

Личинки питаются разнообразными относительно крупными бентическими и другими организмами, а не мелким зоопланктоном, как личинки большинства костистых рыб. Личинки и мальки кеты ведут стайный образ жизни. Они имеют прогонистое тело, относительно короткие парные и низкие непарные плавники. Их пятнистая окраска сходна с окраской молоди нерки. От последней молодь кеты четко отличается значительным количеством меланофоров в анальном плавнике, короткими, по сравнению с жа-

бернными лепестками, жаберными тычинками, меньшим их числом и другими признаками.

Пресноводный цикл жизни молоди кеты короче, чем у прочих лососей, исключая горбушу. Катадромная миграция протекает преимущественно весной. Кета выходит из рек в конце этапа смешанного питания, а также в течение первого и, реже, второго этапов малькового периода жизни. Молодь летненерестующей формы задерживается в реках несколько дольше осенненерестующей.

В процессе эволюции кета приспособилась развиваться в условиях снабжения гнезд как подрусловым (в основном) потоком, так и грунтовыми водами, которые существенно отличаются термическим, газовым режимами и другими свойствами. Сезоны размножения подобных форм, отличающихся экологией онтогенеза и в морфофункциональном отношении, в разных регионах различаются. Это стоит в связи с гидрологическими, гидробиологическими особенностями бассейнов и их геологической историей, равно как и с нагулом в различных районах моря. Широкое морфобиологическое разнообразие отражает адаптивную пластичность вида. Кета смогла освоить огромный ареал, охватывающий различные климатические зоны, размножаться в водоемах разного типа, начиная с лета и до глубокой зимы, использовать для нагула обширные пространства морей и океана и тем самым поддерживать высокую численность. Кета многочисленнее в тех регионах, которые населены экологически разнообразными внутривидовыми формами.

НЕРКА, ИЛИ КРАСНАЯ — *O. NERKA* (WALBAUM)

На рубеже 20—30-х годов в СССР ежегодно добывалось в среднем 250 тыс. ц нерки. Ввиду высокой ценности для консервной промышленности стоимость улова нерки достигала 25% стоимости всего улова камчатских лососей. В 1931—1942 гг. в среднем вылавливалось ежегодно 7,6 млн. экз., а в 1955—1966 гг.— лишь 1,4 млн. По уловам этот вид уступает горбуше и кете, а в восточной части ареала — только горбуше (Кузнецов, 1937; Крогиус, Крохин, 1956; Леванидов и др., 1970).

Распространение, жизнь в море, возраст созревания. Ареал нерки заметно у́же, нежели у кеты и горбуши. Вид наиболее многочислен у берегов Аляски и в Камчатском рыбопромысловом районе; в Японском море отсутствует. Важнейшие районы зимовки и нагула наших стад расположены южнее западных островов Алеутской гряды. Западнокамчатские стада зимуют ближе к северным Курильским островам и через проливы между ними мигрируют на нерест. Рыба, мигрирующая в реки весной, держится в море севернее той, которая идет на нерест летом. Начало

миграции весенней нерки отмечается при прогреве поверхностных вод до 2—4°, летней—при большем прогреве (Берг, 1948; Бирман, 1967).

Созревание наступает чаще в возрасте 4—5 лет, реже 3 и 6—7, в отдельных случаях — 8 лет. Морской нагул длится обычно 2—3 года, у небольшого процента особей 1 или 4 года. Из ключей молодь начинает мигрировать через несколько недель после выхода из грунта, а в озерах живет от 1 до 3, даже 4-х лет. Некоторое количество особей не выходит в море, созревает в озерах карликами (residual forms). Широко распространена жилая нерка.

Внутривидовая дифференциация. В стадах азиатской нерки Е. К. Суворов (1948) насчитывал 6 рас. Л. С. Берг (1948) кроме типичной камчатской нерки выделял азабача — *O. nerka infraspecies asabatsch* Berg, которого считал формой, параллельной осенней кете. Азабач отличается бо́льшей величиной, плодовитостью и поздним нерестом. В качестве одной из осенних рас он выделял тауйскую нерку, или овеч, — *O. nerka infraspecies ovetsch* Taliev. Как об особой расе Берг говорил о известном камчадалам арабаче, отличающемся от типичной нерки меньшей величиной, мелкой икрой, красным мясом во время нереста, более светлым брачным нарядом. По данным А. Г. Остроумова (1965), *O. nerka infraspecies arabatsch* в бассейне р. Камчатки занимает обособленный нерестовый ареал — южную часть Центральной камчатской депрессии. Этот лосось размножается с конца июля до первой декады сентября. Арабач выделяется некоторыми морфологическими признаками, низкой плодовитостью (в среднем 2750 икринок) и сокращенным пресноводным циклом.

На обоих континентах имеется жилая нерка. Форма из японских озер названа *O. nerka adonis* Jordan et McGregor. На нашей территории жилая нерка обитает в оз. Кроноцком на Камчатке, в оз. Сопочном на о. Итуруп. Жилую нерку североамериканских вод, где она распространена значительно шире, именуют кокани, или неркой Кеннерлея — *O. nerka kennerlyi* (Suckley). Жилая форма растет медленно, созревает в возрасте от 2 до 7 лет, имея длину 23—35 см и вес 200—300, реже 750 г. У нее развивается значительно меньше, чем у проходной, пилорических придатков, короче хвостовой стебель, меньше относительная длина рыла, а высота головы больше. Несколько отличаются и другие пластические признаки. Брачный наряд выражен слабее. Плодовитость низкая (Крохин, Крогиус, 1936; Ricker, 1940; Берг, 1948, Vernon, 1957; Tokui, 1959, 1961; Nelson, 1968; С. И. Куренков, 1972). В оз. Сопочном жилая нерка питается крупными гаммарусами, корюшкой, растет быстрее, созревает в основном в возрасте 3+ и 4+, при средней длине 40 см и весе более 900 г. Отдельные особи вырастают до 47 см и весят свыше 1400 г (Иванков, 1968).

Возрастной состав нерестовых популяций анадромной нерки очень сложный. Однако в них ежегодно численно преобладают какие-либо 2—3 возрастные группы. В р. Камчатку большая

часть стада мигрирует на пятом году, прожив в пресной воде 1 год; значительная часть молоди живет в озерах этого бассейна 2 года и возвращается на нерест пяти- и шестилетками. В нерестовой популяции бассейна р. Озерной выделяется 7 возрастных групп, преобладают пяти- и шестилетки, которые в оз. Курильском живут 2—3 года. В дальнеозерском стаде бассейна р. Паратунки насчитывается до 15 возрастных групп, из которых преобладают четырех- и пятилетки, живущие в озере 1 и 2 года.

Существенно различаются размер, вес и плодовитость. Нерка р. Камчатки достигает длины 80 см и веса выше 4 кг, средняя длина самок составляет 58 см, средний вес — 2,5 кг. В р. Озерной в 1940—1959 гг. средний размер пятилетних самок составлял 50,6—58,2 см, самцов — 51,8—58,2 см; средний вес самок варьировал от 1,66 до 2,35 кг, самцов — от 1,70 до 2,56 кг. В возрасте 6_2+[1] в отдельные годы средняя длина самок достигала 63,8, самцов — 66,1 см, а вес соответственно 3,88 и 3,91 кг. Пятилетние самки из оз. Дальнего при средней длине 53,9 см весят 1,87 кг, а самцы имеют среднюю длину 57,6 см и вес 2,28 кг. В р. Камчатке отмечены колебания абсолютной плодовитости от 1570 до 6448 икринок, средняя величина около 3760 икринок. Средняя по годам плодовитость самок преобладающих возрастных групп в р. Озерной колеблется от 2100 до 4100 икринок. В Начикинском озере средняя плодовитость нерки весеннего хода — 2830 икринок, а летнего — 3640. Еще ниже плодовитость нерки Паратунских озер: в оз. Ближнем она составляет 2000—2400 икринок, в оз. Дальнем 2500—2600, у карликовой нерки около 500; в то же время средняя плодовитость нерки, размножающейся в ключах бассейна р. Паратунки, близка к 5000 икринок (Кузнецов, 1928; Крогиус, Крохин, 1948, 1956; Егорова и др., 1961). В ключе Карымайском в разные годы средняя плодовитость варьировала в пределах 4500—5165 икринок (Семко, 1954). Средняя плодовитость нерки канадского оз. Калтас в 1932—1938 гг. варьировала в пределах $3796 \pm 42 - 4310 \pm 69$ икринок (Foerster, Pritchard, 1941). Плодовитость нерки Кеннерлея около 450—480 икринок (Rounsefell, 1957). Особенно высокой оказалась плодовитость рыбы из р. Ича: пятилетки и шестилетки, прожившие по году в пресной воде, имели в среднем соответственно 5555 и 6387 икринок (Грачев, 1968). Широкий диапазон изменчивости абсолютной плодовитости косвенно указывает на разнообразие условий воспроизводства.

Нерка образует обособленные группировки, приуроченные к определенным рекам, озерам, их притокам и отдельным нерестовым участкам. В бассейне небольшой р. Паратунки, например,

---

[1] Первая цифра указывает общее число прожитых лет, вторая (внизу) — колнчество лет, прожитых в пресной воде, плюс налнчие прироста на чешуе после образования последнего годового кольца.

морфобиологически отличаются нерка оз. Ближнего, оз. Дальнего и нерка, размножающаяся в ключах. Оз. Дальнее посещает экологически разнородная рыба весеннего и летнего сроков хода. Первая заходит в озеро и нерестится раньше, на большей глубине (Крогиус, 1949, 1954; Крогиус, Крохин, 1956; Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1969). По нескольку локальных группировок выделяется и в других бассейнах (Thompson, 1945; Берг, 1948; Schaefer, 1951; Семко, 1954; Hartman, Releigh, 1964; Mathisen, 1966). Группировки, различающиеся морфобиологически, имеющие разобщенные места размножения и нагула, известны у жилой нерки (Vernon, 1957; С. И. Куренков, 1972). В какой-то мере отличаются районы нагула и у анадромной нерки, воспроизводящейся в разных бассейнах, хотя в море наблюдается и смешение стад (Бирман, 1958, 1967; Коновалов, 1966, 1971). В последнее время указывается на обособленность группировок, занимающих небольшие нерестовые участки (Коновалов, 1972). Дробная дифференциация и сложный состав популяции особенно характерны для этого вида. Рыба репродуктивно изолированных группировок может отличаться сроками миграции и нереста; отмечаются различия в размере покатников, качестве пищи молоди, темпе роста, в числе позвонков, пропорциях тела, структуре чешуи, плодовитости, содержании жира и протеина при начале миграции, в окраске зрелых особей и других признаках (Крогиус, Крохин, 1956; Крогиус, 1958, 1970; Ricker, 1956; Foerster, 1968; Коновалов, 1972).

Районы размножения. Для размножения к северу нерка поднимается до р. Анадырь, в большем количестве мигрирует в реки Олюторского района и Камчатки, вдоль материкового побережья на юге достигает р. Охоты, входит в реки Командорских, Курильских островов и севера о. Хоккайдо; реки о. Сахалина, бассейна Амура и Приморья не посещаются. Наиболее многочисленные популяции у нас воспроизводятся в бассейнах р. Камчатки и р. Озерной. Нерестовый ареал североамериканских стад простирается от Берингова пролива до южнокалифорнийской р. Кламатч (Берг, 1948; Hikita, 1962, Foerster, 1968).

Анадромная миграция, созревание производителей, сроки нереста. Миграция в реки начинается сразу после их вскрытия. В устье р. Камчатки ход отмечается с конца мая и длится более трех месяцев; основной ход ранненерестующей формы приходится на июнь, ход летней нерки — азабача — длится до конца августа. В р. Озерную нерка идет с середины июля до середины, а в отдельные годы и до конца сентября. В оз. Дальнее весенняя нерка идет с мая до конца июня, летняя — с середины июля до конца августа (Кузнецов, 1928; Крогиус, Крохин, 1956; Семко, 1954).

Сроки размножения нерки, как и нерестовая миграция, весьма продолжительны. В низовьях р. Камчатки нерест длится с середины июля до конца октября. В р. Большой нерка весеннего

хода нерестится в течение июля и первых чисел августа, а нерка летнего хода размножается до начала октября. В бассейне р. Озерной нерест продолжается с конца июля до конца января и даже в феврале. В ключах среднего и верхнего течения р. Паратунки нерест наблюдается с 10—15 августа до конца сентября. В оз. Ближнем он проходит с середины августа до второй декады ноября, а наиболее массовый — с двадцатых чисел августа до начала октября. В 1961 г. подход рыбы был слабым и начало нереста запоздало примерно на декаду. Оз. Дальнее бассейна той же реки посещают два «сезонных» стада. Нерестилища нерки весеннего хода располагаются на глубинах и недоступны для непосредственного обозрения. Судя по косвенным данным (вылов текучих экземпляров, обнаружение икры в желудках хищных рыб, появление сеньки), размножение проходило с 20-х чисел июля до конца августа. Нерест нерки летнего хода протекает с 25—28 августа до конца октября; месяцем массового икрометания является сентябрь. Некоторые самцы остаточной (карликовой) формы созревают к концу первой декады сентября и участвуют в нересте проходной формы лосося. Однако первые текучие карликовые самки попадались не раньше 5—10 октября; они мечут икру до второй половины ноября.

Нерестилища располагаются от низовий до высокогорных участков рек. В бассейне р. Камчатки нерестовое оз. Азабачье удалено от Усть-Камчатска всего на 35 км, оз. Ушки — более чем на 200 км, а некоторые рыбы поднимаются в верховье реки. По р. Юкон этот вид проделывает путь более чем в 3000 км. За время подъема на 1100 км, процент жира снижается у самцов с 9,34 до 3,23, а у самок с 10,55 до 2,7 (Idler, Bitners, 1958). Проплывая в среднем около 56 км в день, нерка ежедневно расходует около 15 килокалорий (Atkinson, 1963). Чрезмерный расход энергии на преодоление препятствий при миграции может снизить эффективность нереста.

Нерка заходит в реки со слабо развитыми гонадами и достигает нерестовых озер серебрянкой на III—IV стадии зрелости. В реках рыба дозревает во время задержки на ямах, где слабое течение, а в озерах в течение 1—2, в некоторых до 3—4 месяцев живет в пелагиале (Крогиус, 1954; Иевлева, 1964; Foerster, 1968). На места нереста лососи выходят в брачном наряде с текучими или почти зрелыми половыми продуктами (последнее относится к небольшому проценту самок). Серебристые особи здесь не встречаются. Это указывает на экологическое своеобразие мест размножения, которые не подходят для жизни незрелых лососей.

Начало созревания обнаруживается по потускнению серебристого блеска чешуи. Затем рыба темнеет. Позже в покровах тела появляется красный пигмент, придающий сначала бурую, затем все усиливающуюся красную окраску. К созреванию рыба достигает интенсивного красного с малиновым оттенком цвета. Голова зрелых особей имеет зеленую с желтоватым оттенком окраску.

но жаберные крышки приобретают разной интенсивности красноватый оттенок. Краснеют спинной, жировой и анальный плавники, основание хвостового, меньше краснеют брюшные плавники; грудные же плавники и конец хвостового окрашиваются в оливково-зеленоватый цвет. Концы первых лучей грудных, брюшных и анального плавников приобретают беловатую каемку. Между лучами спинного и хвостового плавников имеются продолговатые темные пятнышки. Самцы окрашены ярче самок, но различия невелики (хорошие цветные изображения серебристой и зрелой нерки приведены в атласе «Промысловые рыбы СССР» (1949) и в монографии Ферстера—Foerster, 1968). Изменение окраски сопровождается утолщением кожи, в нее погружается чешуя, наружный край которой подвергается резорбции. Тело созревающих самцов уплощается, на спине, как и у горбуши, вырастает большой киль. Челюсти удлиняются, край верхней челюсти изгибается книзу. Вырастают крупные зубы (рис. 16). Форма тела, скелет головы и зубы у самок изменяются слабее.

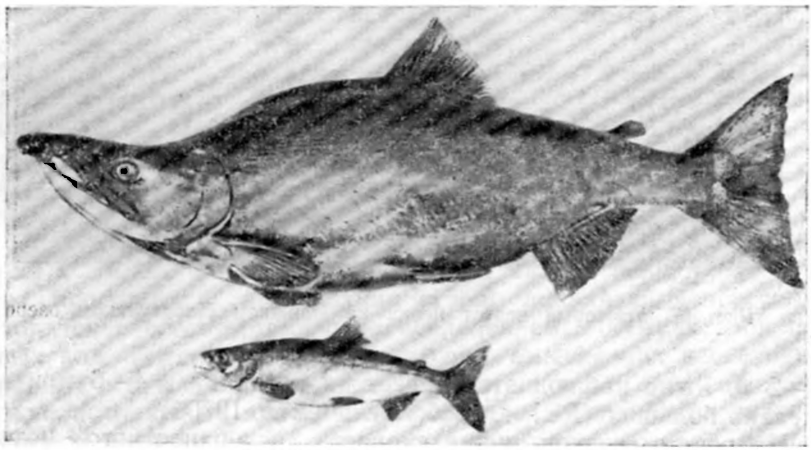


Рис. 16. Текучие анадромный (сверху) и карликовый самцы нерки

У некоторых зрелых особей брюшко сохраняется светловатым и на теле остаются следы поперечных темных пятен. При слабых изменениях окраски меньше преобразуются форма тела и скелетные элементы. Это свойственно рыбам меньшего размера и тем, которые размножаются на хорошо аэрируемых нерестилищах рек и в быстро текущих ключах (Смирнов, 1959б).

Судя по экземплярам, любезно предоставленным нам Е. М. Крохиным, жилая нерка оз. Кроноцкого на Камчатке в период созревания изменяется слабее анадромной. Она окрашена светлее, киль на спине самцов только намечается, зубы увеличи-

ваются незначительно. Не так значительны преднерестовые изменения жилой нерки и в других водоемах (Tokui, 1959, 1961).

Нерестилища, нерест, условия развития. Сведения о нерестилищах и нересте нерки содержатся в работах многих авторов. Для нас особую ценность представляет работа Е. М. Крохина (1960), обобщающая данные о нерестилищах камчатской нерки, в том числе тех водоемов, на которых мы работали.

Нерестилища располагаются на мелководьях рек, ключей, лимнокренов, литорали озер. Гнезда устраиваются от самого уреза воды (рис. 17), в массе на глубинах от 30—70 см и до



Рис. 17. Массовый нерест нерки на Ближнем Паратунском озере

1,5—2 м. Реже наблюдается нерест на глубинах в 4—6 м и значительно больших (Ricker, 1966; Остроумов, 1970б).

На речных нерестилищах скорость поверхностного потока, как правило, не превышает 10—20 см/сек, а на озерных — падает до нуля. Отложенная в грунт икра омывается родниковыми водами; к местам их выхода и приурочены нерестилища. Избираются такие участки, где грунт легко поддается разрыхлению. Нерка нередко нерестится в местах со значительными отложениями песка и ила (Кузнецов, 1928; Крогиус, 1951; Burner, 1951; Семко, 1954; Крохин, 1960; Foerster, 1968).

Размер расчищаемых при откладке икры площадок варьирует в зависимости от размера камней, уплотненности грунта, скорости течения и величины рыбы. Ширина нерестовых бугров колеблется от 0,9 до 1,7 м (в среднем 1,25), длина от 1,5 до 4,5 м (в среднем 2,45 м). Икра выметывается отдельными порциями и закапывается на глубине от 10—15 см до 30 и даже

40 см. При удобоподвижном грунте чаще насчитывается 4—5 отдельных групп икринок (гнезд), объединенных в общий нерестовый бугор (Кузнецов, 1928; Семко, 1954; Mathisen, 1966).

В устройстве нерестовых бугров активная роль принадлежит самкам. Около каждой из них держится по несколько самцов. В расчистке нерестилищ самцам принадлежит меньшая роль. Сообщается об их участии и в устройстве гнезд (Hartman, Releigh, 1964). Обилие самцов гарантирует осеменение выметанных икринок. Количество оплодотворенной икры в природе достигает 98% или близкую величину (Кузнецов, 1928).

По наблюдениям разных авторов, в течение сезона на нерестилищах сменяется до 4—6 групп производителей. Когда рыбы бывает очень много, самки поздних подходов могут разрушать некоторые гнезда, устроенные ранее. При нормальном заполнении нерестилищ они копают грунт в стороне от имеющихся гнезд. И. И. Кузнецов (1928) перекопку гнезд считал одним из самых серьезных недостатков размножения лососей. Описывая наблюдения за сменой производителей на оз. Ушки, он, однако, замечает: «Обычно, если была возможность, новая рыба занимала пространство между буграми». Это, естественно, снижает опасность разрушения гнезд. В условиях низкого уровня запасов гибель икры от перекопки гнезд едва ли может быть значительной. Надо также учитывать положительную роль хорошего заполнения нерестилищ и повторности подходов производителей. При массовом продолжительном нересте обеспечивается хорошая фронтальная расчистка грунта нерестилищ, что благотворно сказывается на водоснабжении гнезд и развитии икры.

Исследователями подчеркивается приуроченность нерестилищ нерки к местам выхода грунтовых вод на дне нерестовых водоемов. По данным Е. М. Крохина (1960), локализация нерестилищ находится в соответствии с распределением аккумуляторов грунтовых вод. Температурный режим вод, омывающих нерестилища, стабилен в суточном и годовом аспектах, и для них характерны низкие абсолютные значения температур (для исследованных водоемов порядка 3—5°). В то же время вода в озерах, особенно у берегов, летом прогревается интенсивно (на мелководных нерестилищах оз. Дальнего и оз. Ближнего нами отмечался прогрев воды до 15—16°, тогда как выходящие в районе нерестилищ грунтовые воды имели температуру 5—7°). Судя по многолетним наблюдениям за одним из ключей вблизи оз. Дальнего, температура грунтовой воды в самые холодные месяцы оказывается лишь немного ниже 3°, в августе и сентябре составляет около 4,2°, максимальная немного выше 4,5°, а среднегодовая равна 3,4°; годовые колебания температуры незначительные — 1,5—2°. Устойчивая низкая температура свойственна Карымайскому нерестовому ключу. Его поверхностные воды хорошо насыщены кислородом, а подземные, омывающие гнезда, аэрированы слабо (Семко, 1954).

Сравнивая качество грунтовых вод нерестилищ, Е. М. Крохин отмечает характерное для них пониженное содержание кислорода, повышенное — свободной углекислоты и кремниевой кислоты, низкое pH. В результате исследования ряда водоемов Камчатки делается следующий вывод: «Воды нерестилищ красной обладают свойствами, противоречащими широко распространенным представлениям о том, будто эти воды богаты кислородом и бедны свободной углекислотой» (Крохин, 1960, стр. 99). По данным того же автора, ниже приводится характеристика грунтовых вод нерестилищ нерки в Дальнем Паратунском озере.

Показатель	Литораль северного участка	Литораль западного участка
Содержание растворенного кислорода		
в мг/л в среднем	~4,5	~7,0
колебания	1,46—9,41	3,03—11,37
в % в среднем	>50	~55
колебания	13,4—75,6	24,9—85,7
Содержание свободной углекислоты		
в мг/л в среднем	~5,5	12,0—13,0
колебания	0,83—18,2	6,76—22,0
Содержание бикарбонатной углекислоты в мг/л, колебания	29,6—44,2	10,6—24,7
pH, колебания	7,1—8,2	6,4—6,9

Материалы гидрохимических исследований указывают на то, что даже в небольшом нерестовом водоеме отдельные нерестилища могут омываться водами с отчетливо различающимися свойствами. Это объясняется неоднородностью геологического строения побережья нерестового водоема.

Эффективность размножения. В р. Камчатке у нерки при размножении не попадает в гнезда в среднем 18,2% икринок. В гнездах погибает 16,2% икринок. Из 75 просмотренных бугров вся или почти вся икра погибла в 9 гнездах и личинки — в 2 гнездах (Кузнецов, 1928). На нерестилищах оз. Дальнего гибнет от 20 до 80%, в среднем 50% икринок, а в оз. Курильском 25—30%, и только в один неблагоприятный год погибло до 65% икринок (Крогиус, Крохин, 1956).

Различную эффективность размножения иллюстрируют также следующие данные. Самки выметывают практически всю икру, но в некоторых водоемах в теле самок после икрометания остается 1,5—2,8% икринок (Foerster, 1968). В ключе Карымайском (бассейн р. Большой, Западная Камчатка) при обильном подходе производителей эта величина достигала 6,6% от плодовитости (у кеты в то же время она составляла 12%). В том же водоеме

при икрометании терялось 36,5% икринок. Количество мальков, мигрирующих из ключа, колебалось от 2,5 до 18,7% от внесенной в гнезда икры, составив в среднем за 8 лет 12,1% (Семко, 1954). За 21 год наблюдений из ключа в расчете на одну самку мигрировало от 1 до 824, в среднем 263 малька (Леванидов, 1969). В небольшом канадском ключе Толли в 1949—1959 гг. количество мальков составляло от 1,8 до 19,3% потенциальной плодовитости (в среднем 8,4%), в ключе Скалли от 9,3 до 13,8%, в среднем за 6 лет 12,1% (Foerster, 1968).

В озерах молодь нерки живет продолжительное время и ее много гибнет преимущественно от хищников. Из оз. Дальнего в 1935—1962 гг. мигрировало молоди от 0,04 до 1,22% от числа икринок, содержавшихся в самках (Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1969). В озерах Северной Америки тот же показатель несколько выше: в оз. Калтес — 1,13—3,16%, в оз. Бабине — 0,48—2,0%, в оз. Лакельсе 0,4—8,5% (Foerster, 1955). В Карымайском ключе личинок и мелких мальков истребляют гольцы (Salvelinus), а также крупные мальки лососей, включая и нерку. Гибель составляет от 13 до 91% от урожая в гнездах (Семко, 1954). Общая смертность молоди во время жизни в канадских озерах колеблется от 10 до 60% (Ricker, 1966). Уничтожение хищных рыб и пищевых конкурентов позволяет существенно увеличить выживание молоди лососей (Foerster, Ricker, 1941, цит. по Foerster, 1968; Крогиус, Крохин, 1956).

В связи с тем, что в море молодь выходит, имея разный возраст и размер, ее выживаемость варьирует. От молоди разных поколений, выходящей из канадского оз. Бабине, в море выживает 1,03—6,43%, в стаде оз. Чилко 6,03—20,8% (среднее за 7 лет 12,73%), коэффициент возврата для стада оз. Калтес составляет 7,16—7,46% (Ricker, 1966). Из оз. Дальнего в море выходит особенно крупная молодь и возврат взрослых особей варьирует от 10 до 36%, составляя в среднем около 20% от количества покатной молоди. Определенная устойчивость этого показателя позволила использовать данные учета покатников для прогнозирования количества возвращающихся производителей и возможного улова (Крогиус, 1949, 1951; Крогиус, Крохин, 1956).

РАЗВИТИЕ ПРОХОДНОЙ НЕРКИ

Наблюдения проводились в бассейне р. Паратунки—оз. Дальнем, Ближнем, р. Дальней, в Тундровом и других ключах.

Половые продукты. Выдерживая самцов в садках рыбоучетного заграждения на р. Дальняя, нам удалось от одного из них получить сперму 8 раз в количестве 41,8 мл; пробы брали через 2 сут. У разных особей и в разных пробах объем эякулята колебался от 2,3 до 8,5 мл. В 1 мм³ эякулята сперматозоидов насчитывалось от 6,36 до 15,41 млн., в среднем 10—11 млн.

В 1961 г. на нерестилищах были отловлены 11 самцов длиной

52—66 см (средняя 61,2 см) и весом 1,7—3,15 кг (средний 2,46 кг). От них получено спермы от 3 до 28 мл, причем в 1 мм³ содержалось от 4,02 до 18,22 млн. спермиев, в среднем 10,27 млн. Эти пробы оказались обильнее по той причине, что самцов убивали и сперму отцеживали полнее. Судя по обобщенным данным, в одном эякуляте на каждый грамм живого веса самца приходилось немного более 47 млн. сперматозоидов. У других видов эта величина больше. В процессе сперматогенеза у нерки наблюдается гибель части сперматозоидов (Weisel, 1943). Возможно, этим и объясняется небольшое количество спермы, продуцируемое неркой.

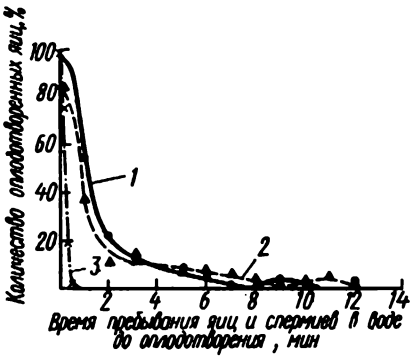


Рис. 18. Сохранение в воде фертильности яйцами и сперматозоидами нерки

1 — изменение количества оплодотворенных яиц (в %), выдерживавшихся в воде при температуре 11,0°; *2* — то же при 8,0°, *3* — изменение количества оплодотворенных яиц (в %), осемененных сперматозоидами, пробывшими разное время в воде при 11,0°

Сперма, разведенная водой, быстро утрачивает фертильность. При температуре 11° через 10 сек., после разведения, количество оплодотворенной икры уменьшалось на 24%, а через 30 сек. после активации оплодотворялись лишь единичные икринки. Немного дольше сперматозоиды сохраняли в воде фертильность при 8,0° (рис. 18).

У самок летнего хода, взятых с нерестилищ Паратунских озер, вес зрелых овоцитов варьировал от 84 до 132 мг ($M = 109{,}2 \pm 2{,}02$, $\sigma = 13{,}4$, $n = 44$). Вес икринок у самок из ключа Тундрового колебался от 85,5 до 121,2 мг (среднее для 8 самок 108,2 мг). Разница веса икринок несущественна, несмотря на то, что плодовитость нерки, размножающейся в ключах, примерно вдвое выше. В нашем распоряжении имелась лишь одна зрелая самка из весеннего захода в оз. Дальнее. Ее икра оказалась очень мелкой (вес 77,5 мг) и необычайно интенсивной окраски.

Зрелые икринки нерки из оз. Дальнего в среднем содержали 39,74% сухого вещества, в котором было 7,77% жира, 66,54% протеина и 3,73% зольных веществ.

Икринки имеют красно-оранжевый с малиновым оттенком цвет. Сопоставление икры с эталонами Атласа цветов (Рабкин, 1956) позволяет ориентировочно охарактеризовать вариации ее цвета длиной волны порядка 591—604 нм. В икре больше астаксантина, чем у других лососей (Яржомбек, 1970).

После активации водой значительное количество икринок теряет фертильность уже через 1 мин. При температуре 11° через

2 мин. способность к оплодотворению теряло 75% икринок, через 6 мин. — 92%, через 11 мин. — 100%. При температуре 8° отдельные икринки сохраняли в воде фертильность в течение 12 мин. (см. рис. 18).

Условия развития изучавшейся икры. Большую часть икры выдерживали в инкубаторе Паратунской лаборатории, оснащенном аппаратами системы Вильямсона. Температура воды в начале развития была около 4,5°, к концу инкубации снижалась до 2,5°, суточные колебания не превышали 0,2° (рис. 19). По данным

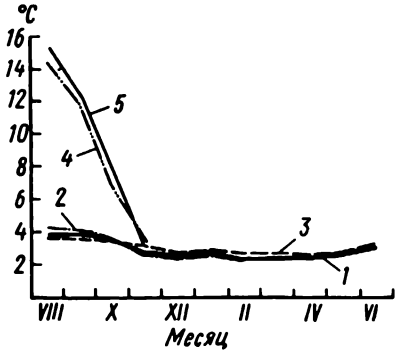


Рис. 19. Температурный режим в Паратунском экспериментальном инкубаторе (*1* — в 1956—1957 гг., *2* — в 1957—1958 гг., *3* — в 1961—1962 гг.) и в речном аппарате (*4* — в 1956 г., *5* — в 1957 г.)

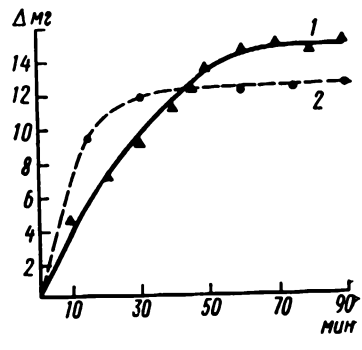
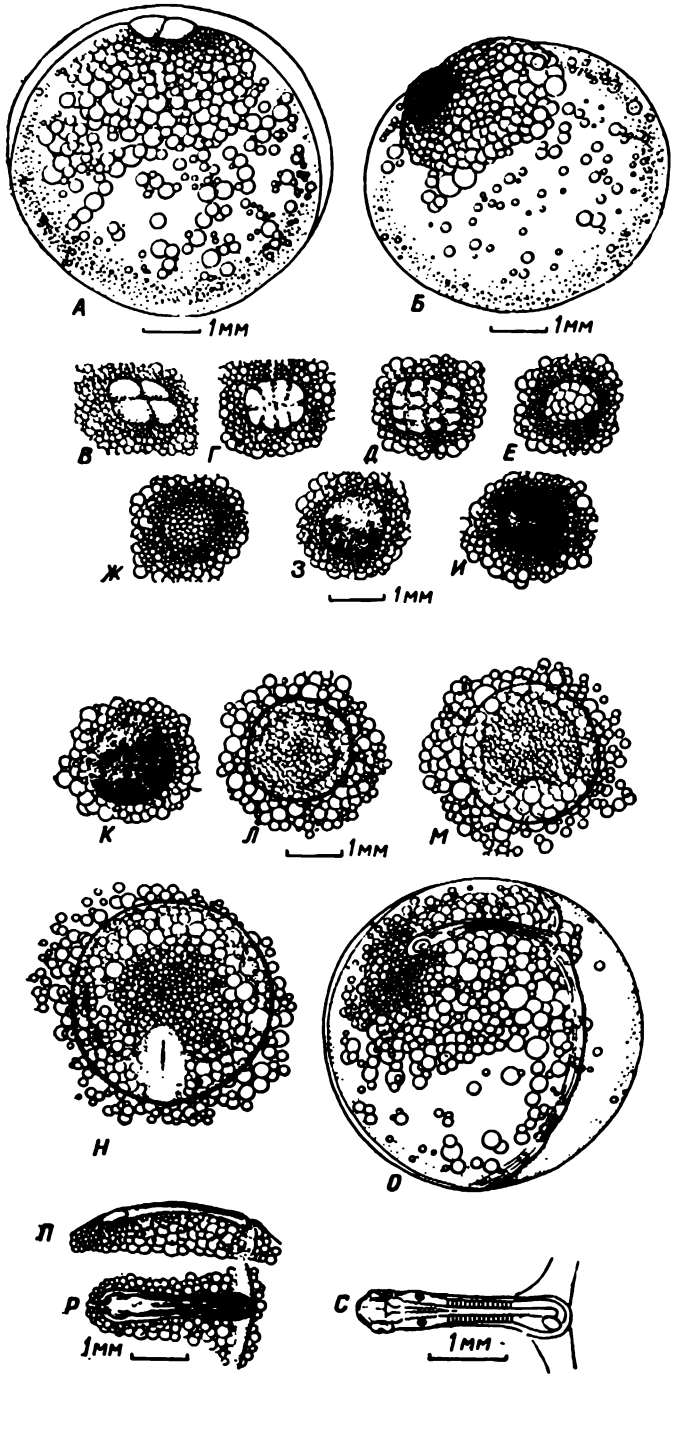


Рис. 20. Потребление воды осемененными икринками нерки
1 — при 4,0—5,6°, средний вес икринки до набухания 127,4 мг, *2* — при 13,7—14,1°, средний вес икринки до набухания 96,6 мг

Е. М. Крохина (1960), вода ключа, снабжающего инкубатор, имеет устойчивый газовый режим. Кислорода в ней содержится 12,2—12,9 мг/л, свободной углекислоты 4,8—5,7 мг/л; pH 6,9—7,0. Часть икры тех же партий инкубировалась в опытных аппаратах, снабжавшихся речной водой (далее эти аппараты будем называть речными). В начале инкубации среднесуточная температура в них достигала 15—16° с максимумом в середине дня 18—19°. К середине ноября температура воды постепенно снизилась до 3,5°. Суточные колебания достигали 2,5—3,1°. Насыщение воды кислородом приближалось к 100%, а иногда и превышало эту цифру; реакция среды была близкой к нейтральной.

Эмбриональный, или зародышевый, период развития

Описание основывается преимущественно на наблюдениях за икрой, оплодотворенной 20 и 27/VIII 1956 и 28/VIII 1957 г. В качестве дополнительных используются некоторые сведения о


А
1мм
Б
1мм
В
Г
Д
Е
Ж
З
1мм
И
К
Л
1мм
М
Н
О
Л
Р
1мм
С
1мм

развитии икры других серий. В частности, просмотрены фиксированные пробы икры проходной и остаточной нерки, собранные в 1955—1956 г. Ф. В. Крогиус и любезно предоставленные в наше распоряжение.

Наблюдения за обводнением икринок проведены при температуре 4,0—5,6° и 13,7—14,1° (рис. 20). В первом случае икринки до помещения их в воду весили 127,4 мг, во втором — 96,6 мг. При повышенной температуре потребление воды проходило интенсивно до 20 мин. и набухание завершилось через 30—40 мин. после активации. При низкой температуре увеличение веса икринок наблюдалось около 60 мин. Проверка показала, что икра разных самок в результате обводнения увеличивает вес на 10,8—16,1% (в среднем по 10 самкам на 13,3%), а объем — на 12,9—17,9% (в среднем на 15,3%). Диаметр набухших икринок, взятых от разных самок, варьировал от 5,6 до 6,5 мм. Форма икринок не строго шарообразная, яйцевидная. Вес набухших икринок колебался от 96,4 до 151,2 мг (в среднем 119,3 мг), при весе желточной массы с цитоплазмой 78,6—120,2 мг (около 80% веса икринок) и весе оболочек 4,4—6,7 мг (в среднем 5,2 мг); вес подоболочной жидкости составлял 13,4—25,2 мг (в среднем 18,3 мг). Толщина оболочек набухших икринок колебалась от 23 до 42 мк ($33{,}0 \pm 0{,}60$). Внешний вид икринок, взятых от разных самок, отличается. Примерно у 20% самок икринки после набухания приобретали белесоватый матовый налет. По данным Иевлевой (1967), которые используются и дальше, зрелые овоциты устойчивы к механическим воздействиям. Чувствительность повышается с началом оводнения икринок и становится низкой после набухания.

1 этап. Образование зародышевого диска. Нерка в своем развитии проходит в основном те же этапы, что и кета. Это позволяет дать их более краткую характеристику. Описание ведется преимущественно по наблюдениям за икрой, развивавшейся в аппаратах Вильямсона, которые снабжались водой из ключа. Для сравнения используются данные по развитию икры в аппаратах, снабжавшихся речной водой.

Рис. 21. Дробление, бластула, гаструляция и более поздние стадии развития нерки

А — живая икринка, зарисованная в проходящем свете, вид сбоку. Видны два бластомера, лежащие в месте скопления жировых капель. *Б* — фиксированная икринка без оболочки на стадии морулы, вид сбоку. *В—Н* — зародышевые диски на разных стадиях, срезанные с фиксированных икринок вместе с небольшим участком желтка. *В* — 4 бластомера. *Г* — 8 бластомеров. *Д* — 16 бластомеров. *Е* — формирование 32 бластомеров. *Ж—И* — морула крупных, средних и мелких клеток. *К* — бластомерная бластула. *Л* — начало гаструляции. *М* — стадия появления «краевого узелка». *Н* — стадия «зародышевой полоски». *П, Р* — вид зародыша с 6 сегментами сбоку и сверху. *С* — эмбрион с 13 сомитами. *О* — зарисовка живой икринки в проходящем свете на той же стадии развития

В первое время после осеменения цитоплазма в икринках концентрируется медленно. За 2 час. до начала дробления цитоплазматический бугорок оставался плоским, имел диаметр более 2 мм и неровный контур, что указывало на незавершенность образования зародышевого диска. Сообщение о диаметре зародышевого диска у нерки, равном 1,96—2,07 мм (Иевлева, 1951), относится именно к такому состоянию.

Сформировавшийся зародышевый диск имеет почти правильный круглый, реже несколько эллиптический контур. Его диаметр равен 1,0—1,3 мм, при эллиптической форме больший диаметр достигает 1,4 мм. Площадь зародышевого диска мало отличается от родственных видов, но у нерки он уплощен и заключает меньше цитоплазмы.

2 этап. Дробление зародышевого диска. При температуре 3,8—4,0° первая борозда дробления у разных яиц появлялась через 22—25 час, после осеменения (рис. 21,*А*). Через 12 час. образовалось четыре бластомера, еще через 10 час. — 8 бластомеров. На этой стадии бластодиск немного удлиняется. Через 1,5 суток после первого дробления обнаруживалось 12, 14 и 16 бластомеров, располагавшихся в один слой и свободнее, чем у кеты. Борозды пятого дробления проходят уже в экваториальной плоскости и образуют второй слой бластомеров.

При средней температуре 13,7° первое и последующие дробления отмечались через 5 час. 40 мин. — 6 час., 8,5—9 час., 12—12,5 час., 15—15,5 час., 18,5—19 час. после осеменения. В возрасте 22 час. насчитывалось от 60 до 90 бластомеров, к исходу первых суток формировалась морула крупных клеток. При низкой температуре аналогичного состояния икра достигала в начале вторых суток (около 13 градусо-дней). Контуры морулы четкие, в плане она имеет форму круга диаметром 1,0—1,2 мм, высота достигает 0,3—0,4 мм. Клетки поверхностного слоя мельче и располагаются плотнее нижележащих.

При температуре 5,8° стадия 128 бластомеров отмечена в возрасте 72 час. Нижняя пороговая для этих стадий развития температура определена в пределах около 4,4—5,8°, а верхняя — 12,8—14,2°. Через сутки дальнейшее развитие может продолжаться при понижении температуры до 1,7° (Combs, 1965). На Ушковском рыбоводном заводе начало развития наблюдалось при 3,8—4°. Вероятно, икра камчатской нерки более холодостойка. Чувствительность дробящихся икринок к механическим воздействиям повышается. Ниже приводятся сроки прохождения последующих этапов теми зародышами, которые развивались в аппаратах, снабжавшихся речной водой (табл. 4).

3 этап. Бластула. При температуре 4° переход к стадии бластомерной бластулы происходил в начале или к исходу 6-х суток, а при 13,4° в конце 2-х суток (25—27 градусо-дней). На стадии ранней бластулы бластодиск имеет диаметр 1,3—1,4 мм (рис. 21,*К*). В первом случае через 3—4 сут. диаметр бластулы

увеличивался до 2 мм, она становилась более плоской, поверхностные бластомеры имели диаметр 20—25 мк. К концу этапа бластодиск закрывал зону мелких жировых капель.

Таблица 4

ТЕМП РАЗВИТИЯ НЕРКИ В АППАРАТАХ, СНАБЖАВШИХСЯ РЕЧНОЙ ВОДОЙ*

Этап	Среднесуточная температура, С°	Возраст зародыша, сут.	Число градусо-дней
1	13,7	0,25	3,5
2	14,3	~2	25—27
3	14,4	~3,5	46—52
4	14,0	6,5—7	79—86
5	13,6	10,5	150
6	13,5	11,5—12	163—169
7	13,6	около 13	около 183
8	12,6	около 18	около 250
9	10,8	28—29	367—378
10	8,3	36—37	460—470
11А	6,5	50	593
Начало массового вылупления	6,0	62	674

* Сведения относятся ко времени окончания этапов.

4 этап. Образование зародышевых пластов. У зародышей из аппаратов Вильямсона начало гаструляции отмечено на 11—12 сут., а из «речных» аппаратов — в возрасте 3 сут. 7 час. — 3 сут. 16 час. (46—52 градусо-дня). К этому времени диаметр зародышевого диска превысил 2 мм, он стал плоским. Клетки эктобласта уменьшились до 20—18 мк. Образовался «краевой узелок», дифференцировались зародышевые пласты (рис. 21, *Л*, *М*). На 17-е сут. диаметр бластодиска достиг 3 мм, образовался «краевой язычок». В возрасте 19 сут. (74 градусо-дня) бластодиск имел диаметр до 3,5—3,7 мм и покрыл почти всю зону скопления жировых капель. Зародыш достиг длины 1,3—1,5 мм (рис. 21,Н). Аналогичное состояние в «речных» аппаратах зародыши имели к исходу пятых — началу шестых суток. С переходом к процессу гаструляции чувствительность икры к механическим воздействиям повысилась.

5 этап. Формирование головы и туловища зародыша. Первые сегменты и признаки начала дифференцировки головного мозга появились на 20—21-е сут. (78—82 градусо-дня). К этому времени диаметр эмбрионального поля достиг 4 мм, а длина зачатка зародыша увеличилась до 1,7—1,9 мм. Описываемый этап у нерки наступал немного раньше, чем у кеты.

К исходу 23 сут. зародыши увеличились до 2,5—2,7 мм, у них образовалось 5—6 сегментов и выявились глазные выпячивания (рис. 21, *П, Р*). В возрасте 26 сут. (101 градусо-день) края бластодермы достигли экваториальной зоны яиц. Тело эмбрионов выросло до 2,6—3,0 мм и у них насчитывалось 10—14 сомитов (рис. 21, *С, О*). Образовались дефинитивные отделы головного мозга, сформировался мозжечок, четко выявились энцефаломеры, плакоды хрусталиков. Хорошо выраженные слуховые капсулы были удалены от глаз почти на 0,3 мм. Головной отдел составлял более 32% общей длины эмбриона. Сзади, снизу хвостовой почки, хорошо виден купферов пузырек. Выявились зачатки сердца, глоточных карманов, средней кишки. Тело таких эмбрионов уплощено, вдается в желточную массу и почти не выдается над поверхностью яйца.

Месячные эмбрионы имели длину 3,7—4,0 мм и 15—17 сегментов. Бластодерма охватывала большую часть желточного мешка. Чувствительность икринок к механическим воздействиям несколько снизилась.

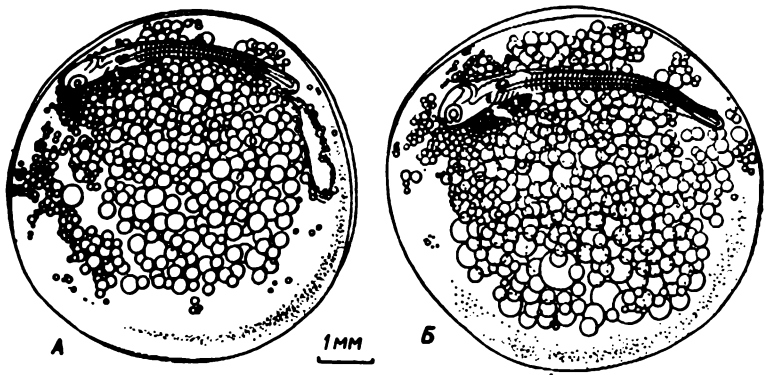


Рис. 22. Икринки нерки
А — перед завершением процесса эпиболии, длина эмбриона 4,6 мм. *Б* — стадия начала обособления задней части тела от желточного мешка, длина эмбриона 5,6 мм. Прижизненная зарисовка через оболочку в проходящем свете

На рис. 22, *А* изображена икринка перед завершением процесса эпиболии. Длина эмбриона 4,6 мм, число сегментов — 31. У зародышей сформировались хрусталики, четко выявились обонятельные плакоды, сердечная трубка опустилась в образовавшуюся под головой полость. Хвостовая почка достигла длины 0,4 мм.

В условиях снабжения аппаратов ключевой водой процесс эпиболии завершался в возрасте 30—33 сут. (до 130 градусо-дней). При инкубации икры в речных аппаратах желточная пробка закрывалась в возрасте 8—10 сут. (113—120 градусо-дней).

В это время большинство эмбрионов имело 27—30 сегментов и длину 3,6—4,1 мм.

Интересно, что в одном и том же аппарате одновозрастные (113,5 градусо-дней) эмбрионы в мелких икринках (вес 84 мг) достигали длины 3,2—3,7 мм и у них насчитывалось от 23 до 30 сегментов. Эпиболия завершилась у всех особей с 27 сегментами, а в нескольких икринках уже при 23 сегментах. В более крупных икринках (вес 99 мг) эмбрионы имели длину 3,7—4,1 мм и 26—29 сегментов. У большинства зародышей, имевших 26 и 27 сегментов, еще сохранялась небольшая желточная пробка. Во время завершения эпиболии икра особенно чувствительна к травмированию. Устойчивость приобретается после исчезновения следов желточной пробки.

При температуре около 4° пульсация сердечной трубки и «поеживание» эмбрионов обнаруживались в возрасте 32—34 сут. Такие эмбрионы имели длину 4,2—4,7 мм и у них насчитывалось от 42 до 45 сегментов. При развитии в речных аппаратах сердце начинало пульсировать, когда зародыши имели на 1—2 сегмента меньше. Эмбриональная моторика устанавливалась немного раньше, чем у кеты. При температуре 11,5—12° за минуту сердце сокращалось 27—28 раз.

6 этап. Обособление задней части туловища от поверхности желточного мешка. При средней температуре 3,9° разные зародыши переходили на новый этап в возрасте 36—39 сут. Они имели длину 5,0—5,5 мм и 45—47 сегментов (рис. 22, *Б*). Головной отдел зародышей был относительно большим. Слуховые капсулы, в которых начали формироваться отолиты, располагались от глаз на расстоянии примерно равном ширине 8 туловищных миотомов. Четко выявились зачатки жаберных крышек и жаберные дуги. Хвостовой отдел заметно удлинился. Обозначились зачатки непарной и преанальной плавниковой складок. Сформировались задний отдел кишки, анус, мочевой пузырь. Пищеварительный тракт в это время имел вид прямой трубки, в конце первой трети которой слабым расширением и некоторым утолщением стенок обозначился зачаток желудочного отдела. У живых эмбрионов просматривались клубочки предпочки, в которых появились мелкие кристаллики, что указывает на начало функционирования органа. Образовались предсердие и желудочек. В конце этапа при 15° сердце сокращалось 60—62 раза в минуту. Эмбрионы производили энергичные, иногда судорожные движения.

7 этап. Развитие подкишечно-желточной системы кровообращения. Начало кровообращения у некоторых зародышей, развивавшихся в аппаратах Вильямсона, отмечено в возрасте 41 сут. и через 3 сут. установилось у подавляющей массы. Эмбрионы имели длину 5,5—6,3 мм. У них сформировалось 60—63 миотома. Вначале ток крови был слабым. Хвостовая артерия переходила в вену на втором или третьем хвостовом миотоме. Подкишечная вена против 23—25-го туловищных миотомов выходила на левую

сторону желточного мешка. По подкишечно-желточной вене, имевшей вид небольшой дужки, кровь направлялась к сердцу. У внешней стороны этого сосуда можно было видеть красноватые островки кровяных телец. По сравнению с кетой, у нерки этот этап сокращен. В условиях инкубатора он длился около 3 сут. (10—12 градусо-дней).

У зародышей из речных аппаратов седьмой этап начинался в возрасте 11,5—12 сут. при 54—56 миотомах, то есть на более ранней стадии морфогенеза, и продолжался около полусуток.

8 этап. Возникновение кардинальных вен и развитие смешанного подкишечно-желточного и печеночно-желточного кровообращения. В возрасте 44—46 сут. (174—182 градусо-дня) зародыши имели длину 6,8—7,5 мм и 70—72 сегмента. Сосуды обильно заполнились эритроцитами. Возросла частота сердцебиений и скорость движения крови. В хвост кровь стала проникать на 10 сегментов и более. Образовались задние кардинальные вены. На желточном мешке появились извитые капилляры подкишечно-желточной вены и первые печеночно-желточные сосуды. Слуховые капсулы сблизились с глазами. Появились обонятельные ямки Голова начала отделяться от поверхности желточного мешка. Хвост увеличился примерно вдвое. Позади 21—22-го миотомов на дорзальной стороне располагалась расширявшаяся непарная плавниковая складка. У основания 3—4-го туловищных миотомов появились зачатки грудных плавников. Заложился зачаток плавательного пузыря. Эмбрионы периодически переворачиваются то на одну, то на другую сторону и время от времени плавно поводят хвостиками (рис. 23, *А*; развитие с 28/VIII по 10/IX 1957 г., длина зародыша 7,1 мм). В речных аппаратах 8-й этап начинался в возрасте 13 сут.

На 48—53 сут. в инкубаторе и на 15 сут. в речных аппаратах в глазах зародышей появлялся пигмент. В это время их длина достигала 7,8—8,9 мм. Сегментация заканчивалась и в хвосте насчитывалось 31—32 сегмента (рис. 23, *Б*). У эмбрионов четко выявилась ротовая впадина. Жаберные крышки немного увеличились, но еще не прикрыли первой жабры. Продолжала разрастаться непарная плавниковая складка. Выросли лопасти грудных плавников и их основания образовали с продольной осью тела угол около 20°. Началось жаберное кровообращение. Хвостовая артерия снабжает кровью 18—20 сегментов. Появились капилляры на верхней поверхности головы и в затылочной области. У эмбрионов из речных аппаратов сегментальные сосуды образовались вдоль всего туловищного отдела. В течение этапа быстро возрастает густота сосудов на желточном мешке. В кровоснабжении этого органа все большую роль играют сосуды, выходящие из печени, а значение подкишечной вены ослабевает. По сравнению с кетой у нерки этот процесс проходит быстрее.

9 этап. Функционирование печеночно-желточной системы кровообращения. Связь подкишечной вены с сосудами желточного

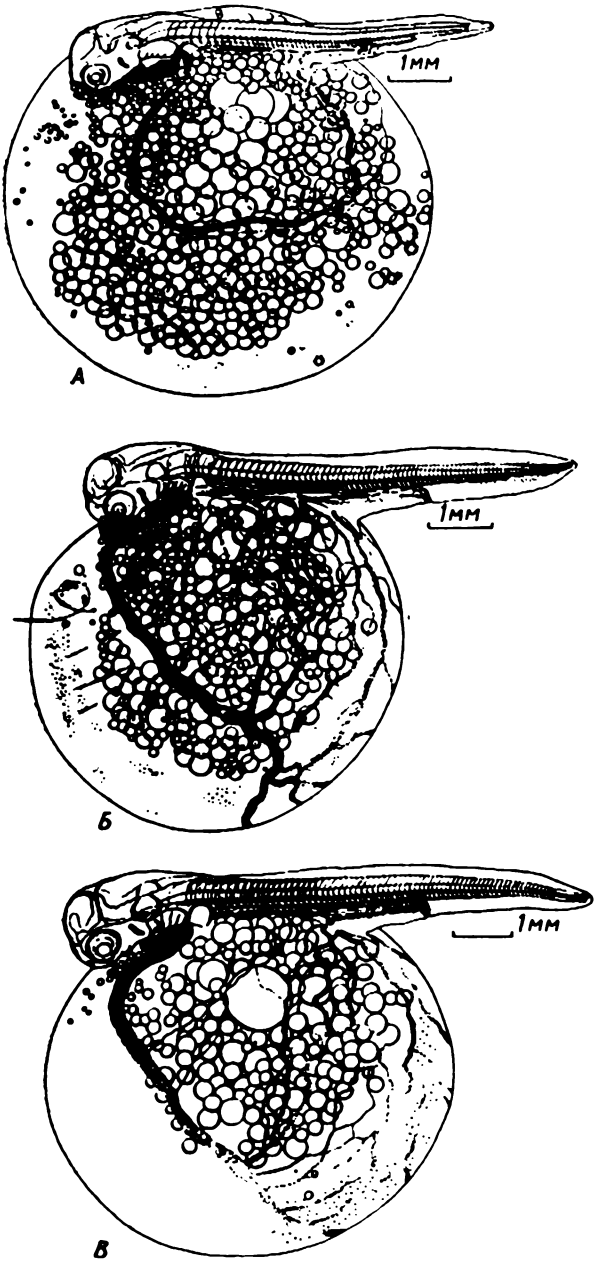


Рис. 23. Эмбрионы нерки, извлеченные из икринок и зарисованные прижизненно
А — стадия начала образования капиллярной сети на желточном мешке, длина эмбриона 7,1 мм. *Б* — стадия появления пигмента в глазах, длина эмбриона 8,3 мм. Развитие проходило в аппарате, снабжавшемся речной водой. *В* — близкая стадия, длина эмбриона 8,9 мм. Развитие проходило в аппарате, снабжавшемся ключевой водой

мешка утрачивалась в возрасте 61—63 сут. (239—246 градусо-дней) и с этого времени они снабжаются кровью только из печени. Эмбрионы достигли длины 9,0—9,8 мм (рис. 24, *А*). Они имели 75—76 миотомов. Расстояние между слуховыми капсулами и глазами стало меньше ширины туловищного миотома. Образовались полукружные каналы. Многочисленные мелкие отолиты стали объединяться в крупные. Глаза серые, в них появились кристаллы гуанина. Хвостовой отдел увеличился до 33—34% общей длины. Кончик хорды изогнулся кверху и хвост утратил симметричность. Увеличившиеся грудные плавники стали двигаться (у кеты это происходит несколько позже), их основания образовали с продольной осью тела угол около 45°. Содержимое кишки окрасилось в желто-зеленоватый цвет. Во время анатомирования живых эмбрионов замечено, что желток стал более вязким.

У большинства эмбрионов кровью снабжались три пары, а у некоторых все жаберные дуги. Возникли подключичные артерии. Сегментальные сосуды развились до 17—20-го хвостовых миотомов. Задняя брыжеечная и кишечная артерии образовали на кишке сеть капилляров.

В икринках эмбрионы стали меньше двигаться. Это стоит в связи с возросшей подвижностью грудных плавничков, обеспечивающих перемешивание перевителлиновой жидкости.

В речных аппаратах эмбрионы в начале этапа (18 сут.) имели по 73—74 миотома. На 22-е сут. (около 300 градусо-дней), когда они достигли длины 10—11 мм, появились первые железки вылупления (рис. 24, *Б*). В том же возрасте начали функционировать гиоидные сосуды. Вся поверхность желточного мешка покрылась густой сетью капиллярных сосудов. В полостной жидкости головного мозга появился диффузный розоватый пигмент, которого у кеты не обнаружено. При средней температуре 3,8° сходной стадии зародыши достигали в возрасте 77—80 суток. Однако железки вылупления у них впервые появились позже, на 84 сутки.

10 этап. Дифференцировка верхних и нижних конусов миотомов. Появление зачатков верхних и нижних конусов миотомов у зародышей, развивавшихся при средней температуре 3,6°, отмечено в возрасте 96—100 сут. Относительный размер головы к этому времени уменьшился примерно до 16% всей длины эмбриона, тогда как постанальный отдел, который стал быстро увеличиваться, достигал 36%. Образовались крупные отолиты. Выросшие нижние челюсти выступили вперед вертикали, опущенной от середины глаз. Жаберные крышки прикрыли две пары жабер. В месте закладки анального и спинного плавников непарная плавниковая складка расширилась до 0,3—0,4 мм и появились мускульные почки. Обозначилось место закладки жирового плавничка. Хвостовых сегментов насчитывалось 26—29; их число стало сокращаться. В основании лопасти хвостового плавника появились гипуралии. В хвостовом плавнике заложились первые лучи, капилляры образовали несколько петель. Представление о произошед-

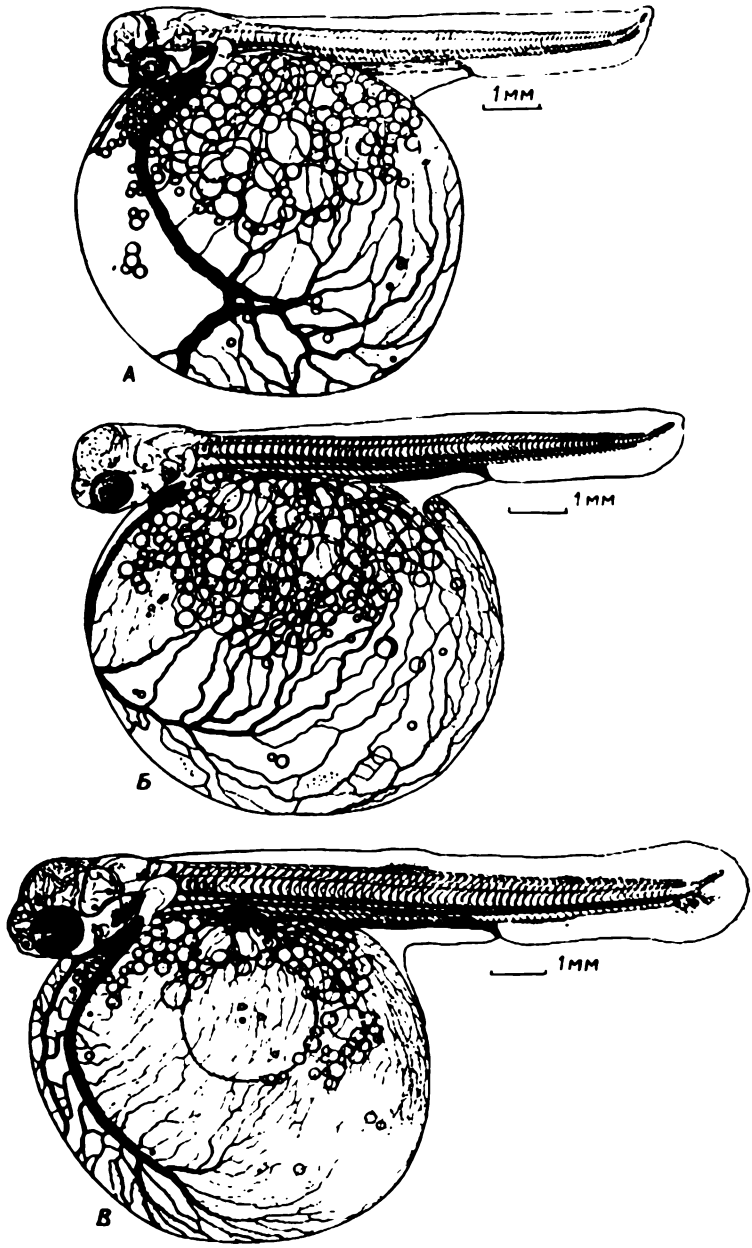


Рис. 24. Эмбрионы нерки на разных стадиях развития печеночно-желточного кровообращения

А — стадия появления капилляров над головным мозгом, длина эмбриона 9,8 мм. *Б* — стадия появления в глазах гуанина, длина эмбриона 10,8 мм. *В* — стадия появления зачатков непарных плавников, длина эмбриона 13,2 мм

ших изменениях дает рис. 24, *В*, на котором изображен эмбрион немного позже начала описываемого этапа.

В желточном мешке благодаря слиянию мелких капель образовались одна или две крупные жировые капли. Он покрылся густой сетью капилляров. Сосудистая сеть особенно быстро развивалась у зародышей в аппаратах, снабжавшихся речной водой. Если в возрасте 25 сут. на 1 мм² поверхности желточного мешка общая длина капилляров составляла немного более 5 мм, то через 4 дня их длина возросла до 7,6 мм (средняя по 5 измерениям). С начала этапа сегментальные артерии стали ветвиться. От них отходят сосуды к спинному мозгу и к поверхности тела. В покровах туловища начала формироваться субэпидермальная сеть капилляров, имеющая дыхательное значение. На живых эмбрионах хорошо просматривались капилляры, оплетающие почки, а также мелкие кристаллики в почечных клубочках и мочеточнике. Заметно усилилась сердечная деятельность: при температуре 12° в 1 мин. совершалось 68—71 пульсация.

Глаза эмбрионов стали темными, ирридируют. На верхней поверхности головы, затылочной области и позади зачатка жирового плавничка появились мелкие светло-серые меланофоры.

В начале этапа нижние челюсти приобрели подвижность. Зародыши изредка двигали хвостом, с небольшими перерывами ритмично махали грудными плавничками.

Развиваясь в речных аппаратах, на 34 сут. (438 градусодней) эмбрионы достигли длины 14,5—15,5 мм (рис. 25, *А*). К этому времени жаберные крышки прикрыли 3 пары жабер. На 2-й и 3-й жабрах появились зачатки лепестков. Заметно увеличились верхние и нижние конусы миотомов. Хвостовой отдел достиг 37—38% длины тела. В хвостовом плавнике образовалось 5—7 лепидотрихий. Ниже 25—27 туловищных миотомов обозначились серповидные складочки — зачатки брюшных плавничков. На 1 мм² желточного мешка длина капилляров приближалась к 10 мм. У отдельных эмбрионов из речных аппаратов в покровах дорсальной части головы появились первые мелкие красные липофоры. Желточный мешок у извлеченных из икринок эмбрионов стал приобретать яйцевидную форму. Замечено повышение вязкости подоболочечной жидкости.

11 А этап. Развитие подвижности челюстей, жаберных крышек и достижение максимальной густоты сосудов на желточном мешке. Изменения, аналогичные тем, которые наблюдались у осенней кеты в начале завершающего этапа инкубации икры, у нерки при средней температуре 3,5° происходили в возрасте 125—130 сут., а при температуре 12,8° — на 36—37-е сут. К этому времени заметно увеличилась высота головы. Непарная плавниковая складка стала широкой. Длина грудных плавников превысила 1 мм. В анальном и спинном плавниках появились зачатки опорных элементов. В хвостовом плавнике сформировалось 15—17 лучей, разрослась сеть капилляров. В основании хвостовой ло-

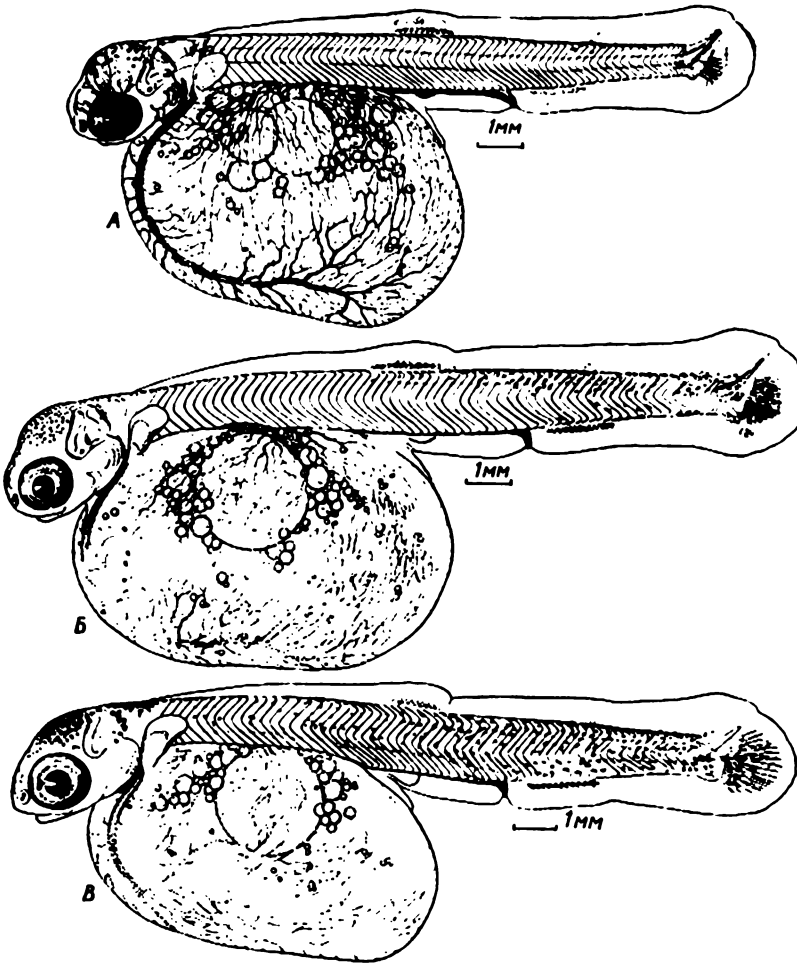


Рис. 25. Эмбрионы нерки, извлеченные из икринок в конце инкубации
А — стадия закладки брюшных плавников, длина эмбриона 15,5 мм.
Б — стадия начала интенсивной пигментации покровов и внутренних органов, длина эмбриона 18,5 мм. *В* — эмбрион в начале редукции капиллярной сети на желточном мешке, длина 19,1 мм

пасти образовалась крупная лакуна, заполнившаяся кровью. Хорошо обозначились зачатки верхних и нижних дуг позвонков (рис. 25, *Б*).

В течение этапа нижние челюсти продолжают удлиняться. В конце этапа устанавливается связь ротовой и жаберной полостей. Обонятельные ямки принимают овальную форму, в них начинают образовываться перемычки. Разросшиеся жаберные крышки прикрывают жабры. Лепестки появляются на всех жабрах.

В жабрах и псевдобранхиях развивается капиллярная сеть. Густота капилляров на желточном мешке к концу этапа достигает максимума: на 1 мм² их длина составляет 10,0—10,5 мм.

В это же время интенсивно протекает процесс пигментации. Меланофоры появляются над спинным мозгом, вдоль крупных кровеносных сосудов, на внутренней выстилке брюшной полости. На голове, спине, в лопасти хвостового плавника увеличивается число липофоров. Последние, как и меланофоры, вначале появились на голове, затем в конце хвоста и постепенно распространились на туловище.

Сердце пульсирует энергично, при температуре 15° сокращается 94—96 раз в минуту. Выросшие эмбрионы охватывают желточный мешок. Их крупная голова погружается в него и давит на сердце. Пульсация сердца, как и движения рта, вызывают колебания массы желтка и, видимо, способствуют движению крови в капиллярах, покрывающих желточный мешок.

В икринках эмбрионы двигаются редко. Перемешивание перивителлиновой жидкости обеспечивается в основном ритмичными движениями грудных плавников, а также челюстей и жаберных крышек. Если икринку потревожить, эмбрион возбуждается и начинает вращаться под оболочкой. После извлечения из икринок возбужденные эмбрионы могут на короткое время подниматься в толщу воды и плавать. У них начинает опорожняться мочевой пузырь, что указывает на функциональную зрелость выделительного аппарата. На сходных стадиях дифференцировки у кеты и других лососей происходит вылупление.

11 Б этап. Начало редукции сосудистой сети на желточном мешке и завершение инкубации. Еще задолго до вылупления — при снабжении аппаратов ключевой водой в возрасте 140—145 сут. (450—463 градусо-дня), а в речных аппаратах примерно на 50-е сутки — некоторые тонкие капилляры желточного мешка начинают запустевать, густота сосудистой сети сокращается, уменьшается и размер самого желточного мешка. Снижение роли этого эмбрионального органа дыхания компенсируется развитием капиллярной сети в жабрах, покровах тела, хвостовом плавнике. Редукция капиллярной сети на желточном мешке у других лососей происходит после вылупления эмбрионов. Отмеченная особенность нерки вызвана длительным сроком инкубации, во время которой достигается весьма высокий уровень морфологической дифференцировки (Смирнов, 1964а, б). Большое своеобразие завершающего интервала развития анадромной нерки под оболочкой дает основание выделить его в качестве самостоятельного этапа. Для удобства сопоставления мы не даем ему нового порядкового номера, а обозначаем предшествующий отрезок развития этапом 11 А, а следующий за ним — этапом 11 Б.

На рис. 25, *В* изображен 52-суточный эмбрион, извлеченный из икринки, инкубировавшейся в речном аппарате. В этом возрасте эмбрионы имели длину 18—19 мм. Протяженность капилля-

ров на 1 мм² желточного мешка сократилась в среднем до 8,7 мм. Сверху значительную его часть прикрыли брюшные стенки, уменьшился и размер органа. В результате резорбции эмбриональной плавниковой складки четко вычленились зачатки непарных плавников. В хвостовом плавнике заложилось 16—18 лучей, в более крупных из них сформировались по 3 членика. Увеличились зачатки парных плавников. На первой жаберной дужке образовалось до 30 ветвистых жаберных лепестков.

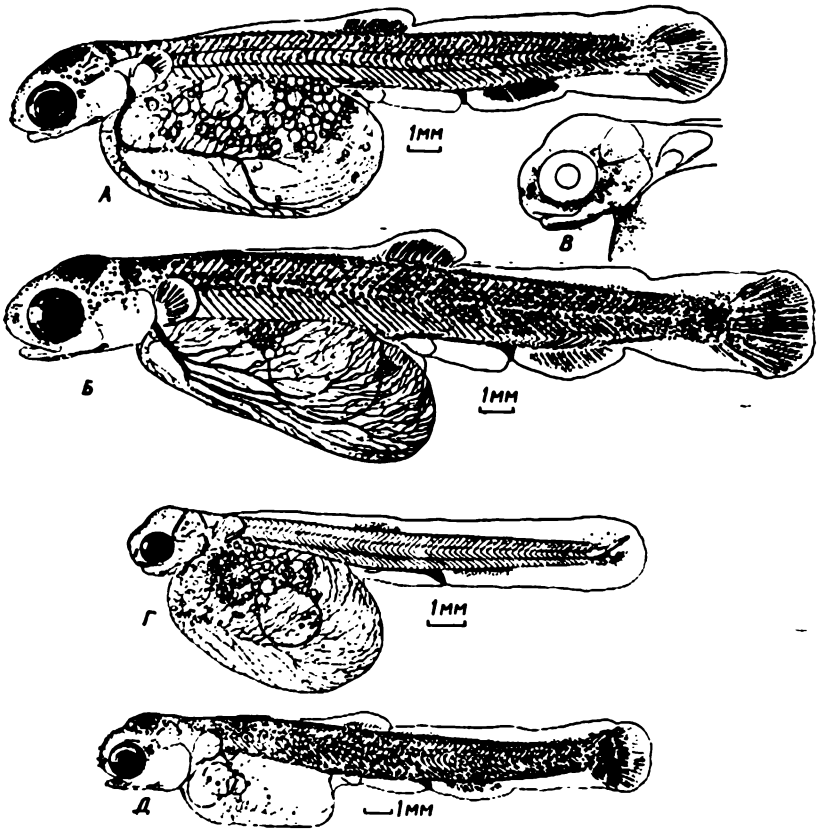


Рис. 26. Зародыши нерки при вылуплении и позже
А — в начале группового вылупления, длина зародыша 22,2 мм. *Б* — в конце вылупления, длина зародыша 24,5 мм. *В* — топография железок вылупления нерки. *Г* — зародыш при выходе из икринки, полученной от карликовой самки, длина 14,8 мм. *Д* — ранняя личинка длиной 21,7 мм, выведенная из икры карликовой самки

Крупные меланофоры имеются на всем теле, но расположены редко. Скопление меланофоров образует темное пятно на голове. Ими покрыты головной и спинной мозг, область слуховых капсул, крупные кровеносные сосуды, обильно пигментирована внутренняя

выстилка брюшной полости. Липофоры концентрируются на дорзальной поверхности головы, спинке зародышей и между лучами хвостового плавника.

Развились многочисленные железки вылупления, расположение которых показано на рис. 26, *В*.

Находясь под оболочкой, эмбрионы энергично работают грудными плавничками, совершая при 13,5° до 175—180 взмахов в минуту. При той же температуре сердце сокращается 82—85 раз в минуту. Перед вылуплением повышается возбудимость и двигательная активность зародышей. Оболочки утоньшаются, размер икринок увеличивается и они принимают яйцеобразную форму.

В зависимости от условий продолжительность инкубации икры колеблется в широких пределах (табл. 5). Особенно суще-

Таблица 5

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ИНКУБАЦИИ ИКРЫ КАМЧАТСКОЙ НЕРКИ

Место инкубации	Изменения температуры за инкубацию, С°	Вылупление					
		единичное		начало массового		окончание	
		сутки	градусо-дни	сутки	градусо-дни	сутки	градусо-дни
Паратунский инкубатор	4,2—2,5	170	ок. 545	177	563	185	585
Речные аппараты	15,3—7,5	55	628	62	674	89	783
Ушковский завод	4,4—4,2	116—148	570—674	—	—	151—172	638—748*
	4,3—4,2	138	583	154	662	168	772**
Карымайский инкубатор	6,8—2,5	150	592	—	—	—	—**

* Личная информация М. А. Андреевой.
** По М. Я. Иевлевой (1951, 1967).

ственно влияние температуры. В наших опытах при средней температуре 10,5° выход из икры начинался на 54-е сут., при 8,1° — на 71, при 3° — после 170 дней инкубации. При более высокой температуре сроки инкубации икры сокращаются, но число градусо-дней возрастает. На нерестилищах оз. Курильского температура грунтовой воды за время инкубации снижается от 6 до 2° и развитие икры длится около 5 месяцев (Кузнецов, 1928; Крогиус, Крохин, 1956). В оз. Калтес инкубация икры нерки длится более 170 дней, тогда как в оз. Бабине вылупление начинается через 50 сут. (Foerster, 1968).

12 этап. Пассивное состояние свободных зародышей. Этап начинается после вылупления. В сравнении с другими видами нерка при вылуплении имеет небольшой остаток желтка и значительно более высокий уровень дифференцировки (рис. 26, *А*). Рот

у вылупившихся зародышей полунижний. Огромные глаза подвижны. Обонятельные отверстия почти полностью разделены перемычкой на переднюю и заднюю половины. Кожистые складки жаберных крышек разрослись до основания грудных плавников и в них появились первые лучи. Образовались лопасти псевдобранхий. На первой жабре видны зачатки тычинок (рис. 27, *А*). Со-

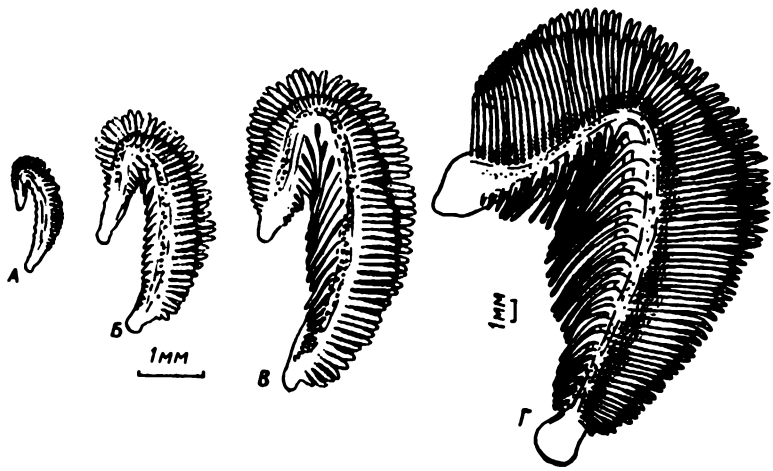


Рис. 27. Первая левая жабра нерки
А — в начале группового вылупления, длина зародыша 22 мм. *Б* — при появлении темных пятен на боках тела, длина личинки 25,2 мм. *В* — у мальков длиной 36 мм. *Г* — у двухгодовалого покатника длиной 16,5 см.

хранился небольшой остаток эмбриональной плавниковой складки. В спинном, анальном и в грудных плавничках хорошо выражены нерасчлененные лучи. В хвостовом плавнике насчитывается до 20 лучей, средние из которых имеют по 3—4 членика. Вершины брюшных плавничков выступают за край преанальной складки, но лучей еще не имеют. Наметился жировой плавничок. Брюшные стенки закрыли значительную часть желточного мешка. Мочеточник забит большим количеством кристаллов.

Тело зародышей покрыто крупными меланофорами, но расположены они редко: в средней части туловища выше боковой линии на миотом приходится 5—7, а ниже — 2—3 клетки. Липофоры располагаются редко, по 10—15 на миотоме. Они имеются в основании плавниковой складки, спинном и жировом плавниках, более многочисленны между лепидотрихиями хвостового плавника. Карминово-красные и недавно появившиеся более мелкие лимонно-желтые хроматофоры многочисленнее на кончике рыла и в межглазничном пространстве. В грудных, брюшных, анальном плавниках и в преанальной плавниковой складке хроматофоры отсутствуют.

Органы боковой линии представлены чувствующими бугорками, четко выявляемыми прижизненной окраской метиленовой синью. Несмотря на более позднюю, чем у кеты, стадию морфологической дифференцировки при вылуплении, нервы, подходящие к невромастам, также прижизненно еще не прокрашиваются.

К началу группового вылупления в речных аппаратах эмбрионы достигали длины 19—22 мм и весили 111,5—146 мг, причем остаток желтка весил около 80 мг. В зависимости от сроков вылупления вес желтка за инкубацию уменьшался на 20—25%, а в одной серии у зародышей, вылупившихся в последнюю очередь, уменьшение веса желтка составило 30%. В инкубаторе, снабжаемом холодной хорошо аэрированной водой, вылупление начиналось в состоянии, близком к описанному, но зародыши имели более слабую пигментацию.

Ко времени завершения инкубации основной массы икры зародыши достигали длины 23—24,5 мм и имели более высокий уровень дифференцировки (рис. 26, *Б*). Судя по материалу, собраному Ф. В. Крогиус при вскрытии гнезд, в природе нерка вылупляется на стадиях, близких к изображенным на рис. 26 *А, Б*.

После выхода из оболочек зародыши успокаиваются и редко предпринимают попытки перемещаться. Они энергично работают грудными плавниками, производя при 10° за минуту до 160—165 взмахов. При тех же условиях челюсти и жаберные крышки двигаются до 90 раз, сердце пульсирует 75—76 раз в минуту.

У вылупившихся зародышей мочевой пузырь начинает опорожняться и быстро заполняться вновь и вновь, освобождая организм от накопленных продуктов обмена. При температуре 6,6—7,2° тысяча зародышей одинакового возраста за час потребляла кислорода: под оболочкой — 3,76 мг, а после освобождения от нее — 11,01 мг.

В питомниках с гладким дном зародыши лежат на боку, а если дно галечное, залезают в щели между камешками. Находясь на ровной поверхности, они могут продвигаться вперед, скользя желточном мешком по дну, а если всплывают (когда их побеспокоят), то только на короткое время.

Как и у кеты, реакция вылупившихся зародышей на течение воды не четкая. К слабым прикосновениям они относятся безразлично, так же как и к рассеянному свету. При резких толчках отстраняются от беспокоящего предмета. Яркий солнечный свет их тревожит. Даже тем зародышам, которые вылупляются последними, свойственны те же реакции и слабая активность. При температуре 2,4—2,8° в пассивном состоянии зародыши находились от 7 до 10 сут. Это позволяет предположить, что под защитой яйцевых оболочек органы чувств эмбрионов могут достигнуть лишь определенного уровня совершенствования и для дальнейшего развития и становления их функций необходимы адекватные внешние воздействия.

13 этап. Формирование непарных, брюшных плавников и плавательного пузыря. Переход на новый этап четко проявляется в смене поведения. Зародыши начинают положительно реагировать на ток воды и плывут к месту поступления ее в аппараты. Развивается положительная реакция на прикосновение, светобоязнь.

В инкубаторе этап начинался в возрасте около 245 сут.

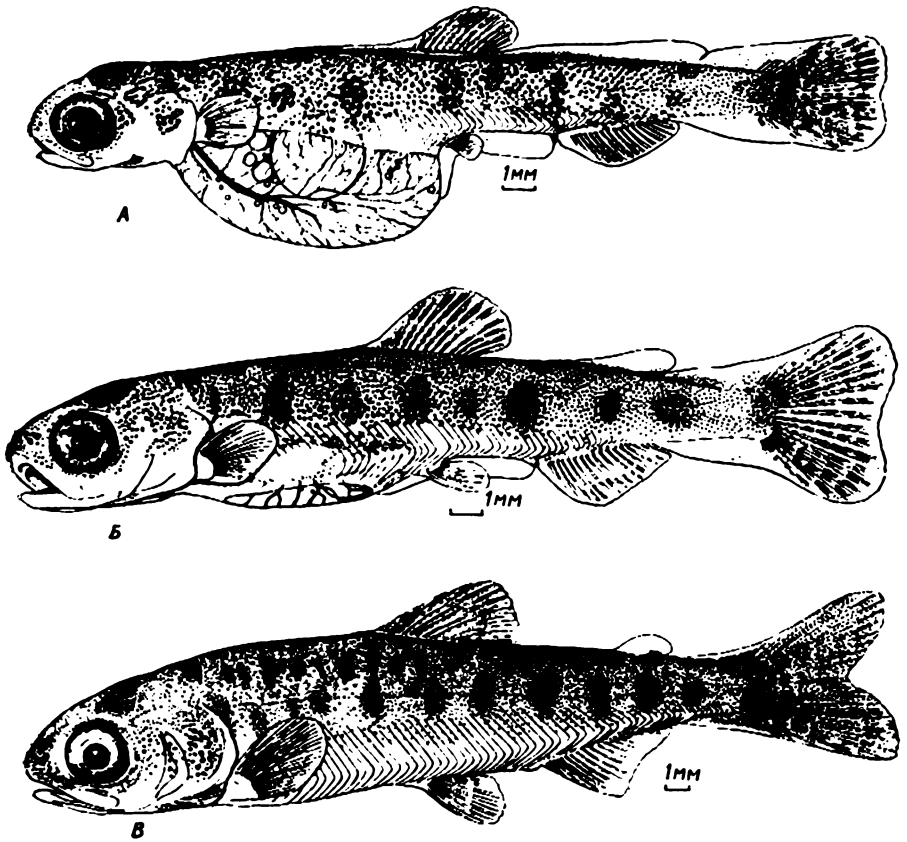


Рис. 28. Свободный зародыш нерки длиной 25,6 мм (*А*); личинка длиной 26,2 мм (*Б*); малек нерки длиной 39,7 мм (*В*)

(690 градусо-дней), когда зародыши имели длину 25,5—27,8 мм. Они весили 130—145 мг при весе остатка желтка 23—44 мг (в среднем 35 мг или около $^1/_3$ первоначального веса). На рис. 28, *А* изображена нерка длиной 25,6 мм, развивавшаяся 78 сут. в речном аппарате, а последующие 12 сут. — в аквариуме (всего около 830 градусо-дней).

Желточный мешок у свободных зародышей приобрел удлиненно-яйцевидную форму, а его задний верхний участок — форму небольшого конуса. Брюшные стенки закрыли его значительную

часть. Число капилляров на желточном мешке резко сократилось. Возросла роль жаберного дыхания. Жаберные лепестки стали длинными, ветвистыми. Увеличились число и размер жаберных тычинок (см. рис. 27, *Б*).

Длина головы увеличилась до 17% всей длины и более. Рот стал почти конечным. На челюстях прорезались зубы. Зародыши производят ртом хватательные движения.

Спинной и анальный плавники полностью обособились, их лучи начали ветвиться. Наметились контуры жирового плавничка. Увеличилась лопасть хвостового и заметно выросли грудные плавники. Появились лучи в брюшных плавниках. Резорбция плавниковой складки еще не началась.

На боках тела стали формироваться темные пятна. Меланофоры приобрели способность переходить в состояние экспансии. На жаберных крышках боковой поверхности тела и выстилке брюшной полости образовались отложения гуанина (впервые на жаберных крышках появление гуанина отмечено через 60 градусо-дней после вылупления).

В желудочно-кишечном тракте наметилась характерная петля. Выделилась пилорическая часть желудка и обозначились зачатки пилорических придатков. Слизистая оболочка кишки образовала складки. Наблюдая за живыми зародышами, можно видеть слабые перистальтические движения стенок кишечника. Зачаток плавательного пузыря достиг 2,5—3,0 мм длины и продолжал быстро расти (рис. 29, *Б*).

Нерка приобрела способность устойчиво удерживаться спинкой кверху. При содержании вне грунта она периодически поднимается в толщу воды, но держаться на плаву может лишь короткое время. Зародыши совершают хватательные движения и могут заглатывать мелкие пищевые частицы.

В грунте нерестилища оз. Дальнего зародыши из искусственно оплодотворенной икры (опыт заложен 19/XI 1955 г. Ф. В. Крогиус и фиксированные пробы были любезно переданы нам для изучения) достигли уровня развития сходного с описанным в возрасте 226 сут.; в таком состоянии они продолжали оставаться в гнездах.

Личиночный период развития

Этап смешанного питания. В условиях инкубатора переход к смешанному питанию отмечался в возрасте 250 сут. (720 градусо-дней) и более, в речных аппаратах — после 95 сут. (около 880 градусо-дней).

На рис. 28, *Б* изображена свободно плавающая и активно питающаяся личинка в возрасте 295 сут. (около 860 градусо-дней). Другие личинки этой пробы имели длину 26,0—28,5 мм и весили от 123,5 до 135,5 мг, при весе остатка желтка 22,5—37,5 мг. К данному возрасту почти все жировые капли объединились в одну крупную, которая приняла грушевидную форму.

Анатомически обособился желудок. Заложилось значительное число пилорических придатков. На кишечнике и желудке развилась жировая ткань. Плавательный пузырь разросся почти до заднего конца полости тела и заполнился воздухом (рис. 29, *В*). На жабрах выросли крупные разветвленные лепестки, заложилось 24—26 жаберных тычинок (рис. 27, *Б*).

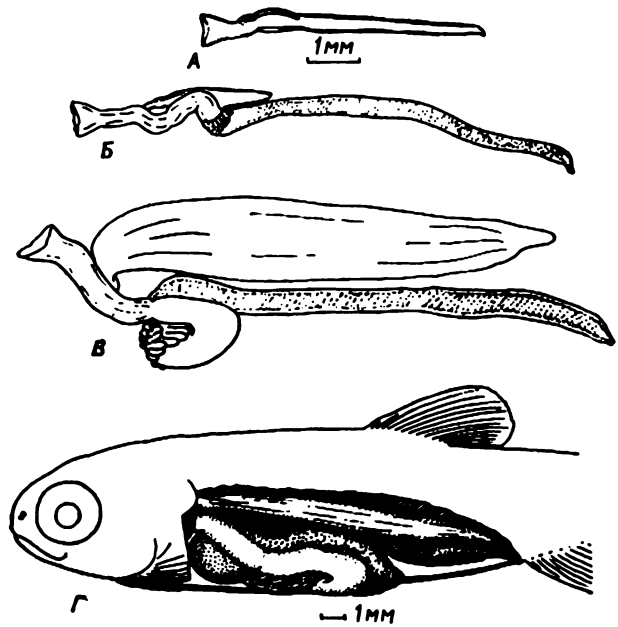


Рис. 29. Развитие желудочно-кишечного тракта и плавательного пузыря

А — появление зачатка плавательного пузыря, длина эмбриона 12,2 мм. *Б* — появление зачатков пилорических придатков, длина свободного зародыша 25,6 мм. *В* — стадия заполнения воздухом плавательного пузыря, длина личинки 26,2 мм. *Г* — нерка длиной 36 мм со вскрытой брюшной полостью. На желудке и кишечнике видно отложение жира

Высота спинного плавника увеличилась, в процентах к длине тела, по Смитту, до 8,34±0,19, анального — до 5,91±0,09, длина грудного — до 10,74±0,24 и брюшного — до 6,17±0,16. В течение этапа постепенно резорбируется преанальная плавниковая складка и полностью обособляется жировой плавничок. Приобретают подвижность брюшные плавники.

У личинок четче очерчиваются темные боковые пятна, выше и между ними появляются мелкие пятнышки. Плавники окрашиваются интенсивнее, однако анальный и брюшные, по-прежнему,

лишены меланофоров, что является диагностической особенностью вида.

Перед выходом из гнезд личинки некоторое время держатся вблизи поверхности, в зоне проникновения дневного света и здесь привыкают к суточной смене освещенности (Heard, 1964; Bams, 1969). Уже в это время личинки, видимо, и начинают питаться более регулярно. Выходу из грунта предшествует утрата светобоязни и положительной тактильной реакции. Это происходит непосредственно перед тем, как остаток желточного мешка закрывают брюшные стенки. В Паратунском инкубаторе подобное состояние отмечалось через 2,5—3 мес. после вылупления.

В природе время выхода личинок из грунта растянуто. Сказывается большая продолжительность нереста и различия термики нерестилищ. В бассейне р. Камчатки самый ранний выход нерки из бугров отмечен в январе—феврале. В бассейне р. Озерная в толще воды ранние личинки наблюдаются с апреля до начала сентября (Крогиус, Крохин, 1956). В водоемах Британской Колумбии нерка выходит из грунта с апреля по июнь—июль, а в холодных реках Аляски некоторые личинки задерживаются в грунте до сентября (Burgner, 1964; Foerster, 1968).

Подавляющее количество личинок покидает гнезда ночью и только немногие днем. Первое время они предпочитают держаться в слабо освещенных участках водоема. В оз. Дальнем молодь около 1—2 мес. живет в зоне литорали, питается мелкими ракообразными, личинками хирономид и воздушными насекомыми, а позже откочевывает в пелагиаль, где питается планктоном (Крогиус, Крохин, 1956). На ключевых нерестилищах до ската в оз. Азабачье бассейна р. Камчатки нерка встречается с апреля до конца июня. В это время молодь имеет размер 2,5—3,7 см и вес 119—447 мг (средний — 190 мг). Интенсивность питания невелика. Молодь предпочитает мелких личинок хирономид и микробентос (Симонова, 1972б). При длительной жизни в ключах организмы бентоса в питании молоди сохраняют большой удельный вес в течение круглого года (Семко, 1954).

В конце этапа смешанного питания, как и у кеты, остаток желтка и жировая капля быстро резорбируются. В это же время в брюшной полости откладывается жировая ткань.

Перед исчезновением желточного мешка дифференцируется пол. Появление овоцитов синаптической стадии Г. М. Персов (1968) отметил позже вылупления (728 градусо-дней после оплодотворения).

Начиная с личиночного возраста нерка живет стайно, но в стаи объединяется менее активно, нежели кета и горбуша (Hoar, 1958). Личинки предпочитают затененные участки с ослабленным течением. Днем они уходят в глубокие слои водоемов или укрываются под камнями, корягами среди прибрежной растительности. В конце этапа смешанного питания личинки отходят из районов нерестилищ. С ключевых нерестилищ молодь мигрирует

в тихие прибрежные участки рек или в озера, с прибрежных озерных нерестилищ — в пелагиаль. К районам откорма молодь может двигаться как по течению, так и против течения, если районы нагула находятся выше нерестилищ. Миграция проходит в основном в темное время суток. Из ключей, не имеющих связи с озерами, молодь может выходить в море сеголетками и даже при небольшом остатке желтка (Крогиус, 1954, 1970; Семко, 1954; Крогиус, Крохин, 1956; Clemens, Wilby, 1961; Ricker, 1966; Hartman et al. 1967).

Мальковый период развития

В экспериментальных прудках Паратунской лаборатории, куда весной перемещались личинки, переход в мальковое состояние происходил в конце августа. В пробе от 31/VIII 1957 г. мальки длиной 34—35 мм и весом 290—310 мг имели чешуйки с одним склеритом (пробы брали выше боковой линии, несколько впереди жирового плавничка). У них завершилась резорбция преанальной плавниковой складки. У особей длиной 36 мм насчитывалось 25—29 жаберных тычинок. Средние тычинки стали длиннее жаберных лепестков, что типично для вида (рис. 27, *В*).

Малькам свойствен интенсивный линейный и особенно весовой прирост. 15/VIII 1957 г. молодь в прудках имела длину 27,0± ±1,02 мм, средний вес 145,2 мг и сохраняла небольшой остаток желтка. К 31/VIII длина возросла до 36,5±4,59 мм, а вес — до 385,6 мг, т. е. увеличился более, чем в 2,5 раза. Коэффициент упитанности, по Кларк, у личинок составлял 0,47, у мальков — 0,57. При вскрытии мальков пол можно было различать невооруженным глазом. Яичники имели длину 5—6 мм и ширину в головной части 0,4—0,5 мм; диаметр овоцитов достигал 57—67 мк. Семенники представляли собой тоненькие нитевидные образования.

На рис. 28, *Б* и 28, *В* изображены поздняя личинка и ранний малек, приведенные к одному размеру. Такое сопоставление наглядно иллюстрирует произошедшие изменения. У мальков голова и туловище выше, рыло длиннее. Верхнечелюстная кость почти достигла заднего края глаза. Возросла высота спинного, анального и длина грудных и брюшных плавников. Лучи анального плавника имели до 4 члеников, спинного — до 6. Хвостовой стебель стал массивнее, в лопасти хвостового плавника образовалась глубокая вырезка, появились «редуцированные» лучи.

Мальки, которых выращивали в мелководных прудках с галечно-песчаным дном и прибрежной растительностью, сохраняли свойственную личинкам пятнистость и приобретали золотистый оттенок. На боках тела они имели по 7—12 овальных пятен с диаметром почти равным диаметру глаз. Выше их располагались пятна посветлее, размером примерно со зрачок, а на спинке — совсем мелкие пятнышки. Ниже крупных боковых пятен у немно-

гих особей также имелось по нескольку мелких пятнышек. Брюшко было свободно от меланофоров. На брюшных и анальном плавниках меланофоры, по-прежнему, отсутствовали. Меланофоровая и липофоровая пигментация остальных плавников у нерки слабее других лососей, кроме горбуши. То же следует сказать и относительно липофоровой пигментации покровов тела. При температуре 3,8—4,7° мальки со средним весом 1876 мг в сутки потребляли личинок хирономид в количестве 1,19% от собственного веса, а при 11,2—19,5° у мальков весом 1755 мг эта величина возрастала до 9,37% (Симонова, 1972б).

В отличие от мальков, выращенных в прудках, в пелагиале озера молодь приобретает окраску типичных пелагических рыб. Она имеет серебристое брюшко и бока, на которых почти не видно пятен, и темно-синеватую спинку.

В весенне-летнее время молодь населяет эпилимнион. Распространение в глубину ограничивается слоем температурного скачка. С осенним похолоданием нерка уходит в более глубокие слои. Молодь в озере питается планктоном. Суточный рацион сеголеток весом 4—9 г летом достигает 11,7%, зимой 1,4—1,7% от веса тела, а у годовиков весом до 30 г — летом до 7,7% и зимой 1,4—1,7% от веса тела (Крогиус, 1949; Крогиус, Крохин, 1956; Крохин, 1957). Активное питание наблюдается при температуре 5—17°, оптимальная температура около 15° (Brett et. al., 1969).

В пелагиале озер характер окружающей среды и питания молоди достаточно стабильны. Видимо, в этом кроется одна из причин того, что возрастные морфологические изменения молоди нерки незначительны (рис. 30). Сравнение годовиков длиной 101,4 мм и весом 8,95 г, мигрирующих из оз. Дальнего, с сеголетками свидетельствует о следующих изменениях. С возрастом относительная (в процентах от АС) длина тушки увеличивается с 63,52±0,18 до 69,59±0,45, а длина хвостового стебля с 13,03±±0,17 до 17,88±0,17; уменьшаются длина головы (с 25,9±0,14 до 24,44±0,18) и ее высота. Продолжают увеличиваться относительная высота спинного (достигла 13,45±0,27%) и анального (10,58±0,17%) плавников. Грудные и брюшные плавники относительно укорачиваются соответственно до 15,1±0,14 и 11,74±0,11% длины тела.

Крупные мальки нерки отличаются большим числом (30—40) густо расположенных длинных жаберных тычинок с зубчиками на конце (рис. 27, *Г*). Они образуют аппарат, позволяющий улавливать планктон (*Cyclops*, *Daphnia*), которым молодь питается в пелагиали озер. В ключах, реках и литоральной зоне озер нерка питается преимущественно мелким микробентосом, личинками и куколками хирономид и других насекомых (Сыпкова, 1951; Крохин, 1957; Симонова, 1972б).

В разных озерах размер годовиков колеблется от 5 до 12 см, вес — от 5 до 20 г. Оз. Дальнее отличается высокой кормностью. Здесь молодь растет быстро, годовики достигают веса 14—41 г,

средний вес двухгодовиков около 37 г. Оз. Курильское, наоборот, малокормное, в нем нерка растет медленно и в годовалом возрасте весит 4—11 г. В разные годы вес двухгодовалых покатников колеблется от 5,9 до 10,1 г, длина — от 8,5 до 10,7 см, а трехгодовиков, соответственно, в пределах 8,3—15,1 г и 9,8—13,5 см (Крогиус, Крохин, 1956; Селифонов, 1970).

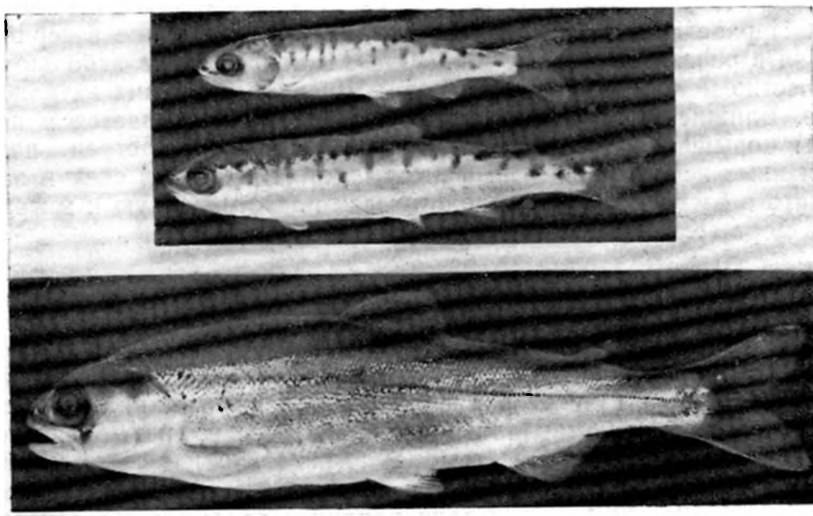


Рис. 30. Молодь нерки
Вверху сеголетки длиной 52 и 67 мм, внизу двухгодовалый покатник длиной 156 мм

Весной с удлинением дня, повышением интенсивности солнечной радиации и прогревом воды молодь претерпевает процесс смолтификации, переходит из состояния parr (пестряка) в состояние *smolt* (серебристый малек). Этот процесс регулируется сложным нейрогормональным аппаратом. Перед миграцией в море молодь становится более активной и оказывает предпочтение осолоненной воде. На нерке из оз. Дальнего исследовались изменения механизма осморегуляции. Перед скатом в жабрах активизируются клетки, экстретирующие натрий. Почки приобретают способность функционировать подобно нефрону морских рыб (Закс, Соколова, 1965; Наточин и др., 1970). У покатной молоди функционируют механизмы гипер- и гипотонической осморегуляции, что позволяет жить в условиях меняющейся солености. Когда миграция по каким-либо причинам задерживается, вновь интенсифицируется механизм гипотонической осморегуляции. Как было показано на нерке и других лососях (Hoar, 1958; Baggerman, 1960), после прохождения миграционного сезона появившееся ранее предпочтение к соленой воде утрачивается. Организм перестраивается и молодь живет в пресной воде до следующей весны.

Молодь из оз. Дальнего мигрирует годовиками и двухгодовиками, в небольшом количестве — трехгодовиками. Скат начинается в первые дни после вскрытия озера и прогрева воды выше 4° (особенно активен при температуре 14—15°), длится июнь, первую половину июля, редко затягивается до начала августа. Вначале мигрируют преимущественно рыбы старших возрастов. За сезон наблюдается 3—4 максимума ската. Выход из озера наблюдается в основном от 20 до 2 час. с максимумом в середине ночи. Первое время скат начинается в более поздние вечерние часы, а в разгар ската — с 15—17 час. В конце сезона небольшое количество молоди мигрирует и днем. Дневная миграция активнее из оз. Ближнего. Большое количество молоди скатывается в периоды повышения температуры. Однако сильный прогрев вод, как и иные неблагоприятные факторы, могут прервать скат и задержать в озере молодь, физиологически подготовленную к миграции в море (Крогиус, 1954; 1967; Крогиус, Крохин, 1956).

Особенности жизни и развития карликовой, или остаточной, формы нерки

В оз. Дальнем некоторое количество нерки созревает без выхода в море. Представляло большой интерес изучить развитие потомков таких остаточных (residual forms), карликовых, особей. Наблюдения проводились в 1956 и 1957 гг. и кратко описаны (Смирнов, 1959а, 1964а, б). Среди карликов преобладают самцы, тогда как у молоди, мигрирующей из озера, соотношение полов обратное. Карликов образуется больше при разряжении популяции и высокой обеспеченности молоди кормом (Крохин, 1967). Этот вывод совпадает с наблюдающимся ослаблением ската в море молоди черноморского лосося и превращением его в форель, когда улучшаются условия питания в реке (Барач, 1957).

Карлики нерки созревают в разном возрасте. Почти всегда значительно преобладает количество двухгодовиков. Нерестятся они также в возрасте 3+ и 4+. В возрасте 2+ созревают самцы. Среди трехгодовиков самки составляют около 5%; процент самок несколько выше среди четырехгодовалых рыб, но надо иметь в виду, что абсолютное количество рыб этого возраста незначительное (Крохин, 1967). Резко преобладает численность самцов также у остаточной нерки оз. Калтес (Ricker, 1938, 1940).

Перед нерестом карликовые производители изменяются слабо (см. рис. 16). У самцов почти не замечается разрастания челюстей и образования горба. Чешуя лишь немного погружается в кожу, легко спадает и на ней практически не заметно следов разрушения. Окраска тускнеет, но слабый металлический отблеск может сохраниться (чаще у самок). Производители темнеют. Для текучих самцов типичен оливково-зеленоватый оттенок и слабая розоватая узкая полоска вдоль средней линии тела. Самки приобре-

тают синевато-лиловый оттенок, но у некоторых из них развивается такая же окраска, как и у самцов. На голове и спине самцов и самок выявляются мелкие темные пятнышки; пятнистость ярче выражена на спинном и хвостовом плавниках.

Нерестятся карлики тут же в озере. Примечательно также то, что карлики перед нерестом не прекращают питаться, следовательно, их обмен не меняется столь резко, как у анадромных особей.

В нашем материале за 1956 г. карликовые самцы имели длину 20,3—25,8 см и весили 111—220 г. Длина самок колебалась от 23,5 до 27,8 см, вес — в пределах 129—199 г.

Большинство самцов, имевшихся в нашем распоряжении, были текучими, и, вероятно, уже выделили часть спермы, что следует учитывать при оценке сведений о весе их семенников. Он колебался от 3,6 до 6,6% от веса тела. У одного из недозревших самцов гонады весили 11,7 г при весе тела 178 г. Вес яичников колебался от 25,0 до 40,2 г и составлял от 10,0 до 23,3% (среднее по 14 экземплярам — 15,7%) веса самок. Это более высокие показатели, нежели у проходной нерки, вес гонад которой варьирует у самцов от 2 до 6%, а у самок от 7 до 12% от веса тела (Кизеветтер, 1958).

Плодовитость исследованных самок колебалась от 411 до 593 икринок (среднее 482 икринки). В японском оз. Товада самки жилой нерки длиной 28,5—34,5 см имели от 442 до 879 икринок, в среднем 644 икринки (Hikita, 1962). Интересно сравнить продукцию икры на единицу веса. У проходной нерки оз. Дальнего при среднем весе 1,5 кг на 1 кг веса приходится примерно 1550 икринок, а при весе 2 кг — 1290 икринок. Карликовые же самки в расчете на 1 кг веса тела продуцируют до 2800 икринок, то есть более чем в два раза.

Текучие карликовые самцы в оз. Дальнем начинают встречаться со второй пятидневки сентября. Они участвуют в нересте проходной нерки. Первые текучие карликовые самцы были выловлены в 1956 г. только 6 октября, а в 1957 г. — 10 октября. Особи с икрой, близкой к созреванию, встречались до середины ноября и нерестились, очевидно, уже во второй его половине. Сдвиг сезона созревания приводит к тому, что дозревание икры и икрометание проходят при более низкой температуре. Начало размножения анадромной нерки совпадает с максимальным прогревом поверхностных и грунтовых вод. В это время среднесуточная температура воды, вытекающей из озера, превышает 14°. Карликовые самки приступают к икрометанию тогда, когда температура озерной воды понижается на 5—6° и начинают охлаждаться грунтовые воды. В отличие от анадромной нерки летнего хода, нерестящейся на прибрежных мелководьях, остаточная нерка, судя по уловам ставных сетей, выметывает икру на глубине не менее 2—3 м.

Переходя к обсуждению особенностей развития икры карликовой нерки, следует прежде всего отметить мелкий размер ее

икринок, вес которых колебался от 51 до 69 мг (средний — 58,5 мг), тогда как у проходных особей зрелые икринки весили от 84 до 134 мг. Икра остаточных самок содержит несколько меньше сухого вещества и жира (меньше на 2,3%) и сходный процент протеина и золы (см. табл. 1). Абсолютное количество питательных веществ и калорийность, по сравнению с икрой проходных самок, меньше примерно вдвое. Разницы в окраске икринок не замечено. Диаметр зародышевого диска колеблется от 0,8 до 1,15 мм. Он уменьшен незначительно. Снижение размера икринок происходит почти целиком за счет желтка. Перивителлиновая жидкость весила от 15,7 до 23,2% от веса набухших икринок; по сравнению с яйцами анадромных самок эти икринки оводняются обильнее.

Развитие остаточной и анадромной формы имеет, естественно, сходные черты. Последовательное описание развития содержало бы много повторений. Мы сочли целесообразным ограничиться сведениями о темпе развития (табл. 6) и указаниями на выявленные отличия.

Таблица 6

ТЕМП РАЗВИТИЯ ИКРЫ КАРЛИКОВЫХ САМОК НЕРКИ

Стадия развития	Длина зародыша, мм	Возраст	
		сутки	градусо-дни
Начало дробления	—	около 1,0	3,8
16 бластомеров	—	2,0	7,5
Бластула	—	7,0	26,5
Начало гаструляции	—	11—12	41—45
Появление первых сомитов	1,6—1,8	19—20	74—78
Стадия 22—24 сомитов	2,8—3,3	31	110,4
Начало кровообращения	5,3—6,0	39—41	138—144
Появление меланина в глазах	7,5—8,0	54—56	177—182
Первые движения грудных плавников	9,0—9,3	60—62	192—197
Появление в непарных плавниках мускульных почек	9,5—10,0	72—74	223—228
Формирование гипуралий, хвост приобрел гетероцеркальность	10,8—11,3	87—89	261—266
Закладка брюшных плавников	11,5—12,0	104—107	308—315
Начало вылупления	13,3—15,3	138	405
Массовое вылупление	—	около 150	около 430

Выявляется некоторое отличие темпа развития, более заметное во второй половине инкубации. Так, в икринках остаточной нерки первые сегменты образовывались раньше примерно на одни сутки. Процесс эпиболии завершался значительно раньше и при меньшем числе сегментов, что связано с небольшим размером желточного мешка. Начало кровообращения в обоих случаях отмечалось при сходном количестве градусо-дней, но зародыши в икринках карликовой нерки в это время имели на 3—5 сегментов больше. Некоторое запаздывание (по стадии развития) можно связать с лучшими условиями снабжения зародышей кислородом

в мелких икринках, имеющих относительно большую площадь диффузии, а также с меньшей потребностью в кислороде мелких эмбрионов. Пигментация глаз у эмбрионов в икре от карликовых самок началась раньше примерно на 20 градусо-дней. При сравнении сроков начала дифференцировки верхних и нижних конусов миотомов и закладки непарных плавников выявился разрыв около 120 градусо-дней.

В момент вылупления зародыши выделяются не только мелким размером, но и очень низким уровнем дифференцировки (рис. 26, *Г*). Голова их короткая (около 15% общей длины), укорочено рыло. Только наметилось раздвоение обонятельных ямок. Жаберные крышки не полностью прикрывают слабо развитые лепестки последней жабры. Зачатков зубов не видно. Слуховые капсулы максимально сближены с глазами. Следов редукции непарной плавниковой складки не заметно. В спинном и анальном плавниках мускульные почки едва наметились. В хвостовом плавнике имеется лишь 6—8, редко 10 зачатков лучей. Брюшные плавники маленькие. Верхние и нижние конусы миотомов короткие. Желточный мешок относительно крупный и на нем развита густая сеть кровеносных сосудов. Пигментация развита слабо. Немногочисленные светлые меланофоры имеются на голове и в хвостовом отделе, покровы туловища их почти лишены. На голове появились первые липофоры. Витальная окраска метиленовой синью на следующий день после вылупления выявила более низкий уровень дифференцировки органов боковой линии по сравнению с эмбрионами, вылупившимися из икринок проходных особей. По морфологическому состоянию такие зародыши напоминают зародышей из икринок проходной нерки в конце 10-го этапа развития. Вылупление проходило в более сжатые сроки, дружнее.

Выйдя из икринок зародыши успокаивались и двигались редко. Первое время они слабо реагировали лишь на яркий свет, а на слабые токи воды и прикосновение посторонних предметов не реагировали.

После освобождения из оболочки улучшаются условия дыхания зародышей и эвакуации продуктов обмена. Это благоприятствует ускорению морфогенеза. Через 7—10 дней после вылупления, т. е. примерно через такой же срок, как у кеты и проходной нерки, зародыши становились светобоязливыми, положительно реагировали на течение, у них развилось положительное тактильное чувство. Это происходило на значительно более ранней стадии морфогенеза, нежели у зародышей кеты, анадромной нерки и других лососей. Можно предположить, что выход из оболочки стимулирует развитие соответствующих органов чувств.

На рис. 26, *Д* изображена личинка остаточной нерки, длиной 21,7 мм. Ее плавательный пузырь начал наполняться воздухом и личинка приобрела способность свободно держаться в толще воды. Сравнение этого рисунка с рис. 26, *А* и *Б* свидетельствует о сходстве других морфологических признаков описываемой ста-

дии с зародышами проходной нерки при вылуплении, хотя различия размеров значительны. В то же время описываемые личинки отличаются большой подвижностью; они начинают охотиться за внешней пищей. Потомки карликов переходят к жизни в толще воды и внешнему питанию на значительно более ранних стадиях морфогенеза, нежели потомки анадромных особей, при небольшой величине. Подобная акцелерация в определенной мере компенсирует малый запас желтка в икринках карликовых самок.

Зародыши из икринок карликовых и проходных самок на сходных ранних стадиях морфогенеза также отличаются размерами. На стадии появления меланина в глазах первые меньше примерно на 0,8 мм, в начале формирования лучей хвостового плавника разница достигает 2 мм, при закладке брюшных плавников — примерно 3 мм. Существенны различия размеров при вылуплении, что хорошо видно на рисунках. После вылупления темп роста и развития карликовых зародышей возрастает, особенно с переходом на внешнее питание. Это создает предпосылку со временем нивелировать разницу в размерах потомков остаточных и анадромных самок.

Значение повышенного темпа развития зародышей, вылупившихся из икринок карликовых самок, нетрудно представить, если учесть более позднее икрометание последних. Ускоренное развитие позволяет переходить на внешнее питание в более или менее сходные календарные сроки с потомками проходных самок. В противном случае более ранний переход на активное питание личинок анадромных самок, число которых огромно, ставил бы потомков карликовых особей в неблагоприятные условия.

Таким образом, остаточных особей отличает небольшой размер, малая абсолютная и повышенная относительная плодовитость, питание производителей вплоть до нереста, позднее созревание самок и осеннее икрометание, отсутствие нерестовых миграций, а вместе с тем и резкой смены среды обитания перед нерестом, слабое и своеобразное проявление преднерестовых изменений. Икринки карликовых самок примерно вдвое меньше, что отражается на размере эмбрионов и личинок. Процесс эпиболии завершается быстрее. Вылупление происходит на более раннем этапе. После этого наблюдается ускорение развития. Заполнение плавательного пузыря воздухом и переход на активное питание осуществляются на значительно более ранних стадиях морфогенеза, при небольшом размере. Следовательно, с утратой анадромности организм претерпевает сложнейшие изменения, которые касаются самых различных этапов онтогенеза.

Особенности экологии, размножения и развития нерки

Нерка тяготеет к северным районам. В Азии она размножается главным образом в водоемах Камчатки и северного побережья Охотского моря, распространена до Южных Курильских

островов и о. Хоккайдо, но в Амур, реки Приморья и Сахалина не заходит. В водах Северной Америки вид распространен шире и примерно в 2,5 раза многочисленнее; это мы объясняем обилием речных бассейнов, включающих озера, в которых нерка находит благоприятные условия для воспроизводства.

Созревает проходная нерка в возрасте от 3 до 8 лет. Морской цикл жизни длится 1—4 года, пресноводный — от нескольких недель до трех, даже четырех лет, и некоторое количество особей созревает не выходя в море. Все это создает очень сложный возрастной состав нерестовых популяций. Вид больше родственных лососей связан с пресными водами.

Нерка — единственный тихоокеанский лосось, образовавший генеративно-лимнофильную форму, воспроизводящуюся в типичных озерах. Другая — генеративно-реофильная форма, размножается в ключах, лимнокренах, реках. Нерестилища нерки приурочены к местам выхода грунтовых вод. Становление названных форм, по нашему мнению, отражает ведущие направления эволюции вида. Генеративно-лимнофильная нерка малоплодовита, молодь ее питается преимущественно планктоном и живет в озерах от одного года до нескольких лет. Генеративно-реофильная нерка значительно плодовитее, пищевой спектр ее молоди шире (основной корм — бентос), пресноводный цикл жизни сокращен. Высокая плодовитость, по-видимому, компенсирует повышенную элиминацию в море, куда молодь выходит мелкой. Различия между указанными формами весьма существенны и достигают подвидового ранга. Они, в свою очередь, представлены популяциями, размножающимися в разные сезоны. Широко распространена жилая нерка, которая, как отмечалось выше, отличается многими признаками. Жилая и анадромная нерка образуют локальные группировки (субпопуляции или микрополуляции), приуроченные к определенным, иногда небольшим, нерестовым участкам. Нерке свойственна особенно сложная видовая и внутрипопуляционная структура.

Ход производителей в реки продолжается более трех месяцев. Выделяются весенний, летний, а в некоторых реках и осенний сроки миграции. В озера производители заходят серебристыми и до выхода на нерестилища долго живут в пелагиале. Соответственно различным сезонам захода в реки сроки нереста сильно растянуты.

В местах размножения течение отсутствует или не превышает 10—20 см/сек. Гнезда располагаются от уреза воды до 1,5—2 м, в некоторых водоемах глубже, на рыхлых, нередко сильно заиленных грунтах, в местах выхода грунтовых вод. Температурный режим этих вод стабилен в суточном и годовом аспектах, абсолютные значения температур невысокие (на Камчатке). Устойчив и гидрохимический режим вод, омывающих нерестовые бугры. Для них характерны: низкое по сравнению с русловыми водами содержание кислорода, повышенное содержание свободной углекислоты,

слабая кислая реакция. По своим свойствам воды, омывающие отдельные нерестилища даже в небольших водоемах, различаются. Этим, в частности, можно объяснить четкий возврат производителей к местам рождения и репродуктивную изоляцию небольших группировок. Хоминг у нерки выражен весьма четко. Виду присущи значительное число самцов в гнездовых группировках, высокая концентрация производителей и их неоднократная смена на нерестилищах в течение сезона.

Самцы выделяют сперму недолго, небольшими порциями, концентрация сперматозоидов низкая (в среднем 10—11 млн. в 1 мм³). Икра выметывается чаще 4—5 порциями. Икринки мельче, чем у других родственных видов (средний вес около 110 мг), покрыты тонкой оболочкой (23—42 мк), содержат особенно много астаксантина и имеют интенсивную красную с розоватым оттенком окраску.

Особенности эмбриогенеза сводятся к следующему. Зародышевой бугорок у нерки уплощен, бластомеры до стадии 16 клеток включительно располагаются одним слоем. Эмбрионы формируются сравнительно небольшого размера. Процесс эпиболии завершается рано, чаще при 27—30 сегментах, в мелких икринках даже при 23 сегментах. В связи с этим икринки рано приобретают устойчивость к толчкам и вибрации, но вообще икра нерки к таким воздействиям чувствительнее икры других лососей.

Кровообращение чаще начинается на стадии 58—60 сегментов, несколько позже, чем у кеты. Это стоит в связи с мелким размером икринок и тонкими яйцевыми оболочками. Кровь быстро приобретает интенсивную окраску. Подкишечно-желточная вена функционирует короткое время. Печеночно-желточное кровообращение развивается ускоренно. Эмбрионально-личиночные органы дыхания достигают мощного развития. Нерка выделяется тем, что у ее зародышей сеть капилляров на желточном мешке заметно редуцируется до вылупления. Икра инкубируется дольше, нежели у других лососей, и эмбрионы до вылупления достигают особенно высокого уровня дифференцировки.

Хроматофоры на теле появляются поздно, эмбрионы и личинки пигментированы слабее, чем у других видов, исключая горбушу, на брюшных и анальном плавниках меланофоры отсутствуют.

Молодь ведет стайный образ жизни. В литоральной зоне озер личинки живут непродолжительное время. Уйдя в пелагиаль, молодь становится прогонистой, приобретает серебристую окраску брюшка, боков тела и темную спинку. У нее развиваются многочисленные длинные жаберные тычинки с зубчиками на концах, обеспечивающие успешное питание планктоном. При жизни на мелководьях ключей и других водоемов у мальков долго сохраняется пятнистая окраска. Катадромная миграция начинается после освобождения водоемов ото льда и прогрева воды выше 4°, продолжается долго, что объясняется разновозрастным составом покатников и их принадлежностью к разным сезонным формам.

Преднерестовые изменения анадромных и карликовых форм, а также развитие их потомства существенно отличаются. Заходя из моря в реки, нерка прекращает питаться, перед нерестом приобретает интенсивную красную окраску, у самцов вырастает горб, крупные зубы, челюсти удлиняются и изгибаются. Особи, не покидающие озер, созревают несколько раньше, при карликовом размере, они не претерпевают существенных преднерестовых изменений и продолжают питаться до нереста. Карликовые самки малоплодовиты, созревают позже, осенью. Их икра вдвое мельче, инкубационный период короче, зародыши вылупляются на более раннем этапе морфогенеза. К обитанию в толще воды и потреблению внешней пищи такие зародыши переходят также при более низком уровне дифференцировки. Таким образом, утрата анадромности приводит к глубоким изменениям различных этапов онтогенеза.

ГОРБУША — *O. GORBUSCHA* (WALBAUM)

Горбуша — мелкий, но быстрорастущий и самый многочисленный лосось, поэтому ее промысел имеет большое экономическое значение. В период наивысших уловов — 1931—1942 гг.— в западной части ареала в год в среднем вылавливалось около 146,5 млн. экз., тогда как в 1955—1966 гг. — только 82,9 млн. Среднегодовой вылов на тихоокеанском побережье СССР составлял соответственно 92,9 и 32,9 млн. экз. (Леванидов и др., 1970). Резкое снижение запасов вызвано главным образом бурно развившимся в пятидесятые годы нерегламентируемым японским морским промыслом.

Распространение и жизнь в море. Ареал горбуши немного уже ареала кеты. В сравнении с ней массовые районы размножения немного сдвинуты к северу. Летом лосось на западе достигает р. Лены, на востоке — рек Колвилл и Макензи. Североамериканские стада на юге заходят немного дальше р. Сакраменто, азиатские — до южных рек Корейского полуострова и о. Хонсю. Многочисленные популяции воспроизводятся в реках Охотского моря и бассейна Амура.

Выделяются три района зимовки и нагула — япономорский, тихоокеанско-курильский и алеутско-беринговоморский. Относительная продуктивность стад, нагуливающихся в указанных районах, определялась соответственно в 10, 81 и 9% (Семко, 1962). Южнее западных островов Алеутской гряды зимует и нагуливается в основном горбуша, размножающаяся в реках Восточной Камчатки и Олюторского залива. Основная масса западнокамчатской горбуши зимует ближе к Южным Курилам. Отсюда же рыба мигрирует в реки Южных Курил, Восточного Сахалина, охотоморского побережья материка. В этом районе обитает и

амурская горбуша позднего хода. Масса амурской горбуши, а также рыба, размножающаяся в реках Приморья, залива Анива и несколько более северных рек Сахалина, зимует и нагуливается в Японском море. Северная граница зимовок совпадает, по-видимому, с поверхностной изотермой около 3,5°, а южная — с изотермой около 10°. С весенним потеплением горбуша перемещается севернее. Весной и в начале лета скопления рыбы ограничены поверхностными изотермами 6—12°, причем основная масса держится в пределах изотерм 7—9°. В открытом море горбуша перемещается широким фронтом, интенсивно питается и очень быстро растет (Бирман, 1958, 1967; Семко, 1958, 1962; Hartt, 1962; Ishida, 1966).

Возраст, колебания численности. Давно замечены преимущественно одновозрастной состав нерестовых популяций и созревание горбуши двухлетками (Шмидт, 1905; Gilbert, 1914; Тихий, 1926). Выдвигались гипотезы о четырехлетнем возрасте горбуши и о созревании части особей трехлетками, которые обсуждались разными авторами (Кагановский, 1949; Веденский, 1954; Ricker, 1962; Лапин, 1964, 1971). Опыты мечения подтвердили возврат и созревание подавляющей массы особей в двухлетнем возрасте (Pritchard, 1939; Parker, 1964; Bilton, Ricker, 1965; и др.). Небольшое количество особей с признаками мечения (без соответствующих плавников) вылавливалось в третье лето жизни. Это относилось на счет утраты плавников по естественным причинам (травмы, уничтожение плавников хищными личинками одного из видов *Copepoda*). Анализ опубликованных материалов о результатах мечения и возврата позволил отнести таких особей, по крайней мере часть из них, к рыбам, созревающим в трехлетнем возрасте (Лапин, 1964, 1971).

Для многих районов типично чередование в четные и нечетные годы обильных и слабых подходов горбуши. Двухлетняя цикличность и одновозрастной состав нерестовых популяций называются характерным видовым свойством. Возникновение подобного типа динамики стада связывается со стабильностью условий размножения, гарантирующих необходимый минимум пополнения (Никольский, 1952). В некоторых районах кроме двухгодичной наблюдается также четырехгодичная периодика колебаний уловов (Кузнецов, 1928; А. Г. Смирнов, 1947; Кагановский, 1949; Веденский, 1954). Еще более продолжительные периоды колебания численности горбуши и других лососей И. Б. Бирман связывает с цикличностью солнечной активности; в эпоху максимальной радиации урожаи снижаются. Такая закономерность отчетливее выражена на Амуре.

Длина, вес и плодовитость рыбы обильных поколений, как правило, меньше. Время от времени соотношение численности смежных поколений меняется, поколения малочисленные становятся обильными и наоборот. В разных регионах перемены цикличности происходят не синхронно. У сахалинской горбуши в прež-

ние годы численность и биологические показатели рыбы смежных поколений различались четко (Двинин, 1952). По данным А. Е. Ландышевской (1964), в 1958 многорыбном году основная масса горбуши в разных районах острова имела длину 43—45 см и вес 1,1—1,3 кг. В 1959 г. горбуши подошло немного, ее средняя длина составляла 49—50 см и вес 1,5—1,6 кг. В 1960 г. вместо ожидаемого увеличения произошло резкое снижение уловов и подошла опять крупная высокоплодовитая рыба, имевшая среднюю длину 46,6—49,0 см и вес 1,4—1,5 кг; поколения, бывшие урожайными, стали малочисленными.

Высказывалось несколько гипотез для объяснения явления доминирования определенных поколений, которые рассмотрел Риккер (Ricker, 1962). По его мнению, наиболее приемлемое объяснение различия уловов четных и нечетных лет дал Нив (Neave Ferris), разработавший гипотезу депенсаторного влияния хищников. Смысл ее кратко состоит в том, что малочисленное поколение при скате молоди теряет от хищников больший процент особей и это сдерживает увеличение численности последующих генераций. Принимая гипотезу Нива как более разработанную, Риккер продолжает, однако, считать «феномен доминанты» еще загадкой, не разрешенной наукой. Признание разновозрастного созревания производителей позволяет создать математическую модель, объясняющую особенности динамики запасов этого лосося (Лапин, 1964, 1971).

Внутривидовая дифференциация. Как показал И. Ф. Правдин (1932), амурская горбуша в сравнении с западнокамчатской мельче, имеет меньший размер головы, укороченное рыло, более мелкую чешую, несколько большее число ветвистых лучей в анальном плавнике, отличается некоторыми другими признаками. Проведенное сравнение послужило основанием для выделения амурской горбуши в особую форму — *O. gorbuscha natio amurensis*. Л. Г. Кагановский (1949) различное соотношение численности горбуши поколений четных и нечетных лет по крупным регионам и разновременность смены мощности подходов рассматривал как признаки обособленности стад, населяющих более или менее различные акватории. Учитывая и другие биологические особенности, он говорил о существовании восточнокамчатской, западнокамчатской, охотской и япономорской обособленных рас или стад. По его представлениям, эти расы разделяются на популяции, число которых зависит от свойств нерестовых рек.

П. А. Двинин (1952) обнаружил морфобиологические различия между западносахалинской и восточносахалинской горбушей и связал эти различия с нагулом рыбы в Японском море и Тихом океане. В дальнейшем было выявлено несколько локальных стад сахалинской горбуши и показано, что в отдельные реки в разные сроки нерестового хода заходит биологически разнородная горбуша (Воловик, 1967б). Показаны особенности и предложено различать охотское, амурское и приморское стада (Енютина, 1972).

Горбуша, размножающаяся в реках Южных Курильских островов, выделяется крупным размером. По данным за 1953—1965 гг., средняя длина равнялась 51,1 см, вес 1650 г, абсолютная плодовитость — около 1600 икринок. Если в других популяциях горбуши самцы крупнее самок, то здесь самки крупнее самцов. На Курилах наблюдается ранний ход — со второй декады июня до начала — середины августа, и начинающийся вслед за этим поздний ход, который продолжается до середины — конца октября. Размер, темп роста и плодовитость горбуши позднего хода выше. Кроме того, она подходит к берегам с севера и нерестится в нижних участках рек, тогда как летняя горбуша подходит к рекам с южного направления и нерестится выше (Иванков, 1967, 1971).

В свое время А. Г. Кагановский (1949) предложил называть позднонерестующую рыбу осенней горбушей. Эта форма распространена достаточно широко. Размножение горбуши в октябре отмечено в бассейне р. Большой (Кузнецов, 1928). Имеется осенненерестующая горбуша и на Сахалине. На о. Хоккайдо обычен именно осенний нерест (Sano, 1959). В реках Юго-Восточной Аляски ход горбуши растянут. Рыба раннего хода (июль — август) поднимается в верховья, а позднего (сентябрь и октябрь) — нерестится в низовьях рек (Merrell, 1962; Wells, McNeil, 1970). Летние и обильные осенние подходы наблюдаются в реках Британской Колумбии (Foerster, 1955; Neave, 1966a). Относительную репродуктивную изоляцию особей разных подходов Вернон (Vernon, 1962) считает ведущей причиной дивергенции вида. Был проведен опыт интродукции ранненерестующей горбуши в реку, которая посещалась позднонерестующей формой. Выросшие вселенцы приходили нереститься на две недели раньше; этот факт рассматривается как доказательство наследственного характера сроков созревания (Ricker, 1959, 1972).

По нашим наблюдениям, в бассейне сахалинской р. Найбы горбуша в конце сентября и в октябре устраивает гнезда вблизи мест выхода грунтовых вод. Именно это обеспечивает продуктивный нерест после охлаждения речной воды. Приспособление осенненерестующей формы устраивать гнезда на участках, омываемых более теплыми осенью грунтовыми водами, то есть своеобразие экологии нереста и развития, принципиально отличает ее от летненерестующей формы и лежит в основе экологоморфологической дивергенции вида.

Таким образом, имеются свидетельства качественной обособленности горбуши крупных регионов. Не исключена связь становления подобных группировок с разобщенностью крупных речных систем в прошлые геологические эпохи и освоением для нагула разных морских акваторий. Позже могли дифференцироваться популяции, воспроизводящиеся в отдельных реках или группах небольших смежных рек (в притоках крупных рек). В некоторые нерестовые реки, например на Сахалине, производители мигри-

Таблица 7

ПЛОДОВИТОСТЬ ГОРБУШИ ИЗ РАЗНЫХ РАЙОНОВ

Район, река	Год	Длина самок, см	Абс. плодовитость, число икринок		Литературный источник
			колебания	средняя	
Камчатка					
р. Большая	1933, 1935	48,5	1000—2350	1636	Семко, 1939
	1934, 1936	44; 55	800—2000	1169	
ключ Карымайский реки Охотского побережья	1942—1950			от 1286 до 1600	Семко, 1954
			500—2700	от 1162 до 1785	Костарев, 1965
р. Амур	1925, 1927	51,8	1083—2926	1813	Кузнецов, 1928
	1926	48,6	662—1598	1192	
р. Иски	1951	49,3	628—3203	1978	Енютина, 1954
р. Амгунь	1951	44,3	675—2475	1528	
р. Мы	1951	49,3	1306—3080	1879	Стрекалова, 1966
	1952	50,3	1149—3215	1716	
р. Тумнин	1948		374—2732	1354	Иоганзен, 1955
о. Сахалин					
юго-западные реки	1946, 1947	44,9; 53,6		1525; 1576	Двинин, 1952
юго-восточные реки	1947, 1949			1230; 1306	»
р. Б. Такой	1953	48,71±±0,68	1204—2028	1579±48	Собств.
	1954	55,15±±0,54	1300—2256	1831±61	данные
о. Итуруп, р. Славная	1965				Иванков, 1971
летняя раса		47,9±±0,34		1354±35	
осенняя раса		52,2±±0,32		1545±30	
о. Хоккайдо		48,5—49,6	1517—2916		Hikita, 1962
р. Юбетсу				1956	
р. Шнбетсу		50—53	1668—2099	1891	»
Аляска		44—48	1330—1775	1564	»
ручей Сашин	1951	50—54	1928—2461	2152	Rounsefell, 1957
				2074	
Британская Колумбия	1930—1940 (четные годы)			от 1535 до 1899 (1599)	
ключ Мак Клинтон					
ключ Порт Джон	1947			1520	
	1950			1593	

руют из разных районов нагула и такие группировки отличаются биологическими показателями. В бассейнах разных регионов имеются как летне-, так и осенненерестующие формы, отличающиеся экологией развития и морфобиологическими показателями.

Для вида характерна низкая абсолютная плодовитость. Как видно из табл. 7, индивидуальные вариации этого показателя значительны, но средние величины могут быть весьма близкими даже у рыбы из таких отдаленных районов, как Камчатка и Приморье. Как уже говорилось, горбуша имеет разную плодовитость в четные и нечетные, малорыбные и многорыбные годы. Привлекает внимание повышенная плодовитость у горбуши из р. Б. Такой бассейна р. Найбы, где она нерестится в поздние сроки. Отдельные экземпляры здесь достигают длины 68 см и веса более 4,5 кг. Высокая плодовитость свойственна осенненерестующей горбуше р. Славной о. Итурупа и некоторых рек о. Хоккайдо. То же можно сказать о позднонерестующей форме из ручья Сашин на Аляске, Мак Клинтон в Британской Колумбии. Уместна аналогия с осенней кетой, размножающейся на участках, омываемых грунтовыми водами, которая также плодовитее летненерестующей формы.

Анадромная миграция, созревание, сроки размножения. В границах ареала горбуша посещает почти все реки, проявляя, однако, определенную избирательность. В одни из них, типичные «горбушевые», заходит очень много рыбы, а в другие — ничтожное количество. Например, в такую крупную реку, как Камчатка, горбуши заходит мало и здесь ее улов составляет лишь 2—4% от общего улова лососей (Остроумов, 1964), а в р. Амгунь — левый приток Амура — заходит очень много горбуши. Преимущественно горбуша заходит в сахалинскую р. Лесную. Подобных примеров много.

В реки Приморья горбуша идет с конца мая — первых чисел июня до конца июля. Несколько севернее (в р. Тумнин) ход заканчивается в третьей декаде августа. Нерест длится с конца июля до середины сентября (Василенко, 1959; Василенко-Лукина, 1962). В Амур горбуша начинает заходить в первых числах июня, с двадцатых чисел ход становится массовым, остается таким до конца — середины июля, а заканчивается в разные годы в двадцатые числа июля или в середине августа; отдельные экземпляры наблюдаются и в сентябре. При малой численности стад условия нагула улучшаются, рыба созревает быстрее и идет на нерест раньше. Заход в нерестовые реки Амура наблюдается при температуре от 5,5 до 22,1°. В р. Мы, впадающей в юго-западную часть лимана Амура, нерест длится со второй или третьей декады июля, массовый — в августе, в течение 10—15 дней, заканчивается к середине или к концу сентября. В р. Иски икрометание начинается в первой декаде августа и заканчивается в более сжатые сроки. В р. Амгунь нерест обычно наблюдается с третьей декады июля и продолжается около месяца (Кузнецов, 1928; Стрекалова,

1963; Енютина, 1972). В Охотском районе ход горбуши отмечен в июне — июле, в Гижигинской и Пенжинской губах — в июле—августе. В р. Большую на западе Камчатки горбуша идет с первых чисел июля, ход становится более заметным со второй декады июля, подход к нерестилищам отмечается до начала октября. Нерест продолжается с середины августа до конца октября (Кузнецов, 1928). В реки восточного побережья полуострова горбуша идет несколько раньше.

К рекам о. Сахалина горбуша подходит из разных районов нагула, что отражается на сроках хода. По данным Двинина (1952), горбуша в реки юго-западного побережья идет с 15—20 июня до конца августа. Севернее ход запаздывает на 10—15 дней. Нерест длится со второй половины июля до конца августа — начала сентября. В реки залива Терпения заход отмечается с 20—25 июня до середины сентября. Нерест в реках восточного побережья Сахалина проходит с конца июля до конца сентября — начала октября. По нашим наблюдениям, он длится до двадцатых чисел или до конца октября.

Заход горбуши в реки Южных Курильских островов продолжается более 3,5 месяца. Ход летней формы начинается со второй декады июня, а осенней — с середины августа и длится до середины или конца октября (Иванков, 1967). В разных реках о. Хоккайдо мигранты появляются в конце июля и середине августа и наблюдаются до начала или конца октября; количественно преобладает рыба позднего хода (Sano, 1959, 1966).

Подходя к рекам, рыба попадает в опресненные воды. Приустьевые и речные воды существенно отличаются от морских по многим показателям, и мигранты должны приспособиться к изменению среды. Например, в лимане р. Большой во время массового хода отмечается большой дефицит кислорода, накопление свободной углекислоты, понижение pH. Температура воды в низовьях рек выше, чем в море. При подъеме по реке рыба попадает в сравнительно холодную воду (Семко, 1939). В жаркое засушливое лето 1965 г. во время хода горбуши температура в низовьях южносахалинских рек превышала 25°. Не исключено, что высокая температура служит одним из стимулов продвижения рыбы в верховья, где вода прохладнее. Оно ускоряется также при повышении уровня рек (Правдин, 1929). На нерестилища с более холодной водой горбуша в большинстве случаев выходит и приступает к икрометанию раньше (Sheridan, 1962).

Как правило, при ранних подходах рыба имеет менее зрелые половые продукты и поднимается по рекам выше. В нижних участках нерестуют особи, мигрирующие позже и более зрелыми. В годы обильных подходов рано заполняются и нижние нерестилища.

В устьях рек юго-западного побережья Сахалина большинство особей имеет II—III стадию зрелости (Двинин, 1952). Но такая картина наблюдается не везде. В р. Большую на Камчатке горбуша заходит в стадии зрелости, близкой к IV при весе яични-

ков от 7,5 до 16,5% веса самок. Большинство особей утрачивает серебристую окраску уже в лимане (Семко, 1939).

Во время продвижения по рекам горбуша предпочитает участки со скоростью течения около 20—30 см/сек (Крыхтин, 1962). При высоком уровне воды и быстром течении, как и при обильных заходах, рыба поднимается особенно высоко. Нередко она занимает участки, обсыхающие при спаде воды. В таких местах гибнет много рыбы и отложенной икры. Протяженность катодромной миграции различна. В Амуре горбуша ранее проделывала около 700 км (Кузнецов, 1928), по р. Большой — 250 км (Крохин, Крогиус, 1937б). В крупных сахалинских реках миграционный путь превышает 300 км, а в небольших реках нерестилища могут располагаться вблизи устья, в приливно-отливной зоне.

Перед выходом к местам гнездования производители отстаиваются в затененных приглубых местах со слабым течением и здесь дозревают. Преднерестовые изменения горбуши описаны многими авторами. Они сводятся к следующему. У самцов горбуши больше, чем у других видов, разрастается рыло и вырастают крупные зубы. Тело уплощается с боков, на спине развивается большой килеобразный вырост — горб, выраженный особенно сильно у крупных особей. Спина приобретает темнокоричневатую окраску, бока тела становятся лиловатыми, иногда красноватыми, а брюшко остается светлым. Поперечных пятен на теле не образуется. На спине и боках выявляются мелкие неправильной формы пятна, очерченные изломанным размытым темным контуром. Между лучами спинного и хвостового плавников располагаются почти черные овальные пятна. Форма головы и тела у самок изменяются слабо. Спина становится темнее, чем у самцов, а брюшко остается светлым (рис. 31).

Высказано предположение о важности крупного горба самцов для создания такой циркуляции воды внутри гнездовой ямы, которая благоприятствует оплодотворению икры (Семко, 1954). Ю. Г. Алеев (1963, 1964) изменение формы тела связывает с необходимой во время жизни на речных мелководьях, при устройстве гнезд и нересте, большой маневренностью, поворотливостью. Таким требованиям отвечает уплощенное и высокое тело самцов горбуши. Остается непонятным, почему таких же изменений конституции не наблюдается у самцов других лососей, кроме перки, и у самок, а именно они выполняют основную работу при устройстве гнезд.

Нерестилища, нерест, условия развития. Для размножения основная масса горбуши избирает русла рек, протоки, ручьи, ложе которых омывается подрусловым аллювиальным потоком. Нерестилища сосредоточены в предгорьях и горных участках. Горбуша обычно поднимается выше летней кеты, но при обильных подходах эти лососи могут размножаться в непосредственной близости.

Нерестилища располагаются у границ между плесами и пере-

катами и на перекатах. Грунт нерестилищ галечно-гравийный со значительной примесью песка, преобладает фракция размером 4—8 см, местами встречается булыжник, примесь лёсса и ила незначительна. Отмечается тяга к местам, затененным деревьями или высокими берегами. Сильно заиленные плесы, зарастающие и заболачиваемые участки горбуша не занимает.

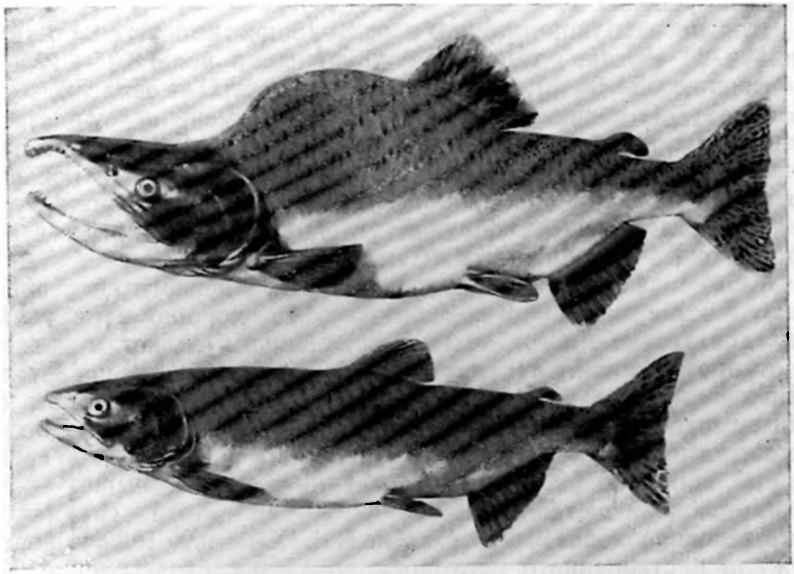


Рис. 31. Текучие особи горбуши самец (сверху) и самка

На массовых нерестилищах преобладают глубины 20—50 см, реже они достигают 100, иногда 150 см. В засушливые годы и при переполнении нерестилищ гнезда встречаются на отмелях глубиной 10—15 см. В местах расположения гнезд скорость течения обычно варьирует от 30 до 100 см/сек, иногда достигает 140 см/сек. Непосредственно над буграми, в 5—7 см от вершин, скорость течения меньше и редко превышает 60—70 см/сек.

Температура во время нереста заметно различается. В р. Большой на Камчатке она варьирует от 5 до 14° (Семко, 1939), в Амуре — в пределах 6,0—15,5°, а массовый нерест проходит при 9,2—13,7° (Солдатов, 1912; Кузнецов, 1928). На Курильских островах нерест наблюдался осенью при температуре 5—6°, а летом — до 14° (Иванков, 1967). В период нереста сахалинской горбуши отмечены колебания температуры воды от 7 до 19° (Двинин, 1952). В 1965 г. на р. Лесной в разгар нереста температура достигала 24,8°. Однако уже с прогревом воды до 17° активность производителей снизилась, брачные игры и расчистка грунта пре-

кратились. Созревание самок замедлилось, самцы перестали выделять молоки. Нерест в это время наблюдался лишь вблизи выхода более холодных грунтовых вод. Примерно через 12 час. после небольшого дождя, вызвавшего понижение температуры воды до 16—15,5°, картина резко изменилась. Рыба стала активной, возобновились брачные игры, расчистка грунта и икрометание. Очевидно в этом южном районе верхняя нерестовая температура лежит в пределах 16—17°.

Для нерестилищ горбуши в р. Большой типичны скорость течения 30—60 см/сек, содержание кислорода в воде 8,35—12,8 мг/л (насыщение 85—90%), свободной углекислоты — около 3—4 мг/л, pH более 7 (Крохин, Крогиус, 1937б). Отмечено существенное воздействие нерестящейся горбуши на гидрохимический режим реки, особенно при обильном подходе. В нерестовый и посленерестовый период в воде снижается количество кислорода, увеличивается содержание свободной углекислоты, азотистых веществ и фосфатов, а pH снижается (Семко, 1939).

Многие сахалинские реки, в которых нерестится горбуша, имеют чистое каменисто-песчаное ложе, хорошо аэрированную воду, достаточно многоводны зимой, обильными снегами защищены от промерзания. Нашим отрядом обследованы нерестилища р. Белой — небольшого притока второго порядка р. Найбы (гидрохимические анализы выполнены А. Н. Канидьевым). Дно реки чистое, каменисто-песчаное. Горбуша здесь нерестится в среднем течении, ниже ее размножается осенняя кета, а выше — сима. Гнезда располагаются на глубинах 20—40 см, где средняя скорость течения около 40—50 см/сек. С 1/IX по 9/X 1960 г. вода содержала растворенного кислорода до 12 мг/л (насыщение 93,5—104,7%). Количество свободной углекислоты колебалось от 3,8 до 5,0 мг/л, pH от 6,5 до 7,0.

В другой «горбушевой» южносахалинской р. Лесной, имеющей чистый каменисто-песчаный грунт и во многих местах скалистое основание, на нерестилищах отмечены скорости течения от 15 до 82 см/сек. С сентября по декабрь среднее количество кислорода увеличивалось с 8,87 мг/л до 14,03 мг/л (насыщение от 79,9 до 96,1%), до февраля оставалось высоким, а к маю постепенно снизилось до 10,94 мг/л. Количество свободной углекислоты изменялось в пределах от 2,6 до 9,8 мг/л, pH — от 6,3 до 6,5 (Канидьев, 1967а).

При обильных подходах на отдельных участках на 1 м² нерестовой площади приходится до 4—8, иногда до 16 самок (Кузнецов, 1928; Василенко, 1959). Около каждой нерестящейся самки держится несколько самцов; их число к концу сезона может возрастать до 8—10 (Соин, 1954; Стрекалова, 1963). На Сахалине около нерестящихся самок мы насчитывали до 5—6 самцов.

Расчистку грунта, копание ям и устройство бугров рыба ведет круглые сутки. Выметывание икры приурочено к сумеречному и ночному времени. При слабом освещении икрометание иногда на-

блюдается и в середине дня (Wickett, 1959; Sheridan, 1960). Как и у других лососей, самки после выметывания икры учащают копательные движения, что благоприятствует быстрому укрытию выметанной икры (Барсуков, 1964).

Нерест продолжается от 1—3 до 8 дней. В пасмурную дождливую погоду бугры сооружаются быстрее. В этих случаях отметавшие икру самки задерживаются у бугров до 10—13 дней. Горбуша чаще выметывает икру 2—3 порциями, иногда в нерестовых буграх встречается по 4 группы икринок. Икра редко находится у поверхности дна, чаще лежит на глубине 25—40 см, иногда глубже 50 см. Отдельные порции икры располагаются внутри нерестового бугра на расстоянии 30—50 см, по диагонали к потоку и на разной глубине. В зависимости от размера самок, плотности грунта и скорости течения ширина нерестовых бугров варьирует в пределах 60—150, а длина от 107 до 250 см; при рыхлом грунте икра закладывается глубже (Кузнецов, 1928; Семко, 1939; Таранец, 1939; Стрекалова, 1963; Канидьев, 1967а).

При обильных подходах производителей отмечена перекопка ранее устроенных гнезд. В связи с этим издавна обсуждается вопрос о допустимой плотности заполнения нерестилищ. Предлагалось при расчете количества пропускаемой на нерест рыбы исходить из размера нерестовых бугров и считать необходимым для каждой самки 1,5—2 м² нерестовой площади (Кузнецов, 1937; Семко, 1939). А. Я. Таранец (1939) предложил максимально допустимым считать такое заполнение, при котором на каждую самку приходится около 0,45 м² нерестовой площади; такая площадь требуется для размещения икры в нерестовом бугре.

Признавая отрицательное влияние переполнения нерестилищ, нельзя недоучитывать и того, что при массовых подходах производители лучше расчищают грунт, что способствует освоению новых нерестовых площадей, а погибшая после нереста рыба служит удобрением (А. Г. Смирнов, 1947; Семко, 1954). Для горбуши, икра которой омывается подрусловым потоком, сплошная, фронтальная расчистка значительных площадей очень важна. При этом улучшается проницаемость грунта и икра хорошо аэрируется. Необходимая «естественная мелиорация» нерестилищ обеспечивается именно при обильных и неоднократных подходах производителей на места размножения.

Развивающаяся икра горбуши омывается водой, находящейся в непрерывном обмене с русловым потоком, вследствие чего ее качество близко к качеству русловой воды. Физико-химический режим нерестовых бугров несколько стабильнее поверхностного потока (Васильев, Юровицкий, 1954; Wickett, 1958, 1962; Канидьев, 1967а). По определениям И. С. Васильева (1959б), средняя скорость фильтрации воды в нерестовых буграх в р. Мы осенью была равна 3,6 м/час. До середины сентября вода содержала кислорода в среднем 8,1 мг/л (колебания в пределах 6,24—10,0 мг), углекислоты 2,8 мг/л (колебания от 1,2 до 5,6 мг/л). Позже, до

ледостава, проточность грунта снизилась, но содержание кислорода в подрусловом потоке возросло до 9,9 мг/л (колебания от 6,8 до 11,6), а углекислоты составило 4,7 мг/л (от 2 до 10,2 мг/л), pH варьировала в пределах 6,2—6,5. Зимой до промерзания грунта вода в гнездах содержала кислорода 7,5—10 мг/л, углекислоты — 8—10 мг/л, pH снизилась до 6,2—5,9. Промерзание реки до дна вызывало катастрофическое уменьшение содержания кислорода и обильное насыщение воды углекислотой. Наблюдения за развитием икры показали, что при 3—4 мг/л кислорода погибло более 50% икринок, а среди вылупившихся зародышей у половины имелись всевозможные уродства: анофтальмия, микрофтальмия, циклопия, микроцефалия. В воде, содержащей 6,3 мг/л кислорода, эмбрионы отставали в росте, а при 7—8 мг/л кислорода развитие проходило нормально. Наблюдая развитие в воде, содержащей более 9 мг/л кислорода, И. С. Васильев отметил ослабление развития органов дыхания и более быстрое расходование желтка. Исследования в этой реке позволили заключить, что при температуре не выше 8—9° оптимальным для развития горбуши следует принять содержание кислорода в пределах 7—9 мг/л (Васильев, Юровицкий, 1954; Васильев, 1959б).

В сахалинских реках условия развития горбуши несколько иные. В р. Белой на глубине закладки икры в жаркое время среднесуточная температура достигала 18,2° (максимальное показание термометра 19,2°). Скорость течения в гнездах варьировала от 0,45 до 1,63 см/сек. В воде, омывающей икру, количество растворенного кислорода осенью постепенно повышалось от 9,23 до 11,09 мг/л; свободной углекислоты чаще содержалось 3,76—5,89 мг/л (в отдельных пробах до 14,51 мг/л); величина pH колебалась в пределах 6,4—7,2. В р. Лесной вода в гнездах фильтруется со скоростью 0,2—1,6 см/сек. От начала инкубации до вылупления проточность ослабевает, а перед выходом молоди из бугров вновь увеличивается. В течение сентября — апреля вода из бугров содержала кислорода на 0,5—1,7 мг/л меньше, нежели над дном (за период инкубации икры в среднем 11,08 мг/л, за время развития свободных зародышей и личинок — 12,17 мг/л). Лучшее насыщение воды кислородом отмечено в начале зимы. Среднее количество углекислоты в период инкубации икры составило 5,8 мг/л, а при жизни личинок в грунте — 6,8 мг/л. Величина pH колебалась в пределах 6,25—6,42. В нерестовых буграх в р. Знаменке, притоке р. Лесной, отмечалось снижение содержания кислорода до 5,41 мг/л (49,2% насыщения). Основываясь на данных о режиме нерестовых бугров в р. Лесной и в инкубаторе завода, который снабжается водой из этой реки, А. Н. Канидьев (1967а) принял оптимальным для развития горбуши содержание кислорода в воде 9—11 мг/л, однако он отмечал нормальное развитие и при 8 мг/л. Вероятно, популяция этой реки приспособилась развиваться при более высоком насыщении воды кислородом, нежели горбуша из р. Мы или р. Иски (см. ниже). Но, видимо, и в бас-

сейне р. Лесной горбуша в этом отношении неоднородна, если учесть более слабую аэрацию нерестилищ в ее притоке — р. Знаменке.

Имеются и другие сведения об успешном развитии горбуши при довольно низком насыщении воды кислородом. Такую картину наблюдал А. Я. Таранец в р. Иски, где вода нерестилищ содержала от 4,7 до 8,8 мг/л кислорода при насыщении 30—65% (Леванидов, 1968). В условиях опыта приморская горбуша смогла развиваться при 3—4 мг/л кислорода, тогда как икра горбуши северной р. Тауй (Магаданская обл.) — при содержании кислорода от 5,5 до 8,0 мг/л (Лукина, 1966). В 1959 г. в небольшом притоке р. Белой вода одного из исследованных мною бугров содержала кислорода в среднем 6,1 мг/л и углекислоты 14,2 мг/л, pH колебалась от 6,4 до 6,8. Осенью среднее насыщение воды кислородом составляло 56,4%, а наименьшее — 51,8%. Эмбриогенез горбуши протекал без отклонений от нормы. В подрусловом потоке нерестилищ горбуши рек Британской Колумбии и Юго-Восточной Аляски также отмечается невысокое содержание кислорода. В одном из ручьев в нижнем течении вода чаще содержала 4,8—6,1 мг/л, в среднем течении 6,3—7,4 мг/л и только в ноябре количество кислорода поднялось до 8,0—9,6 мг/л (McNeil, 1962, 1966).

Огромный ареал горбуши включает реки с разным гидрологическим и гидрохимическим режимом, и рыба приспособилась развиваться в различных, в том числе и относительно жестких, условиях. Менее требовательна в отношении аэрации воды осенненерестующая форма. Способность горбуши развиваться в разных условиях подтверждает практика ее разведения не только на заводах, снабжаемых речной, хорошо аэрированной водой, но и при подаче в инкубаторы ключевой воды, обедненной кислородом. Изучая развитие горбуши на Соколовском заводе, снабжаемом ключевой водой, мы не наблюдали отклонений от нормы. На основании учета режима нерестовых бугров в разных реках и инкубаторах сахалинских заводов для инкубации икры горбуши рекомендовано 65—90%-ное насыщение воды кислородом; в выходящей из аппаратов воде оно не должно падать ниже 50% (Смирнов, 1963б). При расположении инкубаторов в бассейнах рек с особенно хорошим газовым режимом нерестилищ указанную величину можно повысить примерно на 10%.

В зависимости от климатических условий районов нереста и сроков икрометания продолжительность развития варьирует в широких пределах. На Камчатке икра инкубируется 110—130 дней (Семко, 1939). В р. Мы при раннем нересте инкубация длится около 30 дней, при позднем — затягивается до 110—120 дней и срок пребывания горбуши в грунте достигает 240—280 дней (Соин, 1954). В южных реках о. Сахалина икра, отложенная в начале нереста, инкубируется 1,5—2 месяца, при нересте в середине сентября — около 3 месяцев, после которых до выхода из грунта

проходит еще до 5 месяцев. В реках Аляски развитие яиц и личинок в грунте длится 5—7 или даже 8 месяцев (Skud, 1958; McNeil, 1962).

Горбуша выходит из гнезд при длине 28—32 мм. Миграция в море может начаться вслед за выходом из грунта или после нескольких дней пребывания в районе нерестилищ. Молодь ведет стайный образ жизни (Hoar, 1954, 1958; Камышная, 1967). Массовый скат приурочен ко времени весенних паводков и продолжается около месяца, но его сроки растянуты. Например, из южносахалинских рек горбуша мигрирует с конца апреля до середины июля; в реках молодь можно встретить и в августе. Основная масса покатников имеет длину 30—35 мм и вес 200—250 мг (Кузнецов, 1928).

Продуктивиость нереста. При благоприятных климатических условиях и оптимальном заполнении нерестилищ отход икры в гнездах амурской горбуши И. И. Кузнецов (1928) оценил в 6,7%. При менее благоприятных условиях эта величина колебалась от 12,8 до 67,5% (Таранец, 1939). В камчатской р. Большой отмечена гибель в гнездах 2—3% икринок (Семко, 1939). На Сахалине в р. Лесной эта величина составляет в среднем 9,2% (Канидьев, 1967б), в Найбе и Тыми колеблется от 18 до 25% (Рухлов, 1968). Интересны данные сравнительных наблюдений. На р. Мы в бугpах горбуши насчитывалось около 1,7% мертвых икринок, тогда как в гнездах летней кеты, расположенных поблизости, их было 2,8% (Стрекалова, 1963). Меньшая гибель икры горбуши, в сравнении с летней кетой, объясняется стабильностью водоснабжения бугров и благоприятным газовым режимом (Никольский, 1952, 1954а).

Значительны колебания и коэффициента ската — процента покатников от внесенной икры. Этот показатель в Карымайском ключе варьирует от 0,2 до 5,7% (Семко, 1954). Коэффициент ската горбуши в 1950—1960 гг. по 5 рекам Амурского бассейна (обобщенный подсчет) колебался в пределах 0,8—19,8%; средняя величина по четным годам (за вычетом катастрофически низкой величины в один из сезонов) составила 9,1%, в нечетные — 9,3% (Леванидов, 1964б). В р. Лесной за 9 лет отмечены примерно десятикратные колебания — от 2,7 до 26,3%, при средней величине 15,5% (Канидьев, Костюнин, Салмин, 1970). Коэффициент ската горбуши в канадских ручьях Мак Клинтон колебался от 6,9 до 23,8% (в среднем за 6 циклов 14,5%), а в Порт Джон — от 0,88 до 16,47% и за 10 лет был равен 5,63% (Pritchard, 1948; Hunter, 1948, 1951, 1959). На Аляске в ручье Сашин с 1940 по 1959 г. коэффициент ската колебался от 0,1 до 22,8%, составив в среднем небольшую величину — 5,16% (Merrell, 1962). Однако в других ручьях юго-восточной Аляски смертность до выхода личинок из грунта оказалась высокой: в течение пяти сезонов она варьировала между 75 и 99% (McNeil, 1966).

Отход вызывается различными причинами. Одна из них —

неполное выметывание икры. В теле самок при благоприятных условиях после нереста остается по нескольку икринок. В р. Лесной даже при явном переполнении нерестилищ количество остаточной икры составляло около 0,3% (Канидьев, 1967б). Но эта величина в некоторых водоемах в годы мощных подходов достигает 40% (Семко, 1954). Погибает, естественно, вся икра, не попадающая в гнезда. Эти потери колеблются в больших пределах, от 15 до 60% и более (Таранец, 1939; Семко, 1954; Василенко, 1959; Канидьев, 1967б; Енютина, 1972). В жаркие маловодные годы много производителей гибнет до нереста.

К причинам, резко снижающим эффективность нереста, относятся заиление гнезд и, особенно, промерзание нерестилищ (Кузнецов, 1928; А. Г. Смирнов, 1947; Никольский, 1952, 1954а). При высоком уровне рек во время нереста горбуша мечет икру в местах, обсыхающих после спада паводковых вод; такой нерест не эффективен. К большим отходам икры приводят мощные осенние паводки, во время которых часть использованных нерестилищ размывается или заиливается.

В отдельных водоемах большое количество молоди истребляется хищной рыбой, в том числе крупными мальками лососей. Горбуша подвергается значительному истреблению также в приустьевых участках рек и прибрежных районах моря (Семко, 1948, 1954; Бакштанский, 1968).

Коэффициент возврата производителей от покатных мальков у амурской горбуши в четные 1952—1960 годы варьировал от 0,9 до 12,5% (средняя величина 5,04%; вылов промыслом не учтен), а в нечетные — от 0,5 до 10,0%, составив в среднем 4,4% (Леванидов, 1964б). Возврат в р. Лесной за 8 циклов колебался от 0,4 до 4,7% и в среднем составил 1,62% (Канидьев и др., 1970). В канадские ручьи Мак Клинтон и Порт Джонс от числа скатившихся мальков возвращалось в среднем 1,02% и 2,67% особей (Foerster, 1955).

РАЗВИТИЕ ГОРБУШИ

Развитие горбуши изучалось в 1952, 1953 и 1959 гг. на Соколовском заводе, в 1954 г. — на Адотымовском, в 1965 г. — на Лесном. Некоторые материалы собраны на других рыбоводных заводах о. Сахалина. Наблюдения за развитием в гнездах проведены на р. Белая, притоке р. Найба. Работы проводились также на Умбском заводе и р. Териберке (бассейны Белого и Баренцева морей), куда горбуша интродуцирована.

Половые продукты. Самцы горбуши продуцируют молоки небольшими порциями с невысокой концентрацией сперматозоидов. Средний объем эякулята составил 6,5 мл, но в одном случае превысил 20 мл. В 1 мм³ спермы горбуши в среднем содержится около 18 млн. сперматозоидов и в отдельном эякуляте на каждый грамм живого веса самца приходится около 64 млн. сперматозоидов (Смирнов, 1963а, 1964б).

При температуре 10—11° в воде сперматозоиды активно движутся до 50—55 сек., а слабые колебательные движения наблюдаются до 1—2 мин. В воде спермии быстро утрачивают способность оплодотворять икру. При температуре 9,8—10,1° через 10 сек. после разведения спермы водой оплодотворялось икринок на 15—18% меньше контрольной икры, осемененной свежей спермой; через 30 сек. после разведения оплодотворялось около половины или даже 30% икринок, а через 60—90 сек. — лишь единичные икринки. В некоторых опытах сперматозоиды сохраняли способность оплодотворять отдельные икринки до 2—3 мин. (Смирнов, 1963в). При низкой температуре спермии в воде сохраняют фертильность дольше.

Горбуша выметывает довольно крупную икру. Из исследованных самок 68% имели икру весом от 141 до 170 мг. Выражена тенденция повышения веса икринок с увеличением размера самок, однако встречаются крупные самки с мелкой икрой и наоборот.

Таблица 8

Размер и вес зрелых икринок сахалинской горбуши

Река	Длина самок по Смитту, см	Диаметр икринок, мм	Вес икринок, мг			
			пределы колебаний	M	$\pm m$	σ
Б. Такой	45—60 (51,2)	5,2—6,4	118—198	154,85	1,85	16,0
Лесная	42,5—57,2 (51,0)	5,3—6,7	120—212	157,35	2,13	17,8

Примечание. Данные по горбуше из р. Лесной собраны по нашей просьбе А. Н. Каниндьевым, которому, пользуясь случаем, выражаем благодарность.

Интересно, что у горбуши, интродуцированной в бассейн Баренцева и Белого морей, плодовитость увеличилась, а размер икринок уменьшился (Персов, 1963; Галкина, 1965; Смирнов, Камышная, 1965). По нашим даным, вес зрелых икринок у кольской горбуши колеблется от 83 до 138 мг ($M=119$, $85\pm5{,}25$). В них несколько увеличился процент сухого вещества и протеина и уменьшилась жирность (см. табл. 1). Калорийность этих мелких икринок ниже почти на 35% (Смирнов и др., 1968). Икра окрашена в светло-оранжевый цвет. Сопоставление с эталонами Атласа цветов показывает, что цвет зрелых икринок варьирует в пределах длины волны от 584,5 до 589 нм.

Через 1 мин. после помещения икринок в воду с температурой 9,8 и 9,9°, свежими молоками оплодотворялось икринок на 27 и 37% меньше, нежели в контроле. Через 2 мин. в первой серии оплодотворялось 30%, во второй — 15% икринок. Фертильность икринок снижалась и вскоре оказалась ничтожной, однако в про-

бах соответствующих серий, осемененных через 10 и 12 мин., процент оплодотворения приближался к 10. Отдельные икринки сохраняли фертильность до 15 мин. и более (Смирнов, 1963в).

Эмбриональный, или зародышевый, период развития

В 1952 и 1953 гг. были проведены наблюдения за развитием икры горбуши, одновременно оплодотворенной икры осенней кеты, и полученными между этими видами гибридами (Смирнов, 1953а, 1954а, б, 1964а, б). В 1959 г. дважды удалось одновременно осеменить икру горбуши и симы и получить между ними помеси. Икра инкубировалась в одном рыбоводном аппарате, что позволило сопоставить темп развития указанных видов и их гибридов. Наблюдения проводились на Соколовском заводе; сведения о режиме его инкубатора приведены на стр. 38. При описании привлекаются некоторые наблюдения и над другими сериями икры, в том числе развивавшейся на Лесном заводе. Его инкубатор снабжается хорошо аэрированной речной водой и имеет режим, близкий к режиму р. Лесной, охарактеризованному выше.

1 этап. Обводнение осемененных икринок, этап образования зародышевого диска. Наблюдения за изменением веса обводняющихся икринок проведены при температуре 10,2°. Икру брали от двух самок. Икринки первой самки до помещения в воду имели средний вес 154,2 мг, второй — 127,3 мг. Интенсивное обводнение проходило между 10 и 30-й мин., а закончилось через 40—50 мин. после помещения икры в воду. Набухшие икринки весили 166,5 и 138,1 мг; прибавление веса составило 8,0 и 8,5%. Набухшие икринки не строго шаровидны. Нам встречались икринки диаметром от 5,6 до 7,9 мм. Для развивающейся икры сахалинской горбуши указываются вариации в пределах 5,5—8,3 мм, при $M=6{,}9\pm0{,}004$ (Галкина, 1965). Диаметр икринок амурской горбуши — 6,0 мм (Васильев, 1959б).

В процессе обводнения оболочка икринок становится прочной и теряет прозрачность. Ее поверхность покрывается белесоватым матовым налетом. Микропилярное поле, расположенное вблизи анимального полюса икринки и имеющее диаметр 1,6—1,8 мм, лишено белесоватого налета. Здесь расположено воронкообразное углубление, ведущее к микропилярному отверстию.

У развивающихся икринок, зафиксированных изотоническим раствором формалина, толщина оболочек варьирует от 55 до 80 мк ($M=69{,}9\pm0{,}60$). Оболочки икринок горбуши толще, нежели у других лососей и живая икринка выдерживает давление до 8—9 кг (Никольский, Соин, 1954).

Специальные опыты выявили существенное изменение чувствительности набухших икринок к механическим воздействиям (Смирнов, 1954б). Схема опытов аналогична той, которая применялась при изучении чувствительности икры кеты. В первой серии

каждая очередная порция развивающихся икринок испытывала воздействие вибратора, пока его ось совершала 100 оборотов, во второй серии — 300 оборотов. Подопытная и контрольная икра инкубировались в одном аппарате при температуре 7,8—9,6°. Результаты воздействия определяли по проценту погибших икринок (табл. 9). Зрелые икринки до попадания в воду стойко переносят

Таблица 9

ОТХОД ИКРЫ ГОРБУШИ, ВЫЗЫВАЕМЫЙ МЕХАНИЧЕСКИМИ ВОЗДЕЙСТВИЯМИ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ

(по Смирнову, 1954б)

Возраст после оплодотворения	Стадия развития	Отход икры, %	
		1-я серия	2-я серия
0	До помещения икры в воду	0,5	19,1
15 мин.	Начало обводнения . . .	—	72,8
30 »	Продолжается набухание икры	21,0	95,4
1 час.	Формируется зародышевый бугорок	3,1	84,4
1,5		—	33,3
2		6,3	15,7
3		4,4	4.8
5		4,9	6,9
8		2,8	—
10	Начало дробления .	—	20,0
12	2—4 бластомера .	0,9	32,0
18	8 бластомеров . . .	3,4	—
1 сут.	16 и более бластомеров	4,0	24,3
1,5	Крупноклеточная морула	1,3	25,8
2	Крупноклеточная и мелкоклеточная морула	15,5	25,9
3	Мелкоклеточная морула, у некоторых икринок бластула	6,8	55,6
4	Бластула	15,5	44,0
5	Начало гаструляции . . .	—	17,2
6	Стадия «зародышевого узелка»	24,4	—
7	Стадия «зародышевого язычка»	—	52,0
9	Зародыш около 2 мм . .	35,3	74,8
12	Стадия 15—18 сегментов .	—	77,6
13	Стадия 25—30 сегментов	16,5	—
15	Стадия 40—45 сегментов, формируется хвостовая почка . . .	—	36,9
16	Начало кровообращения . . .	1,4	—
18—19	У некоторых зародышей эпиболия завершилась	4,9	29,5
22—24	Появление пигмента в глазах	0,5	1,9
28—30	Глаза серые	0,5	0,0
39—40	Закладка брюшных плавничков . .	1,8	0,0
51	Начало формирования жаберных лепестков	0,5	0,0
63	Перед вылуплением	0,0	0,0

толчки. Вскоре после начала набухания чувствительность икры резко повышается, достигает максимума примерно через 30 мин., а затем постепенно снижается и примерно через 2 час. икра при-

обретает устойчивость. Указанное время икра должна находиться в полном покое.

2 этап. Дробление зародышевого диска. К началу дробления зародышевый диск принимает форму, близкую к полусфере, несколько суженной у основания. Его диаметр в яйцах горбуши из р. Мы составлял 0,7—0,9 мм (Васильев, 1959б), в яйцах горбуши из р. Калининки — 0,9—1,0 мм (Фроленко, 1959). Данные моих промеров бластодиска до стадии 4 бластомеров близки к данным И. С. Васильева. После 3 и 4-го делений бластомеры занимают немного большую площадь. Как и у кеты, бластодиск расположен над скоплением мелких жировых капель (рис. 32).

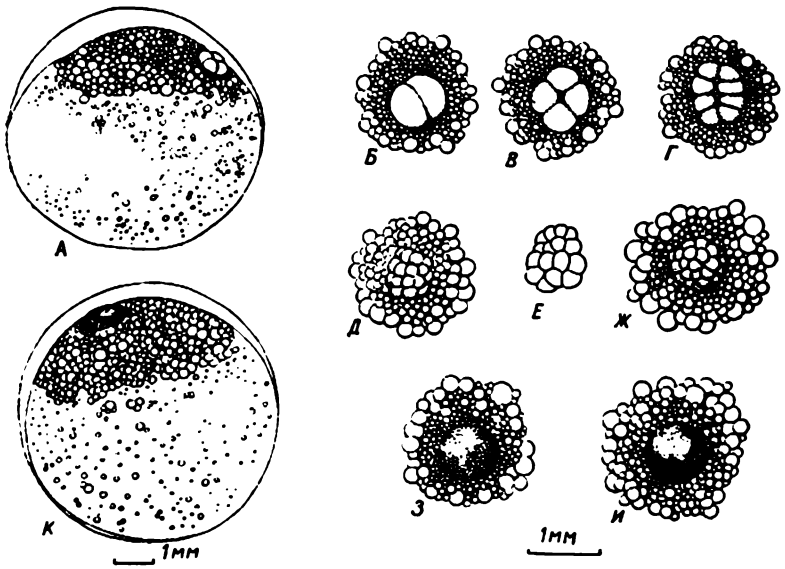


Рис. 32. Различные стадии дробления икринок горбуши
А, К — живые клетки, зарисованные в проходящем свете на стадиях 4 бластомеров и бластулы. *Б—И* — зародышевые диски, снятые с фиксированных икринок с прилежащим участком желтка и зарисованные после подкраски метиленовой синью. *Б—Е* — стадии 2, 4, 8 и 16 бластомеров. *Ж* — формирование 32 бластомеров. *З* — крупноклеточная морула. *И* — мелкоклеточная морула

При температуре 9,0—9,5° первая борозда дробления появлялась через 11—12 час. после осеменения, второе дробление наступало между 17 и 18 час., третье — через 21 час., четвертое — 26 час. В возрасте 30 час. образовалось 32 бластомера и в середине вторых суток — 64. Яйца дробились не синхронно; у некоторых из них наступление очередной стадии задерживалось на 2—2,5 час. На Лесном заводе при температуре 13,0—14,7° первое дробление происходило через 8,5 час. после осеменения, к исходу первых суток формировалось до 128 бластомеров.

На ранних стадиях дробления зародышевые диски имеют высоту 0,4—0,5 мм. До стадии 4-х бластомеров зародышевые диски округлы. При следующем дроблении они несколько вытягиваются; овальная форма диска сохраняется и на стадии 16 бластомеров, но затем он опять принимает округлую форму. При четвертом дроблении борозды проходят в экваториальной плоскости и образуется два слоя клеток. В середине вторых суток развития образовалась морула крупных клеток, а к их концу — мелкоклеточная морула (рис. 32, *И*). В этом возрасте диаметр поверхностных бластомеров уменьшается до 60—65 мк.

Чувствительность икры к механическим воздействиям с началом дробления увеличивается. Во второй серии опытов отход такой икры после воздействия на нее вибрацией повышался до 20%, а с началом второго дробления — до 32%. Этого, однако, не было заметно при кратковременном воздействии вибратора.

3 этап. Бластула. При температуре 8,4—8,6° к завершению третьих суток зародышевые диски отдельных яиц начали разрастаться и их диаметр увеличился до 1,2—1,3 мм. При колебании температуры от 12,6 до 14,7° аналогичное состояние наступало через 42 час. Клетки верхнего слоя бластулы имели диаметр 30—35 мк, но у некоторых яиц уже уменьшились до 25—23 мк. Разрастание бластодиска служит указанием на формирование бластомерной бластулы. Со временем поверхностные бластомеры располагаются плотнее и образуют слой микроскопических полигональных клеток, отличающихся от рыхло расположенных нижних более крупных клеток. К концу этапа диаметр бластодиска достигал 1,8—2 мм и закрыл зону мелких жировых клеток (рис. 33, А). Чувствительность икринок к механическим воздействиям продолжала повышаться.

4 этап. Образование зародышевых пластов. К исходу 7-х суток (около 60 градусо-дней) диаметр бластодиска достигал 2 мм. Диаметр клеток эктобласта к этому времени уменьшался до 10—13 мк. Диск в центральной части становился настолько тонким, что через него просматривались расположенные ниже мелкие жировые капли. Края бластодиска покрывали часть крупных жировых капель; диаметр последних продолжал увеличиваться. В каудальной стороне зародышевого диска сформировался «зародышевый узелок» (рис. 33, *Б*). С разрастанием эмбрионального щита образовался «зародышевый язычок». Началась дифференцировка зародышевых пластов и хорды. В возрасте 9 сут. диаметр зародышевого диска был равен 2,5—3,0 мм, а длина зародыша 1,2—1,3 мм (рис. 33, В). На Лесном заводе при колебании температуры в пределах 11,0—14,7° гаструляция начиналась в возрасте 3,5 сут.; к исходу пятых суток диаметр бластодиска достигал 2,2—2,5 мм, а длина закладывающегося зародыша 0,8—1,1 мм. Чувствительность икры в начале гаструляции возрастает и в это время ее необходимо оберегать от каких бы то ни было толчков.

5 этап. Формирование головы и туловища зародыша. На ис-

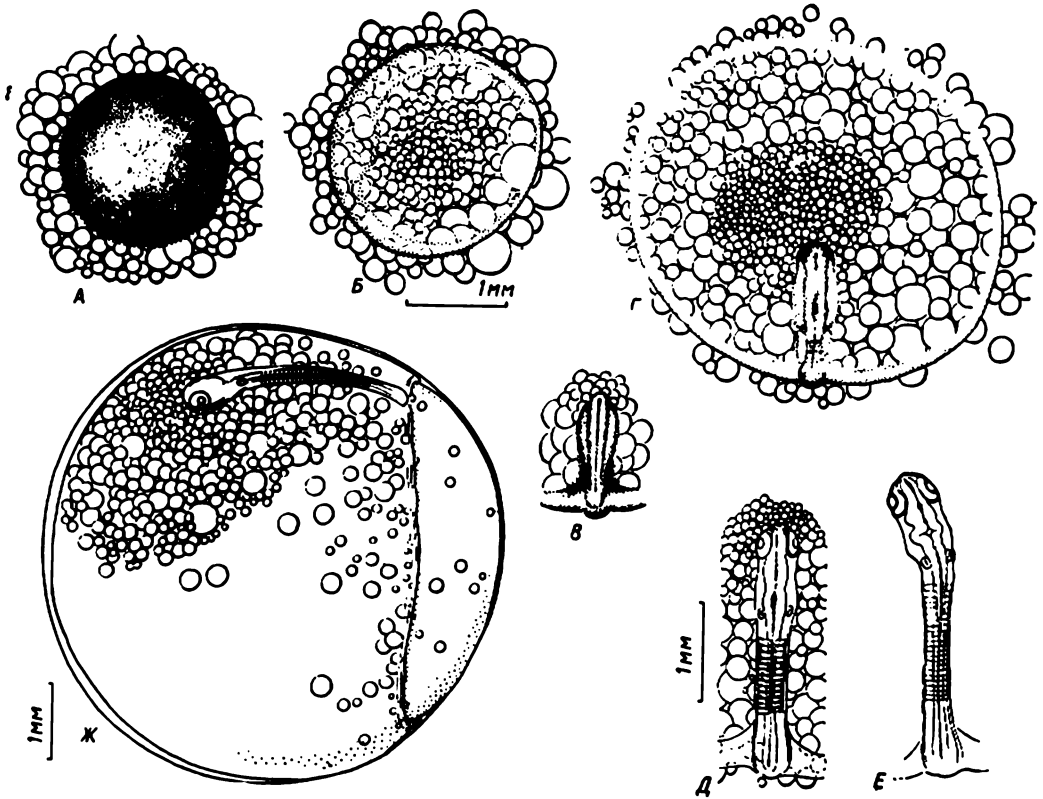


Рис. 33. Развитие горбуши от стадии бластулы до начала формирования головы и туловища

А — поздняя бластула. *Б* — начало формирования «зародышевого узелка». *В* — участок зародышевого диска с «зародышевой пластинкой», длиной 1,3 мм. *Г* — стадия начала формирования туловищных сегментов, длина эмбриона 1,5 мм. *Д* — эмбрион длиной 2,6 мм с 13 сегментами. *Е* — эмбрион длиной 3,1 мм с 22 сегментами. *Ж* — живая икринка с эмбрионом на стадии 30 сегментов; бластодермой охвачено более $^2/_3$ желточного мешка

ходе 10-х сут. (82—86 градусо-дней) у эмбрионов образовались первые сомиты и начали формироваться мозговые пузыри. Диаметр зародышевого диска к этому времени увеличился до 3,5—4 мм, эмбрионы достигли длины 1,5 мм или немного большей (рис. 33, *Г*). В условиях Лесного завода первые сомиты появлялись в конце 6-х сут.

На Соколовском заводе в 12 сут. (113,6 градусо-дней) эмбрионы имели длину 2,4—2,7 мм. У более мелких из них насчитывалось 5—7 сомитов. К этому времени четко обозначились зачатки глазных бокалов. В хвостовом конце можно было видеть купферов пузырек. Бластодерма охватывала участок поверхности желточного мешка диаметром 4,5—4,7 мм. У зародышей с 13 сомитами в глазах четко выявлялись хрусталики, заложились слуховые пузырьки, дифференцировались зачаток головы и туловища (рис. 33, *Д*).

Форд и Ньюстед (Ford, Newstead, 1958) отметили возникновение нефротома и пронефрических складок у эмбрионов длиной 3,33 мм, имевших 18 сомитов. Нефротом располагался в области 6—7-го сомитов. В это же время под хордой обнаруживалось продольное плотное скопление клеточной массы, представляющее собой зачаток основных кровеносных сосудов.

В нашей серии эмбрионы длиной 3 мм имели 22 сомита (рис. 33, *Е*). Продолжали дифференцироваться отделы головного мозга, наметились энцефаломеры. Слуховые пузырьки в это время отстояли далеко от глаз, головной отдел оставался большим.

В возрасте 13 сут. (122,7 градусо-дня) эмбрионы достигали 3,5—4 мм. У них насчитывалось до 33—35 сомитов (рис. 33, *Ж*). Начала формироваться хвостовая почка (несколько раньше, чем у кеты). Под передним отделом головы стала образовываться перикардиальная полость. Разрастающаяся бластодерма закрыла больше половины желточного мешка. С этого времени чувствительность икры к толчкам снижается.

6 этап. Обособление задней части туловища от поверхности желточного мешка. При развитии икры в Соколовском инкубаторе новый этап начался в возрасте около 17 сут. (155—160 градусо-дней), а в Лесном — в начале 13-х сут. Эмбрионы имели длину 4,2—4,5 мм.

После того как сформировался задний отдел кишки, анус и начали появляться сегменты хвостового отдела, задний участок туловищного отдела стал постепенно отделяться от желточного мешка. Этому процессу сопутствовало развитие преанальной плавниковой складки. У горбуши анус образовывался на уровне 40—43 сегментов. В начале этапа появлялись зачатки жаберных крышек, обозначились обонятельные плакоды. При длине эмбрионов 4,76 мм отмечено начало гистологической дифференцировки элементов пронефроса. У эмбрионов длиной 5,24 мм обнаруживались пронефрические клубочки, а максимального развития пронефрос достигал при длине 16,66 мм (Ford, Newstead, 1958).

В возрасте 17 сут. у отдельных эмбрионов были замечены слабые сокращения миотомов и сердечной трубки. У таких зародышей еще не завершилась эпиболия и сохранялась небольшая овальная желточная пробка. В условиях же Лесного завода эмбрионы приобретали подвижность после завершения эпиболии. Возможно, в первом случае развитие подвижности стимулировалось более низким содержанием в воде кислорода.

Перед закрытием желточной пробки чувствительность икры к механическим воздействиям резко возрастала.

7 этап. Развитие подкишечно-желточной системы кровообращения. Появление тока крови отмечалось в конце 19-х — середине 20-х сут. развития (178—183 градусо-дня). Такие эмбрионы имели длину 5,5—6,0 мм. В возрасте 19 сут. у них насчитывалось до 58, а в 19,5 сут. — 61—62 миотома (рис. 34, *А*). В условиях Лесного

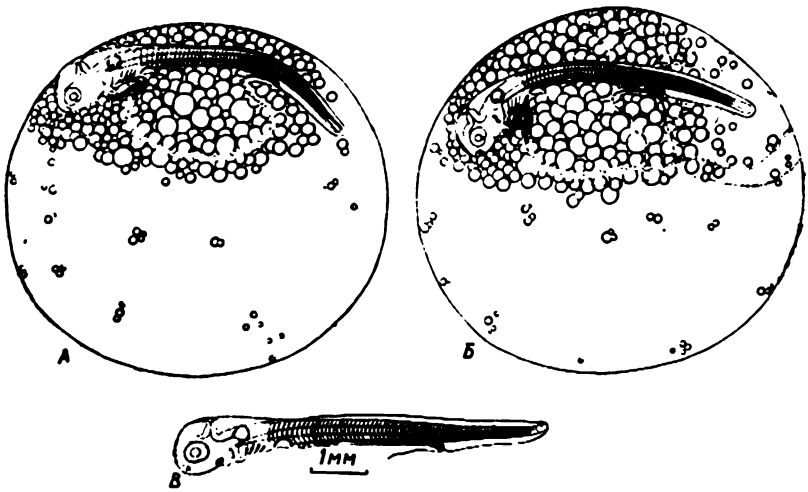


Рис. 34. Ранние стадии развития кровеносной системы горбуши
***А* — начало кровообращения, длина эмбриона 5,7 мм. *Б* — начало формирования капиллярной сети на желточном мешке, длина эмбриона 5,8 мм. *В* — появление пигмента в глазах, длина эмбриона 6,7 мм. *А* и *Б* — прижизненная зарисовка зародышей, извлеченных из икринок. *В* — эмбрион зарисован сразу после отделения от желточного мешка**

завода кровообращение начиналось в 14—15-суточном возрасте. В это время температура воды к утру стала снижаться до 10°.

Кровообращение у горбуши начиналось на 1—2 сут. позже, чем у симы, инкубировавшейся в том же аппарате Соколовского инкубатора. Голова у таких эмбрионов начала отделяться от желточного мешка. Слуховые пузырьки отстояли от глаз на расстоянии, равном примерно ширине 9 туловищных миотомов. Значительно увеличился объем головного мозга. Наметилась ротовая воронка. Появились зачатки жаберных крышек. Начали формиро-

ваться обонятельные ямки. У основания первых трех миотомов, немного в стороне от туловища, появились зачатки грудных плавничков. Рассматривая под микроскопом живых зародышей в проходящем свете, чуть выше и позади грудных плавничков можно было видеть первые клубочки пронефроса. Формируется непарная плавниковая складка, лучше выраженная снизу. Преанальная складка тянется вдоль 16—17 миотомов.

Кровь на этой стадии имела светлую окраску. Поток крови по спинной аорте достигал первых хвостовых сегментов, направлялся книзу, огибал заднюю кишку и по подкишечной вене выходил на левую сторону желточного мешка. Здесь подкишечно-желточная вена описывала небольшую дугу и несла кровь к сердцу.

У горбуши кровообращение может начинаться и на несколько более ранней стадии развития. На том же Соколовском заводе в 1953 г. движение крови впервые было обнаружено в возрасте 16—17 сут. (150—160 градусо-дней). Такие эмбрионы имели длину 5,4—5,6 мм и 58—60 миотомов, из которых 42—43 туловищных. У некоторых эмбрионов этой серии движение крови начиналось перед завершением эпиболии. Ускорение функционирования кровеносной системы мы связываем с несколько худшими условиями аэрации икры.

В дальнейшем кровью снабжается все больший участок хвостового отдела. Подкишечно-желточная вена опускается ниже и на желточном мешке появляются тонкие капилляры (рис. 34, *Б*). Эмбрионы поводят хвостом то в одну, то в другую сторону. В условиях Соколовского завода этап длился 2,5—3 сут., несколько дольше, нежели у симы. После завершения эпиболии икринки приобретают высокую стойкость к толчкам и вибрации.

8 этап. Возникновение кардинальных вен и смешанного подкишечно-желточного и печеночно-желточного кровообращения. К исходу 22-х и в начале 23-х сут. (206—211 градусо-дней) длина эмбрионов достигла 6,4—6,6 мм, число миотомов увеличилось до 67—68, из которых 23—24 располагались позади ануса. Количество эритроцитов увеличилось и кровь приобрела яркую красную окраску. Кровью в начале этапа снабжались 10—12 хвостовых сегментов. Из хвостовой вены кровь стала поступать не только в подкишечную вену, но и в образовавшуюся заднюю кардинальную вену. На желточном мешке позади туловища эмбриона появилось более 10 извитых капилляров, между которыми имелись анастомозы. Подкишечно-желточная вена опустилась, стала длиннее, собирает кровь из сосудов левой и правой сторон желточного мешка и несет ее к сердцу.

Появление меланина в глазах у эмбрионов разных серий отмечалось в возрасте 22 и 23 сут. (213 и 215 градусо-дней), когда они имели длину 6,5—6,9 мм и 73—75 миотомов (рис. 34, *В*). Сообщение о начале пигментации глаз при 330 градусо-днях и длине эмбрионов 9,72 мм (Иевлева, 1951) ошибочно.

На описываемой стадии кончик хорды немного изогнулся

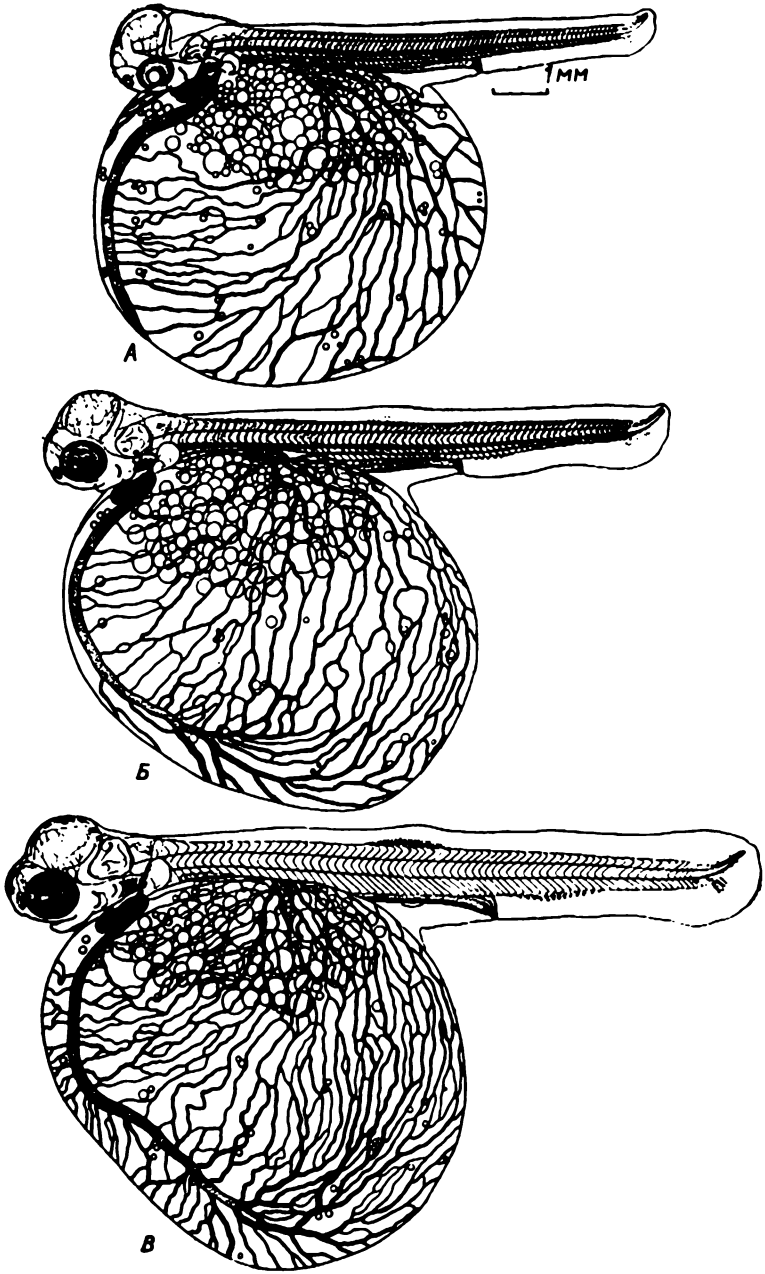
кверху. Непарная плавниковая складка увеличилась. Заметно подросли грудные плавнички и их основания приняли наклонное положение. В статоакустических органах начали формироваться полукружные каналы; расстояние между ними и глазами сократилось. Голова стала заметно распрямляться.

Кровью снабжаются две пары жабер. Образовались капилляры на верхней поверхности головы. Хвостовая артерия приблизилась к последним сегментам. Появились первые сегментальные сосуды. Из печени на левую и правую стороны желточного мешка выходят печеночные вены, по которым кровь течет к сосудам, образованным подкишечно-желточной веной. Сеть капилляров, снабжаемых печеночными венами, быстро разрастается, тогда как кровоснабжение желточного мешка через подкишечную вену все более ослабевает. С увеличением эмбрионов и развитием сети капиллярных сосудов быстро возрастает потребление кислорода. Если тысяча 26-суточных зародышей на стадии слабой пигментации глаз при температуре 6,2—6,9° за час потребляли 0,3 мг кислорода, то через неделю, при 7,9—8,3°, эта величина возросла до 0,6 мг (Wickett, 1954).

9 этап. Формирование печеночно-желточной системы кровообращения. Подкишечно-желточная вена запустевала на 28—29-е сут. (264—273 градусо-дня), когда эмбрионы достигали длины 7,5—8,2 мм. С этого времени желточный мешок снабжается кровью только печеночными венами. У таких эмбрионов заметно удлинился хвостовой отдел. Число миотомов в нем уменьшилось на 2—3. На спине непарная плавниковая складка разрослась до первых сегментов и заметно расширилась. Основания грудных плавников приняли полувертикальное положение. Увеличилась высота головы. Глаза стали серыми. В слуховых пузырьках продолжалось формирование полукружных каналов; многочисленные мелкие отолиты объединились в крупные.

В начале этапа кровью снабжались 3 пары жабер. Развились сосуды затылочной области. Сегментальные сосуды появились почти во всех туловищных миотомах. Почти вся поверхность желточного мешка, за исключением небольшого участка ниже головы, была покрыта капиллярами. С его правой стороны кровь стала направляться к сердцу по правой ветви краевой желточной вены. Задний отдел кишки был оплетен капиллярами задней брыжеечной артерии, из которых кровь поступала в подкишечную вену. Представление об уровне дифференцировки эмбрионов в конце этапа дает рис. 35, *А* (31 сут., 293 градусо-дня). Такие эмбрионы время от времени наклоняют тело то на левый, то на правый бок и из стороны в сторону плавно поводят хвостом.

10 этап. Дифференцировка верхних и нижних конусов миотомов. Верхние и нижние конусы миотомов в хвосте большинства эмбрионов появились в возрасте 32 сут. (303-градусо-дня) при длине 10,6—11,5 мм. У некоторых зародышей они были замечены на сутки раньше, у других позже. На Лесном заводе 10-й этап


1 мм
А
Б
В

начинался на 29—30-е сутки. Такие эмбрионы имели крупные черные, иридирующие глаза. Жаберные крышки прикрыли первую жабру. В обонятельных отверстиях наметились перемычки. На месте будущего анального плавника появились мускульные почки. Слабым расширением плавниковой складки и скоплением мезенхимной ткани обозначилось место закладки спинного плавника. Основания грудных плавников приобрели почти вертикальное положение и плавнички стали снабжаться кровью. Функционировали четыре пары жаберных артерий. Сегментальные сосуды развились во всех хвостовых миотомах. Краевая вена опустилась на вентральную сторону желточного мешка. В просвете кишки появился желто-зеленоватый пигмент.

На 34-е сутки (323 градусо-дня) зачатки верхних и нижних конусов имелись на всех миотомах (рис. 35, *Б*). С этого времени у извлеченных из оболочки эмбрионов желточный мешок принимает яйцевидную форму. Капиллярами покрылся весь желточный мешок. Длина капилляров на 1 мм² его поверхности достигала 3,5 мм. Замечено ускорение слияния мелких и образование крупных жировых капель.

В 38 сут. (370 градусо-дней) эмбрионы имели длину 12,6—13,3 мм. Их грудные плавники приобрели способность двигаться. Начался процесс формирования гипуралий. В основании лопасти хвостового плавника образовались первые петли капилляров. Капилляры появились также вдоль миосепт первых туловищных миотомов.

К 40 сут. (392 градусо-дня) эмбрионы выросли до 13,5—14,5 мм. Головы зародышей стали удлиняться. Нижняя челюсть достигла вертикали, опущенной от середины глаз. Жаберные крышки прикрыли две пары жабер. Начали функционировать гиоидные сосуды. На верхней поверхности головы развилась густая сеть капилляров. Протяженность капилляров на 1 мм² поверхности желточного мешка возросла до 5 мм. Увеличился объем мочевого пузыря. У живых эмбрионов под микроскопом можно было видеть появившиеся железки вылупления. В спинном плавнике четко обозначились мускульные почки. В хвостовом плавнике появились 3—4 лепидотрихии и увеличилась дорзальная часть лопасти. В течение этапа наблюдался быстрый рост хвостового отдела, в котором шло формирование позвонков. Продолжала расширяться непарная плавниковая складка. Заложились брюшные плавники. На поверхности головы обнаруживались первые меланофоры (рис. 35, *В*). У горбуши хроматофоры появляются позже, чем у всех других тихоокеанских лососей.

Рис. 35. Горбуша на различных стадиях формирования желточного кровообращения и развития верхних и нижних конусов миотомов
А — возраст 31 сут. (293 градусо-дня), длина эмбриона 10,4 мм.
Б — возраст 34 сут. (323 градусо-дня), длина эмбриона 11,4 мм.
В — возраст 40 сут. (392 градусо-дня), длина эмбриона 14,1 мм

У эмбрионов длиной 14,7 мм завершается формирование хрящевого основания черепа, образуются его боковые стенки, наблюдается охрящевение жаберных дуг и зачатков пояса грудных плавников (Иевлева, 1951).

В течение этапа под оболочкой эмбрионы двигаются мало, изредка делают по нескольку взмахов грудными плавниками. Время от времени они возбуждаются и совершают серию волнообразных движений. В конце этапа некоторые особи начинают слабо двигать челюстями.

11 этап. Развитие подвижности челюстей, жаберных крышек, завершение инкубации. В начале этапа висцеральный аппарат приобретает подвижность. У значительной части эмбрионов это происходило в возрасте 45—47 сут. (445—466 градусо-дней), когда они достигали длины 15 мм и более. К этому возрасту слуховые капсулы максимально сблизились с глазами. Жаберные крышки закрыли три пары жабер, на которых появились зачатки лепестков. Разрастающаяся нижняя челюсть почти достигла линии переднего края глаз (рис. 36, *А*).

Увеличившийся хвостовой отдел составляет около 35—36% всей длины. Началось формирование опорных элементов спинного и анального плавников. Уплотнилась ткань в основании зачатка жирового плавника. Лопасти грудных плавников стали крупными, а их основания сузились. Идет окостенение элементов плечевого пояса. На спине эмбриональная плавниковая складка стала укорачиваться.

Продолжает возрастать густота сосудистой сети желточного мешка, увеличивается сеть капилляров на голове, в покровах тела, хвостовой лопасти. Межсегментальные капилляры развились по всему туловищу и на первых хвостовых миотомах. В покровах головы меланофоров стало больше, они потемнели, появились мелкие оранжево-красные липофоры.

В возрасте 56 сут. (560 градусо-дней) эмбрионы достигали длины 18 мм и более. Они приобрели способность двигать глазами. Жаберные крышки разрослись до последней пары жабер. Установилась связь ротовой и жаберной полостей. Жаберные лепестки удлинились до 0,15—0,17 мм, в них, так же как в псевдобранхиях, появились капилляры. Хвостовой отдел увеличился до 36,5—37,2% длины зародышей. В хвосте появилось 13—14 лепидотрихий. Наметился контур жирового плавничка. В это время хорошо видны железки вылупления, которых у горбуши особенно много (рис. 36, *В*).

Ко времени вылупления капиллярная сеть желточного мешка достигает максимального развития. На 1 мм^2 его поверхности капилляры имеют длину до 6,5 мм; это меньше, чем у родственных видов. Сосуды, отходящие от сегментальных артерий, образуют довольно густую сеть вдоль спинного мозга и вблизи поверхности тела (рис. 36, *Г*). Меланофорами покрылась верхняя поверхность головы, затылочная область; на спине они мельче,

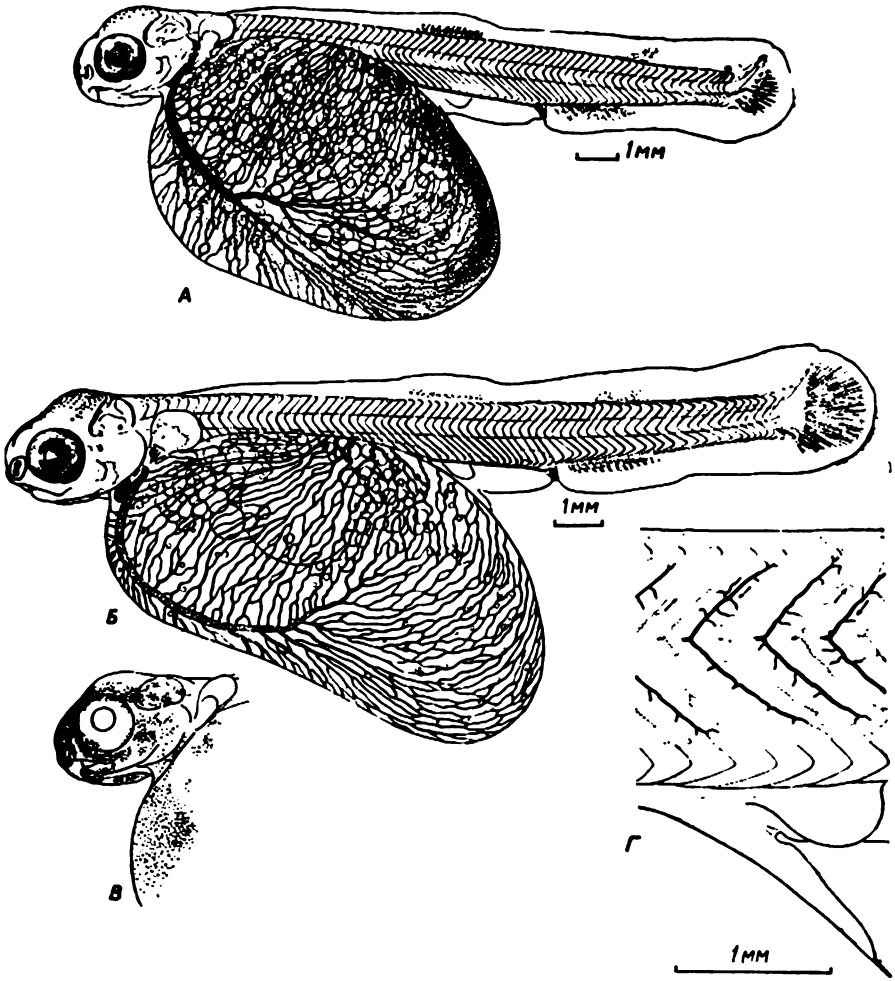


Рис. 36. Горбуша в конце инкубации икры
А — возраст 49 сут. (455 градусо-дней), длина эмбриона 17,8 мм. *Б* — возраст 64 сут. (645 градусо-дней), длина вылупившегося зародыша 18,9 мм. *В* — топография желез вылупления. *Г* — сеть капиллярных сосудов в покровах тела выше брюшных плавников во время вылупления

светлее, располагаются редко. Красноватые мелкие липофоры обильнее также на голове, на спинке редки, позади спинного плавника они появились в основании плавниковой складки, причем в несколько большем количестве на месте формирующегося жирового плавника.

При 10,4—10,7° этап длился 20—23 сут.

12 этап. Пассивное состояние свободных зародышей. Первые зародыши вылупились на 64-е сут.; через 2 дня вылупление стало массовым и закончилось на 70-е сут. (от 645 до 708 градусо-дней); температура за время инкубации менялась в пределах 10,7—8,4°. В одинаковых условиях икра горбуши инкубировалась дольше, чем икра кеты (по числу суток примерно на 20%, по количеству градусо-дней на 12%).

Как и в реках, где в зависимости от времени нереста и температуры воды икра инкубируется от 1—1,5 до 4—5 месяцев, на рыбоводных заводах эти сроки также подвергнуты значительным колебаниям. На сахалинских заводах массовое вылупление происходит в возрасте от 50 до 150 сут., а число градусо-дней колеблется в пределах 300—740. Изменение сроков инкубации икры в зависимости от времени ее сбора в условиях Лесного завода, снабжаемого речной водой, приведены в табл. 10. Икра осенних сборов развивается при низкой температуре очень долго, однако число градусо-дней оказывается меньшим; сильно растягиваются и сроки вылупления.

Таблица 10

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ИНКУБАЦИИ ИКРЫ ГОРБУШИ РАЗНЫХ СРОКОВ СБОРА НА ЛЕСНОМ РЫБОВОДНОМ ЗАВОДЕ В СЕЗОН 1964/65 гг.

Дата сбора икры	Начало вылупления		Продолжительность вылупления, сутки
	сутки	градусо-дни	
25—31/VIII	55—59	536,0—523,9	до 21
7—9/IX	70—75	508,4—504,7	до 24
16—19/IX	80—84	446,4—433,8	до 34
25—29/IX	88—92	386,5—346,5	до 50
5/X	104	300,4	39

При вылуплении зародыши описываемой серии имели длину от 18,2 до 21,7 мм (размер абсолютного большинства из них составлял 19—21 мм; измерялись живые объекты). Зародыши весили 119,5—174,0 мг ($M = 143,2 \pm 17,1$), причем вес желтка составлял от 74 до 84,3% общего веса. В одной серии мелкой икры зародыши вылуплялись при длине от 16 до 18,5 мм ($17,49 \pm 0,7$). В икринках диаметром около 6,7 мм ко времени вылупления эмбрионы достигали длины 18,3—19,9 мм, а в икринках диаметром 7,4 мм—20,4—21,7 мм (измерения прижизненные).

Вылупившиеся зародыши имеют массивную голову с крупными подвижными глазами. Их жабры с хорошо развитыми лепестками и зачатками первых жаберных тычинок закрывают жаберные крышки. Имеются лучи жаберных перепонок. Четко выражены верхнечелюстные кости. В обонятельных отверстиях завершается формирование перемычек. Желточный мешок после вылупления удлиняется, его задний конец простирается до анального отверстия и немного опускается (рис. 36, *Б*). Ко времени вылупления основная масса жировых капель сливается в одну крупную, диаметр которой достигает 2,5 мм и более. Верхнюю часть желточного мешка начинают покрывать разрастающиеся миотомы.

У вылупившихся зародышей насчитывалось 66—68 миотомов, из которых в хвосте — 25—27. Постанальное расстояние составляло около 36—37% всей длины. В хвосте образовалось 20—22 костных луча, средние из которых имели по 3 и даже 4 членика. При раннем вылуплении в хвосте бывает менее 18 лучей и в них меньше члеников. К концу инкубации непарная плавниковая складка заметно редуцируется, благодаря чему более четко выявляются контуры непарных плавников. В них хорошо обозначаются зачатки лепидотрихий и птеригиофор. Преанальная плавниковая складка, наоборот, продолжает расти. Грудные плавнички стали крупными, заметно удлинились и зачатки брюшных плавников. В момент вылупления по уровню развития органов боковой линии горбуша сходна с кетой. Пигментирована она слабее других видов.

Желудочно-кишечный тракт во время вылупления представляет собой почти прямую трубку, в которой некоторое утолщение стенок и наметившийся изгиб обозначают место формирования желудочного отдела. Зачаток плавательного пузыря представлен пальцеобразным выростом, длиной немного более 1 мм.

После вылупления зародыши успокаиваются. По уровню дифференцировки рецепторных органов, отношению к внешним воздействиям, поведению они не отличаются от других лососей. Вышедшие из икры зародыши при температуре 8—9° в относительно пассивном состоянии находятся около недели. При температуре 3—4° этот срок почти удваивается.

13 этап. Формирование непарных, брюшных плавников и плавательного пузыря. В начале этапа свободные зародыши приобретают положительную реакцию на течение и прикосновение к посторонним предметам, отрицательную реакцию на свет. В питомниках с ровным дном, как это нами наблюдалось на Адотымовском заводе, они стремятся переместиться к местам поступления воды и образуют здесь, а также в углублениях дна скопления. В питомниках с галечным покрытием и умеренным течением зародыши распределяются равномернее. От яркого освещения, стука, механического раздражения свободные зародыши возбуждаются и могут подняться в толщу воды, но, отягощенные огромным желточным мешком, удерживаются на плаву недолго и вскоре

опускаются на дно. Следует заметить, что при низкой температуре изменение поведения проявляется нечетко.

К началу этапа рот принимает полуконечное положение (рис. 37, А). Непарная плавниковая складка впереди спинного плавника резорбируется; преанальная складка по-прежнему остается крупной. В хвосте начинают ускоренно расти верхние и нижние лучи, благодаря чему в его лопасти образуется выемка. Формируются лучи в грудных и брюшных плавниках.

После вылупления убыстряется резорбция желтка. В течение этапа увеличивается число жаберных тычинок, их размер, растут разветвленные жаберные лепестки. Дифференцируются отделы желудочно-кишечного тракта, закладываются пилорические придатки. Быстро растет зачаток плавательного пузыря. Меланофоры продолжают оставаться мелкими, расположены редко и только на дорзальной стороне тела. В конце этапа в коже, кроме имевшихся оранжево-красных липофоров, обнаруживаются более мелкие хроматофоры лимонно-желтого цвета. Меланофорами интенсивно пигментируется брюшина, они покрывают головной и спинной мозг, располагаются вдоль основных кровеносных сосудов.

Горбушу отличает раннее появление зародышевых клеток и быстрое развитие гонад, которые первоначально у всех особей формируются как яичники (Robertson, 1953; Персов, 1965, 1966, 1968). По данным Г. М. Персова, через 7—10 дней после вылупления в гонадах обнаруживаются овоциты периода протоплазматического роста. В разных температурных условиях передифференцировка пола и формирование семенников происходит в период от 30 до 123 дней после вылупления (582—906 градусо-дней), при длине личинок от 24 до 30 мм.

Личиночный период развития

Этап смешанного питания. В питомниках личинки горбуши остаются лежать на дне и не поднимаются в толщу воды, если температура ниже 2,5—3° (Чернявская, Танков, 1959). Переход к активному плаванию и питанию задерживает также темнота. Когда создаются условия, благоприятные для питания — необходимая температура, достаточное освещение, подходящий корм, — личинки способны заглатывать и переваривать пищу, имея еще большой остаток желтка. Одна из таких личинок изображена на рис. 37, *Б*. Ее длина 27,3 мм, общий вес 188 мг, вес желтка 68 мг (около 36% общего веса).

К началу активного питания на челюстях появляются зубы, развивается хватательная функция рта. Большая часть желточного мешка закрывается разросшимися миотомами; он приобретает обтекаемую форму. Желток становится более вязким и жировые капли в нем уже не могут перемещаться, как прежде. Крупная жировая капля вытягивается. Желудок и петля кишечника погружаются в остаток желтка. Наблюдается перистальтика

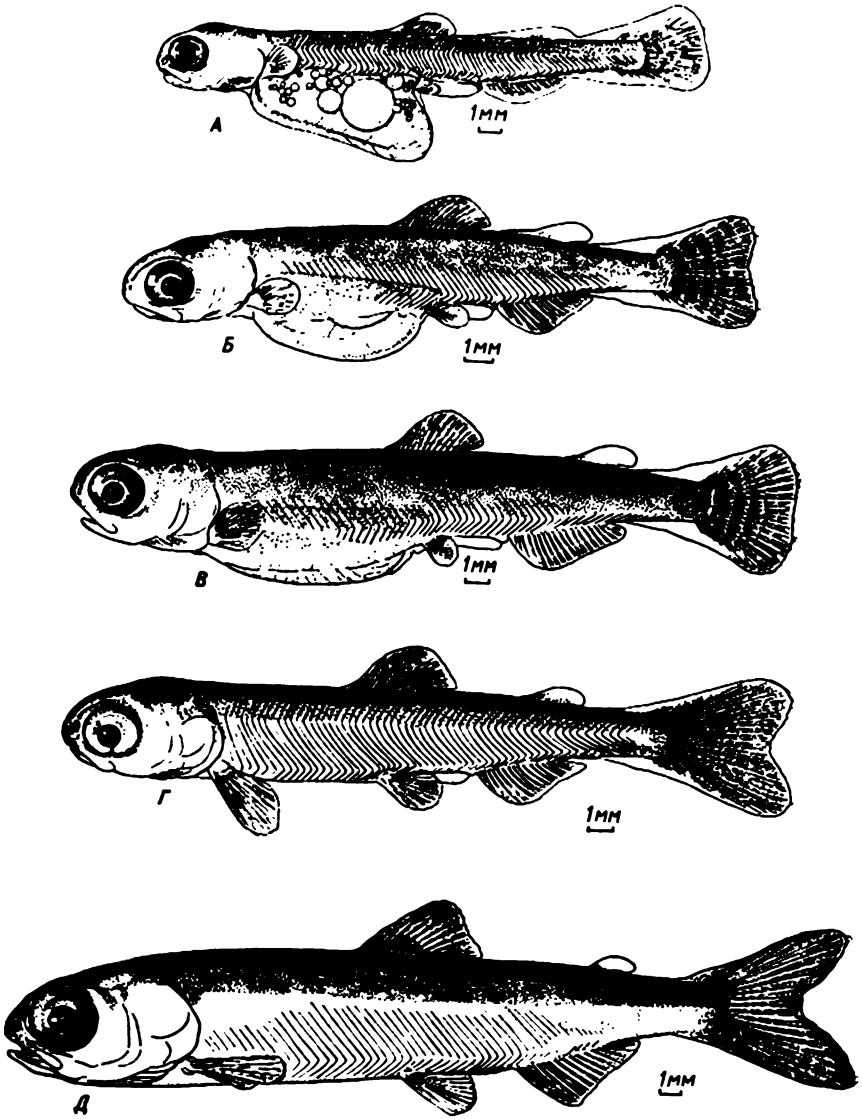


Рис. 37. Молодь горбуши на разных стадиях развития
А — свободный зародыш длиной 26,2 мм. *Б* — личинка длиной 27,3 мм. *В* — покатная личинка длиной 30,2 мм. *Г* — покатная личинка длиной 31,3 мм. *Д* — малек длиной 46,3 мм

кишки. В полости тела накапливается жировая ткань. Позади спинного и анального плавников сохраняется небольшой остаток эмбриональной плавниковой складки. Преанальная складка по-прежнему остается крупной. В обособившихся анальном и спинном плавниках начинают расчленяться лепидотрихии. Верх головы и спина личинок приобретают темную окраску. Меланофоры распространяются ниже средней линии тела, но не достигают нижних концов миотомов, как у остальных лососей, и не образуют пятен. В спинном и хвостовом плавниках число меланофоров немного увеличивается, но в анальном и парных плавниках их по-прежнему нет. Обильно пигментируется брюшная полость. В покровах тела появляются отложения гуанина. Жаберные крышки и бока тела становятся серебристыми. Личинки утрачивают светобоязнь и положительное тактильное чувство.

При температуре выше 3—4° горбуша ведет себя активно. Молодь часто поднимается к поверхности воды и все более продолжительное время удерживается в ее толще, продолжая при этом активно работать хвостом и грудными плавниками. После заполнения воздухом плавательного пузыря удерживаться в толще воды становится легче. В аквариуме такие личинки захватывали мелкий планктон и частицы яичного желтка.

В условиях Соколовского завода при температуре 8,0—9,6° к свободному плаванию горбуша переходила через 50—55 сут. (450—490 градусо-дней) после вылупления. При речном водоснабжении инкубаторов вылупление и развитие свободных зародышей приходится на период низких температур и соответствующий интервал развития удлиняется до 3—5 месяцев. Например, на Лесном заводе молодь, вышедшая из икры в декабре, поднимается в толщу воды в апреле и даже в мае.

На рис. 37, *В* показана личинка, выловленная 20 мая 1959 г. в р. Белой. Ее длина 30,2 мм, вес 228 мг, вес остатка желтка 58 мг. С таким значительным остатком желтка скатываются немногие особи. Сильные весенние паводки могут размывать гнезда и тогда количество покатных личинок с крупным желточным мешком возрастает. Личинка серебристая. Хвост двулопастной. Сохранился небольшой остаток непарной плавниковой складки и стала узкой преанальная складка.

При низкой температуре горбуша может задерживаться в гнездах почти до полной резорбции желтка. Она переживает неблагоприятное для активного питания и ската время в гнездах в условиях хорошей защиты. Как только наступает потепление, личинки выходят из грунта. Вскоре они группируются в стайки, размер которых постепенно увеличивается. Личинки очень пугливы. В случае опасности стайки мгновенно распадаются, личинки прячутся у дна среди камней, коряг и растительности (Hoar, 1951, 1958; Смирнов, Камышная, 1965; Камышная, 1967). В большинстве случаев молодь в районе нерестилищ не задерживается и начинает миграцию до перехода на активное питание.

Таблица 11

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОЛОДИ ГОРБУШИ ИЗ РЕК ПУГАЧЕВО И МУЧКА И ВЫРАЩЕННОЙ НА УМВСКОМ РЫБОВОДНОМ ЗАВОДЕ

(по Смирнову, Камышиной, 1965, с сокращениями)

Признак	р. Пугачево		р. Мучка		Умбский рыбоводный завод			
					от 35 до 40 мм		больше 40 мм	
	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ
Длина тела по Смитту, мм	32,30±0,02	0,11	32,79±0,14	0,64	38,45±0,01	0,07	42,30±0,02	1,11
В % от длины тела								
длина тела до конца чешуи	88,45±0,28	1,18	88,61±0,24	0,80	89,24±0,15	0,75	89,58±0,20	0,11
длина тушки	67,01±0,28	1,21	68,08±0,35	1,11	65,92±0,25	1,22	66,79±0,21	1,15
длина рыла	3,07±0,03	0,07	3,47±0,15	0,49	4,93±0,06	0,28	4,84±0,04	0,24
длина головы	21,82±0,23	0,97	23,38±0,19	0,65	24,44±0,12	0,59	23,51±0,14	0,75
горизонтальный диаметр глаза	7,92±0,08	0,31	8,00±0,07	0,23	7,63±0,05	0,27	7,16±0,04	0,24
высота головы через затылок	13,43±0,14	0,60	13,56±0,22	0,73	15,30±0,11	0,56	14,71±0,15	0,79
наибольшая высота тела	13,45±0,22	0,79	12,75±0,35	1,10	15,86±0,14	0,70	16,06±0,14	0,77
длина хвостового стебля	14,52±0,16	0,45	14,63±0,21	0,66	14,65±0,15	0,76	14,71±0,11	0,61
расстояние:								
антедорсальное	44,85±0,15	0,63	46,23±0,44	1,40	45,04±0,19	0,96	44,59±0,16	0,87
постдорсальное	34,86±0,27	1,10	34,08±0,16	0,50	34,70±0,18	0,88	35,87±0,22	1,21
антевентральное	47,51±0,21	0,82	49,03±0,37	1,18	48,57±0,20	1,01	48,31±0,23	1,25
антеанальное	60,84±0,30	1,30	61,34±0,40	1,26	62,49±0,24	1,20	62,07±0,22	1,17
пектовентральное	25,91±0,29	1,08	26,82±0,47	1,50	26,61±0,18	0,90	27,00±0,22	1,18
вентроанальное	12,92±0,20	0,85	13,45	—	13,42±0,14	0,67	13,65±0,12	0,64
Число лучей в спинном плавнике	II—III, 11—13	—	III, 11—12	—	II—IV, 10—13	—	III—IV, 10—12	—
Число лучей в анальном плавнике	II—IV, 14—16	—	III, 14—16	—	II—IV, 13—15	—	II—IV, 13—15	—
Число жаберных тычинок на первой дужке	17 (15—18)	—	17 (16—18)	—	23 (22—24)	—	25 (22—28)	—
Длина кишечника, % от длины тела	40,90	—	43,56	—	42,32	—	42,84	—
Коэффициент упитанности по Кларк	0,43	—	0,42	—	0,58	—	0,57	—

Скат проходит в темное время суток с максимумом глубокой ночью (Таранец, 1939; Roppel, 1956 , McDonald, 1960; Смирнов, Камышная, 1965; Воловик, 1967; Пушкарева, 1967). Миграция в сумеречные и ночные часы защищает покатников от хищников. При определенных условиях горбуша мигрирует в море и в дневное время (Кагановский, 1949; Василенко, 1959; McDonald, 1960; Есаулов, Федотова, 1963; Смирнов, Камышная, 1965). Чаще это наблюдается в нижних участках крупных рек, при высокой мутности воды. В Заполярье миграция в море проходит при круглосуточном освещении, в полярный день.

Сплывание в море иногда начинается до ледохода, но массовый скат происходит с весенним потеплением и прогревом вод до 4—5° (Wickett, 1962). Максимальная температура, при которой еще попадаются покатники в Амуре, достигает 18,6° (Енютина, 1972).

Во время массового ската из р. Пугачевки (25 мая 1954 г.) вес покатников варьировал от 129,5 до 230,0 мг (в среднем 186,0 мг) длина — от 30,0 до 34,5 мм. Остаток желтка в среднем равнялся 5,76% веса тела. Разными авторами колебания длины покатников указываются в пределах 27—42 мм и веса — 80—500 мг (Енютина, 1972).

В табл. 11 представлены данные морфометрического анализа покатников и молоди, подкармливавшейся некоторое время на заводе. Для покатной горбуши характерны длинная голова (21,82% от длины тела) и прогонистое тело (рис. 37, *Г*). У нее большие глаза, тупое рыло, рот почти конечный, чешуя отсутствует, сохранился остаток преанальной складки, то есть налицо личиночные признаки. Хвостовой плавник крупный, двулопастной, причем нижняя лопасть несколько длиннее верхней. Лепидотрихии хвостового плавника имеют до 7 члеников и более; в других плавниках лепидотрихии имеют по 3—4 членика. У лучинок сформировались желудок, характерные изгибы кишки, до 15—18 пилорических придатков. В полости тела имеются значительные отложения жировой ткани. При вскрытии пол различается невооруженным глазом. В желто-оранжевых лентовидных яичниках шириной около 0,4—0,6 мм видны формирующиеся овоциты диаметром от 38 до 96 мк, тогда как семенники имеют вид тонких нитевидных белесоватых тяжиков.

Спинка у мигрантов темная с сине-зеленоватым оттенком, бока и брюшко светлые, серебристые. Спинной и хвостовой плавники пигментированы слабо, в грудных, брюшных и анальном плавниках меланофоры отсутствуют. В них очень мало и липофоров, меньше, чем у личинок других видов того же возраста. На мелководных нерестилищах описанная окраска демаскирует молодь, но это, видимо, не имеет опасных последствий. Такое мнение складывается при учете особенностей поведения: личинки очень пугливы и прячутся при малейшей опасности, а скатываются преимущественно ночью.

В сахалинских реках в кишечниках мигрирующей горбуши пища встречается редко. Отмечено активное питание в реке молоди камчатской горбуши (Семко, 1939). В разных притоках Амура пищу или ее остатки имели от 8,3 до 33,7% покатников; в теплое время количество питающихся особей повышалось до 70% (Леванидов, Леванидова, 1957). В реках Кольского полуострова, куда горбуша интродуцирована, молодь активно питается в районе нерестилищ. У покатников, выловленных С. П. Мунтяном 8—10 июня 1962 г. и любезно переданных нам для анализа, в пищеварительных трактах встречены личинки хирономид, веснянок, мошки, небольшое количество планктонных организмов (табл. 12). Учет

Таблица 12

СОСТАВ ПИЩИ ПОКАТНИКОВ ГОРБУШИ ИЗ р. МУЧКА
(по Смирнову и Камышной, 1965)

Пищевой компонент	Частота встречаемости	Среднее количество экз. на 1 желудок	Пищевой компонент	Частота встречаемости	Среднее количество экз. на 1 желудок
Corynoneura sp.	72,7	2,27	*Orthocladius semivirens* .	9,1	0,09
Cricotopus из группы algarum	45,5	0,72	*Ablabesmyia* sp. .	9,1	0,09
Cricotopus biformis . .	9,1	0,09	*Limnophyes* sp. .	9,1	0,09
Eukiefferiella bicolor .	9,1	0,09	*Simuliidae* sp. . . .	18,2	0,18
E. quadridentata .	18,2	0,18	Личинки поденок	18,2	0,18
Eukiefferiella sp. .	36,4	0,54	*Diaptomus* sp. .	100,0	14,81
Procladius sp.	18,2	0,18	*Cyclops* sp. .	54,5	2,36
Psectrocladius из группы psilopterus . . .	36,4	0,27	*Bosmina* sp. . .	45,5	1,18
Psectrocladius sp.	18,2	0,18	Песок .	9,1	0,09
Tanytarsus из группы gregarius . .	18,2	0,18			

экологических особенностей обнаруженных личинок хирономид показал, что это обитатели обрастаний камней и макрофитов прибрежной зоны рек.

Покатники из р. Мучка имели несколько бóльшие длину по сравнению с покатниками из сахалинской р. Пугачевка и вариабельность этого признака (табл. 11). Весили же они немного меньше (178 мг) и вес остатка желтка составлял лишь 3,14% от веса тела. Их отличает более прогонистое «нитевидное» тело. Относительный размер головы у них меньше, рыло чуть длиннее. Спинной плавник отодвинут назад. Сохранился остаток преанальной плавниковой складки, чешуя отсутствовала. Отмечена несколько бóльшая длина кишечника этих особей, нежели у покатников

из р. Пугачевки, что можно поставить в связь с активизацией питания.

В той же реке в 1966 и 1968 гг. нагул и активное питание молоди горбуши мы наблюдали продолжительное время. Задержку молоди в реке можно объяснить интенсивным круглосуточным освещением. Весна 1968 г. на Кольском полуострове была поздней, холодной. Выход горбуши из гнезд задержался. Скат наблюдался со второй половины июня до конца первой пятидневки июля. Все это время в затишных прибрежных участках реки и мелководных заливах вблизи нерестилищ можно было видеть активно питающихся личинок. Покатная молодь более поздних проб достигала длины 40 мм и веса 400—420 мг. Остатка желтка у таких крупных горбушат уже не обнаруживалось, но они имели обильные жировые отложения в полости тела. Более крупные из выловленных особей сохраняли остаточек преанальной складки (личиночный орган) и не имели чешуи, то есть покидали район нереста в самом конце этапа смешанного питания. Сохраняющийся даже в такой своеобразной обстановке выход горбуши из рек с остатками личиночных органов свидетельствует о наследственной стойкости этого видового признака. В низовье реки, в зоне действия приливов, молодь задерживалась на некоторое время, что наблюдается и на Дальнем Востоке.

Переход личинок горбуши на активное питание в реке наблюдается, как видим, в разных условиях. Такие факты подкрепляют мнение о целесообразности организации ее подкормки в питомниках. Подкормка позволяет увеличить размер выпускаемой молоди и осуществить выпуск в наиболее благоприятных для ската и нагула условиях. В то же время следует предостеречь от излишне продолжительной задержки горбуши в питомниках, поскольку она приспособилась покидать реки до перехода к мальковому периоду жизни. Искусственно сокращать и без того очень короткий морской период жизни этого лосося, в течение которого происходит быстрый рост и формирование гонад, нецелесообразно.

Мальковый период развития

Изменения горбуши при переходе в мальковое состояние проявляются менее заметно по сравнению с родственными видами. Направление происходящих изменений показывает сравнение особей, длиной 35—40 мм, с более крупными (см. табл. 11). У крупной молоди, выращенной на Умбском заводе, куда икра была завезена с Сахалина, тело выше, длина головы и постдорсальное расстояние увеличиваются, а диаметр глаз и антедорсальное расстояние уменьшаются. С возрастом число жаберных тычинок и пилорических придатков приближается к дефинитивному. Молодь длиной 42—43 мм и более имела чешую. У крупных особей отмечалось интенсивное посеребрение. Они имели высокий коэффициент упитанности. Все это указывает на смену морфофизиоло-

гического состояния и переход горбуши к интенсивному нагулу.

По нашим наблюдениям, некоторые крупные особи уже не проявляют стремления выходить из питомника, не переходят к катадромной миграции. К их числу относились те, которые в питомнике вступили в мальковый период развития. В сахалинских реках небольшое количество горбуши после выхода из грунта задерживается не менее месяца. В р. Белой 30 июля 1959 г. нами была отловлена молодь среднего размера (39,4 мм) и веса (356,5 мг). У особей длиной больше 42 мм имелась чешуя, исчез остаток преанальной складки. Это были типичные мальки (рис. 37, *Д*). 3 августа был пойман экземпляр длиной 46,3 мм, весивший 680 мг. Столь длительная задержка горбуши в дальневосточных реках представляет исключение. Известно, что при массовых анализах чешуи взрослой горбуши, идущей на нерест, не обнаруживается признаков закладки чешуи в реках, чешуи с так называемым «речным кольцом». Это обстоятельство необходимо иметь в виду при определении стандарта выпускаемой с рыбоводных заводов молоди.

Учитывая преимущественно ночной скат, благоприятным временем выпуска молоди из питомников следует признать вечерние сумерки. Горбуша скатывается быстро и не расселяется по мелководьям, как кета. Повышение уровня и скорости течения стимулирует миграцию, мутная вода снижает воздействие хищников. Очевидно, паводки благоприятствуют успешному выходу горбуши в море. Выпуск молоди из питомников желательно приурочивать к началу весеннего прогрева приустьевых вод и весенней вспышке развития кормовых организмов. Тем самым будет обеспечен быстрый рост молоди. Она достигнет крупного размера до подхода к берегам морских рыб, истребляющих горбушу.

Молодь некоторое время нагуливается в приустьевом пространстве и прибрежных районах, причем растет очень быстро. С середины августа мальки откочевывают в открытое море. К началу сентября сеголетки в Охотском море достигают размеров 15,2—21,5 см и встречаются здесь до глубокой осени (Андриевская, 1968; Бирман, 1968). У юго-западного побережья Сахалина и в заливе Анива горбуша встречается в конце октября — начале ноября. К этому времени она достигает длины более 23 см и веса 153 г. Отсюда откочевка рыбы на зимовку задерживается (Двинин, 1952). Это связано скорее всего с действием в указанном районе теплого течения.

Особенности размножения и развития горбуши

Горбуша мелкий, но очень быстро растущий, самый скороспелый и наиболее многочисленный лосось. Возрастной и размерный состав его популяций однороднее, нежели у других лососей. Нерестилища располагаются преимущественно в русловой части предгорных и горных участков рек.

В Азии преобладает и широко распространена летнерастущая форма. Летом нерест проходит в широком диапазоне температур. Течение на нерестилищах довольно быстрое, грунт рыхлый, галечно-песочный, омывается водами подруслового потока, которые, как правило, хорошо насыщены кислородом. Поскольку физико-химический режим подруслового потока находится в тесной зависимости от изменения режима речных вод, с их охлаждением размножение прекращается. Осенью горбуша нерестится на таких участках, где к подрусловому потоку примешиваются грунтовые воды и нерестовые температуры сохраняются более продолжительное время, а также в районах с более теплым климатом. Осенненерестующая форма малочисленнее, распространена менее широко, отличается несколько повышенной абсолютной плодовитостью, развивается при меньшем насыщении воды кислородом. Летне- и осенненерестующая формы горбуши экологически и морфологически обособлены не так четко, как у кеты.

В размножении ярко проявляется характерное для вида свойство — высокая численность и плотность популяций. Горбуша занимает наиболее обширные нерестовые площади. Нерестовые бугры располагаются близко один к другому, у каждой самки держится много самцов, в течение сезона сменяется несколько групп производителей. В результате массового нереста грунт на больших площадях расчищается фронтально, приобретает высокую проницаемость, чем обеспечивается хорошая вентиляция гнезд. Вместе с тем расчистка больших площадей ведет к обеднению и без того скудной фауны нерестилищ, что затрудняет питание многочисленного потомства.

Вид приспособился развиваться в условиях достаточно стабильного водоснабжения нерестовых бугров. Колебания уровня рек, паводки во время размножения, заиление нерестилищ, их промерзание в суровые малоснежные зимы снижают эффективность нереста и могут вызывать резкое падение численности, сохраняющееся в определенной линии поколений. В большинстве бассейнов численность поколений смежных лет различна и это отражается на качественных показателях производителей.

Выявлена специфика горбуши крупных регионов и локальных популяций. В некоторых реках качественно отличаются производители отдельных подходов, которые зимуют, нагуливаются на разных акваториях (сахалинская горбуша, например, — в океане и Японском море) и занимают более или менее обособленные нерестовые участки.

Самцы продуцируют спермы меньше других видов, исключая нерку. Абсолютная плодовитость низкая и многочисленное пополнение обеспечивается за счет размножения большого количества особей. Икринки относительно крупные, имеют светло-оранжевую окраску, астаксантина содержат меньше, чем икра родственных видов. Яйцевые оболочки толще, чем у других лососей, икринки способны выдерживать особенно большое давление.

Для эмбриогенеза горбуши характерно позднее завершение процесса эпиболии. Так как вид приспособился развиваться в условиях хорошей аэрации, эмбрионально-личиночные органы формируются медленнее и не достигают такого мощного уровня развития, как у родственных видов. Кровообращение начинается после стадии 58 сегментов, подкишечно-желточная вена функционирует сравнительно долго, печеночно-желточное кровообращение устанавливается в конце процесса сегментации. Хроматофоры появляются позже, чем у других лососей (меланофоры в конце 10-го этапа, липофоры на 11-м этапе развития) и немногочисленны. В сопоставимых условиях икра инкубируется дольше родственных видов, кроме нерки.

У горбуши особенно рано обнаруживаются зародышевые клетки, гонады развиваются быстро и первоначально у всех особей как яичники (наблюдается протогиния); передифференцировка пола происходит перед выходом личинок из гнезд. Личинки и мальки ведут стайный образ жизни, имеют прогонистое тело, относительно короткие парные и невысокие непарные плавники. У молоди не появляется пятнистой окраски, характерной для лососей и других рыб той же экологической группы.

Горбуша мигрирует в море сразу или вскоре после выхода из гнезд. Подавляющая масса молоди в районе нерестилищ и при скате из небольших рек не питается. Катодромная миграция совершается до перехода в мальковый период развития. Карликовых самцов не образуется. Пресноводный цикл жизни предельно укорочен. Четкая фиксация момента миграции в море и быстрое развитие гонад связаны с коротким сроком жизни. Так как вид приспособился существовать практически целиком за счет обильных морских кормовых ресурсов и размножаться на самых распространенных нерестилищах, площади которых велики, ему свойственно создавать популяции огромной численности.

ЧАВЫЧА — *O. TSCHAWYTSCHA* (WALBAUM)

Чавыча — самый крупный тихоокеанский лосось, дающий продукт высокого качества, важный объект лососеводства.

Распространение. В Азии чавыча на севере достигает р. Анадырь (единично), наиболее многочисленна у восточного побережья Камчатки, заходит в реки северного побережья Охотского моря, вплоть до лимана Амура, Командорских, Курильских островов. Небольшая популяция воспроизводится на о. Хоккайдо. Реки Приморья и о. Сахалина этот лосось не посещает. Наш промысел ведется преимущественно в районе р. Камчатки, где берется более 90% общего улова. Среднегодовой вылов в 1965—1970 гг. составлял около 10 тыс. ц, в 1954 г. превышал 16 тыс. ц. Основная масса чавычи обитает в восточной части ареала. В Северной

Америке этот вид распространен от м. Барроу на побережье Ледовитого океана до р. Вентура в Калифорнии. Наиболее многочисленны популяции рек Колумбия, Сакраменто, Фрейзер (Берг, 1948; Смирнов, 1960б; Остроумов, 1964; Mason, 1965; Вронский, 1972).

В океане чавыча распространена, по крайней мере, от 41° с. ш. (вблизи Японии от 40° с. ш.) до 60° с. ш. Температурные границы зимнего распространения не совсем ясны. Предполагается, что этот быстро растущий лосось не может зимовать в сильно охлажденных водах. В апреле чавыча, начавшая движение к нерестовым рекам, южнее Алеутской гряды попадалась при температуре 6,6°. В мае значительные концентрации отмечаются южнее Командорских островов, в июне лосось концентрируется в центральной части Берингова моря; в его восточном, наиболее теплом зимой, районе зимует неполовозрелая американская чавыча (Mason, 1965; Бирман, 1967).

Размер, вес, плодовитость, возраст созревания. В р. Камчатке средний вес промышляемой чавычи составляет 8,3—8,5 кг; встречаются экземпляры по 20—25 кг. В море этот лосось растет очень быстро, причем темп роста с годами повышается. Идущие на нерест в возрасте 5_1+ самцы в разные годы имеют среднюю длину от 87,3 до 100,7 см, самки — 88,7—95,9 см. Индивидуальная плодовитость камчатской чавычи варьирует от 4 200 до 20 000, в среднем составляет 9 350 икринок (Кузнецов, 1928; Грачев, 1967, 1971; Вронский, 1972). По канадским данным, рекордный вес достигает 57 кг (Clemens, Wilby, 1961). В р. Сакраменто в разные годы чавыча имела средний размер от 72,9 до 92,4 см, вес 4,58—6,4 кг, плодовитость 3423—7222 икринки. В р. Фрейзер при средней длине самок 87,1 см. плодовитость составляла 4944 икринки, в р. Кламатч при длине 89,8 см — 4364 икринки (Rounsefell, 1957; Mason, 1965).

Самки созревают в возрасте от 3 до 7 лет, чаще 4—5 лет, самцы в массе на год раньше. Карликовые самцы созревают в первый год речной жизни при длине 75—175 мм. Небольшое число особей созревает на второй год, такие самцы (grilse) имеют длину 22—47 см. Из рек некоторое количество молоди мигрирует с остатком желтка и без чешуи, другие — прожив в пресной воде около 3 месяцев или проведя в реках 1—2 зимы. Вариации сроков жизни в реках и море создают очень сложную возрастную структуру популяций.

Внутривидовая дифференциация. Высказывалось предположение о возможном различии сроков хода и нереста чавычи в р. Камчатке и р. Большой (Правдин, 1940). Предполагается, что чавыча, размножающаяся в р. Камчатке в районе сел Мильково — Долиновка, представляет собой обособленную сезонную расу (Вронский, 1972). Однако убедительных данных, которые подтверждали бы наличие сезонных рас у азиатской чавычи, не приводится. Напротив, в североамериканских реках сезонные формы обособ-

лены четко. Путем переселения икры и мечения полученной молоди удостоверились в наследственной стойкости расовых признаков. Когда икра интродуцировалась в реки, посещаемые рыбой с иной экологией, из мальков весенней формы вырастали производители, приходившие на нерест весной, а из мальков летней формы — мигрирующие летом (Rich, Holmes, 1929; Берг, 1948; Ricker, 1972). В распространении рас наблюдается определенная закономерность. На севере, в р. Юкон, чавыча экологически однообразна, имеет весенний ход и летний нерест; вся ее молодь зимует в пресных водах. Южнее обитают различные расы. Например, в р. Колумбия весной мигрирует мелкая чавыча, имеющая средний вес 6,8 кг, летом — крупная, весящая в среднем 13,6 кг, чавыча осеннего хода весит от 9,1 до 11,3 кг. Экологически разнообразен этот лосось и в р. Сакраменто. Осенняя чавыча в реки заходит более зрелой и не поднимается так высоко, как весенняя. Она отличается также тем, что подавляющая масса ее молоди выходит в море в первое лето жизни, тогда как мальки весенней чавычи в реках зимуют. В уловах рыбаков Британской Колумбии отмечалось 78% экземпляров с чешуей океанического типа, а в популяции р. Сакраменто таких особей до 80—90% (Gilbert, 1924; Pritchard, 1940; Burner, 1951, Mason, 1965).

Анадромная миграция, созревание, сроки нереста. В реки чавыча начинает заходить тотчас после ледохода; возможно, некоторое количество заходит еще подо льдом. В р. Камчатку отдельные экземпляры входят с середины мая, разгар хода падает на июнь, чаще на его вторую половину, единичные экземпляры ловятся до сентября. В реки Авачинской губы, включая р. Паратунку, в которой мы исследовали этого лосося, миграция начинается также рано, но заканчивается в июле. В Олюторском районе промысловый ход отмечается со второй половины июня до второй половины июля. На западе полуострова, в р. Большой, ход наблюдается с первой половины мая до конца июля (Кузнецов, 1928; Правдин, 1940; Смирнов, 1960б; Вронский, 1972).

Чавыча заходит в устья рек в III стадии зрелости. Особи, мигрирующие позднее, имеют более развитые половые продукты, и у некоторых из них преднерестовые изменения выявляются уже в низовьях рек. Осенняя чавыча поднимается невысоко. У весенней же формы анадромная миграция простирается на сотни и тысячи километров. В р. Камчатке чавыча достигает верхних притоков, проделывая путь свыше 700 км (Кузнецов, 1928; Остроумов, 1964), а в Юконе мигрирует более чем на 3 тыс. км (Gilbert, 1924). В р. Колумбии за время движения до нерестилищ чавыча теряет в весе от 15 до 20% веса. Количество жира снижается более чем на 13%, белка — на 3% (Greene, 1926).

Преднерестовые изменения экстерьера незначительны. Тело самцов несколько уплощается с боков, но горб почти не развивается, удлиняется рыло и увеличиваются зубы. Самки заметно полнеют, так как несут много крупной икры. Голова и спина у

зрелых самок становятся почти черными. Бока тела приобретают винно-красный оттенок, ослабевающий в направлении к хвосту, брюшко — темно-фиолетовый с примесью серого тона. По спине до средней линии тела располагаются многочисленные черные пятнышки, диаметром 4—5 мм, одиночно, парами или группируются по 3—4 в различном порядке. Окраска самцов сходная, но более яркая; их бока приобретают малиново-красный оттенок. Черные пятнышки у самцов помельче, но многочисленнее, на передней части туловища опускаются ниже средней линии, четко выражены на спинном, жировом и хвостовом плавниках.

В верховьях бассейна р. Камчатки чавыча нерестится с последней декады июня до начала августа в районе сел Мильково — Долиновка — с конца июля — начала августа до начала сентября. В р. Большой нерест проходит с середины июля по середину августа (Кузнецов, 1928; Берг, 1948; Вронский, 1972).

Судя по личным наблюдениям (в 1956, 1957 и 1961 гг.), информации работников рыбоохраны и местных рыбаков и охотников, можно заключить, что в р. Паратунке нерест проходит с двадцатых чисел июля до конца августа. Массовый нерест приходится на две первые декады августа. Интересно отметить, что при посещении этой реки 16—19 августа 1961 г. мы не обнаружили производителей на местах массового нереста в 1956 и 1957 гг. и наблюдали лишь сплывание чавычи, отнерестившейся выше. Лето было дождливым, река многоводной, течение на нижних нерестилищах очень быстрым. Изменение гидрологической обстановки вынудило рыбу подняться выше, где она нашла подходящее в этой ситуации место для размножения. Поскольку летние паводки в камчатских реках закономерны, участки, отвечающие требованиям размножающейся рыбы, меняются, и летненерестующая чавыча приспособилась к таким переменам.

Проведенное в 1956, 1957 гг. мечение ходовой рыбы в р. Колумбия показало, что выше других поднимается чавыча весеннего хода, нерестится она в мелких притоках с 10—15 июня до конца августа. Лосось летнего хода нерестится с 5 до 15 сентября в нижних крупных протоках. На ограниченном участке низовья основного русла реки с 5 по 20 октября размножается осенняя чавыча (French, Wahle, 1960). В р. Сакраменто рыба весеннего хода имеющего пик в мае и июне, нерестится в сентябре и октябре; производители осеннего хода, наиболее обильного в октябре, нерестятся с октября по март. Отмечен и зимний ход, растягивающийся до ранней весны; нерестится такая рыба с двадцатых чисел апреля или мая до июля (Rutter, 1904, Fry, 1961; Mason, 1965). Экспериментально подтвержден возврат производителей в основном к местам своего рождения (Groves, Collins, Threfethen, 1968).

Условия размножения и развития. Для размножения чавыча заходит преимущественно в крупные и среднего размера реки, реже — в небольшие, такие, как Паратунка, длина которой около

85 км. В Азии наиболее многочисленная популяция воспроизводится в р. Камчатке, но даже в этом бассейне из сотни притоков посещаются только 17—20 рек (Кузнецов, 1928; Остроумов, 1964). Это объясняется экологической однородностью популяции (Смирнов, 1971, 1972а).

Камчатская чавыча занимает нерестилища руслового типа. Они располагаются в основном русле рек и в протоках. «Нерест чавычи в ключах никогда не происходит. Этому препятствует, в первую очередь, мелководность ключей: возможно также, что чавыча, подобно горбуше, избегает водоемов с питанием грунтовой водой» (Крохин, Крогиус, 1937б, стр. 52). В 1956 г. нами обследовано нерестилище в протоке Алешка р. Паратунки. Оно располагалось в нескольких десятках метров ниже впадения ключа Тундрового. Во время нереста здесь отмечены глубины 1,5—2,0 м. Течение у поверхности достигало 150 см/сек. В середине дня, когда температура воздуха поднималась до 17°, температура воды в верхних слоях не превышала 7°, а в придонном слое была ниже на 0,5°. Сказывалось влияние холодных вод (5,5—6,5°) близко расположенного ключа Тундрового. На местах размножения грунт был очень плотным, состоял из крупного гравия, гальки и булыжника, между которыми находился мельчайший песок. Выбить в таком грунте яму, удерживаясь на быстром течении, в состоянии только очень мощная рыба. Как в период икрометания, так и спустя полтора месяца, когда уровень воды снизился на 0,5 м и заметно уменьшилась скорость течения, других лососей мы не видели. Они нерестились выше и ниже участка, избранного чавычей.

Массовое нерестилище в р. Паратунке обследовано в 1957 г. Оно находилось значительно выше первого, на быстром перекате с крупнокаменистым дном (рис. 38). Часть гнезд располагалась вблизи берега на глубине 20—25 см. Большинство рыбы размножалось на глубинах 0,5—1,5 м, немногие — глубже. Скорость течения над гнездами колебалась в пределах 65—110 см/сек. Непосредственно у дна поток был слабее. Во время размножения и в дальнейшем на этом участке другие лососи также не встречались.

Перед икрометанием чавыча выбивает в грунте овальную ямку глубиной от 20—25 до 50 см. Глубину раскопки обычно ограничивают крупные камни, вблизи которых и располагается основная масса икринок. В этом углублении течение ослаблено и наблюдается вертикальная циркуляция, которую можно видеть, если выпустить в воду краску. Завихрения воды увеличивают вероятность встречи икринок со спермиями. Самки выметывают икру чаще двумя-тремя порциями. Икра располагается на расстоянии от 10—15 до 40—45 см от поверхности, а в участках с замедленным течением, где нерестовые бугры больше возвышаются над уровнем дна, слой грунта над икрой может достигать 80 см (Кузнецов, 1928; Смирнов, 1960б; Вронский, 1972).

По наблюдениям Б. Б. Вронского, в бассейне р. Камчатки встречаются как плотные скопления производителей, где площад-

ки отдельных раскопок перекрываются, так и разреженное расположение гнезд. В притоках верховья реки глубины на нерестилищах небольшие, а в основном русле реки — до 2 м и более; скорости течения — от 0,3 до 1,5 м/сек. В основном русле в грунте нерестилищ преобладали фракции диаметром более 10 см, тогда

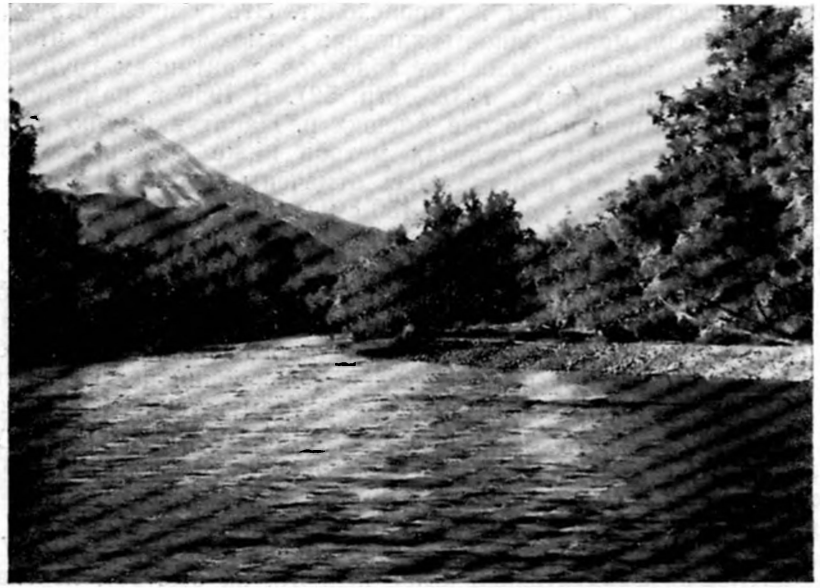


Рис. 38. Место массового нереста чавычи в р. Паратунке на Камчатке

как в некоторых протоках на местах нереста грунт состоял из песка и мелкого гравия. Большая часть гнезд располагается в местах перехода плесов в перекаты. Нередко они встречаются также ниже завалов и отдельных затопленных стволов деревьев. Размеры нерестовых бугров варьируют в широких пределах. В отдельных местах их ширина достигает 3—3,5 м, а длина 3,7—4,3 м.

Интересные наблюдения проведены в р. Колумбии. В ее верхних притоках размножается мелкая чавыча весеннего хода. Гнезда устраиваются на мелкокаменистых участках, где глубина местами составляет всего 5 см. В крупных притоках и основном русле реки нерестится рыба более позднего хода. Здесь глубина нерестилищ достигает 122 см, но большинство бугров располагается на глубине 20—40 см. На участках с более высокой скоростью течения бугры состоят в основном из крупного гравия, гальки и булыжника. Нерестовые бугры этого крупного лосося особенно большие. Средняя площадь бугров чавычи в р. Колумбии около 5,1 м², примерно вдвое больше, чем у кеты. Как правило, один бу-

гор от другого отстоит далеко. В редких случаях, когда они располагаются в непосредственной близости, один размещается немного выше по течению и в стороне от другого (Burner, 1951).

В период размножения на нерестилищах в р. Паратунке температура воды колебалась от 6 до 10°; в гнездах она была на 0,5—1,5° ниже. В середине сентября вода в реке по утрам охлаждалась до 3,0—3,5°, а в гнездах температура была выше на 1,2—2,0°. В реках Северной Америки чавыча разных стад нерестится при температуре речной воды от 4,5 до 17,9°. Летний нерест в р. Колумбии проходит при температуре 8,3—11,7° (Burner, 1951). Икра успешно инкубировалась при 16,1°, но отход ее увеличивался, когда начальная температура повышалась до 18,4° (Olson, Foster, 1957). Зимой в воде некоторых нерестовых бугров кислорода содержалось 6,7 мг/л, а в других количество его снижалось до 3,2—3,6 мг/л. Интересно, что при таком низком содержании кислорода выживаемость икры достигала 60,2—89,7%, если была удовлетворительной проточность. Достаточной оказывалась скорость фильтрации около 1,0—1,5 см/мин. В отдельных буграх вода содержала кислорода больше 6,0—6,5 мг/л, но ввиду низкой проточности выживание икры снижалось до 30 и 22,5% (Gangmark, Bakkala, 1958).

На Камчатке чавыча нерестится в период максимального прогрева воздуха и речной воды и внутри гнезд вода сохраняется теплой до середины сентября. Поэтому развитие идет быстро. 14 и 15 сентября 1957 г. нами проводилось вскрытие помеченных ранее гнезд. В одном из них икра была отложена 15 августа, и эмбрионы за 1 месяц достигли начала 9-го этапа (см. ниже). По уровню развития они соответствовали эмбрионам из инкубатора после 220—240 градусо-дней. Следовательно, в реке развитие происходило при среднесуточной температуре около 7—8°. Эмбрионы самых поздних стадий, возраст которых был равен примерно 50 суткам, завершали 10-й этап развития. В инкубаторе это происходило после 370 градусо-дней. Учитывая сроки инкубации чавычи, можно предполагать, что такие эмбрионы вылуплялись уже в ноябре.

В р. Камчатке выход личинок из бугров отмечен в конце марта. Первое время они держатся у берегов на отмелях со слабым течением (Кузнецов, 1928). Постепенно молодь расселяется.

Эффективность нереста. Сведения об эффективности нереста камчатской чавычи ограничены. По данным Б. Б. Вронского (1972), в теле самок после нереста остается около 0,6% икринок, а количество икры в нерестовых буграх составляет около 12% и не превышает 30% абсолютной плодовитости. И. И. Кузнецов (1928) отметил более значительные потери икры во время нереста; они связаны с высокой скоростью течения на нерестилищах. Во вскрытых гнездах погибших икринок он обнаруживал не более 6%; по 10 вскрытым буграм средняя гибель составила около 2%.

Половые продукты. Сперматозоиды чавычи имеют длину 19,6 мк, длина головки, кончик которой заострен, 2,6 мк, диаметр средней части около 2 мк (Riddle, 1917). Самцы производят большое количество семенной жидкости. В 1 мм³ густой спермы содержится около 30 млн. сперматозоидов.

В 1957 г. мы выловили 5 зрелых самок длиной от 87 до 104 см и весом 8,5—14,3 кг. Икринки разных особей до набухания имели диаметр от 7,2 до 7,5 мм, средний вес 209,3—245,2 мг и объем 200—220 мм³. Вес отдельных икринок варьировал от 199 до 247 мг. Вес крупных и мелких икринок, взятых у одной самки, различался примерно на 10%. Биохимический анализ показал высокое содержание в икре жира и протеина (см. табл. 1). Следует заметить, что паратунская чавыча выметывает сравнительно мелкую икру. Средний вес икринок чавычи калифорнийской р. Кламатч 327 мг, а наибольший — 387 мг (Leitritz, 1960). Диаметр икринок может приближаться к 10 мм (Ricker, 1972). Икра имеет интенсивный оранжево-красный цвет с розовым оттенком (немного светлее икры нерки). Цвет икры соответствует длине волны порядка 592—600 нм.

Условия развития изучавшейся икры. Икра инкубировалась в тех же аппаратах, в которых находилась икра нерки. В 1956 г. первая серия инкубировалась в родниковой воде с температурой 3,8—4,1°, вторая серия — в аппаратах, снабжавшихся речной водой, среднесуточная температура которой в начале инкубации составляла 14—16° с максимумом в отдельные дни до 17 и 19°. К концу инкубации вода охладилась до 12°. Суточные колебания достигали 2,5—3°.

Эмбриональный, или зародышевый, период развития

1. Обводнение икры, образование зародышевого диска. Сбор и искусственное оплодотворение икры проведены в районе нерестилища. Перевозку икры осуществляли в изотермическом ящике. Икру доставляли в лабораторию и помещали в инкубатор через 31 и 52 часа после осеменения. При более быстрой перевозке икра до закладки в инкубатор достигала стадии 32 бластомеров.

По данным Риддла (Riddle, 1917), развивающаяся икра чавычи имеет диаметр 7—9 мм (среднее 7,5 мм) и вес 260—330 мг. Прескотт (Prescott, 1955) сообщает, что вес икринок в результате обводнения возрастает на 15,5%, а объем — на 16,5%. В опытах с тяжелой водой (D_2O) он убедительно доказал образование перивителлиновой жидкости за счет поступления в яйцо воды из внешней среды. Вес икринок разных самок из р. Паратунки после набухания увеличивался от 4,7 до 13,6%, их диаметр равнялся 7,5—7,7 мм, средний вес 227—258 мг (вес отдельных икринок достигал

267 мг). Было замечено, что меньше воды воспринимала та икра, которая дольше задерживалась в теле самки.

Во время набухания оболочка икры становится полупрозрачной, плотной, эластичной. Ее толщина, по данным Риддла, 64,7 мк. У набухших икринок камчатской чавычи толщина оболочек колебалась от 38,0 до 57,0 мк (53,75±0,78). Набухшие икринки покрывались белесым глянцеватым налетом, дающим в отраженном свете характерный перламутровый блеск. Микропилярное поле, имеющее диаметр немного более 1 мм, лишено такого налета.

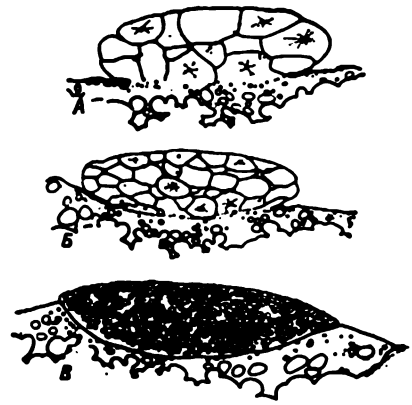


Рис. 39. Стадии дробления (*А* и *Б*) и бластула (*В*) чавычи (по Риддлу, 1917)

2 этап. Дробление зародышевого диска. Первая бороздка дробления формировалась примерно через 4,5 градусо-дня после осеменения. Последующие дробления наступали через 5,2—5,5, 6.3—6,6, 7,4—7,7, 8,5—8,8, 9,7—10.0 и 10,8—11,2 градусо-дней. Борозды дробления располагались, как и у других лососей. По Риддлу (1917), при пятом дроблении борозды проходят в экваториальной плоскости и образуют зачаток из двух слоев клеток. До стадии 64 бластомеров зародышевый диск сохраняет немного вытянутую форму, а со стадии 128 бластомеров становится округлым. На этой стадии между нижележащими бластомерами образуются межклеточные промежутки, которые в последующем, по мнению Риддла, дают полость между бластодермой и перибластом (рис. 39). На нашем материале в экваториальной плоскости проходили борозды 4-го дробления, образуя 2 слоя клеток (рис. 40). Первая борозда проходила глубже других и ее расположение можно было выявить до образования 64 бластомеров. После стадии 128 клеток (в инкубаторе в возрасте 1 сут. 22 час.) бластодиск приобретал округлую форму с диаметром около 1 мм. До стадии 128 бластомеров чавыча развивается при температуре не ниже 4,4—5,8°. Верхний температурный порог лежит в пределах 14,2—15,5° (Combs, Burrows, 1957; Combs, 1965).

В возрасте 3 сут. (21 градусо-день) бластодиск имел диаметр 1,0—1,2 мм и высоту 0,45—0,49 мм. Диаметр клеток поверхностного слоя был равен 75—80 мк. Позже более мелкие и плотно прилегающие друг к другу клетки покрывали массу свободно расположенных клеток. Снизу бластодиск подстилал перибласт; при температуре 7,5—12° начало его формирования отмечено через 44 час. после осеменения.

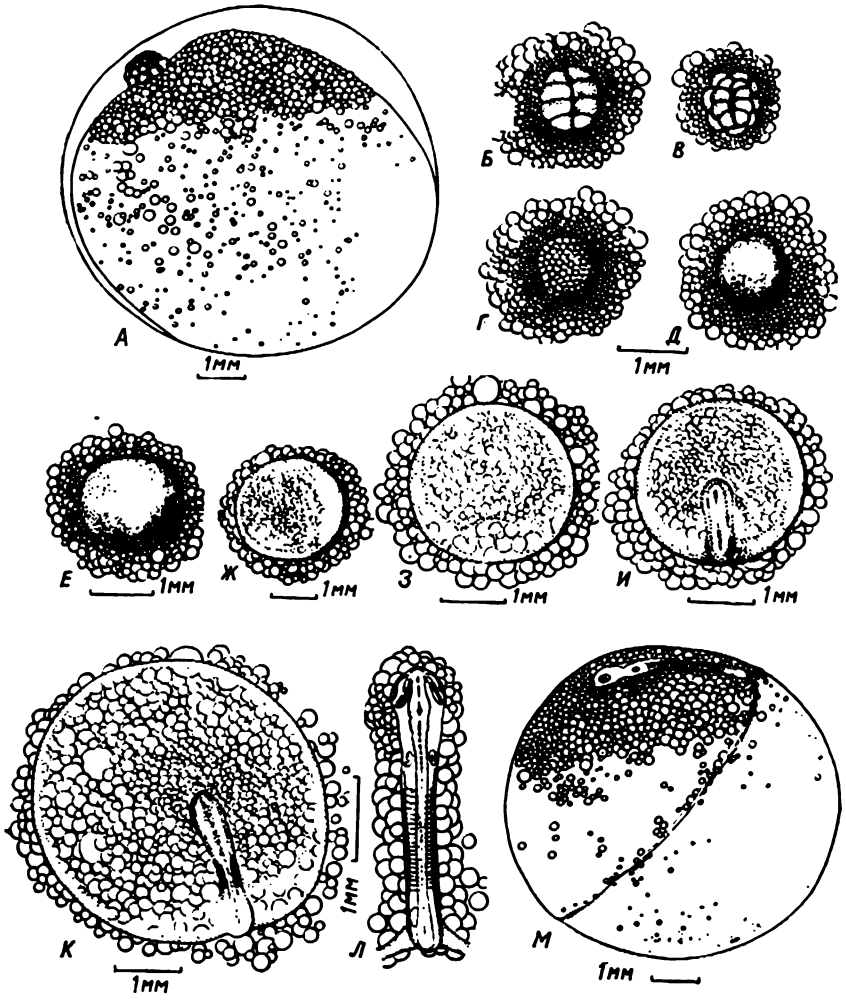


Рис. 40. Развитие чавычи от стадий дробления до образования головы и туловища эмбриона

А — вид живого яйца сбоку в проходящем свете в начале дробления. *Б—Л* — бластодиски и зародыши с участком желточного мешка на разных стадиях развития. *Б* — 8 бластомеров. *В* — 16 бластомеров. *Г* — крупноклеточная морула. *Д* — морула мелких клеток. *Е* — бластула. *Ж* — начало гаструляции. *З* — стадия «зародышевого узелка». *И* — стадия «зародышевой полоски». *К* — начало сегментации туловищной мезодермы, длина зародыша 2,4 мм. *Л* — зародыш длиной 3,3 мм с 21 сомитом. *М* — фиксированная икринка без оболочки с эмбрионом, имеющим 25—26 сомитов

При 4° тысяча икринок в возрасте 4 сут. потребляла за 1 час 1,41 мг кислорода (среднее по двум определениям). Эта величина меньше по сравнению с потреблением кислорода во время набухания икры. Позже интенсивность обмена постепенно возрастает (табл. 13).

Таблица 13

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА ЭМБРИОНАМИ И ЛИЧИНКАМИ ЧАВЫЧИ

Возраст	Стадия развития	Температура, °С	Потребление O_2 мг/час.	
			на 1000 икринок	на 100 г икры
До 2 час.	Набухание икры	11,2	2,23	0,96
4 сут.	Морула	4,0	1,41	0,59
6	Бластула	4,6	1,45	0,60
14	«Зародышевый узелок»	6,5	1,65	0,68
22	Начало сегментации	3,5	1,92	0,80
27	Бластодерма закрыла половину поверхности желточного мешка	4,4	1,80	0,75
56	Появление на желточном мешке печеночных вен	3,5	1,46	0,54
70	Начало формирования верхних и нижних конусов миотомов	3,5	1,90	0,73
78	Начало меланиновой пигментации	3,2	2,07	0,83
87	Закладка первых лучей в хвостовом плавнике	3,2	2,04	0,77
107	В хвостовом плавнике заложилось 6—8 лучей	2,7	2,67	1,01
35	Перед вылуплением	11,7	5,47	2,28
35	Вылупившиеся зародыши	11,7	25,60	11,63
65	Переход личинок к свободному плаванию	8,5	42,68	14,93
72	Активно питающиеся личинки	6,9	43,55	14,23

Примечание. Опыты с эмбрионами в возрасте 56 сут. и более проведены в 1956 г., остальные — в 1957 г., когда определения выполнялись Л. Е. Грачевым

3 этап. Бластула. В возрасте 5 сут. 9 час. зародышевый диск имел вид, сходный с описанным Риддлом через 101 час после оплодотворения (рис. 39, *В*). Его диаметр увеличился до 1,35—1,5 мм. Диаметр клеток покровного слоя бластулы уменьшился до 40 мк (рис. 40, *Е*; 26—28 градусо-дней). Со временем бластодиск расширялся и уплотнялся. В первой стадии этап длился около 5,5 сут., во второй — немного более суток.

4 этап. Гаструляция. При температуре 3,7—4,1° признаки гаструляции отмечены в начале 11 сут., при 15,5—16,5° — в середине 4 сут. Зародышевый диск имел диаметр 1,7—2,1 мм. Диаметр клеток поверхностного слоя уменьшился до 20—25 мк. Через утоньшенную центральную часть диска просматривались лежащие снизу мелкие жировые капли. С каудальной стороны закладываю-

щегося зародыша краевой участок диска начал утолщаться (рис. 40, *Ж*).

С увеличением диаметра бластодиска до 2,5—3,2 мм (68 градусо-дней) образовался «краевой узелок» (рис. 40, *З*). Границы эмбрионального щита вышли за зону скопления мелких жировых капель. В речных аппаратах в возрасте 5 сут. 5 час. (около 75 градусо-дней) образовалась зародышевая полоска длиной 1,3—1,4 мм (рис. 40, *И*). С началом гаструляции икринки стали очень чувствительными к толчкам.

5 этап. Формирование головы и туловища зародыша. В икринках первой серии сегменты появились в возрасте 19—20 сут. (80—84 градусо-дня), во второй — в начале 6-х сут. К этому времени диаметр бластодиска достигал 3,5—4 мм, а длина зародышей — 2—2,2 мм. Некоторые эмбрионы в речных аппаратах в возрасте 5 сут. 17 час. имели по 3—4 сегмента; у них наметилась дифференцировка отделов головного мозга (рис. 40, *К*).

В инкубаторе через 2 сут. после начала сегментации эмбрионы достигали длины 3,2 мм. У них сформировалось по 7—8 сомитов, обозначились зачатки глаз. Через сутки, на стадии 12—13 сомитов, появились зачатки хрусталиков и слуховые пузырьки. Когда у эмбрионов насчитывалось 20—22 сегмента (около 100 градусо-дней), головной отдел составлял 34,5% их длины (рис. 40, *Л*).

В возрасте 25 сут. (104 градусо-дня) бластодерма охватывала до половины сферы желточного мешка. Зародыши достигали длины 3,3—3,6 мм, у них насчитывалось 25—26 сегментов. Образовалась перикардиальная полость, в которой размещался зачаток сердца. Основная масса жировых капель сосредоточивалась вблизи тела эмбриона и лишь немногие более мелкие находились за пределами зоны обрастания (рис. 40, *М*).

К 34 сут. (138 градусо-дней) бластодерма покрывала $^2/_3$ поверхности желточного мешка или немного большую часть. В икре из речных аппаратов сходная стадия наблюдалась в возрасте 8 сут. (115 градусо-дней). Эмбрионы достигли длины 4,1—4,4 мм и у них насчитывалось 35—37 сегментов (рис. 41, *А*). Образовалась небольшая хвостовая почка. Размер головного отдела сократился до 28% длины зародыша. Слуховые капсулы от глаз были удалены на расстояние, почти равное ширине 10 сегментов. Относительно небольшие глаза имели диаметр около 0,4 мм. Обозначились обонятельные плакоды. Четко выявились отделы головного мозга и энцефаломеры. Когда бластодерма покрыла большую половину желточного мешка, чувствительность икринок к толчкам на некоторое время снизилась.

6 этап. Обособление задней части тела зародыша от поверхности желточного мешка. В конце 36 — начале 37 сут. (145—150 градусо-дней) зародыши достигли длины 4,9—5,2 мм и у них сформировалось 45—48 сегментов. Сохранялась лишь небольшая желточная пробка. Продолжала дифференцироваться хвостовая

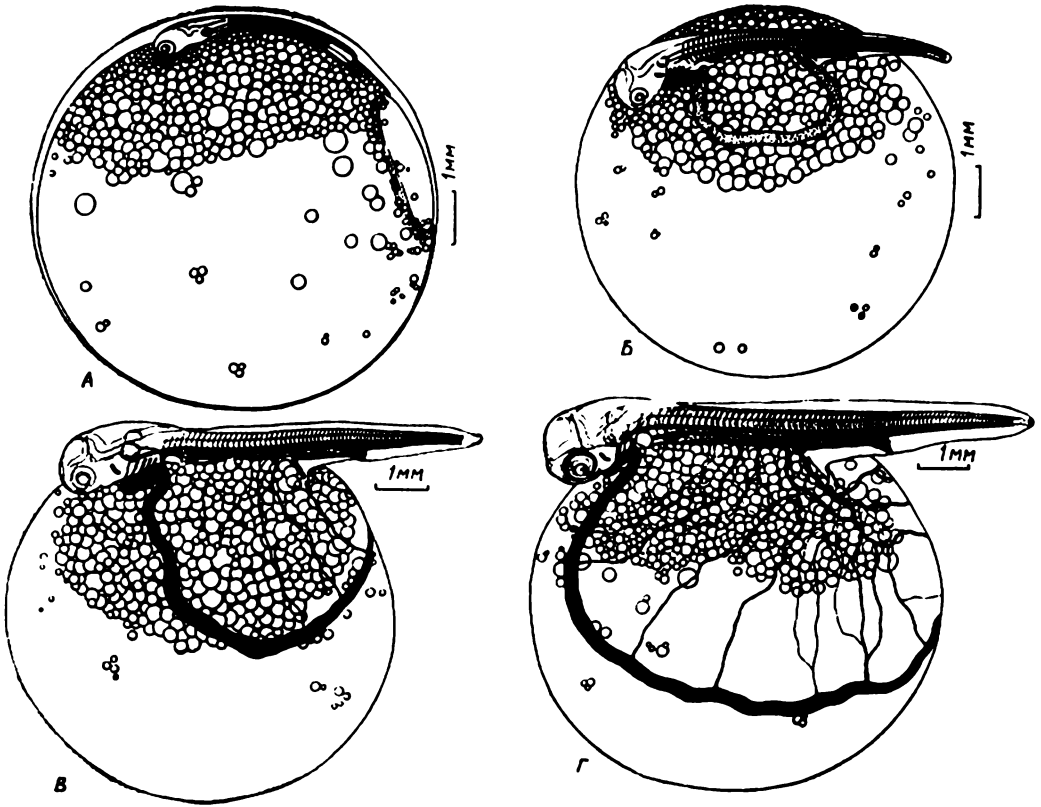


Рис. 41. **Чавыча на стадиях завершения процесса эпиболии и начала развития кровеносной системы**

А — стадия, близкая к завершению процесса эпиболии, длина эмбриона 4,1 мм. *Б* — начало кровообращения, длина эмбриона 6,6 мм. *В* — стадия появления задних кардинальных вен, длина эмбриона 8,5 мм. *Г* — стадия появления в глазах меланина, длина эмбриона 9,8 мм

почка. Появились зачатки жаберных крышек. В этом состоянии наблюдались слабые сокращения миотомов. Сердечная трубка приняла изогнутую форму и у эмбрионов с бо́льшим числом миотомов волнообразно сокращалась. При развитии в речных аппаратах пульсация сердца отмечена в возрасте 9 сут., по прошествии всего лишь 129 градусо-дней. В этом возрасте чувствительность икры к толчкам резко возрастала.

В мелких икринках первой серии процесс эпиболии завершался у эмбрионов длиной 5,5—6,0 мм на стадии 48—49 сегментов (развитие с 5/VIII по 14/IX 1956 г., около 160 градусо-дней). В это время длина головы составляла 23% длины эмбрионов. От желточного мешочка отделилась хвостовая почка, равная ширине семи туловищных миотомов. Ниже 43—44 сомитов сформировалось анальное отверстие. Появился зачаток непарной плавниковой складки. У основной массы зародышей эпиболия завершалась при 53—56 сегментах, а в крупных икринках — после образования 58 и 59 сегментов. При более высокой температуре у отдельных икринок обрастание желточного мешка бластодермой продолжалось до стадии 63—64 сегментов. Таким образом, в зависимости от качества икры (ее размеров) и условий инкубации процесс эпиболии заканчивается на разных стадиях морфологической дифференцировки. Имеется указание на завершение этого процесса у эмбрионов североамериканской чавычи длиной 4 мм, имевших 38 сегментов (Riddle, 1917). Такое ускорение эпиболии, возможно, свидетельствует о генетических особенностях материала, который был в распоряжении Риддла. Во время завершения эпиболии икра очень чувствительна к толчкам.

7 этап. Развитие подкишечно-желточной системы кровообращения. В условиях низкой температуры циркуляция крови у разных эмбрионов обнаруживалась через 43—47 сут. после оплодотворения (172—187 градусо-дней), когда они достигали длины 7—7,5 мм и имели по 64—66 сегментов. К этому времени хвост, в котором насчитывалось 21—22 сегмента, и задний отдел туловища обособились от желточного мешка. Голова по-прежнему плотно прилегала к желточному мешку, а ее длина продолжала уменьшаться. Появились зачатки жаберных крышек. Начали формироваться обонятельные ямки. Слуховые пузырьки заметно увеличились; в них дифференцировались полукружные каналы и были видны многочисленные мелкие отолитики. От 15 или 17-го миотома вдоль спины тянулась узкая плавниковая складка. Значительной длины достигла преанальная складка. Заложились грудные плавнички. Позади них просматривались клубочки пронефроса. Наметилось обособление желудка [1].

---

[1] Автор не имел возможности поместить подготовленные им рисунки по развитию желудочно-кишечного тракта, плавательного пузыря и жабер чавычи и кижуча.

В начале этапа форменных элементов в сосудах мало, эритроциты окрашены слабо, кровь течет медленно и омывает лишь два сегмента хвостового отдела. Схема кровообращения сходна с описанной у кеты (рис. 41, *Б*).

У эмбрионов, развивающихся в речных аппаратах, кровообращение начиналось при 63—64 сегментах (10¼ сут., 147 градусо-дней). У некоторых из них оставалась небольшая желточная пробка. Эмбрионы периодически наклонялись то на правый, то на левый бок и медленно поводили хвостами. При температуре около 14,5° этап длился менее суток, при 3,5—3,7° — около 4 сут.

8 этап. Возникновение кардинальных вен и смешанного подкишечно-желточного и печеночно-желточного кровообращения. В первой серии между 49 и 52 сут. (195—207 градусо-дней) кровеносные сосуды эмбрионов обильно наполнились форменными элементами. Зародыши достигли длины 7,8—8,5 мм (рис. 41, *В*). Число сегментов в хвосте увеличилось до 35. Голова зародышей начала отделяться от желточного мешка. Расстояние между глазами и слуховыми капсулами сократилось до ширины 5 туловищных миотомов. Углубилась ротовая воронка. Появились зачатки нижних челюстей. Расширившаяся непарная плавниковая складка достигла 4—5-го туловищного сегментов. Кровью снабжалось 18—20 сегментов хвоста. Сформировались задние кардинальные вены, образовались кювьеровы протоки. Подкишечно-желточная вена опустилась ниже скопления жировых капель. На желточном мешке появилось 5—6 тонких капилляров.

При развитии в речных аппаратах сходное состояние кровеносной системы отмечено в конце 11 сут. — в начале 12 сут. (160—165 градусо-дней), когда зародыши имели длину 7—7,3 мм.

Был проведен следующий опыт. Часть икры поместили в чашки Петри со слоем воды, едва закрывавшем икринки, и установили в речные аппараты. Оказалось, что в отсутствие проточности начало кровообращения задерживалось более чем на сутки. Сосуды развивались ненормально. По спинной аорте кровь текла только до середины туловища, где сосуд выходил на желточный мешок, описывал короткую дугу и направлялся к сердцу. Позже кровь проникала в задний отдел туловища и в хвост, но эти сосуды развивались слабыми. Хвост формировался медленно, ненормально. Через некоторое время началась гибель икры. Перенос уцелевших икринок в проточную воду продлил жизнь зародышей, однако их развитие было уже нарушено и из таких икринок выходили уроды. Опыт показывает, что ослабление проточности при инкубации может являться одной из причин гибели икры и появления уродств.

У зародышей 1-й серии в возрасте 55 сут. (218 градусо-дней), а во 2-й — в 14 сут. (209 градусо-дней) начиналось печеночное кровообращение (по времени немного позже, чем у нерки и кижуча), появился ток крови в первой паре жаберных артерий, образо-

вались первые сегментальные сосуды. В этом возрасте в глазах появился меланин. На рис. 41, *Г* изображен зародыш через 2 дня после появления в глазах меланина. Такие эмбрионы имели длину 9,5—9,9 мм и 77—78 миотомов. Их хвостовой отдел составлял 30—30,5% всей длины. В почечных клубочках и мочеточнике появились кристаллы, что указывает на начало функционирования органа. Сегментальные сосуды образовались по всему туловищу и в первых сегментах хвоста. Сетью капилляров покрылась примерно половина поверхности желточного мешка.

В речных аппаратах в начале пигментации глаз зародыши имели длину 8,6—9,1 мм. У них сформировался 80—81 миотом, то есть сегментация закончилась. Кровью снабжались две пары жабер. Начала развиваться капиллярная сеть на дорзальной поверхности головы. При температуре 13,5—14° сердце сокращалось 50—51 раз в минуту.

9 этап. Формирование печеночно-желточной системы кровообращения. При температуре около 4° течение крови из печени отмечено на 62—63-е сут. Эмбрионы достигли длины 10,3—11,8 мм и имели 78—80 миотомов (из них хвостовых 37—38), сегментация закончилась. Голова стала массивной. Слуховые капсулы увеличились, их основания расширились, образовались полукружные каналы и крупные отолиты. Кончик хорды начал изгибаться кверху и хвост утратил симметричность. Основания грудных плавников приняли наклонное положение. Наполнились кровью 1 или 2 пары жаберных артерий. Кровью не снабжалось только 6—8 последних хвостовых миотомов. Капиллярами покрылся весь желточный мешок, исключая небольшой участок ниже головы. В течение этого этапа быстро увеличивалась длина хвоста.

У эмбрионов из речных аппаратов переход к печеночно-желточному кровообращению произошел на 18-е сут. (260 градусо-дней), когда они имели длину 10—11,5 мм (рис. 42, *А*). Кровью снабжались уже 3 пары жаберных дуг, наблюдался слабый ток крови в гиоидном сосуде. Появились капилляры на верхней поверхности головы. В большинстве хвостовых миотомов образовались сегментальные сосуды. Уплотнилась сеть капилляров на желточном мешке (на 1 мм^2 его поверхности длина капилляров достигала примерно 4 мм).

10 этап. Формирование верхних и нижних конусов миотомов. Зачатки верхних и нижних конусов миотомов у зародышей первой серии появились на 68—70-е сут. (270—276 градусо-дней), эмбрионы имели длину 12—13 мм. Их голова стала выше, но продолжала оставаться относительно короткой. Хвостовой отдел составлял 32—33% общей длины. Непарная плавниковая складка достигла наибольшей длины и заметно расширилась. Наметились зачатки непарных плавников. Кровью снабжались три пары жабер. На дорзальной поверхности головы развилась густая сеть капилляров. Сосудами покрылась вся поверхность желточного мешка. Образовалась нижняя приносящая желточная вена. Выявились первые

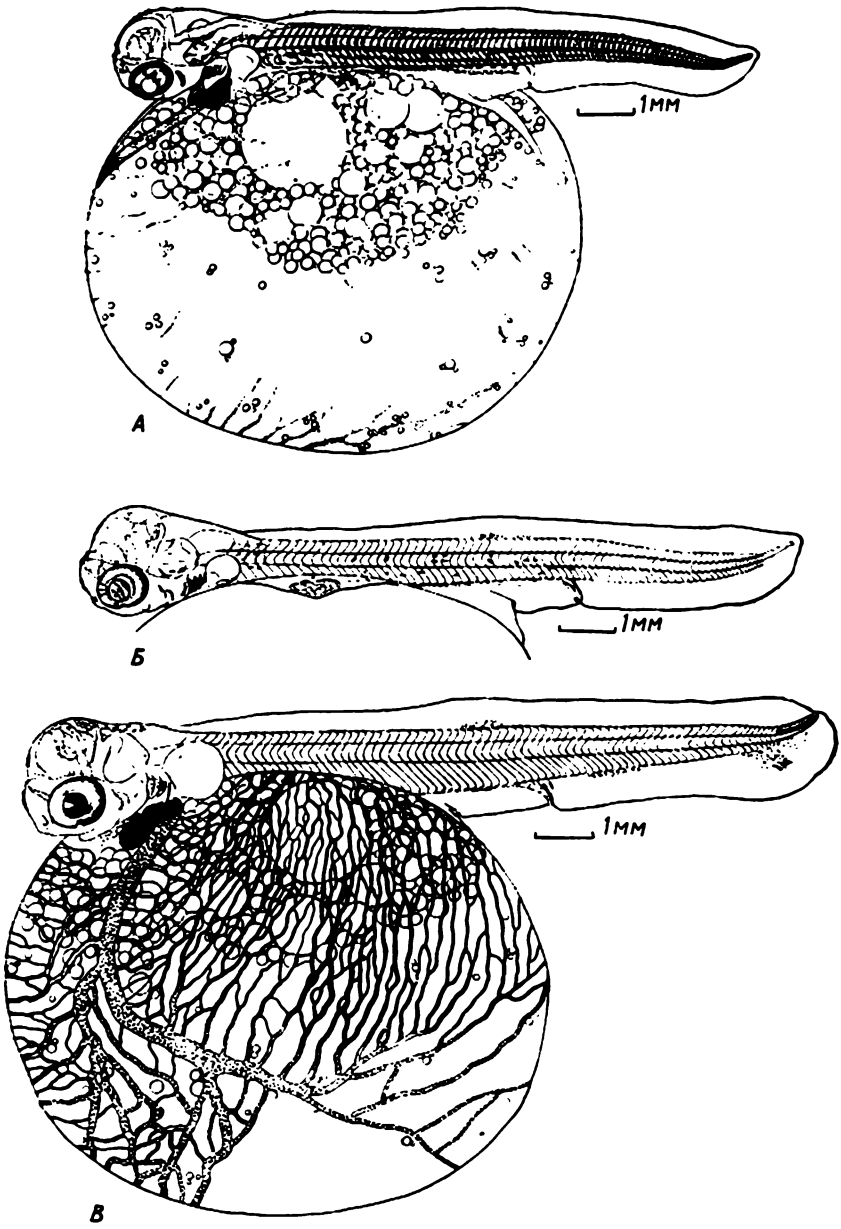


Рис. 42. Чавыча на стадиях перехода к печеночно-желточному кровообращению и дифференциации миотомов

А — стадия завершения сегментации хвостовой мезодермы и появления кровотока в гиоидных дугах, длина эмбриона 11,4 мм. *Б* — стадия начала формирования верхних и нижних конусов миотомов, закладки непарных плавников и появления меланофоров, длина эмбриона 12,9 мм. *В* — стадия появления первых лепидотрихий в хвостовом плавнике и липофоров в покровах головы, длина эмбриона 14,5 мм

железки выпупления. На поверхности головы, вблизи крупных сосудов и на выстилке брюшной полости появились первые меланофоры. На рис. 42, *Б* изображен эмбрион через несколько дней после начала этапа, развивавшийся в инкубаторе 75 сут.

У эмбрионов второй серии этап начался в возрасте 21 сут. (302 градусо-дня). Они имели длину около 13,5 мм и отличались более длинным хвостом (до 37% общей длины). Грудные плавники приобрели подвижность. В глазах появился гуанин, но еще отсутствовали меланофоры на голове и теле. Сегментальные сосуды сформировались во всех миотомах и в первых миотомах начали разветвляться.

Через 3 сут. такие зародыши достигли длины 14—15 мм (рис. 42, *В*; 344 градусо-дня). Их слуховые капсулы были максимально сближены с глазами, которые стали черными. Жаберные крышки прикрыли первую пару жабер. Нижние челюсти удлинились и, так же как жаберные крышки, приобрели подвижность. Верхние и нижние конусы развились на всех миотомах. Хвостовой отдел превысил 38% длины эмбрионов. Последние хвостовые миотомы распадались и их число сократилось до 34—35. Сформировались три гипуралии. В хвостовом плавнике заложились первые лучи. Началось окостенение элементов плечевого пояса. Грудные плавники стали снабжаться кровью. Покрылась густой сетью капилляров верхняя поверхность головы. Кровеносные сосуды появились в основании лопасти хвостового плавника. На 1 мм² поверхности желточного мешка длина капилляров превысила 7 мм. На данной стадии в покровах головы появляются малиново-красные липофоры (на рис. 42, *В* они показаны черными мелкими точками).

Эмбрионы большинство времени оставались неподвижными, лишь изредка поворачивались с боку на бок. Периодически они совершали плавничками 10—15 взмахов в мин. По кишке время от времени проходили волны слабых перистальтических движений.

У зародышей, развивавшихся в инкубаторе, мускульные почки в основании спинного плавника появились на 76—79-е сут. (300—310 градусо-дней). По сравнению с зародышами, развивавшимися в аппаратах с речной водой, они имели относительно укороченный хвост, длина которого составляла около 35% всей длины. Эти эмбрионы отличались также слабее развитой сосудистой сетью, а меланофоров имели больше. В возрасте 83 сут. (326 градусо-дней) зародыши достигли длины 13,5—14,7 мм. У них заложились брюшные плавники. Грудные плавники приобрели подвижность. В просвете кишки был виден желто-зеленоватый пигмент. Повысилась вязкость желтка.

11 этап. Развитие подвижности челюстей, жаберных крышек, завершение инкубации. В первой серии у разных особей этап начинался на 90—95-е сут., а во второй — на 26-е сут. (соответственно 347—364 и 372 градусо-дня). Первые эмбрионы имели длину 14,8—16,3 мм. У них начал увеличиваться относительный размер головы. Жаберные крышки почти прикрыли вторую пару жабер.

Появились зачатки жаберных лепестков. В обонятельных отверстиях наметилось образование перемычек. Хвостовой отдел составлял 36% всей длины эмбрионов. Образовались гипуралии и стало больше лучей хвостового плавника. В анальном и спинном плавниках наметилась дифференцировка опорных элементов. Заложились брюшные плавники. Сегментальные сосуды развились по всему телу. В головной части туловища появились капилляры над спинным мозгом и у поверхности тела. Длина капилляров, располагающихся на 1 мм² поверхности желточного мешка, достигла 6 мм. Сосудистая сеть у этих особей была слабее, нежели у одноразмерных эмбрионов, развивавшихся в речных аппаратах (см. рис. 43, *А*, *Б*). Хвост последних был длиннее, свыше 38% всей длины, а его лопасть развита лучше. Следует отметить произошедшее усиление пигментации, причем меланофоров было больше на голове и в хвосте, нежели в туловищной области. Интересно, что у зародышей из инкубатора только через 70 градусо-дней после появления меланофоров в покровах головы были обнаружены первые липофоры. У тех же зародышей, которые развивались в речных аппаратах, первыми обнаруживались липофоры и примерно через 40 градусо-дней после этого, в возрасте 26 сут. (рис. 43, *А*), выявились меланофоры. Так как материал сравниваемых серий генетически однородный, отмеченные различия свидетельствуют о зависимости процесса пигментации от условий инкубации икры.

На 31-е сутки эмбрионы в речных аппаратах достигли длины около 19 мм (рис. 43, *В*; 440 градусо-дней). Их жаберные крышки закрывали 3 пары жабер. В жаберные лепестки начали врастать капилляры. В этом возрасте хвостовой отдел составлял до 40% длины эмбрионов. В хвостовом плавнике образовалось 12—14 лучей; самые крупные из них имели по 2 членика. Между лучами развилась густая сеть капилляров. В хвосте начали формироваться позвонки. Продолжалась дифференцировка анального и спинного плавников. Появились признаки редукции непарной плавниковой складки. Сосудистая сеть на желточном мешке достигла максимального развития. На 1 мм² его поверхности длина капилляров превышала 9 мм.

Находясь под оболочкой, такие эмбрионы почти беспрерывно работали грудными плавниками, совершая при 14,5° 180—200 взмахов в минуту. Сердце сокращалось 90—95 раз в минуту. Периодически при возбуждении они производили волнообразные трепещущие движения хвостом. Извлеченные из икринок, такие зародыши могли проплыть небольшое расстояние.

К 38 суткам (527 градусо-дней) эмбрионы этой серии достигли длины 20—21 мм. Голова составляла 15% длины тела. Нижние челюсти разрослись до вертикали, опущенной от линии переднего края глаз. В ротовой полости развился velum. Эмбрионы ритмично двигали челюстями, жаберными крышками и жабрами. В зачатках псевдобранхий развилась сеть капилляров. Разросшиеся перемычки почти полностью разделили обонятельные отверстия.

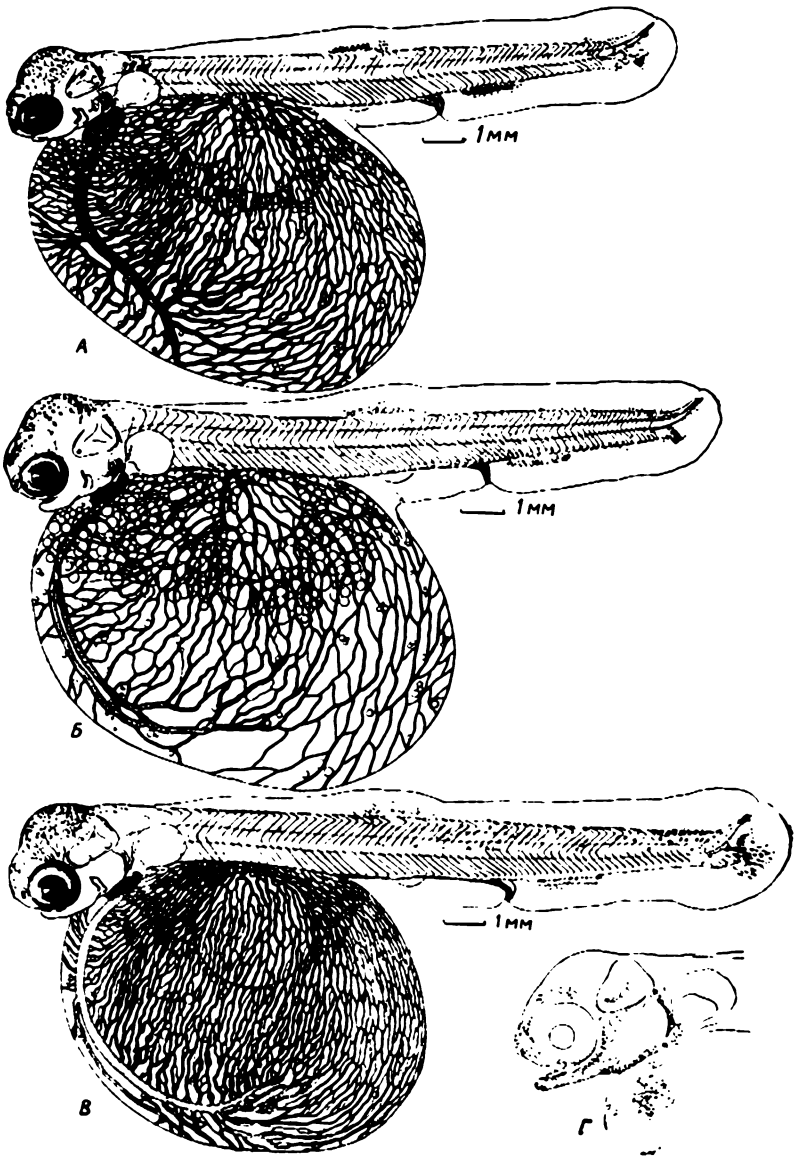


Рис. 43. Чавыча в конце инкубации икры

А — стадия закладки брюшных плавников, длина эмбриона 16,5 мм, развитие проходило в речном аппарате. *Б* — эмбрион длиной 16,5 мм, развивавшийся в инкубаторе с ключевой водой. *В* — эмбрион длиной 19,1 мм, развивавшийся в речном аппарате. *Г* — расположение железок вылупления

В хвосте образовалось 15—17 лепидотрихий; наиболее крупные из них имели по 3—4 членика. Отчетливо выявились контуры непарных плавников. Поверхность головы зародышей стала темной. Меланофоры распространились по всему телу, но их было заметно меньше в передней трети туловища. Масса пигментных клеток покрыла промежутки между лучами хвостового плавника. Появились хроматофоры в лопасти анального и в основании жирового плавников. Четко выявились многочисленные железки вылупления (рис. 43, *Г*). По сравнению с неркой, у чавычи железок больше на рыле, нижних челюстях и грудных плавниках, но меньше на жаберных крышках.

При хорошем водоснабжении аппаратов такие эмбрионы под оболочкой двигаются редко. Грудными плавниками при 13—13,5° они совершали до 190—200 взмахов в минуту; сердце сокращалось 89—91 раз в 1 минуту. Перед вылуплением эмбрионы возбуждались, начинали вращаться под оболочкой. Интенсивность их дыхания повысилась.

12 этап. Пассивное состояние свободных зародышей. Вылупление зародышей в речных аппаратах в 1956 г. началось на 39-е сут. (537 градусо-дней), массовым стало на 41-е сут. (563 градусо-дня) и закончилось через 3 сут. На следующий год вылупление началось на 34-е сут. (470 градусо-дней) и было массовым на 36-е сут. Для чавычи характерен дружный выход из икры. В инкубаторе в 1956 г. групповое вылупление проходило в возрасте 145—150 сут. (500—513 градусо-дней) и закончилось в возрасте около 160 сут. (540 градусо-дней). В 1957 г. отмечено более раннее вылупление, начавшееся на 101-е сут. (397 градусо-дней). На Ушковском заводе в 1934—1939 гг. массовое вылупление чавычи проходило в среднем через 95 сут. после оплодотворения (около 576 градусо-дней).

В 1957 г. при групповом вылуплении в инкубаторе зародыши имели длину 18—20,3 мм (в среднем 19,4 мм) и весили 212—214 мг (в среднем 228,4 мг). Вес желтка составлял 165—189 мг, в среднем 180 мг, а средний вес тела эмбриона — 49 мг, что немного более 21% общего веса. В речных аппаратах зародыши вылуплялись при длине 19—21 мм (в среднем 19,9 мм) и весе 216—251 мг (в среднем 233 мг). Вес тела эмбрионов колебался от 42 до 74 мг и в среднем составлял около 60 мг (немного больше 25% общего веса). За период инкубации в условиях повышенной температуры вес желтка уменьшался на 12,5%.

Вид зародыша в период массового вылупления иллюстрирует рис. 44, *А*. В 1956 г. икра была крупной и зародыши при вылуплении имели длину 22—23 мм. Желточный мешок зародыша яйцевидный. Большинство жировых капель слились, образовалась одна огромная капля. На рисунке показано их расположение у зародыша, лежавшего на боку. Когда зародыши держатся спинкой кверху, жировые капли занимают дорзальное положение.

Во время вылупления насчитывалось 72—75 миотомов, хвост

имел 29—31 миотом и составлял около 41% всей длины. Рот зародышей полунижний. Глаза крупные, неподвижные. Разросшиеся кожные выросты жаберных крышек не покрывали лишь кончики некоторых жаберных лепестков. В псевдобранхиях развились крупные лопасти.

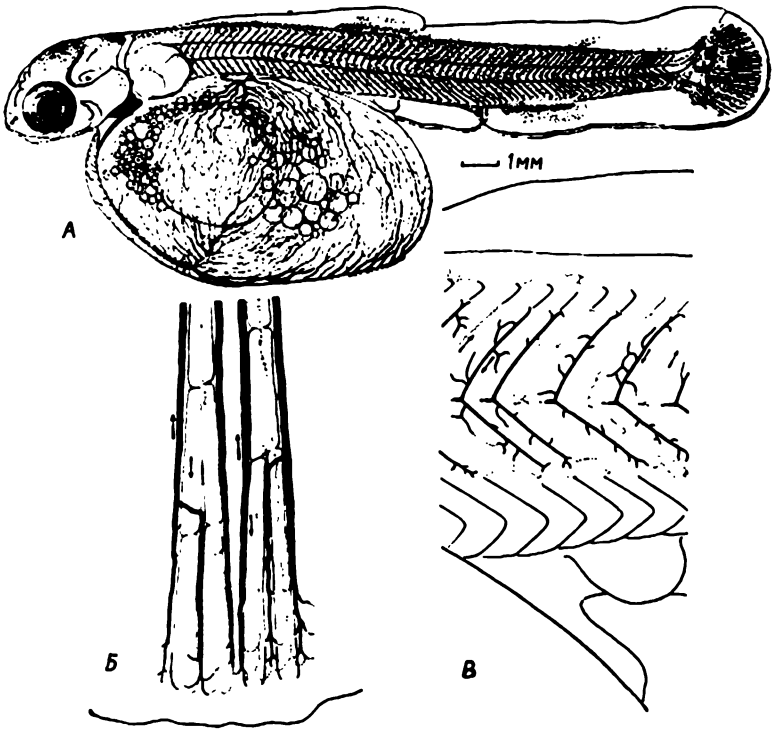


Рис. 44. Чавыча во время массового вылупления
А — общий вид, длина зародыша 22,4 мм. Развитие в речном аппарате с 5/VIII по 15/IX 1956 г. *Б* — участок лопасти хвостового плавника с двумя лучами и кровеносными сосудами. *В* — сеть капилляров, выходящих к поверхности тела в области брюшных плавников

В непарных плавниках продолжалась дифференцировка лучей, появились меланофоры и липофоры, четко выявились их контуры; обозначился контур и жирового плавничка. В хвостовом плавнике насчитывалось до 20—22 лучей (при раннем вылуплении имеется только 13—15 лучей). Вершины брюшных плавников почти достигали края преанальной плавниковой складки. Появились зачатки лучей в грудных плавниках. Тело вылупившихся зародышей пигментировано интенсивнее, чем у кеты, горбуши и нерки.

После вылупления тонкие капилляры желточного мешка начинают запустевать. Эта утрата частично компенсируется развитием капилляров между лучами хвостового плавника (рис. 44, *Б*) и

вблизи поверхности тела (рис. 44, *В*). Существенно возрастает роль жаберного дыхания.

На осторожное прикосновение зародыши не реагировали, также как и на слабое освещение. Яркий свет возбуждал зародышей, но к слабому свету они относились безразлично. Вылупившиеся зародыши неподвижно лежат на одном месте, энергично помахивают грудными плавниками. При 14—15° сердце сокращается 92—95 раз в минуту. Поднятые струей воды, зародыши короткое время могут активно удерживаться в толще воды. После выхода из икринок потребление зародышами кислорода резко возрастает (см. табл. 13).

13 этап. Формирование непарных, брюшных плавников и плавательного пузыря. Через некоторое время, аналогично другим видам, поведение зародышей изменяется. В 1957 г. в речных аппаратах это было заметно на 46-е сут. (617 градусо-дней), когда зародыши имели длину 22—24 мм (средняя 22,9 мм). Они начали перемещаться навстречу течению, положительно реагировали на прикосновение посторонних предметов, проявляли сильное беспокойство на освещенных участках и прятались в темноту. При температуре 2,5—2,6° аналогичные изменения происходили приблизительно через 15 дней после вылупления, причем в этих условиях смена поведения проявлялась менее четко.

В речных аппаратах через 18 сут. после вылупления зародыши достигали длины 28,2—29,7 мм (за это время температура снижалась с 12 до 9,5°). На их теле появились пятна (рис. 45, *А*; развитие с 5/VIII по 3/X 1956 г., 755 градусо-дней). Непарная плавниковая складка сильно уменьшилась. Лучи спинного плавника стали расчленяться. Хвост приобрел симметричную форму. Появились так называемые редуцированные хвостовые лучи. Образовались лучи в грудных и брюшных плавниках. Почти третью часть желточного мешка закрыли разрастающиеся миотомы. В течение этапа наблюдался быстрый рост зачатка плавательного пузыря. В аппаратах чавыча периодически поднималась в толщу воды, но удерживалась на плаву короткое время. В условиях низкой температуры пятна на боках тела чавычи появились в возрасте 185 суток (610 градусо-дней).

Личиночный период развития

Этап смешанного питания. Развиваясь в речных аппаратах, а затем в аквариумах, чавыча начала захватывать корм на 70—73 сут. (843—863 градусо-дня). Аналогичного морфофункционального состояния в инкубаторе она достигала в возрасте около 220—230 сут. (690—700 градусо-дней). Такие личинки имели длину 29,3—30,5 мм и весили более 345 мг (рис. 45, *Б*). Их тело приобрело обтекаемую форму. На челюстях прорезались зубы и развилась хватательная функция рта. На желточном мешке к этому времени оставался открытым небольшой участок сосудистой поверхности с редкими капиллярами. От непарной плавниковой

складки небольшой остаток сохранился позади жирового и анального плавников. Признаки резорбции преанальной плавниковой складки были едва заметны. Начали увеличиваться передние ветвистые лучи непарных плавников. Лопасть хвостового плавни-

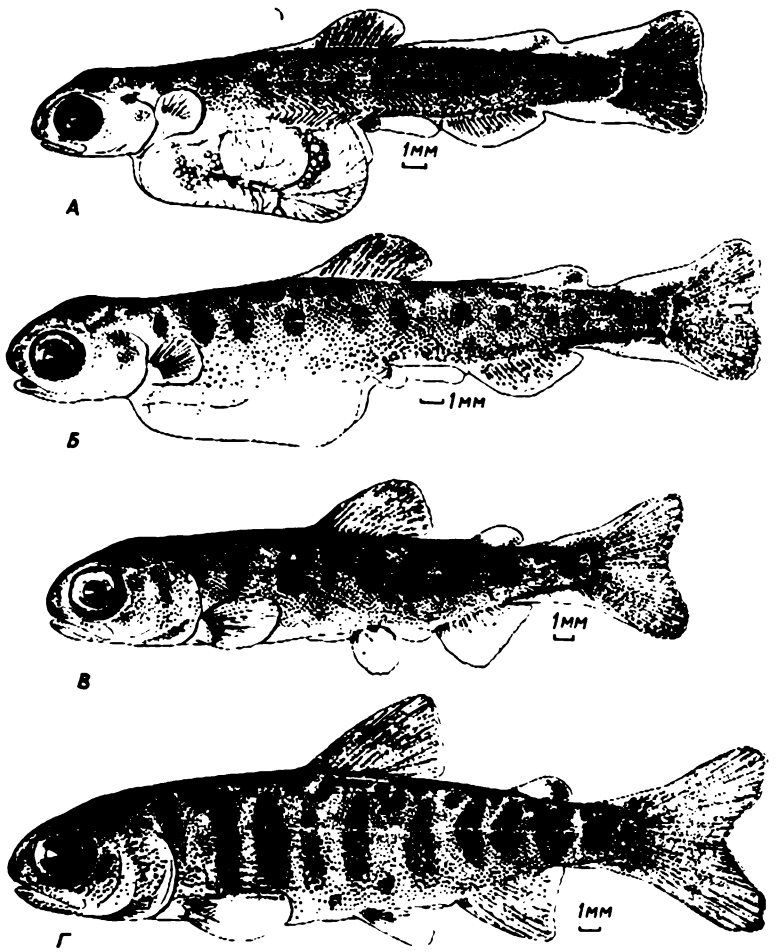


Рис. 45. Молодь чавычи
А — свободный зародыш длиной 29.7 мм. *Б* — личинка длиной 33,3 мм. *В* — личинка длиной 37,5 мм. *Г* — малек длиной 44,5 мм

ка стала крупной, интенсивно пигментирована. У концов 4—6 первых лучей грудных плавников начали скапливаться черные и вишнево-красные пигментные клетки. На брюшных плавниках появились липофоры.

Вдоль средней линии тела располагалось до 10—12 крупных овальных темных пятен, выше которых имелись примерно вдвое более мелкие округлые пятнышки. Тело слегка серебрилось. Отложения гуанина были особенно обильными на жаберных крышках, боках тела и внутренней выстилке брюшной полости.

Развились крупные разветвленные жаберные лепестки. Заложилось 7—8 жаберных тычинок. Анатомически дифференцировались оба отдела желудка. Выявились зачатки пилорических придатков. Плавательный пузырь наполнился воздухом.

В возрасте 84 сут. (873 градусо-дня) личинки, перенесенные после похолодания из речных аппаратов в аквариум, имели длину 28—31 мм (средняя по 25 экз. 29,8 мм) и вес 237—329 мг (средний около 300 мг). Остаток желтка весил 63—83 мг и составлял от 20 до 28% (в среднем около 23%) общего веса. В аквариумах такие личинки активно охотились за циклопами и дафниями. В условиях слабого освещения личинки имели темную окраску, как только освещение усиливалось — светлели. Меняя освещение, перемену окраски можно было вызвать многократно. В естественных условиях в подобном состоянии большинство личинок, видимо, находится еще в гнездах, но некоторые особи уже начинают выходить из грунта. Выйдя из гнезд, молодь перемещается к прибрежным отмелям со слабым течением.

Вскоре после перехода к жизни в толще воды остаток желтка закрывается брюшными стенками и быстро рассасывается. Одновременно в полости тела развивается жировая ткань. В конце этапа ускоряется резорбция преанальной плавниковой складки (рис. 45, *В*).

В природе молодь чавычи длиной 34—39 мм держится уже одиночно. Каждая особь занимает участок около 0,11 м² и активно его охраняет. Ночью мальки пассивны, держатся у прибрежных отмелей, иногда в участках со слоем воды менее 5 см. В текучей воде их находили только у дна, а при отсутствии течения и у дна, и у поверхности. Зимой мальки затаиваются среди камней и, так как они имеют защитную окраску, их трудно обнаружить без тщательных поисков (Edmunson, Everest, Chapman, 1968).

Из североамериканских рек наблюдается массовая миграция молоди до закладки чешуи и завершения резорбции желтка, то есть с личиночными признаками. Это характерно для стад с поздним ходом и нерестом. Еще Руттер (1904) сообщал о выходе чавычи из р. Сакраменто с остатком желтка, при средней длине 3,8 см. Из р. Колумбии в море также мигрирует много личинок и фингерлингов длиной до 55 мм. Из северных рек молодь выходит позже. В реках Аляски чавыча проводит не менее года, из р. Таку 94% всех особей скатывается на второй год и 6% на третий год жизни (Mason, 1965). Указания о вылове азиатской чавычи с океаническим типом ядра чешуи отсутствуют. В наших реках молодь проводит по крайней мере одну зиму.

У молоди, развившейся в речном аппарате и с наступлением холодов перенесенной в аквариум, чешуя стала закладываться при длине 34—35 мм. В последних числах августа 1956 г. в среднем течении р. Паратунки нами вылавливались мальки, имевшие на чешуе от 1 до 3 склеритов (рис. 45, *Г*). У некоторых особей сохранялся небольшой остаток преанальной плавниковой складки. Возраст таких особей, считая от откладки икры, был равен году.

Ко времени закладки чешуи чавыча практически утрачивает личиночные органы. У нее отмечаются лишь следы желтка и преанальной складки. Крупные мальки становятся все более высокотелыми, о чем свидетельствуют следующие примеры.

Длина малька, мм	Вес, мг	Наибольшая высота тела в % к длине, по Смитту
37	440	16,2
44	900	19,3
59	2100	20,1

Рыло у мальков чавычи короткое, тупое. Глаза большие. Привлекает внимание большое количество лучей в кожистой перепонке жаберных крышек (бранхиостегий), которых у чавычи насчитывается 16—19, тогда как у родственных видов не более 14—15. Грудные плавники длинные, их кончики почти достигают вертикали, опущенной от переднего края основания спинного плавника. Передние ветвистые лучи спинного и анального плавников удлинились и образовали заостренные вершины. Длинные лучи хвостового плавника почти вдвое превосходят размер средних лучей.

Бока мальков серебристые с зеленовато-голубым оттенком. Выше средней линии тело окрашено в темно-фисташковый цвет, спинка коричневая с сине-зеленоватым оттенком. Контур удлиненных эллиптических крупных боковых темных пятен очерчен четко. Между их верхними концами располагаются яйцевидные пятнышки величиной со зрачок, а выше, на спинке — еще более мелкие. У некоторых экземпляров отдельные мелкие пятна появляются и ниже крупных боковых пятен. В передней части спинного плавника на уровне середины плавниковых лучей образовалась темная полоска. Меланофоры очерчивают контуры жирового и хвостового плавников. Небольшое число меланофоров имеется между первыми лучами грудных плавников, на анальном плавнике их совсем мало, а в брюшных плавниках нет. Все плавники окаймлены многочисленными липофорами яркого вишнево-красного цвета. К проксимальной части плавников число таких пигментных клеток уменьшается, а желто-оранжевых липофоров — увеличивается. Заостренные вершины спинного, анального, а также кончики брюшных плавников приобрели беловатую окраску. Яркая красная полоска появилась на нижней челюсти у основания зубов. В покро-

вах головы и тела преобладают оранжевые липофоры, которые все больше маскируются отложениями гуанина.

Окраска мальков чавычи сходна с окраской кижучат. Различие состоит в том, что общий тон окраски чавычи светлее, боковые пятна длиннее и у́же, с более четким контуром, мелкие пятна на спине выражены лучше, а темное пятно вблизи дистального конца анального плавника, четко выраженное у кижуча, у чавычи отсутствует; в ее анальном плавнике меланофоров мало.

К переходу в мальковое состояние развивается большое количество пилорических придатков (у чавычи, как известно, их особенно много). Число заложившихся жаберных тычинок приближается к дефинитивному.

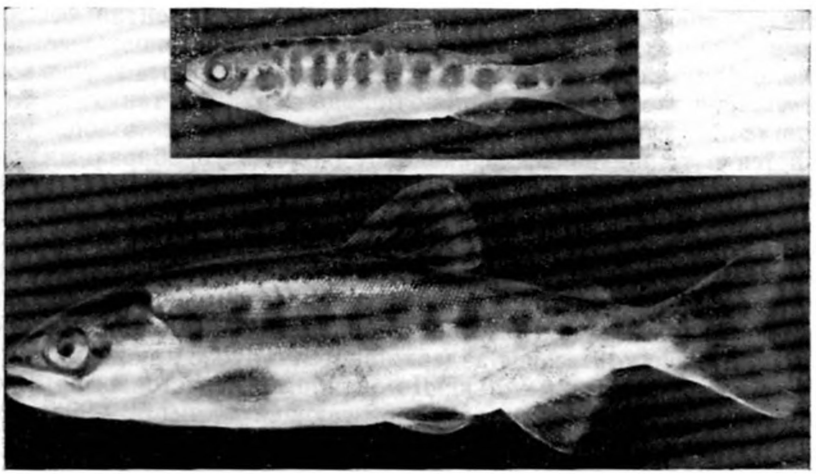


Рис. 46. Малек чавычи длиной 59 мм (сверху) и годовик длиной 143 мм

При вскрытии мальков пол различается невооруженным глазом; яичники массивнее семенников и содержат довольно крупные оранжевые овоциты. У изображенного на рис. 45, *Г* экземпляра головная расширенная часть яичников имела длину около 5 мм и ширину 0,5 мм; диаметр овоцитов достигал 60—65 мк.

В начале августа мальки появлялись в нижнем течении р. Паратунки. Их можно было встретить в затишных приглубых участках, обычно за выступами берегов или какими-нибудь затопленными предметами. Происходило расселение молоди по бассейну.

На рис. 46 показан внешний вид мальков длиной 59 и 143 мм. Тело чавычи с возрастом становится шире, массивнее. Голова несколько удлиняется, преимущественно за счет роста рыла. Постанальный отдел относительно укорачивается. Размер глаз у сравниваемых особей составлял 32,4% и 20,8% от длины головы.

Относительная длина парных плавников при дальнейшем росте изменяется мало. Существенно меняется форма непарных плавников. Заостренность переднего края утрачивается, он становится округлым. Относительная высота спинного плавника уменьшается с 20,8 до 15,4%, а анального — с 14,8 до 10,7% длины тела. С переходом ко второму мальковому этапу меняется и окраска. Боковые пятна укорачиваются. На спине появляются многочисленные мелкие черные пятнышки, размером примерно с половину диаметра зрачка. Несколько подобных пятнышек появляется в основании спинного плавника и у верхнего края вблизи основания лопасти хвостового плавника.

Наблюдения в природе и в лаборатории показали, что мальки чавычи на перекатах занимают обособленные участки и охраняют их. Между отдельными особями наблюдается соперничество и устанавливается иерархическая зависимость. В экспериментальном проточном аквариуме, имитировавшем природную обстановку, доминирующие особи росли быстрее. На плессах наблюдалось группирование мальков в стаи. В эстуариях молодь держится также в стаях. В приливно-отливной зоне при повышении уровня молодь удерживается в толще воды, переходя от одиночного образа жизни и соперничества к стайному образу жизни. При спаде воды поведение меняется, молодь опять занимает индивидуальные участки. Приводит ли агрессивное поведение крупных мальков к выходу в море слабых особей, не ясно. Те мальки, которые начинают сплывать из района нерестилищ раньше, не оказываются в неблагоприятных условиях и растут быстро. Небольшие реки молодь покидает рано, на несколько месяцев задерживается в русле крупных рек и в августе перемещается к устью. До октября в нерестовых притоках задерживается немного молоди, достигающей длины 50—90 мм, которая мигрирует в море при осеннем паводке (Reimers, 1968). Молодь камчатской чавычи в реках остается на зимовку.

Особенности размножения и развития чавычи

Чавыча самый крупный лосось. В нерестовых популяциях камчатской чавычи преобладают пяти- и шестилетки, прожившие в реках одну зиму. Отдельные особи достигают возраста 7, изредка 8 лет. Вообще же у этого вида молодь выходит в море в конце этапа смешанного питания, сеголетками (фингерлингами), годовиками и двухгодовиками. Небольшое количество самцов созревает двухлетками. Карликовые самцы созревают в первый год жизни, причем у них наблюдается повторный сперматогенез. Таким образом, возрастная структура популяций может быть очень сложной. Жилой формы не известно, но она может создаваться искусственно.

По экологии развития существенно различаются расы с летним и более поздним нерестом. В Азии распространена летненерестующая чавыча. Она избирает нерестилища руслового типа, грунт

которых омывается подрусловым потоком с некоторой примесью грунтовых вод неглубокого залегания. Ее молодь проводит в реках одну или две зимы. Нерестовый ареал чавычи в Азии узкий, разорван и численность вида невелика; это объясняется экологической однородностью популяций.

В Северной Америке вид распространен шире и представлен разными экологическими формами. В северных реках ход наблюдается весной, нерест — летом. В реках центрального района кроме весеннего выделяется летний ход и осеннее размножение, а южнее сроки хода и нереста еще более растянуты. Летненерестующая форма напоминает камчатскую чавычу. Особи с поздним нерестом заходят в реки более зрелыми и нерестятся ниже, в других притоках и основном русле рек. Принципиальное экологическое отличие осенне- и зимненерестующей чавычи состоит в том, что она устраивает гнезда в местах выхода грунтовых вод, долго сохраняющих нерестовые температуры; эти воды бедны кислородом. Молодь осенненерестующей формы скатывается в море сеголетками, причем в южных реках многие особи скатываются до закладки чешуи. Признаки сезонных рас наследственно стойки. Благодаря экологическому разнообразию, североамериканская чавыча шире использует нерестовый фонд, кормовые ресурсы и достигает во много раз большей численности, нежели в западной части ареала.

Самцы выделяют молоки крупными порциями с высокой концентрацией сперматозоидов. Во время размножения эта крупная рыба расчищает особенно большие площадки. Икра в буграх располагается чаще двумя-тремя скоплениями. Абсолютная плодовитость чавычи значительно выше других тихоокеанских лососей. На Камчатке средняя плодовитость 8—10 тыс. икринок, а рекордная — превышает 20 тыс. икринок. Плодовитость осенненерестующей формы ниже (что указывает на большую выживаемость и стабильность условий развития), а ее икринки особенно крупные (вес зрелых овоцитов достигает 380 мг). Икра окрашена в интенсивный оранжево-красный с розовым оттенком цвет, богата астаксантином. Яйцевые оболочки несколько тоньше, чем у кеты ($53{,}75 \pm 0{,}78$ мк).

Крупным размером яиц и обилием желтка объясняется продолжительность процесса эпиболии, который у камчатской чавычи завершается на стадии от 53 до 59 сегментов и может затягиваться до стадии 63—64 сегментов. По имеющимся данным, у североамериканской чавычи эпиболия завершается на более ранней стадии, что свидетельствует о своеобразии морфогенеза представителей разных рас. Сегментов образуется больше, чем у других видов; их число достигает 80—81.

Кровообращение начинается после формирования 63—66 сегментов. Эмбриональные органы дыхания достигают мощного развития.

У эмбрионов, развивавшихся в аппаратах с речной водой, раньше появлялись липофоры (около 340 градусо-дней, т. е. рань-

ше нерки), а меланофоры — позже. При инкубации икры в холодной ключевой воде, наоборот, сначала выявлялись меланофоры (около 270 градусо-дней) и значительно позже — липофоры. По сравнению с неркой непарные плавники закладываются позже, у более крупных эмбрионов.

Развитие в икре продолжается более короткий срок, нежели у нерки и горбуши, но дольше, чем у симы и кижуча. Вылупление проходит дружно. По уровню дифференцировки вылупляющаяся чавыча сходна с кетой, но тело ее эмбрионов пигментировано интенсивнее.

В грунте развитие проходит почти до окончания резорбции желтка. Личинкам свойственна пятнистая окраска. Их тело, спинной и хвостовой плавники пигментированы интенсивно, анальный, наоборот, — слабо. Непарные плавники высокие (но ниже, чем у кижуча и симы), грудные — длинные, хвостовая лопасть крупная, преанальная складка сохраняется долго. Выйдя из гнезд молодь расселяется по прибрежным мелководьям со слабым течением и держится вблизи дна.

Поведение молоди чавычи существенно отличается от поведения молоди кеты, нерки и горбуши. Мальки чавычи занимают индивидуальные участки и агрессивно их охраняют. Добывая корм, они совершают короткие броски, возвращаясь на прежнее место. С наступлением темноты активность молоди ослабевает, она уже не поднимается в толщу воды. Мальки высокотелы, имеют длинные грудные и высокие непарные плавники с удлиненными первыми ветвистыми лучами. Четко выражена пятнистая окраска, которая очень быстро меняется в зависимости от интенсивности освещения и цвета грунта. У мальков крупнее 50 мм агрессивность затухает, восстанавливается тенденция стаеобразования. Последнее качество проявляется и на первом мальковом этапе при повышении уровня рек или попадании молоди на глубокие участки с тихим течением. Процесс смолтификации выражен четко.

КИЖУЧ — *O. KISUTCH* (WALBAUM)

Кижуч — средний по размеру лосось. В камчатские реки он заходит при длине около 60 см и весе 3,0—3,5 кг, отдельные особи достигают длины 88 см и веса 6,8 кг. Рекордный вес около 14 кг. Эта ценная рыба разводится на Камчатке, Сахалине и в Северной Америке.

В нашем лососевом промысле по вылову кижуч занимает четвертое место. В 1936 г. его было добыто 101,5 тыс. ц (Правдин, 1940). Среднегодовая добыча в 1954—1957 гг. составила 57 тыс. ц, в 1965—1967 гг. уловы приближались к средним многолетним.

На востоке ареала численность вида примерно в два раза больше (Леванидов и др., 1970; Зорбиди, 1970б).

Распространение, жизнь в море, возрастной состав. В Азии кижуч распространен от р. Анадырь до рек, впадающих в южную часть Амурского лимана. В реках Приморья он встречается редко. Кижуч заходит на нерест в реки Командорских, Алеутских, Курильских островов, о. Сахалина и северные реки о. Хоккайдо. Популяция значительной численности воспроизводится в бассейне р. Тымь на Сахалине; южнее вид малочислен. Основная масса этого лосося добывается в Камчатском рыбопромысловом районе. В Северной Америке вид распространен от залива Нортон на Аляске до залива Монтерей в Калифорнии (Берг, 1948; Грибанов, 1948; Hikita, 1962; Godfrey, 1965).

Северная граница зимовки кижуча в океане ограничена поверхностной изотермой в 5°, южная — 10,5°. Кижуч занимает более узкую акваторию, нежели кета, горбуша и нерка. В Беринговом море уловы этого лосося незначительны. В океане он держится разреженно. Морской промысел ведется при температуре от 4 до 15,2°, уловы повышаются при температуре 8—12° (Бирман, 1958, 1967; Семко, 1958; Godfrey, 1965).

По данным Грибанова (1948), свыше $^2/_3$ особей живут в реке один год, остальные — два года, немногие рыбы Ушковского озера — три года. Небольшое количество молоди выходит в море сеголетками и даже до закладки чешуи. Таких мигрантов больше на юге ареала в Северной Америке. Карликовые самцы созревают в реке около года. Некоторые самцы проводят в море лишь одно лето и возвращаются в реку на нерест, имея длину 27—33 см. Нагул в море обычно длится два летних сезона и редко более продолжительное время. В водах Британской Колумбии в популяции кижуча насчитывают до 8 возрастных групп (Pritchard, 1940; Берг, 1948). Возрастной состав нерестовых популяций однообразнее, нежели у нерки, чавычи. В море кижуч растет быстрее родственных видов, исключая горбушу.

Внутривидовая дифференциация. Кижуч представлен проходной и жилой формами. Во многих реках достаточно четко выделяются относительно ранний и более поздний ход производителей, которые размножаются в разные сроки и на обособленных нерестилищах (см. ниже). Это указывает на экологическую дифференциацию проходного кижуча, однако она не выражена с такой четкостью, как у кеты или чавычи. Предпринятое В. И. Грибановым (1948) исследование кижуча р. Паратунки не выявило морфологических различий между рыбами разного времени хода.

Известны географические различия возрастного состава нерестовых популяций. В северных реках преобладают рыбы старших возрастов с двухлетним и даже более продолжительным сроком речной жизни, тогда как в южных районах созревание наступает раньше, в массе у трехлеток, и молодь мигрирует из рек в первое лето своей жизни (Gilbert, 1914; Shapovalov, Taft, 1954 и др.).

Различается возрастной состав рыбы, идущей в реки западного и восточного побережий Камчатки. Судя по многолетним данным, в р. Камчатке преобладает возрастная группа 3_2+ и ежегодно в уловах встречается небольшой процент рыб в возрасте 4_3+. В р. Большой основная возрастная группа 2_1+, а особи в возрасте 4_3+ почти не ловятся. Очень редко попадаются рыбы возраста 3_1+ и 4_2+ (Зорбиди, 1970б). В. И. Грибанов (1948) описал различия возрастного и размерного состава рыбы, воспроизводящейся в отдельных участках бассейна р. Камчатки. Например, в крупный левый приток — р. Кырганик 94% кижуча заходило в возрасте 2_1+, тогда как в Ушковское озеро особей этого возраста в 1926 и 1927 гг. заходило меньше 10%, а в 1928 г. их совсем не было. В нерестовой популяции оз. Ушки преобладали рыбы возраста 3_2+, отличающиеся крупным размером; средняя длина самцов составляла 76 см, самок — 74 см, тогда как в р. Кырганик, соответственно, 70 см и 67,5 см. Взятые примеры свидетельствуют о качественных различиях локальных группировок кижуча этого крупного бассейна.

Обращено внимание на специфику развития брачного наряда. В реках Камчатки, северосахалинской р. Тымь производители перед нерестом претерпевают глубокие морфологические изменения и приобретают интенсивную красно-буроватую окраску. На юге Сахалина, в р. Найбе перед нерестом кижуч изменяется слабо. Текучие самцы сохраняют торпедообразную форму, имеют неглубоко сидящую чешую и светлую окраску со слабо-розовым брюшком, а самки по окраске напоминают самок осенней кеты (Смирнов, 1959б). Подобный вид имеют производители и в реках о. Хоккайдо (Miyadi et al., 1965). В реке Найбе рыба мелкая и малоплодовитая, а в р. Тымь — крупная, более плодовитая (табл. 14). Все это свидетельствует о морфобиологической специфике популяции, воспроизводившейся у южной границы ареала вида.

Вариации размеров и плодовитости азиатского кижуча иллюстрирует табл. 14. Ее следует пополнить информацией о высокой плодовитости кижуча одной из северных популяций; в р. Аввываям средняя плодовитость особей возраста 2_1+ оказалась 6922, а 3_2+ — 7079 икринок (Грачев, 1971). Привлекает внимание низкая плодовитость североамериканского кижуча. Средняя абсолютная плодовитость самок длиной 65,3 см в ручье Скотт составила 2500 икринок, в р. Фрейзер — 3152 икринки, в р. Наму у самок средней длиной 69,8 см насчитывалось 3002 икринки (Foerster, Pritchard, 1936; Shapovalov, Taft, 1954; Rounsefell, 1957). Такое различие указывает на более высокое выживание в североамериканских водоемах.

Описан жилой кижуч из оз. Малого Саранного, которое отделено узкой полосой от Авачинской бухты (Двинин, 1949). Как и проходной, жилой кижуч созревает на 3—4-м годах. В первый и второй год жизни его молодь растет быстрее проходного, а затем темп роста замедляется и на 3-м году он достигает все-

Таблица 14

ДЛИНА, ВЕС И ПЛОДОВИТОСТЬ КИЖУЧА ИЗ РАЗНЫХ РАЙОНОВ

Район	Длина (АС), см		Вес, кг		Абсолютная плодовитость икринок	Литературный источник
	самцы	самки	самцы	самки		
р. Камчатка	—	51,5—65,5 (59,5)	—	1,81—4,32 (3,27)	2881—5974 (4883)	Кузнецов, 1928
р. Камчатка	—	—	—	(2,2—3,4) (2,95)	(3671—5132)[1] (4535)	Зорбиди, 1970
р. Большая	(56,8—68,0)	(54,2—65,8)	(2,2—5,2)	(2,0—3,8)	(3715—4800)[2] (4394)	
кл. Карымайский	—	—	—	—	(4300—5343)[3]	Семко, 1954
р. Паратунка	(42,0—70,0) (58,32)	56,0—66,0 (58,80)	1,5—4,5 (2,9)	2,0—4,5 (2,9)	2800—7600 (4350)	Грибанов, 1948
р. Тымь	59,0—83,0 (70,1—75,3)	61,0—78,0 (71,0—75,3)	2,0—7,0 (4,22—4,85)	2,15—6,0 (4,33—4,87)	1756—9011 (4460—5370)[4]	Гриценко, 1973
р. Найба	51,0—68,0 (63,1)	60,5—71,0 (64,0)	1,4—4,3 (2,99)	3,1—4,6 (3,59)	2380—5810 (4320)[5]	Собственные данные
оз. Малое Саранное	(36,3)	(36,1)	—	—	1228—3066 (1600)	Двинин, 1949

Примечание. В скобках приведены средние данные: 1—за 1940—1967 гг., 2—за 1952—1967 гг., 3—за 1943—1950 гг., 4—за 1961—1963 и 1966 гг., 5—за 1953 г.

го 27, а на 4-м около 36 см. Средняя плодовитость этой формы 1600 икринок. Интересно, что плодовитость озерного кижуча североамериканского континента, как и анадромного, значительно ниже — у самок длиной 34 см и весом 0,5 кг — 567 икринок (Beal, 1955, по Rounsefell, 1957). Жилой кижуч из оз. Мал. Саранного имеет меньше позвонков и пилорических придатков по сравнению с проходным, но больше жаберных тычинок. Его рыло короче, лоб уже, глаза больше. Спинной и анальный плавники озерного кижуча выше, парные плавники длиннее. Зрелые особи приобретают характерную для камчатского кижуча интенсивную окраску. Гнезда сооружаются на прибрежных галечниках в местах выхода грунтовых вод. Нерест начинается с середины октября, длительное время проходит уже подо льдом и заканчивается в последних числах марта.

Анадромная миграция, преднерестовые изменения, сроки нереста. По обоим берегам океана кижуч подходит к устьям рек позже других лососей, исключая осеннюю кету и чавычу позднего хода. Сроки хода и нереста растянуты. В р. Камчатку кижуч заходит с середины июля, массовый ход отмечается с 20-х чисел июля, наиболее интенсивный — во второй половине августа; в устье реки производители встречаются до декабря. В верховьях р. Камчатки ранний ход наблюдается с августа до середины октября. Нерест проходит с 20-х чисел сентября, становится массовым в начале октября и заканчивается 20—25 октября. Во второй половине октября начинается второй ход кижуча, продолжающийся до середины декабря и даже более позднего времени. Эта рыба размножается с конца ноября до января, а в отдельных ключах — до марта. В районе с. Верхне-Камчатск летний кижуч нерестится главным образом в притоках — р. Андриановке и р. Поперечной; зимний же кижуч по р. Андриановке поднимается не выше 2—3 км и нерестится в основном русле р. Камчатки. В Большерецком районе западного побережья Камчатки кижуч появляется в последней пятидневке июля, рунный ход наблюдается во второй половине августа, заход в реку отмечается до конца октября. Севернее, в Кихчикском районе, в реках Охотского побережья массовый ход наблюдается во второй половине августа и в первых числах сентября (Грибанов, 1948).

В районе Авачинской губы и в р. Паратунке выделяются летний и осенний ход. Летний ход начинается в последних числах июня, достигает максимума в конце августа — начале сентября и заканчивается в середине или в 20-х числах сентября. В р. Дальней в 1956 г. нерест мною наблюдался в 20-х числах августа, но чаще он начинается в первых числах сентября и становится массовым в октябре. По данным В. И. Грибанова (1948), в Николаевские ключи, находящиеся недалеко от устья р. Паратунки, летний кижуч не заходит. В низовье реки осенний ход продолжается весь октябрь и позже. Этот кижуч нерестится в ноябре и декабре в верховьях бассейна и на Николаевских ключах.

В сахалинских реках также выявлены два хода производителей. В р. Тыми кижуч нерестится в притоках Ныш, Пиленга, Купьва, Иркир, Вось, Красная, Черная, Белая, Тыковском и других ключах. Вблизи нерестилищ раньше середины августа производители не появляются, немногочисленные особи подходят в течение сентября, а затем, после примерно полумесячного перерыва, начинается поздний ход, который продолжается до глубокой зимы. Нерест наблюдается до начала января. Южнее, в р. Поронай и р. Пугачевке, ход отмечается с середины октября, а на юге острова, в р. Таранайке, в третьей декаде октября. В р. Б. Такой в 1953 г. подход отмечался с 6 по 24 октября, затем прекратился, возобновился в начале декабря и продолжался до первой декады января. Таким образом, здесь наблюдался осенний и зимний ход (Смирнов, 1960а). В реки о. Хоккайдо кижуч идет с конца сентября до начала октября (Sano, 1959).

У берегов Юго-Восточной Аляски и Британской Колумбии кижуч появляется в начале июля, ход длится до конца августа и начала сентября. В Северной Америке массовый перест приходится на ноябрь—январь, но, как и на Камчатке, икрометание отмечается до марта (Shapovalov, Taft, 1954; Godfrey, 1965).

Таким образом, почти повсеместно выделяется ранний и поздний (осенний или зимний) ход и нерест этой рыбы. Соотношение численности различно: в бассейне р. Камчатки, например, многочисленнее кижуч раннего хода (Остроумов, 1964), а в более южных районах обильнее подходы в поздние сроки. Места размножения рыбы разных сроков миграции не совпадают.

Замечена приуроченность захода рыбы в реки и выхода на нерестилища к началу прилива, падению температуры ниже 10°, к штормовой дождливой или снежной погоде. Преобладающая масса рыбы заходит в реки серебристой, на III—IV стадии зрелости половых продуктов (Грибанов, 1948). Серебристые особи в реках встречаются и в позднее время года, почему эту рыбу и называют белым или серебристым лососем (white salmon, silver salmon). По рекам кижуч продвигается медленно, преимущественно ночью, подолгу отстаивается на приглубых участках и в ямах.

Шаповалов и Тафт (1954) не связывают заход кижуча с определенной стадией зрелости. Они отмечают заход как серебристых, так и почти зрелых, с хорошо выраженным брачным нарядом, особей. Более зрелая рыба нерестится недалеко от устьев рек. В североамериканских реках кижуч в массе нерестится в мелких ручьях и редко поднимается выше 270 км. У нас известны миграции значительной протяженности: в р. Камчатке свыше 700 км (Кузнецов, 1928).

При движении вверх и задержках на ямах рыба постепенно принимает брачный наряд. Преднерестовые изменения кижуча описаны многими исследователями (Chamberlain, 1907; Чернавин, 1918, 1921; Shapovalov, Taft, 1954; Смирнов, 1959б). В начальной фазе созревания тускнеет серебристый блеск чешуи, рыба темнеет, на

брюшке и боках появляется розовый цвет. Со временем начинает преобладать красноватый тон. Тело созревающих самцов уплощается с боков, на спине развивается небольшой горб, вырастают крупные зубы, челюсти сильно удлиняются, особенно верхняя, которая крючкообразно изгибается книзу (рис. 47). Чешуя погружается в глубь кожи, частично резорбируется. Верх головы и спина произво-

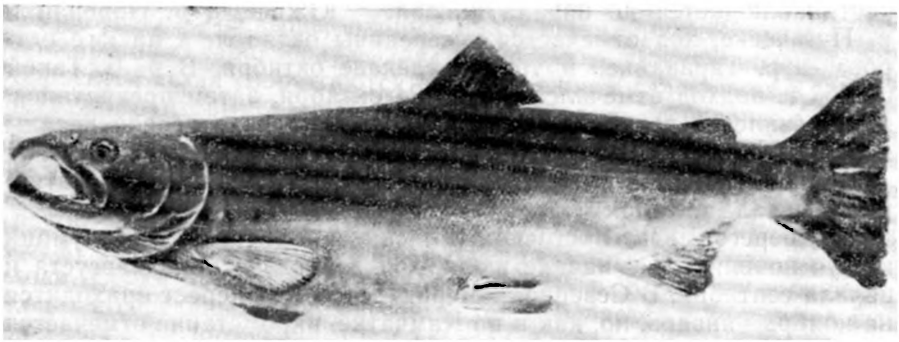


Рис. 47. Зрелый самец кижуча

дителей сохраняются темно-оливковыми. На предкрышечной и крышечной костях появляются красноватые пятна, оттененные снизу оливковым цветом. Бока тела приобретают равномерную кирпично-красную или темно-малиновую окраску. У некоторых экземпляров на боках более или менее отчетливо проступают поперечные темные пятна и темным становится брюшко. По спинной стороне тела разбросаны многочисленные мелкие темные пятнышки. Пятнышки покрупнее имеются между лучами спинного плавника, на жировом плавнике, между лучами верхней лопасти хвостового плавника. Грудные плавники темнеют. В основании непарных и хвостового плавников появляется красный пигмент. Дистальные концы брюшных и анального плавников становятся белыми (См. «Промысловые рыбы СССР», 1948, табл. 43; Clemens, Wilby, 1961, pl. 2). У самок не развивается горб, челюсти удлиняются мало и слабо искривляются, красный пигмент выражен слабее, преобладает темно-оливковый тон с красноватым оттенком. Встречаются, однако, самки и с интенсивной каротиноидной пигментацией, присущей самцам. В течение икрометания производители постепенно темнеют. Форма тела и окраска слабее изменяются у мелких особей.

Нерестилища, нерест, условия развития. Е. М. Крохин и Ф. В. Крогиус (1937б) в бассейне р. Большой отметили нерест кижуча в тех же водоемах, которые избирают кета и нерка (за исключением озер). По сравнению с неркой его нерест происходит на участках с бóльшими скоростями течения. Для ключевых не-

рестилищ верховьев рек бассейна р. Большой характерны скорость течения 0,2—0,3 м/сек, щелочная реакция воды, малое содержание свободной CO_2.

Кижуч нерестится как в основном русле рек, предпочитая их верхние участки, так и в протоках, ключах, курчажинах и в лимнокренах (например, в оз. Ушки бассейна р. Камчатки). Типичные озера избегаются. Нерестилища приурочены к местам выхода грунтовых вод. Гнезда часто строятся у берегов с более быстрым течением, но имеются также и в заливах с тихим течением, или где оно отсутствует, и дном, покрытым толстым слоем ила (Кузнецов, 1928; Смирнов, 1960а).

В бассейне р. Большой кижуч, указывает И. И. Кузнецов (1928), нерестится на глубинах от 6 до 40 см. Длина нерестовых бугров колеблется от 157 до 266 см, ширина от 67 до 96 см. Икра закладывается на глубину 9—23 см 3—4 гнездами (скоплениями). В отдельных скоплениях насчитывалось от 203 до 448 икринок с общим числом в нерестовом бугре от 157 до 3628 икринок. Эти цифры значительно ниже абсолютной плодовитости, что свидетельствует о больших потерях икры при икрометании на быстром течении; возможно также, что некоторые самки устраивают несколько бугров. По свидетельству того же автора, на Камчатке имеются реки, посещаемые исключительно кижучем. Замечена также следующая закономерность: куда приходит много «летнего» кижуча, там меньше размножается «зимнего» и наоборот. О взаимоотношении кижуча с другими видами писалось следующее: «Приходя на одни и те же нерестилища последней рыбой, кижуч, вполне естественно, является вредителем для прежде заложенной икры горбуши, кеты и красной, выкапывая ее при заложении своих гнезд» (Кузнецов, 1928, стр. 174). Такое категорическое заключение противоречит представлениям о специфике экологии видов и не имеет достаточного фактического обоснования.

Конечно, в отдельных случаях при закладке икры могут затрагиваться близко располагающиеся бугры других видов. В некоторых гнездах кижуча встречались икринки кеты (Гриценко, 1973). Подобные случаи, однако, редки. В бассейне р. Паратунки мы наблюдали близкое расположение нерестилищ кижуча и нерки. При этом самки избирали разные микроучастки. Кижуч мощнее и задерживался там, где течение быстрее, грунт крупнее. Устраивая гнезда, он нередко углубляет ложе водоема и течение над гнездами убыстряется. Соседние бугры нерки располагались на более тихих участках, выступали над нетронутым грунтом и сдерживали поток. В некоторых ключах, например Тыковском из бассейна р. Тымь, кижуч нерестится поблизости с кетой, но и в этом случае топографического наложения их гнездовых участков мы не наблюдали. Сообщается, что в бассейне р. Колумбии частично перекрываются районы и время нереста кижуча и осеннерестующей чавычи. Кижуч предпочитает участки с более медленным течением и непосредственное соседство нерестовых бугров двух видов наблю-

далось лишь в одном районе. Гнезда кижуча часто располагались среди валунов, упавших деревьев и имели разнообразную форму. Грунт нерестовых бугров содержал до 10% ила (больше чем у других видов). Средняя глубина нерестилищ составляла около 20 см, наибольшая 66 см. Глубина гнездовых ям от 7,5 до 50 см (в среднем около 20,3 см). Площадь нерестовых бугров около 2,8 м², т. е. больше чем у нерки и кеты. На их размер влияют величина рыбы, характер грунта, скорость течения (Burner, 1951).

На нерестилищах кижуча в р. Паратунке В. И. Грибанов (1948) отмечал содержание кислорода от 9,9 до 15 мг/л, при среднем насыщении, близком к 100%. Содержание CO_2 колебалось от 15 мг/л до полного отсутствия (в среднем 6,61 мг/л). Исследователь пришел к выводу, что кижуч избегает места с пониженным содержанием кислорода. Имеются факты, противоречащие такому суждению. Этот лосось нередко нерестится на участках с обильными отложениями ила и слабым течением. В р. Дальней на местах нереста кижуча мы отмечали скорость течения у поверхности до 32 см/сек (средняя по 20 определениям 19 см/сек). В 5 см от грунта скорость потока не превышала 18 см/сек, составив в среднем 14 см/сек. Над некоторыми гнездами течение прибором не регистрировалось. Во второй половине октября и начале ноября 1957 г. поверхностные воды содержали от 10,8 до 12,8 мг/л (88,5—98,7% насыщения). Вода, взятая из гнезд, как правило, содержала меньше кислорода. Отмечены колебания от 6 до 14,2 мг/л (насыщение от 46 до 109,6%). В гнездах с минимальным насыщением воды кислородом икра развивалась совершенно нормально. В одном из гнезд вода была насыщена кислородом выше речной. Со временем в гнездах отмечалось небольшое снижение кислорода, что можно связать с заилением грунта.

Р. С. Семко (1954) описывает случай нарушения подачи воды в инкубатор. Через сутки в результате жизнедеятельности икры и личинок количество кислорода в воде снизилось до 2,7 мг/л (19,1% насыщения), содержание свободной углекислоты достигло 43,8 мг/л, температура была равной 1,5°. Личинки кижуча и нерки погибли, тогда как икра выжила. В наших опытах кижуч нормально развивался в инкубаторе Соколовского рыбоводного завода, в который подавалась вода, насыщенная кислородом примерно на 50%. У личинок кижуча с небольшим остатком желтка признаки асфиксии отмечаются при снижении количества кислорода до 2,58 мг/л, причем улучшение тока воды через полчаса возвращало таких личинок в активное состояние (Chapman, 1940). При необходимом минимуме кислорода (около 4 мг/л) молодь выносит присутствие значительного количества свободной углекислоты и слабую кислую реакцию среды (Townsend, Cheyne, 1944).

Поскольку нерест растянут, он проходит в достаточно широком диапазоне температуры речной воды. Нерестовые ключи р. Большой в октябре имеют температуру 5,3—4,5°, в ноябре 4,3—2,3°. На нерестилищах р. Паратунки В. И. Грибанов отме-

тил колебания температуры от 0,8 до 7,7°. В 1957 г. в р. Дальней нами наблюдался единичный нерест кижуча во второй половине августа. В это время среднесуточная температура в реке на местах нереста кижуча колебалась от 15,5 до 17,7°, поднимаясь в некоторые дни до 18,5—19°. Производители в жаркое время придерживались мест выхода более холодных грунтовых вод. В середине октября температура воды над гнездами снизилась до 9 и 6,5°, к концу октября — до 4,0—3,5°, позже не падала ниже 3—2,5°. В октябре температура воды в гнездах колебалась в пределах 4,8—6,5°, а в начале ноября — от 3,6 до 4,8°. На нерестилищах кижуча в бассейне р. Колумбии температура варьирует от 5,6 до 14,4° (Burner, 1951).

Эффективность нереста. При вскрытии гнезд в р. Большой и р. Камчатке погибшей икры обнаруживалось немного — 2,3—14,5%, в среднем около 6,5%; гнезда с полностью погибшей икрой встречались редко (Кузнецов, 1928). В. И. Грибанов (1948) в гнездах обычно встречал не больше 4—5% погибшей икры и лишь в отдельных случаях эта величина достигала 30—60%.

По наблюдениям Р. С. Семко (1954), в кл. Карымайском после нереста в теле самок в год наиболее массового захода рыбы оставалось 0,3% икринок, а в иные годы еще меньше. Значительное количество икры теряется при икрометании. В гнезда откладывается 72,2% икринок (данные за 1947 г.). Эта величина больше, чем у других видов. В гнездах выживает от 0,8 до 21,4, в среднем 10,6% икринок. В расчете на одну нерестующую самку из ключа мигрировало от 16,6 (в 1948 г.) до 760 мальков (в 1947 г.), а в среднем за 8 лет — более 300 мальков. От оплодотворенной икры до мальков выживало 3,6—21,4%. От исходного числа икринок до времени ската из реки (возраста 1_+ и 2_+) выживало около 0,15% особей. Соответствующие показатели в этом водоеме были выше только у нерки.

В двух ручьях о. Ванкувер от числа яиц, содержавшихся у зашедших самок, в разные годы личинок развивалось от 11,8 до 40%, в среднем по 12 определениям 22,8%, что выше выживаемости горбуши и кеты. Высокая эффективность нереста связывается с более устойчивым водоснабжением гнезд и меньшей опасностью их перекопки (Neave, 1949). Годфри (Godfrey, 1965), обобщивший накопленные данные, выживаемость кижуча от яиц до покатной молоди (смолтов) указывает в пределах 0,7—9,65%. От покатников до взрослых рыб в море выживает в среднем от 3,55 до 35,6%, и лишь в одном из ключей возврат по отношению к числу покатников составил 56,9%. От икры до взрослых особей выживают от 0,02 до 0,91%, в среднем около 0,13—0,15%.

РАЗВИТИЕ КИЖУЧА

Половые продукты. Сперматозоиды кижуча имеют асимметричную яйцевидную головку длиной около 2 мк и шириной 1,5 мк. Снизу и немного сбоку головки выделяется средняя часть дна-

метром 0,4—0,7 мк. Длина хвостика при разной фиксации варьирует от 28 до 35 мк (рис. 48). Электронно-микроскопическим исследованием в хвостике выявлена аксиальная нить, состоящая из 11 фибрилл, которую, исключая концевую часть, спиралью обвивают тонкие тяжики (Lowman, 1953).

Самцов, выловленных уже текучими, удавалось выдерживать в садке и получать сперму до 19 сут. За это время от самца, длиной 61 см, было получено 14 проб спермы, общим объемом 116,6 мл, а максимальное количество спермы превысило 190 мл. У подопытных самцов объем эякулята колебался от 4,3 до 46,0 мл (средняя величина около 20 мл). Число сперматозоидов в 1 мм³ спермы варьировало от 11,74 до 32,75 млн.; средняя величина по 13 анализам — 20,27 млн. В 1961 г. сперма была взята у семи выловленных на нерестилище самцов (длина 60,5 -70 см, вес 2,2—4 кг). Средний объем эякулята составил 40 мл, а наибольший — 90,5 мл, но сперма была более жидкой. По 32 пробам средняя концентрация сперматозоидов равнялась 17,34 млн. Расчет показал, что на каждый грамм живого веса самца в отдельной порции спермы выделяется более 115 млн. сперматозоидов. Такое обильное выделение сперматозоидов может быть поставлено в связь с нерестом на быстром течении и разреженным расположением гнезд. Как и у других лососей, сперматозоиды кижуча в овариальной жидкости активируются и способны проникнуть в яйцо (Rücker et al., 1960). Активированные водой, сперматозоиды быстро утрачивают биологические качества (рис. 49).

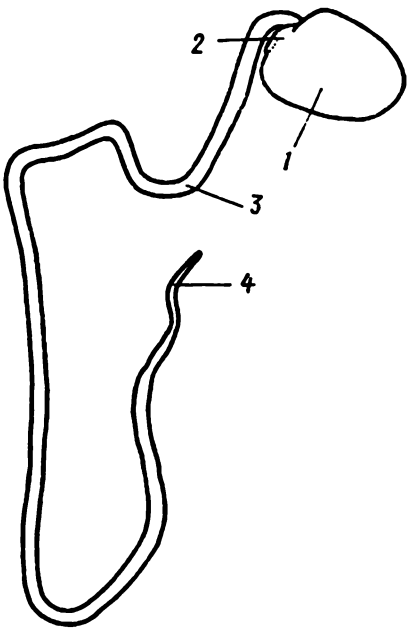


Рис. 48. Сперматозоид кижуча
1 — головка, *2* — средняя часть, *3* — хвостовой отдел, *4* — концевая часть хвостика (рисунок по микрофотографии Лоумана, 1953)

Икра кижуча лишь немного крупнее икры нерки. Вариабельность величины икринок значительная. У 19 текучих самок из р. Тымь длиной 61—79 см вес икринок колебался от 76 до 173 мг ($M=131{,}8\pm4{,}45$). В р. Паратунке у 5 текучих самок длиной 61—66,5 см икринки весили от 126,7 до 196,1 мг (среднее 169,7 мг). С вариабельностью величины икринок в известной мере связаны

значительные колебания абсолютной плодовитости. Складывается впечатление, что на востоке ареала икра кижуча крупнее. Икринки окрашены в яркий оранжево-красный цвет (цвет икры соответствует длине волны 592—594 нм). Интенсивная окраска указывает на обилие астаксантина (Яржомбек, Грачев, 1964). Состав икры приведен в табл. 1. Отдельные икринки в воде при 11° сохраняют способность оплодотворяться до 13 мин., а при 6,5° — до 15 мин. Однако большинство икринок утрачивает фертильность очень быстро: через 1 мин. — почти 50%, а через 2 мин. — около 80% икринок (рис. 49).

Эмбриональный, или зародышевый, период развития

1 этап. Обводнение икры, образование зародышевого диска. Примерно через 10 мин. осемененные икринки приобретают слабую клейкость, которая исчезает после смыва водой. При температуре 6° процесс оводнения икры длится 70—75 мин. (рис. 50).

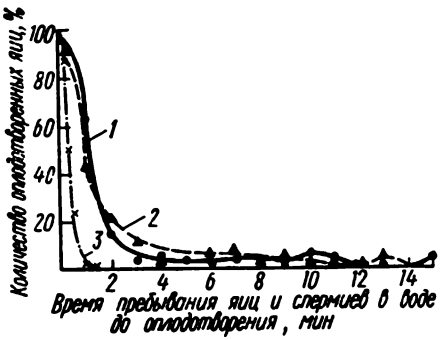


Рис. 49. Сохранение в воде фертильности икринками и сперматозоидами кижуча
1 — изменение количества оплодотворенных икринок, выдерживавшихся в воде при 6,5°; *2* — то же при 10.0°; *3* — изменение количества оплодотворенных яиц спермиями, пробывшими разное время в воде при температуре 11,0°

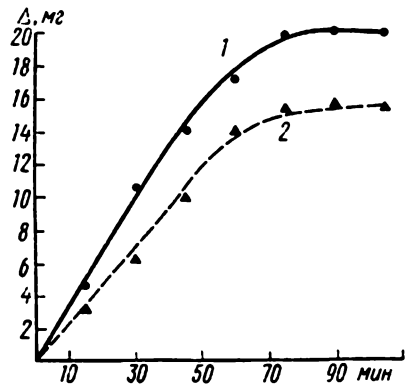


Рис. 50. Потребление воды осемененными икринками кижуча при температуре 6,0—6,5°. Средний вес икринок до набухания 147,4 мг (*1*) и 118,0 мг (*2*)

В наших опытах икра разных самок в результате обводнения прибавляла в весе от 12,6 до 15,8% (средняя прибавка веса у икры 7 самок составила 13,5%). Мелкие икринки после набухания имели диаметр 5,8 мм, крупные — 7,3—7,5 мм. Толщина оболочек у набухших икринок колеблется между 36 и 57 мк ($M=47,3\pm0,55$). Поверхность набухших икринок становится белесоватой, матовой.

Как и у других видов, до попадания в воду икринки стойко переносят механические воздействия. С началом обводнения чувствительность к толчкам, вибрациям резко возрастает и снижается через короткое время после набухания (табл. 15). Во время на-

Таблица 15

ОТХОД ИКРЫ КИЖУЧА, ВЫЗЫВАЕМЫЙ ВОЗДЕЙСТВИЕМ ВИБРАТОРА НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ

Возраст после оплодотворения	Стадия развития	Отход икры, %
15 мин.	Обводнение икры	98,6
45		84,4
1 час.		31,3
2	Формирование зародышевого диска	24,4
5		23,8
8 час. 50 мин.	Первое дробление	30,0
1 сут.	До 16 и более бластомеров	40,1
2	Мелкоклеточная морула	23,0
4	Начало гаструляции	50,3
6	«Зародышевый узелок»	59,9
8	Образование первых сегментов	18,8
12	Появление хвостовой почки	23,9
15	Начало кровообращения	5,1
23	Начало пигментации глаз	9,4
35	Закладка брюшных плавников	4,2
45	В хвосте до 14 лучей	0,6
51	Перед вылуплением	2,1

Примечание. Икра инкубировалась при температуре 9,6—8°. Икринки на разных стадиях подвергались воздействию вибрации в течение 210 сек.

бухания у анимального полюса икринок собирается большинство жировых капель, начинается концентрация цитоплазмы. Сформировавшийся зародышевый диск имеет диаметр от 1,05 до 1,2 мм и высоту 0,4—0,5 мм.

2 этап. Дробление зародышевого диска. На Соколовском заводе у икры, оплодотворенной 19/X 1953 г. (первая серия) и развивавшейся вначале при 9,5°, дробление началось через 8 час. 50 мин. после осеменения. В возрасте 12 час. большинство икринок имело 4 бластомера, в 18 час. — 8 и к завершению первых суток от 12 до 28 бластомеров. В полуторасуточном возрасте их число превышало 100. Через 2 сут. образовалась морула, поверхностные клетки которой имели диаметр 30—45 мк. Икра второй серии была оплодотворена 22/X 1954 г. и инкубировалась на Адотымовском заводе. В начале развития среднесуточная температура равнялась 4,6°. Ход изменения температуры показан на рис. 5. У этих икринок дробление началось в возрасте 20 час. и к исходу вторых суток образовалось 64 бластомера.

После первого деления основание зародышевого диска принимает овальную форму; длинная ось этого овала достигает 1,3—

1,4 мм, а на стадии 8 бластомеров — 1,55 мм. После 4-го и 5-го делений основание зародышевого диска становится круглым, бластомеры плотно прилегают друг к другу, диаметр бластодиска уменьшается. Дробящийся зародышевый диск немного погружается в желточную массу (рис. 51, *А*, *Б*). С началом дробления

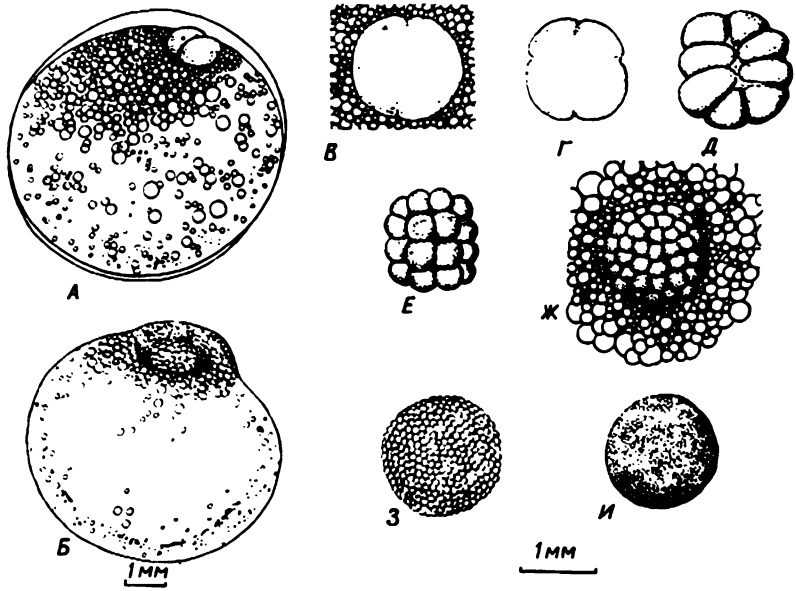


Рис. 51. Ранние стадии развития кижуча
А — живая икринка с двумя бластомерами; прижизненная зарисовка в проходящем свете. *Б* — зафиксированная икринка без оболочки на стадии морулы крупных клеток. *В—И* — бластодиски на разных стадиях дробления. На рис. *В* и *Ж* изображены небольшие участки желточного мешка с жировыми капельками

чувствительность икринок к вибрации повышается. Икра кижуча к такому воздействию чувствительнее икры кеты и горбуши.

В конце этапа дробления при температуре 3,2—3,5° за час 1000 икринок потребляла кислорода 0,139 мг (в пересчете на 1 кг икры — 0,9 мг кислорода).

3 этап. Бластула. При температуре 9,6° стадия бластулы наступает к концу 3-х сут. Бластодиск к этому времени стал плоским и немного разросся. В возрасте 3 сут. 4 час. его диаметр достиг 1,6—1,7 мм и он полностью закрыл зону мелких жировых капелек (рис. 52, *А*). Поверхность бластулы состояла из плотно расположенных полигональных клеток диаметром около 25—30 мк. Ниже их рыхло располагались более крупные клетки. У икринок второй серии стадия бластулы наступала в возрасте 6 сут. и этап длился около 2 сут.

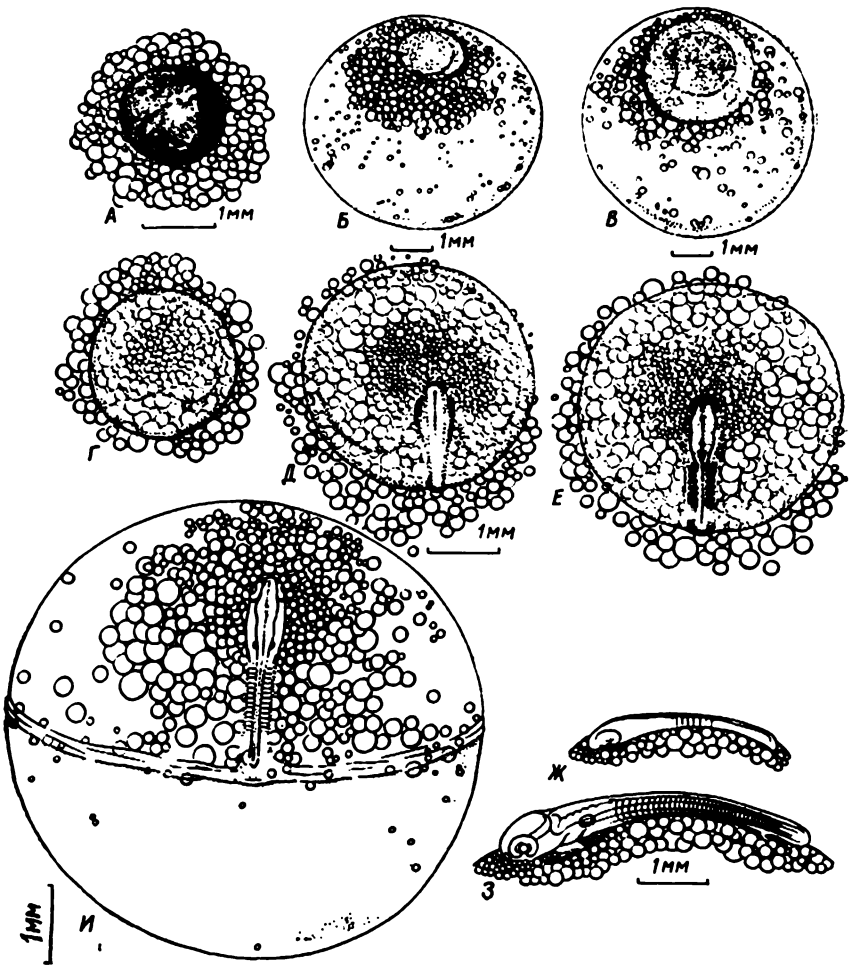


Рис. 52. Развитие кижуча от стадии бластулы до начала формирования головы и туловища

Б, В, И — икринки без оболочек; на остальных рисунках показаны зародыши без желточного мешка. *А* — бластула. *Б* — начало гаструляции. *В, Г* — образование «краевого узелка». *Д* — стадия «краевого язычка». *Е* — зародыш в начале сегментации туловищной мезодермы. *Ж* — эмбрион длиной 2,7 мм с 6 сегментами, вид сбоку. *З* — эмбрион длиной 4,7 мм с 37 сегментами, вид сбоку. *И* — эмбрион длиной 3,1 мм; бластодермой покрыто около половины поверхности желточного мешка

4 этап. Гаструляция. В первой серии к возрасту 4 сут. диаметр бластодисков увеличился до 2,2—2,4 мм, они начали закрывать более крупные жировые капли (рис. 52, Б). В возрасте 6 сут. (57,5 градусо-дней), когда диаметр бластодисков достиг 3—3,3 мм, образовался «краевой узелок» (рис. 52, *В*, *Г*), вскоре превратившийся в «краевой язычок» (рис. 52, *Д*). Во второй серии гаструляция началась на исходе 8-х сут. (38,8 градусо-дней). В 14 сут. эмбриональный щит имел диаметр 5—5,3 мм и «краевой язычок» увеличился до 2 мм. С началом гаструляции чувствительность икры существенно возрастала.

5 этап. Формирование головы и туловища. В первой серии сегментация туловищной мезодермы началась в конце 8-х сут. (72—76 градусо-дней), во второй — в конце 16 — начале 17 сут. Эмбрионы с 3—4 сегментами имели длину 2,2—2,6 мм. У них образовались первичные мозговые пузыри. Диаметр эмбрионального щита к этому времени достиг 4 мм (рис. 52, *Е*). У эмбрионов с 5—7 сегментами образовались зачатки глазных бокалов (рис. 52, *Ж*). Вскоре появились слуховые пузырьки, отстоявшие от глаз на расстоянии примерно равном ширине 10 сегментов (рис. 52, *И*).

Рост зародыша сопровождался быстрым обрастанием желточного мешка бластодермой. При средней температуре 4,3° на 20-е сут. бластодерма закрыла примерно половину сферы желточного мешка, у эмбрионов образовалось 13—14 сегментов. Снизу и немного левее заднего конца хорды был виден купферов пузырек.

В сравниваемых сериях в возрасте 11 сут. (115 градусо-дней) и на 25-е сут. (105 градусо-дней) процесс эпиболии завершался. Близкая к этой стадия показана на рис. 53, *А*. В икринках, имевших диаметр 7,1 мм, к этому времени зародыши достигали длины 4,5—4,7 мм и имели 30—33 сегмента. В икринках диаметром 6,5 мм процесс эпиболии завершался немного раньше, при 29—31 сегменте и длине эмбрионов 4,3—4,5 мм. Это происходило раньше, чем у других лососей, исключая нерку. В сходные сроки обособляется хвостовая почка, которая при 37 сегментах достигает длины 0,7 мм.

В конце этапа при температуре 4,8° 1000 икринок за 1 час потребляли кислорода 0,63 и 1,07 мг (1 кг икры соответственно 3,79 и 5,26 мг). Крупная икра потребляет кислорода больше (вторые из приведенных цифр).

6 этап. Обособление задней части туловища зародышей от поверхности желточного мешка. Этап в условиях Соколовского инкубатора начинался в возрасте 12—12,5 сут. (115—120 градусо-дней), когда эмбрионы достигли длины 4,6—4,8 мм и имели 37—40 сегментов. Сегментация туловищного отдела к этому времени закончилась, он включал 38—40 сегментов. Сформировался задний отдел кишечника и анальное отверстие. Наметилась дифференцировка желудка. В аппаратах Адотымовского инкубатора

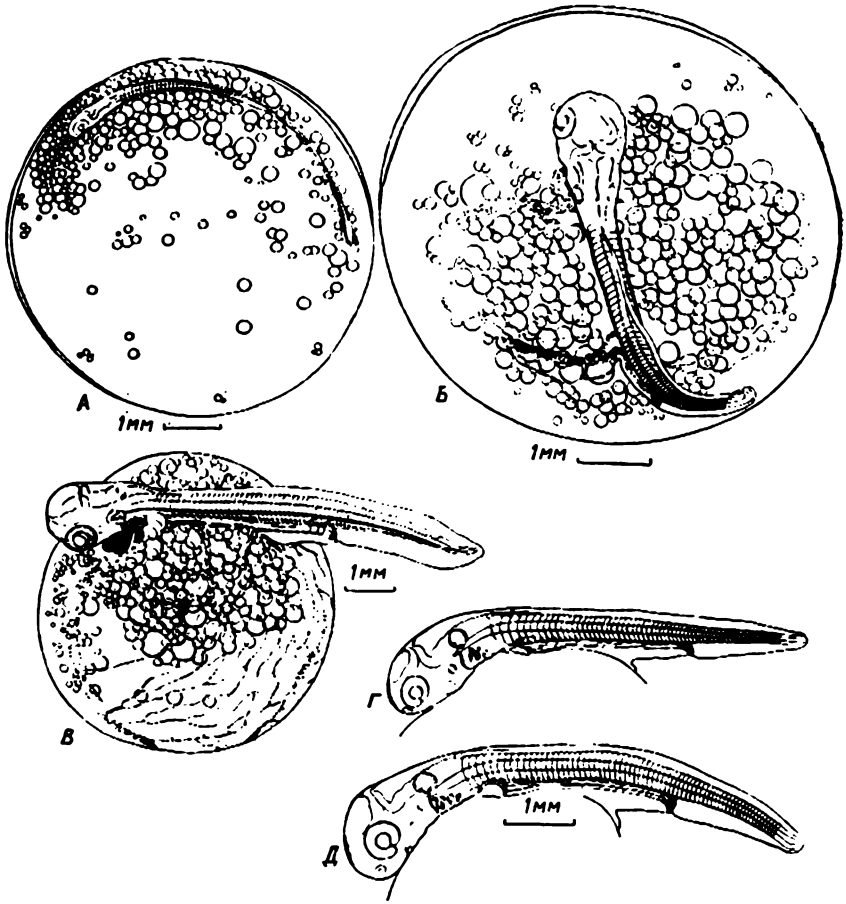


Рис. 53. Развитие кижуча от завершения эпиболии до появления в глазах меланина

А — стадия, близкая к завершению эпиболии, длина эмбриона 4,2 мм. *Б* — начало развития кровеносной системы. Прижизненная зарисовка сверху в проходящем свете. *Г* — эмбрион длиной 6,8 мм без желточного мешка в начале кровообращения. *Д* — эмбрион длиной 7,2 мм без желточного мешка. *В* — стадия появления пигмента в глазах; эмбрион длиной 8,5 мм, извлеченный из икринки. (*А*, *Б*, *В* — прижизненная зарисовка)

сходного состояния кижуч достигал в возрасте 27—28 сут. (114—118 градусо-дней).

Головной отдел эмбрионов оставался большим: слуховые пузырьки отстояли от глаз на расстоянии, почти равном ширине 7 туловищных сегментов. Диаметр глаз составил примерно 0,4 мм. Четко обозначились обонятельные плакоды. Формировались изгибы головного мозга. Начал увеличиваться мозжечок, хорошо

выявились энцефаломеры. Наметились зачатки жаберных крышек. Образовалась перикардиальная полость, в которой был виден зачаток сердца.

В течение этапа слуховые пузырьки увеличиваются, в них появляются скопления мелких отолитов. Длина головного отдела уменьшается, а высота головы увеличивается. Быстро нарастают длина и число сегментов хвостового отдела, развивается непарная плавниковая складка. Задняя часть туловищного отдела постепенно обособляется от желточного мешка. Одновременно растет зачаток преанальной плавниковой складки. Эмбрион приподнимается над желточным мешком.

У некоторых эмбрионов в Соколовском инкубаторе сердечная мышца начинала сокращаться при 39—41 сегментах, чаще при 43—45 сегментах, когда становились заметными сокращения туловищных миотомов (14 сут., 134 градусо-дня). При более низкой температуре, в Адотымовском инкубаторе, становление нервно-мышечной моторики задерживалось до формирования 47—49 миотомов, когда эмбрионы достигали длины 6—6,3 мм (35—38 суток, около 145—155 градусо-дней). При температуре 3,2—3,5° 1000 таких икринок за час потребляет 0,556 мг кислорода (в пересчете на 1 кг икринок — 2,5 мг).

7 этап. Развитие подкишечно-желточной системы кровообращения. Появление тока крови у разных эмбрионов первой серии отмечалось в 15 и 16 сут. (144—153 градусо-дня), во второй — на 38—40-е сут. (155—162 градусо-дня). Такие эмбрионы чаще имели длину 6,5—6,8 мм и у них насчитывалось 59—61 миотом (у некоторых 63), из которых 39—40 туловищных (рис. 53, *Б*, *В*). В Адотымовском инкубаторе, снабжаемом речной хорошо аэрированной водой с низкой температурой, кровообращение начиналось на несколько более поздней стадии дифференцировки.

К началу этапа абсолютная длина головы немного увеличилась, но ее относительная величина уменьшилась и составляла менее 25% общей длины эмбрионов. Высота головы продолжала увеличиваться. Она начала отделяться от желточного мешка. Выявились зачатки грудных плавничков. На живых объектах через вентральные концы 4—7-го миотомов просматривались первые клубочки пронефроса. Непарная плавниковая складка на спине разрослась до первых сегментов.

В начале этапа кровью снабжаются туловищные сегменты и лишь один-два первых хвостовых сегмента. Сосуды быстро и обильно заполняются форменными элементами. Вскоре увеличиваются хвостовые артерия и вена, подкишечно-желточная вена, на желточном мешке появляются тонкие капилляры. Постепенно возрастает подвижность эмбрионов.

8 этап. Возникновение кардинальных вен и смешанного подкишечно-желточного и печеночно-желточного кровообращения. В Соколовском инкубаторе менее чем через сутки, а в Адотымовском через 1,5—2 сут. после начала кровообращения кровью снаб-

жаются уже 10—12 хвостовых миотомов. Образуются задние кардинальные вены, кювьеровы протоки, появляются первые сосуды печеночно-желточной вены. В начале этапа эмбрионы имели длину 6,8—7,7 мм; в первой серии насчитывалось 66—68 миотомов, во второй — 68—70.

В течение этапа начинают функционировать первая и вторая пара жаберных артерий. Количество капилляров желточного мешка быстро нарастает. В описываемых сериях на 21—22-е сут. (200—210 градусо-дней) и 44—46-е сут. (175—182 градусо-дня) зародыши удлинились до 8,2—8,6 мм и в их глазах появился меланин (рис. 53, *В*). В Соколовском инкубаторе пигмент в глазах кижуча появлялся на сутки раньше, чем у горбуши, причем эмбрионы были немного крупнее. К концу этапа сегментация хвостовой мезодермы заканчивалась.

9 этап. Формирование печеночно-желточной системы кровообращения. Кровоснабжение желточного мешка из подкишечной вены прекратилось у эмбрионов длиной 8,6—9 мм; это происходило в первой серии в возрасте 23—24 сут. (218—227 градусо-дней), во второй серии — на 52—56-е сут. (202—217 градусо-дней). У эмбрионов насчитывалось соответственно 67—69 и 75—77 сегментов, из них туловищных было 37—38 и 42—43 сегмента. Голова у извлеченных из-под оболочек зародышей распрямлялась. Заметно увеличилась ее высота. Глаза стали крупными. Образовались овальные обонятельные ямки. Стато-акустические органы располагались от глаз на расстоянии, равном примерно ширине двух миотомов. В них сформировались полукружные каналы, отолиты стали крупными. Образовалась небольшая ротовая впадина. Зачатки жаберных крышек частично прикрыли первую пару жабер. Кончик хорды начал изгибаться кверху. Плавниковая складка на спине разрослась до первого миотома. Заметно увеличилась преанальная складка, передний конец которой располагается на каудальной поверхности желточного мешка. Основания выросших грудных плавников приняли наклонное положение (рис. 53, *В*).

В начале этапа кровь течет по трем парам жаберных артерий. На верхней поверхности головы появились капилляры. Кровью не снабжаются лишь 3—5 последних сегментов. Во всех туловищных и первых 10 хвостовых миотомах имелись сегментальные артерии и вены. Сформировалась задняя мезентериальная артерия, капилляры которой охватывали задний участок кишки, средняя часть кишки была покрыта капиллярами передней мезентериальной артерии. В сосудистую сеть желточного мешка кровь поступала только из крупных печеночных вен. На протяжении этапа эмбрионы большее время оставались неподвижными, изредка наклоняли тело на правый или левый бок и плавно изгибали хвост то вправо, то влево, кончиком хвоста доставая головы.

К концу этапа, несмотря на понижение температуры до 2,7°, интенсивность дыхания повысилась, и в течение 1 часа 1000 икринок потребляла кислорода 0,71 мг, а 1 кг икринок — 3,26 мг.

10 этап. Дифференцировка верхних и нижних конусов миотомов. Начало формирования верхних и нижних конусов миотомов отмечено на 31—33 сут. (289—306 градусо-дней) и на 67—71-е сут. (254—267 градусо-дней). Эмбрионы к этому времени выросли до 10—11,3 мм. Разросшаяся нижняя челюсть немного выступала вперед вертикали, опущенной от зрачка. Глаза потемнели, в них появились кристаллики гуанина. Слуховые пузырьки располагались непосредственно у глаз и длина головы относительно укоротилась. В полостях головного мозга появился розоватый диффузный пигмент. Увеличившиеся жаберные крышки прикрывали две пары жабер. Последние хвостовые миотомы стали распадаться и число сегментов сокращаться. Дальнейшее удлинение хвоста проходило за счет увеличения ширины миотомов. Начали формироваться гипуралии, заложились первые лучи хвостового плавника, между ними появились капилляры. В местах закладки анального и спинного плавников плавниковая складка расширилась, образовались мускульные почки. Обнаружились признаки окостенения элементов плечевого пояса. Основания выросших грудных плавников приняли почти вертикальное положение; плавники стали снабжаться кровью, приобрели подвижность. С этого времени эмбрионы стали двигаться редко.

В течение этапа появляется ток крови в 4-й паре жаберных дужек и в гиоидных дугах. На верхней поверхности головы развивается густая сеть капилляров. Сегментальные артерии и вены формируются во всех миотомах. В передней части туловища от сегментальных сосудов отходят капилляры к спинному мозгу и поверхности тела. Количество капилляров на желточном мешке продолжает увеличиваться. Полость кишечной трубки приобретает желтовато-зеленоватую окраску. На голове и сверху туловища появляются меланофоры и более мелкие вишнево-красные липофоры.

У эмбрионов первой серии в возрасте 35 сут. (324 градусо-дня), а во второй — на 74-е сут. (216 градусо-дня) заложились брюшные плавнички. В это же время выявились зачатки верхних челюстей. В обонятельных ямках начали формироваться перегородки. После витальной окраски метиленовой синью можно было различать зачатки жаберных лепестков. Обозначилось небольшое число железок вылупления. С усложнением формы миотомов эмбрионы приобрели способность совершать волнообразные движения хвостом и туловищем.

11 этап. Развитие подвижности челюстей, жаберных крышек и завершение инкубации. В Соколовском инкубаторе 11 этап начался в возрасте 40—43 сут. (372—397 градусо-дней), в Адотымовском — в возрасте 86—91 сут. (309—321 градусо-день). Этап завершается вылуплением. В его начале эмбрионы имели длину 14—15,5 мм. У извлеченных из оболочек эмбрионов желточный мешок принимал яйцевидную форму. Его задний конец отвисал. Диаметр некоторых жировых капель увеличился до 1—1,5 мм.

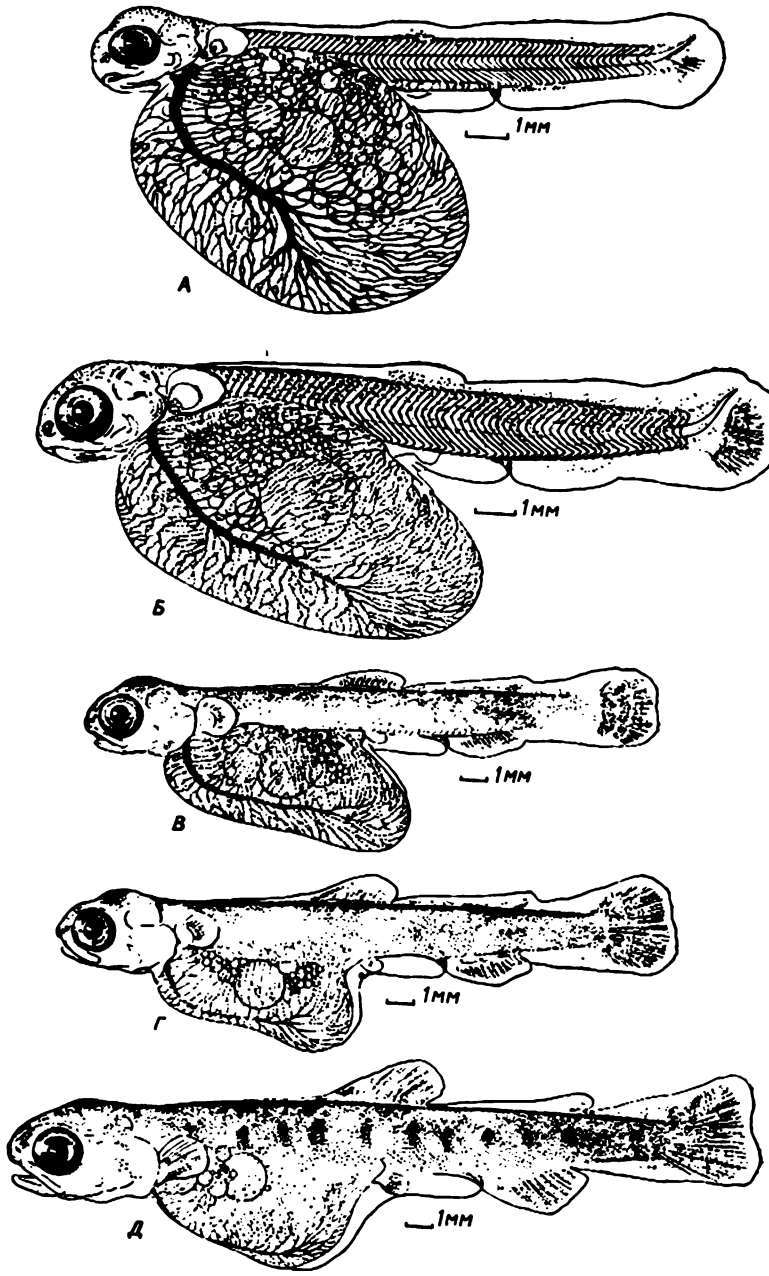


Рис. 54. Зародыши кижуча
А — в конце инкубации, длина 15,8 мм; при средней температуре 9,3° развивался 40 сут. *Б* — в начале вылупления, длина 18,8 мм. *В* — свободный зародыш длиной 23,8 мм. *Г* — свободный зародыш длиной 26,0 мм. *Д* — личинка длиной 30,4 мм

Из произошедших изменений отметим прежде всего относительное сокращение длины головы, которая стала составлять примерно 17% длины эмбриона. Жаберные крышки закрыли жабры. Край нижней челюсти достиг вертикали, опущенной от переднего края глаза. В течение этапа прорывается ротовая воронка. К концу этапа жаберно-челюстной аппарат приобретает слабую подвижность. Глаза черные, иридируют; их диаметр более 1,2 мм.

В результате резорбции эмбриональной плавниковой складки четче определились контуры анального и спинного плавников, в основаниях которых образовались крупные мускульные почки. Обозначился зачаток жирового плавничка. Стали хорошо заметными брюшные плавнички. В хвосте заложились до 5—6 лепидотрихий. В хвостовом отделе начали формироваться позвонки.

Густота сосудистой сети на желточном мешке продолжала нарастать. На рис. 54, *А* хорошо видна мощная нижняя желточная вена и впадающая в нее правая ветвь краевой желточной вены, уже заметно редуцировавшейся.

Усилилась пигментация дорзальной поверхности головы и тела. Единичные меланофоры появились в спинном и хвостовом плавниках, а также над спинным мозгом. Возросла и плотность расположения липофоров. Кроме дорзальной поверхности они распространились в непарную плавниковую складку и хвостовой плавник. Хорошо видны железки вылупления.

До времени, близкого к вылуплению, эмбрионы под оболочкой лежат спокойно и лишь редко наклоняют тело вправо или влево, взмахивая при этом хвостом, или производят хвостом волнообразные движения. Постоянное перемешивание перивителлиновой жидкости обеспечивается ритмичными движениями грудных плавничков. Выполнению той же задачи способствуют движения рта и мощная пульсация сердца, движения которого вызывают колебания массы желтка. Перед вылуплением эмбрионы возбуждаются и начинают под оболочкой энергично вращаться.

12 этап. Пассивное состояние свободных зародышей. Из икры, оплодотворенной в разные сроки с 14/X по 23/X 1953 г. и развивавшейся в Соколовском инкубаторе, вылупление начиналось в возрасте от 50 до 54 сут. (445—486 градусо-дней) и продолжалось 3—5 дней. В Адотымовском инкубаторе, где к этому времени вода охлаждалась до 2,5—2,2°, вылупление растягивалось почти на месяц. Сроки инкубации кижуча в разных условиях показаны в табл. 16.

Судя по имеющимся данным, кижуч развивается при меньшем диапазоне температуры, нежели родственные виды. При средней температуре 11,4° отмечено повышение отхода икры (Allen, 1958). По нашим наблюдениям, в начале инкубации кратковременное воздействие температуры 12—13,5° не вызывало нарушения развития и увеличения отхода. О нижнем пределе можно судить по данным экспериментальных и заводских инкубаторов. В Паратунском инкубаторе развитие начиналось при

3,7—4° и заканчивалось при 2,3°. На Ушковском заводе эмбриогенез проходит при устойчивой температуре около 4,5—4,1°. На Адотымовском — за инкубацию икры вода остывала с 5—4,5° до 2,5—2°. В Карымайском инкубаторе кижуч развивался при изменении температуры от 3,5 до 0,8°. Р. С. Семко (1954) называет этот вид наиболее холодолюбивым.

Таблица 16

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ИНКУБАЦИИ ИКРЫ КИЖУЧА В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ

Средняя температура за инкубацию, °С	Возраст вылупления		Место наблюдения	Литературный источник
	сутки	градусо-дни		
2,9	136	397	Камчатка, Карымайский инкубатор	Иевлева, 1951
2,17	137—158	300—346		Семко, 1954
4,5	86—101	~378	Камчатка, Ушковский завод	Грибанов, 1948
4,1	124	371	Сахалин, Адотымовский завод	Смирнов, 1960а
8,8—9,0	50—54	445 -486	Сахалин, Соколовский завод	Смирнов, 1960а
~8,9	48	427	Калифорния	Shapovalov,
~10,7	38	407		Taft, 1954
~10,7	от 34 до 37	363,8—395,9		Shaw, Maga, 1943

На рис. 54, *Б* изображен эмбрион в начале массового вылупления. Размер зародышей связан с величиной икринок. Из икринок диаметром 6,3 мм они выходили при средней длине 20,2 мм, наиболее крупные достигали 21 мм. В мелкой икре до вылупления кижуч достигал 16—19 мм. После вылупления желточный мешок принимает яйцевидную форму. Его задний конец почти достигает начала хвоста и немного опущен. Срок инкубации кижуча относительно короткий и за это время желтка расходуется немного. На Соколовском заводе за инкубацию вес желтка уменьшался примерно на 13,5%. У вылупившихся зародышей имеется обычно одна крупная жировая капля, диаметром 2—2,4 мм, окруженная мелкими капельками.

Голова ко времени вылупления становится высокой, но составляет лишь 16—17% длины зародышей. Слуховые пузырьки максимально сближаются с глазами, диаметр которых достигает 1,4 мм. Выявились 3—4 зачатка жаберных тычинок. Жаберные крышки, в кожистой оторочке которых появились лучи, прикрыли жабры с хорошо развитыми лепестками. Постанальный отдел заметно удлинился и составлял более 38% общей длины зародышей. Число миотомов в хвосте сократилось до 25—27. В хвостовой лопасти развились гипуралии и 15—17 лепидотрихий (при раннем вылупленин насчитывалось по 10 лепидотрихий, а у поздно вылуп-

ляющихся эмбрионов их число увеличивалось до 20). Ко времени вылупления зачатки лепидотрихий появились в спинном и анальном плавниках. Слабым выступом контура плавниковой складки, скоплением пигментных клеток и мезенхимы обозначился зачаток жирового плавника. Лопасти грудных плавников стали крупными, больше ширины 5 туловищных миотомов. Изменения сосудистой системы сводятся к следующему. Появились капиллярные сосуды в лепестках жабр и псевдобранхий. Капилляры оплели глазодвигательные мышцы. Развилась обильная сеть капилляров на дорзальной поверхности головы. Сосуды, отходящие от сегментальных артерий, образовали разветвления над спинным мозгом и в покровах тела зародышей. Увеличилась сеть капилляров между лучами хвостового плавника. К вылуплению на поверхности желточного мешка сеть капилляров стала очень густой, длина капилляров на 1 мм² достигала 9,5 мм и более.

Ко времени вылупления заметнее обозначилось вычленение желудка. Поперечная складчатость внутренней стенки кишки была выражена слабо. Зачаток плавательного пузыря имел вид небольшого пальцеобразного выступа, длиной около 1,5 мм.

При выходе из оболочки кижуч интенсивно пигментирован. Меланофоры покрыли переднюю и верхнюю поверхность головы, отдельные клетки появились на жаберных крышках. На теле меланофоры распространились до нижних конусов миотомов. Они имелись в непарных плавниках и в основании непарной плавниковой складки позади спинного плавника. Хорошо выявились перивральный, периваскулярный и перитониальный пигментные ряды. На поверхности головы и тела между меланофорами располагались мелкие вишнево-красные липофоры. В непарной плавниковой складке и в хвосте липофоры заняли бо́льшую площадь, нежели меланофоры, но в анальном плавнике они еще не появились.

Как и у других лососей, зародыши после вылупления успокаиваются. Глаза их еще неподвижны (подвижность появляется в конце этапа). Движения жаберно-челюстного аппарата слабее. Частые ритмичные движения грудных плавников создают ток воды вдоль тела и желточного мешка. Реакции на внешние воздействия аналогичны описанным у кеты. Сходно и состояние органов чувств системы боковой линии.

В лаборатории во время вылупления И. С. Васильевым было проведено сравнение интенсивности дыхания зародышей, находившихся в икринках и только что вылупившихся. Определения проводились в сосуде с циркулирующей водой при температуре 5—5,5°. Тысяча икринок за 1 час потребляли кислорода от 45,7 до 76,7 мг (в среднем 56,5 мг), а вышедшие из оболочек зародыши — от 81,2 до 114,5 мг (в среднем 101,8 мг).

Особи, выходившие из икринок последними, достигали длины 21—23 мм. Среди задерживавшихся под оболочкой были и мелкие эмбрионы, имевшие длину 17 и даже 16 мм. У них обнаружены

разные дефекты: уменьшенные глаза, слабо развитые непарные плавниковые складки, недоразвитые жаберные крышки, ослабленная сосудистая сеть. Сердце таких зародышей пульсировало медленнее. У некоторых из них были слабо развитыми железки вылупления.

13 этап. Формирование непарных, брюшных плавников и плавательного пузыря. При температуре 4—6° через неделю после вылупления поведение зародышей менялось. Они начали реагировать на ток воды и двигаться ему навстречу, возбуждаться при освещении, положительно реагировать на прикосновение к посторонним предметам. При слабом течении в темноте зародыши лежали спокойно. Возбужденные, они всплывали в толщу воды, но плавали с трудом и короткое время. Видимо, в буграх с этого времени они могут начать рассредоточиваться, постепенно перемещаясь к поверхности.

К началу этапа рот принял полуконечное положение (рис. 54, В). Кожистый край жаберных крышек разросся до оснований грудных плавников. Непарная плавниковая складка впереди спинного плавника редуцировалась. Преанальная складка разрослась почти до заднего края желточного мешка. В лопасти хвостового плавника наметилась вырезка; в его лучах образовалось до 5 члеников. Хорошо выявились лепидотрихии анального, спинного и грудных плавников. Густота сети капилляров на желточном мешке заметно сократилась. Зародыши потемнели. Увеличилось и количество липофоров, особенно сверху головы и на спине. Липофоры появились в анальном плавнике, в основании преанальной складки, на грудных и брюшных плавниках.

При увеличении длины до 24,5—26 мм анальный и спинной плавники становятся высокими и обособляются (рис. 54, *Г*). В хвостовом плавнике появляются так называемые редуцированные лучи. Закладываются первые лучи в брюшных плавниках. На челюстях появились зубы. В обонятельных ямках образовались перегородки. Продолжают разрастаться кожистые складки жаберных крышек. В отличие от других видов, преанальная складка у кижуча не останавливает свой рост и достигает нижней стороны желточного мешка. Желточная масса становилась вязкой и жировые капли перестали в ней перемещаться, когда зародыши меняли свое положение. В полости тела замечено отложение жира.

В течение этапа пропорции тела меняются мало. К концу этапа на боках тела появились темные пятнышки (рис. 54, *Д*). Желточный мешок к этому времени становится маленьким, приобретает обтекаемую форму, его вес уменьшается до 55—70 мг. Одновременно увеличиваются запасы внутриполостного жира. Впереди жирового плавника сохранился небольшой остаток непарной плавниковой складки. Хвост стал симметричным, его лучи ветвистыми. Вершины брюшных плавников достигли края преанальной складки. Последняя продолжала увеличиваться и в длину и в ширину. Напротив брюшных плавников ее ширина достигала или даже пре-

высила 1 мм, а передний край располагался к голове ближе спинного плавника. Такой величины преанальная складка достигает только у кижуча.

В этом возрасте на церато- и эпибранхиалиях жаберных дужек насчитывалось до 10—12 тычинок. Крупные жаберные лепестки разветвились. Продолжал формироваться желудок, внутренняя стенка кишки приобрела хорошо выраженную складчатость, наблюдались перистальтические движения. Быстро растущий зачаток плавательного пузыря у кижучат длиной 25 мм достигал 4,2—4,5 мм.

Свободные зародыши периодически всплывали к поверхности и совершали хватательные движения. В аквариуме они начинали захватывать мелкие планктонные организмы и другую пищу. Через 2—3 дня пищевая активность возросла и появились особи с хорошо заполненными кишечниками. В питомнике Адотымского завода при средней температуре 3,1° кижуч к плаванию в толще воды переходил через 33—38 сут. после массового вылупления. При температуре ниже 3,5° активность личинок была слабой.

Ф. В. Крогиус при вскрытиях гнезд в Даниловском ключе (бассейн р. Паратунки) фиксировались пробы икры и личинок, которые были любезно предоставлены нам для просмотра. Судя по этому материалу, пятна на теле отдельных экземпляров кижуча появляются в конце февраля. Интересно, что в отличие от зародышей, выведенных в инкубаторах, у особей из гнезд желточный мешок не отвисал, и личинки имели более обтекаемую форму.

Личиночный период развития

Этап смешанного питания. При наличии доступной пищи и других благоприятных условиях кижуч начинает захватывать и переваривать пищу, имея значительный остаток желтка и до заполнения воздухом плавательного пузыря. В питомниках с ровным дном переход на активное питание происходит на несколько более ранних стадиях развития, нежели в природе. В Адотымовском питомнике при постепенном повышении температуры до 5—6° кижуч переходил к жизни в толще воды примерно через 2,5 месяца после массового вылупления. Из икры, оплодотворенной 27/X 1954 г., массовое вылупление происходило с 8—10/III и личинки перешли к свободному плаванию 20—25/V 1955 г., когда вода в питомнике прогрелась до 5,7—6,0° (возраст 206—211 сут. 670—710 градусо-дней). Из икры, оплодотворенной 4/XI 1954 г., массовое вылупление началось 20—25 марта, а переход к активному плаванию — 28—31 мая 1955 г. (205—208 суток; 700—725 градусо-дней). На Соколовском заводе молодь, выведенная из икры, собранной в середине октября, к обитанию в толще воды переходила в первых числах февраля, в возрасте 110 сут. и позже (850 градусо-дней и более). Это происходило незадолго до завершения обрастания

остатка желточного мешка брюшными стенками. Плавательный пузырь таких личинок заполнялся воздухом.

В. И. Грибанов (1948) при раскопке нерестовых бугров не встречал личинок крупнее 25—27 мм, а самые мелкие экземпляры, вылавливавшиеся им в заводях и ключах, имели длину 27—30 мм. Такие кижучата встречались с марта до середины лета. Выход личинок из гнезд длится около 5 мес. Это связано с очень растянутым нерестом и различиями температурного режима вод, омывающих икру в грунте. По данным Шаповалова и Тафта (1954), в калифорнийских реках кижуч покидает гнезда, имея небольшой остаток желтка. Выход из грунта растягивается до 7 недель. Он ускоряется при обмелении рек, передвижке камней, заилении перестилищ и в случаях повышения температуры воды. Личинки выходят из нерестовых бугров преимущественно ночью.

На рис. 55, *А* показан кижуч, у которого брюшные стенки полностью закрыли остаток желточного мешка. Его длина 26,2 мм — меньше особи, изображенной на рис. 54, *Д*, но уровень дифференцировки выше. Кроме резорбции желтка произошли следующие изменения. Увеличились высота головы, тела, диаметр глаз. Разросшиеся кожистые перепонки жаберных крышек прикрыли основания грудных плавников. Такие особи часто встречаются в сильно заиленных участках и большие кожистые перепонки служат хорошей защитой жабр от заиления. Увеличился постанальный отдел и он составляет теперь около 38% всей длины. Заметен лишь небольшой остаток непарной плавниковой складки позади анального и жирового плавников. Преанальная складка разрослась до кончиков грудных плавников; у ее края имеется значительное количество липофоров. В этом состоянии замечается удлинение первых ветвистых лучей спинного и анального плавников.

Молоди свойственна пестрая яркая окраска. Основной тон оливково-зеленоватый с золотистым переливающимся отливом. Спинка темная, коричневатая, брюшко светлое, имеет оранжевый оттенок. Все тело, кроме узкого вентрального участка, покрыто многочисленными меланофорами. На жаберных крышках и ниже боковой линии меланофоров меньше, но они крупнее. В покровах головы и тела многочисленны мелкие вишнево-красные эритрофоры и светло-оранжевые ксантофоры. Липофоры, концентрирующиеся у конца нижних челюстей, придали им яркую оранжево-красную окраску. На боках тела формируется от 8 до 12 темных поперечных пятен. Они шире, нежели у аналогичных особей чавычи, с которыми кижучата во многом сходны. Над крупными пятнами формируются мелкие овальные или треугольные пятнышки, по размеру примерно равные зрачку. Грудные плавники светло-оранжевые. В такой же цвет, но немного ярче, окрашены брюшные плавники. Липофоры покрывают всю поверхность парных плавников, меланофоров немного и они имеются только у основания плавников. Светло-оранжевый спинной плавник приобрел ин-

тенсивную окраску кончиков ветвистых лучей и перепонок между ними, а также красноватую полоску у переднего края своего основания. Край перепонки спинного плавника между 2-м и 6-м лучами стал белесым. Образовавшуюся белую полоску оттеняет скопление меланофоров. Анальный плавник окрашен еще более ярко. Белая кайма на его переднем крае выражена отчетливее, а меланофоров, располагающихся за ней вместе с липофорами, больше. Липофоры и меланофоры обильно покрывают всю лопасть хвостового плавника, концентрируясь у его контуров. Узкая полоска липофоров тянется вдоль наружного края преанальной складки. Замечено, что в малопроточных заиленных участках молодь приобретает более интенсивную липофоровую окраску. В холодных ключах и при темном дне усиливается меланиновая пигментация.

Вышедшие из гнезд личинки обитают на прибрежных галечно-песчаных отмелях, часто обильно заиленных, со слабым течением. Вблизи берегов они находят укрытие под свисающими ветвями кустарников и травой. Первое время после выхода из грунта личинки держатся стайками и активно питаются. Преобладающая пища — личинки хирономид (Зорбиди, 1970). Некоторые из таких личинок вскоре начинают мигрировать из района нерестилищ, расселяться по реке и занимать индивидуальные участки. Личинки кижуча справедливо названы «кочевниками», а более крупная молодь «оседлой» (Chapman, 1962).

Мальковый период развития

Этап нагула на мелководных участках. В мальковое состояние кижуч переходит при длине около 34—35 мм. У мальков увеличивается высота тела, которая при средней длине около 47 мм и весе 1,1 г достигает почти 32% длины тушки. Диаметр глаз приближается к 40% длины головы. Рот принимает конечное положение, что указывает на изменение способа добывания пищи. Заметно редуцируется кожистая перепонка жаберных крышек. Грудные и брюшные плавники достигают наибольшей относительной длины (соответственно 27 и 22% длины тушки). Высота спинного и анального плавников превышает 28 и 24% длины тушки. Их длинные передние ветвистые лучи образуют заостренные вершины. Продолжает расширяться лопасть хвостового плавника, вентральная половина которого становится длиннее. Морфологическая особенность мальков состоит в том, что остаток преанальной складки у кижуча сохраняется дольше, чем у других лососей (рис. 55, *Б*).

К началу этапа мальки имеют тычинки на всех элементах жаберных дуг, в том числе нижних (гипобранхиалиях), но здесь они зачаточны, а их общее количество еще не достигает дефинитивного. Формируются типичные для лососей петли кишки и желудок с длинными пилорическими придатками. Остаток желтка ре-

зорбируется. Кишечник и желудок покрываются обильными отложениями жира. У мальков закладывается чешуя. Зарисованный экземпляр ниже спинного плавника имел чешуйки с одним, а ниже жирового — с двумя склеритами. Характер окраски существенно не изменился, но она стала более яркой. Количество темных пятен увеличилось. Появились мелкие пятнышки на дорзальной поверхности тела.

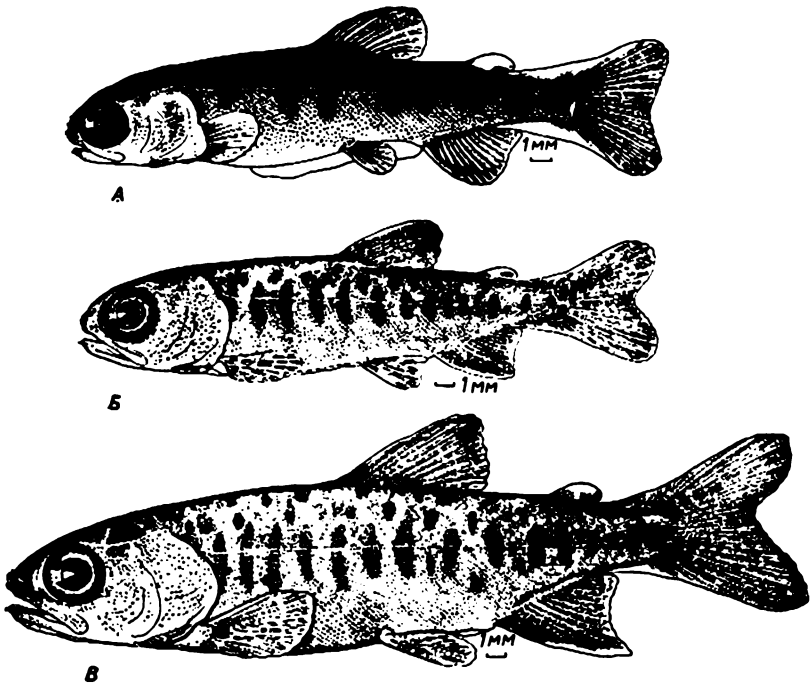


Рис. 55. Молодь кижуча
А — личинка длиной 26,2 мм. *Б* — малек длиной 36,5 мм; *В* — малек длиной 42,3 мм

Для мальков характерно так называемое территориальное поведение. Они занимают индивидуальные участки, которые агрессивно защищают. Мальки держатся у дна за какими-либо укрытиями, ослабляющими течение: за камнями, гребнями песка, затонувшими ветвями. Отсюда они совершают броски за проносимыми потоком и падающими в воду мелкими предметами — возможными кормовыми объектами. Мальки бросаются и на других рыбок, заплывающих в охраняемый участок, и отгоняют пришельцев. Признаки агрессивного поведения отмечаются уже через неделю после выхода из гравия. Через декаду начинается рассредоточение молоди по отдельным микроучасткам. Особи, вышедшие

из гнезд раньше, занимают участки, расположенные ближе к нерестилищам, растут быстрее, тогда как выходящие из грунта позже вынуждены перемещаться ниже (Mason, Chapman, 1965).

С наступлением темноты двигательная и пищевая активность ослабевает, молодь держится у дна. Изменение поведения связано с утратой зрительной ориентации в пространстве, стимулирующей соответствующие поведенческие реакции. Возникает вопрос, как же в проточных водоемах в течение ночи мальки удерживаются на избранных участках, не теряют их? Видимо, в случае усиления течения и смещения потоком колебания преанальной складки и удлиненной вершины анального плавника, которыми мальки прикасаются дна, будут усиливаться и служить своеобразным сигналом для интенсификации работы локомоторного аппарата соответственно усилившемуся течению. В этом можно видеть одно из функциональных оснований мощного развития и продолжительного сохранения преанальной складки, а также удлинения в соответствующем возрасте первых лучей анального плавника (его своеобразная форма связана также с характером движения молоди). При переходе мальков к жизни на более глубоких участках отмеченные морфологические особенности утрачиваются.

В начале малькового периода жизни кижуч потребляет преимущественно личинок амфибиотических насекомых — хирономид, весняток, поденок. С мая в пище возрастает удельный вес куколок, а затем и имаго хирономид. С окончанием массового вылета хирономид опять возрастает значение их личинок. Пищевой спектр кижуча очень широкий и в желудках встречаются почти все формы, обнаруживаемые в пробах бентоса из мест обитания молоди. Ракообразные, коловратки, диатомовые водоросли и другие планктонные организмы встречаются редко, причем у личинок и небольших мальков. В пище особей крупнее 40 мм в летние месяцы доминируют взрослые насекомые, в том числе наземные (Сынкова, 1951; Грибанов, 1948, Mundie, 1969; Зорбиди, 1970а).

Этап нагула мальков в приглубых участках. Крупные мальки перемещаются на приглубые участки. При этом миграция совершается не только вниз от нерестилищ, но нередко и против течения. Например, большое количество кижуча откармливается в паратунских озерах Дальнем и Ближнем, хотя ни в озерах, ни в их притоках этот лосось не размножается. В озера молодь мигрирует из рек, двигаясь навстречу потоку. На мелководьях озер мальки находят обильную пищу, быстро растут и остаются в них на зимовку.

С увеличением размера агрессивность мальков, которой иногда придается преувеличенное значение в расселении кижуча, ослабевает (Chapman, 1962). По наблюдениям в природе и в экспериментальных лотках поведение меняется при достижении мальками длины около 45—48 мм (Mason, Chapman, 1965).

Возрастные изменения экстерьера и пигментации иллюстрируют рис. 55, *В* и 56. Исследование крупных мальков выявило

направление происходящих изменений; отметим более существенные из них. В течение второго малькового этапа завершается дифференцировка отделов желудочно-кишечного тракта и жаберного аппарата. Относительный размер головы и пропорции ее частей меняются медленно. С возрастом относительно уменьшаются глаза. У годовиков горизонтальный диаметр глаз немного меньше

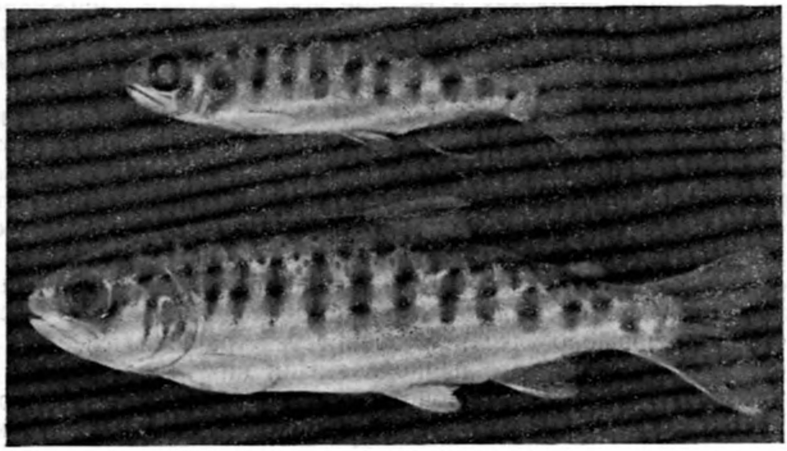


Рис. 56. Кижуч длиной 58 мм и весом 2.6 г (вверху) и мигрирующий в море кижуч длиной 89 мм и весом 10,2 г

39%, у двухгодовалых особей — меньше 37% длины головы, тогда как у взрослых рыб эта величина равна лишь 15% (Грибанов, 1948). В течение всего пресноводного периода жизни глаза остаются значительно большими по сравнению со взрослыми особями, что косвенно указывает на важное значение зрения в добывании молодью пищи. Далее, если у сеголетков 47 мм длина тушки составляла 65,65±0,31%, у годовиков длиной около 73 мм и весом 4,64 г она увеличилась до 68,8±0,23% от длины тела по Смитту. В то же время стала шире спина, то есть повысился объемный рост. Показатель наибольшей высоты тела постепенно снижается. Заметно уменьшаются плавники, изменяется их форма. У годовиков высота спинного плавника составляла 24,25±0,38%, анального — 21,11±0,41%, длина грудных — 24,63±0,28% и брюшных — 19,87±0,23% от длины тушки. Передние ветвистые лучи непарных плавников уже меньше выступают над остальными лучами. Упитанность, по Кларк, у сеголетков достигала 0,91, а у годовиков — 0,96.

Количество крупных поперечных пятен на боках тела увеличивается до 12—14. Сверху головы и на спине, вплоть до средней линии тела, появляется много мелких с неправильными очертаниями пятнышек, размер которых в 3 раза меньше зрачка. Оран-

жево-красные липофоры на теле и плавниках выявляются заметнее. Бока тела и брюшко становятся серебристыми, т. е. приобретается окраска, присущая жителям пелагиали. Пропорции тела остаются, однако, заметно отличающимися от пропорций взрослых особей.

В приглубых участках водоемов со слабым течением, чаще во вторую половину лета, можно видеть группировки из особей разного размера от 47—50 мм до значительно более крупных. В таких скоплениях встречается также молодь других лососей. В верховьях р. Тыми в затишных приглубых участках в непосредственном соседстве с кижучем мы наблюдали мальков симы. Кижучата держались при этом обычно немного глубже. В р. Паратунке в местах скопления мальков кижуча встречалась молодь чавычи, которая держалась ближе ко дну. Отмечено образование общих стаек кижуча и нерки (Грибанов, 1948). Эти факты также свидетельствуют об угасании агрессивности при переходе в соответствующем возрасте к жизни в приглубых участках водоемов.

Исследователи, изучавшие питание кижуча, отмечали огромное количество потребляемых взрослых насекомых. Своеобразен способ охоты. Тихими вечерами у отмелей озер и речных заливов можно наблюдать, как из воды выпрыгивает масса мальков за роящимися над водой насекомыми. Многочисленные всплески создают иллюзию падения в воду крупных капель дождя. Массовое потребление насекомых сохраняется в течение всего времени их лёта как при жизни молоди в пресных водах, так и после выхода в солоноватые воды.

В связи с миграцией крупных мальков кижуча в озера, населенные неркой, встает вопрос, не возникает ли между ними конкуренции? Обсуждая его, следует учитывать, во-первых, что молодь этих видов в основном разобщена территориально: кижуч держится на мелководьях прибрежья, а нерка — обитатель пелагиали. Далее, у планктофага нерки, напомним, развиваются многочисленные длинные жаберные тычинки, обеспечивающие улавливание планктона. У кижуча жаберных тычинок мало, 19—23, они короткие, расположены редко и не могут выполнять такой функции. В желудках крупных кижучат планктон практически отсутствует не только в реках, где его мало, но и в озерах, богатых планктоном (Грибанов, 1948). Очевидно, с планктофагом из-за пищи кижуч конкурировать не может.

Крупные мальки поедают икру лососей, которая выносится во время икрометания из гнездовых ям и обречена на гибель. С годовалого возраста кижуч в некоторых водоемах поедает молодь горбуши, кеты, нерки, гольцов, мелких особей своего вида. В Карымайском ключе, например, он переходит на потребление других организмов только в период отсутствия или крайней бедности рыбной пищи (Семко, 1954). О хищничестве кижуча пишут и другие авторы (Сынкова, 1951, Hunter, 1959). Находясь в одном и том же ручье весной, при высокой численности кижуч может

угнетать молодь чавычи (Stein, Reimers, Hall, 1972). Дается и иная оценка роли этого вида в ихтиоценозах. В. И. Грибанов (1948) говорил лишь о частичном переходе годовиков к хищному питанию. Ж. Х. Зорбиди (1970а) ни в нерестовой реке, ни в озере с массой молоди нерки в желудках кижуча мальков лососей не встречала. По ее мнению, кижуч практически не наносит ущерба их воспроизводству. В озерах он поедает много рыбы, но это колюшки и корюшки — трофические конкуренты молоди нерки. Как видим, отношения кижуча с родственными видами в разных водоемах и в разные сезоны не одинаковы и должны выясняться в каждом конкретном случае. Следует также учитывать, что переходу к хищничеству крупной молоди кижуча, равно как и других лососей, благоприятствует высокая концентрация молоди, которая часто создается искусственно (Hunter, 1959; Ricker, 1962; Леванидов, 1969).

У кижуча смолтификация выражена четко. Перед выходом в море проявляется реакция предпочтения соленой воды. Она сохраняется в течение всего миграционного сезона. Эту реакцию можно вызвать искусственным удлинением светлого времени суток и подавить укорочением дня (Baggerman, 1960). В природе переход в предпокатное состояние совпадает с весенним удлинением дня и повышением интенсивности солнечной радиации. Молодь претерпевает глубокие морфофизиологические изменения, характеризующие сложный процесс смолтификации. При физиологической подготовленности молоди, переход к скату и смене среды стимулируется внешними факторами — изменением скорости течения, уровня воды в водоеме, температуры, газового режима, содержания кислорода, освещенности, обеспеченности пищей (Neave, 1943; Hoar, 1951, 1954, 1958; Shapovalov, Taft, 1954, Baggerman, 1960; и др.). Смолты кижуча группируются в стаи. Чувствительность к свету возрастает, смолты уходят в затененные и более глубокие места. Ночью же наблюдается подъем к поверхности, повышение двигательной активности, ведущее к сплыванию вниз по реке. Поведение молоди кижуча оценивается как наиболее близкое к исходной речной форме лососей, тогда как за наиболее специализированное принимается поведение молоди горбуши и кеты (Hoar, 1958).

По р. Дальней молодь мигрирует из озера с конца мая до конца августа, в массе — в июле. Скопления кижуча в низовьях р. Паратунки наблюдается до середины сентября. С начала июня молодь появляется в соре и держится в Авачинской губе вплоть до декабря, когда достигает 17—22 см (Грибанов, 1948).

По наблюдениям сотрудников Паратунской экспериментальной лаборатории, из оз. Дальнего кижуч начинает сплывать, когда среднесуточная температура в реке достигает 3,8—4,0°, а уровень воды постепенно повышается. Массовая миграция проходит в конце июня — начале июля, при постепенном повышении температуры примерно от 8 до 13°. Обильный выход из озера совпадает

с пасмурной дождливой погодой и плотными туманами. Скат продолжается до начала августа. К этому времени уровень в реке снижается до минимального и вода прогревается выше 15—16°. Массовое сплывание по реке начинается обычно вечером, а максимальным бывают ночью. Однако при интенсивной облачности в туманную и дождливую погоду в разгар ската массовая миграция наблюдается почти все светлое время суток.

Из нерестовых ручьев молодь мигрирует также преимущественно ночью. За 4 года наблюдений из Карымайского ключа в светлое время личинок скатилось 8%, годовиков — 28%, а двухгодовиков — около 40% (Семко, 1954). Массовый выход из рек Северной Америки проходит в апреле — августе, но небольшое число покатников в южных реках отмечается в течение всего года (Godfrey, 1965). Продолжительный период выхода молоди кижуча из рек обусловлен растянутыми сроками нереста и выхода личинок из гнезд, различной скоростью роста молоди и разновозрастным составом покатников.

Особенности размножения и развития кижуча

Кижуч — лосось среднего размера, отличающийся коротким сроком жизни и высоким темпом роста. В море подавляющее число особей живет одну зиму и нагуливается лишь немного дольше горбуши. Некоторые самцы в море проводят несколько летних месяцев, а карликовые самцы созревают в реке. Из рек молодь выходит на этапе смешанного питания, сеголетками, или после одной-двух зимовок. Возрастной состав нерестовых популяций сложнее в северных районах. Имеется жилая форма.

Миграция в реки осуществляется с конца лета до зимы. В большинстве рек наблюдается два пика хода, а также относительно ранний и поздний нерест, который затягивается до глубокой зимы и проходит на обособленных участках. Морфологических отличий у производителей разных сроков хода и нереста не выявлено.

Кижуч, размножающийся в южных реках Сахалина и реках Хоккайдо, мелкий, имеет невысокую плодовитость, выделяется слабым развитием брачного наряда, что косвенно указывает на своеобразие экологии размножения. Локальные стада отличаются возрастным составом, размерами, плодовитостью, сроками хода и нереста. Существенны различия плодовитости рыбы разных континентов. Средняя абсолютная плодовитость азиатского кижуча приближается к 4000 икринок, тогда как у североамериканского составляет 2500—3000 икринок.

В крупные реки производители заходят на III—IV стадии зрелости, долго остаются серебристыми и мигрируют на значи-

тельное расстояние (в р. Камчатке около 700 км). Во многие североамериканские реки эта рыба входит более зрелой и размножается недалеко от моря.

Нерест начинается в конце августа, но массовый проходит осенью и зимой. Среди представителей рода Oncorhynchus кижуч созревает и начинает развиваться при более низкой температуре. Нерестилища располагаются от приливно-отливной зоны до истоков рек в ключах, курчажинах, лимнокренах и реках на местах выхода грунтовых вод. Нерестовые бугры устраиваются как на участках с довольно быстрым течением, так и там, где течение слабое и имеются значительные отложения ила.

Самцы выделяют сперму крупными порциями (средний объем эякулята приближается к 20 мл), в 1 мм³ которой содержится около 17—20 млн. сперматозоидов. Икра выметывается 3—4 порциями. Икринки сравнительно мелкие (зрелые овоциты азиатского кижуча весят 76—196 мг) имеют оболочки толщиной 36—54 мк и интенсивный оранжевый цвет.

Икра может инкубироваться при небольшом содержании кислорода; отмечено ее выживание при кратковременном уменьшении кислорода до 2,7 мг/л. Как и у других лососей, после начала кровообращения требования к кислороду повышаются. Одна из особенностей морфогенеза состоит в быстром прохождении процесса эпиболии, который завершается при 29—33 сомитах. Эмбрионы становятся подвижными после формирования 43—45 сомитов, а при хорошей аэрации — на стадии 47—49 сомитов. Жаберно-челюстной аппарат приобретает подвижность раньше, чем у горбуши, но немного позже нерки. Кровообращение устанавливается на стадиях 59—61 сомитов. Переход к печеночно-желточному кровообращению осуществляется нередко до завершения сегментации. Эмбрионально-личиночные органы дыхания достигают мощного развития. Меланофоры и липофоры появляются в интервале от 254 до 306 градусо-дней, зародыши пигментируются интенсивнее всех лососей, исключая симу. Среди лососей кижуч относится к видам с относительно укороченным сроком инкубации икры.

У личинок на жаберных крышках вырастают очень широкие кожистые перепонки, защищающие жабры от заиления. Преанальная плавниковая складка растет дольше, нежели у других лососей, достигает большей длины, пигментируется липофорами, которых немного, и долго сохраняется. Выход из гнезд растянут с ранней весны до середины лета. Группами личинки держатся короткое время. У молоди развивается яркая пятнистая окраска.

Мальки высокотелы, имеют длинные парные, высокие непарные плавники с удлиненными передними ветвистыми лучами, широкий хвостовой плавник с глубокой вырезкой. Кижучу свойственно территориальное поведение. Мальки занимают индивидуальные участки и агрессивно их охраняют. Они могут выпрыгивать из воды и ловить насекомых, летающих над водой.

Достигнув длины 45—47 мм, мальки переходят в приглубые участки рек, мигрируют в озера, иногда против течения. Они утрачивают агрессивность и группируются в стаи. С возрастом относительные высота тела, высота непарных и длина парных плавников уменьшаются. Пищевой спектр кижуча весьма широкий. Этот лосось потребляет огромное количество воздушных насекомых.

Процесс смолтификации у кижуча выражен четко. Миграция молоди из рек начинается весной, проходит в течение лета, а на юге и осенью. Продолжительный период ската обусловлен растянутыми сроками нереста, выхода личинок из гнезд, расхождениями в скорости роста, морфологически разнообразным и разновозрастным составом покатников.

СИМА — *O. MASU* (BREVOORT)

Сима — сравнительно малочисленный лосось, мясо которого отличается высоким качеством. Симу разводят в СССР и Японии, она является объектом акклиматизации. В отечественных водах этот вид многочисленнее в Приморье, где в некоторые годы вылавливалось до 12 тыс. ц. Советскими рыбаками в год вылавливается около 800—1000 т, улов японских рыбаков колеблется от 2000 до 5000 т, составляя в среднем около 3000 т (Семко, 1956; Крыхтин, 1962; Tanaka, 1965; Бирман, 1972).

Распространение и жизнь в море. Сима обитает только в северо-западной части бассейна Тихого океана. Наибольшей численности вид достигает в бассейне Японского моря и Татарского пролива. Проходная форма для размножения заходит от южных рек Корейского полуострова и рек о. Кюсю до рек Камчатки. Жилая форма описана из р. Дайкокей на севере о. Тайваня. Обильны заходы производителей в реки о. Хонсю, наиболее многочисленны — в реки о. Хоккайдо. Значительной численности популяции достигают в реках Приморья, Сахалина, в бассейне Амура, севернее которого численность резко снижается. Южная граница расселения в Японском море лежит вблизи 38°, в Тихом океане — между 37 и 38° с. ш. Распространение в море ограничивается поверхностными изотермами 8—12°. В море сима питается планктонными ракообразными и молодью рыб, среди которой особенно много одноперого терпуга, встречается сельдь, сайра, анчоус, лапша-рыба, песчанка, бычки, корюшка (Правдин, 1940; Двинин, 1959; Крыхтин, 1962; Tanaka, 1965).

Внутривидовая дифференциация. Сима образовала проходную и жилую формы. В анадромных популяциях высокий процент самцов созревает в раннем возрасте, не выходя в море; он различается по годам, что отражается на соотношении полов в мигрирующих стадах. Рыба разных регионов отличается возрастом

покатников и продолжительностью жизни, темпом роста, размерами половозрелых особей, плодовитостью, структурой чешуи, характером преднерестовых изменений, сроками размножения.

В реках Сахалина молодь симы живет преимущественно один год, некоторое количество — два года, а часть — менее года и наблюдается скат сеголетков (Воловик, 1963). В море рыба проводит чаще одну, реже две зимы и созревает трехлетками, в меньшем количестве четырехлетками. В разных реках и в разные годы возрастной состав неодинаков. По данным М. Л. Крыхтина (1962), в юго-западные реки Сахалина в 1953 и 1954 гг. зашло 69% трехлеток и 31% четырехлеток. Среди них было около 70% самок; количество самцов в разных реках варьировало от 27 до 54%. У рыб, выловленных в реках и прибрежных водах этого района, не найдено разницы в размерах и весе одновозрастных самцов и самок, и эти показатели приведены для обоих полов вместе. Сходные размеры и плодовитость имеет и сима, заходящая в р. Найбу юго-восточного побережья Сахалина (табл. 17). Севернее, в бассейн р. Тымь, сима заходит крупнее и плодовитее. В ее притоке р. Пиленге в 1954 г. среди мигрирующей на нерест рыбы было 38,2% самцов. По наблюдениям рыбоводов, в прежние годы самцов бывало около 30,4%, а в 1949 г., когда подошло много производителей, их было больше самок (52,7%). Размерно-весовые показатели и плодовитость симы, размножающейся в реках Южных Курил, сходны с показателями сахалинской симы (Иванков, 1968).

В притоках Амура и реках Приморского края размножается крупная, плодовитая сима. В реках и море она живет дольше, нерестится позже. По данным А. Воробьева (1926), в р. Тумнин идет особенно много симы; некоторые самцы достигают длины 71 см и веса 9 кг. Плодовитость рыбы в этой реке колеблется от 1702 до 5347 икринок, составляя в среднем 3444 икринки (Иоганзен, 1955). В Амуре в 1926 г. сима имела несколько меньший размер и плодовитость (Кузнецов, 1928). В 1970 г. в р. Барабашевке (впадает в Амурский залив залива Петра Великого) сима шла в конце августа — начале сентября; рыба была крупной и вдвое плодовитее сахалинской (табл. 17). По данным Приморрыбвода, в 1967 г. самцы здесь имели длину 47—65,7 см ($M=55,4\pm0,2$), самки 49—66,2 см ($M=55,8\pm0,2$), вес соответственно 1600—4700 г ($M=2756\pm68,6$) и 1820—4150 г ($M=2960\pm34,4$); плодовитость варьировала от 1933 до 5945 икринок ($M=3513\pm84$). Среди рыб этого региона встречается некоторое количество пятилетних и значительное число особей, живущих в реках по два года (Никольский, Соин, 1954; Семко, 1956). И. Б. Бирман (1972) пришел к выводу о более старшем возрасте приморско-амурской симы, по сравнению с прежними определениями. По его данным, в реках преобладающее количество особей живет два года, меньшее — три года и часть, вероятно, один год; морской период жизни длится от одного до трех лет. Он выделил 7 возрастных групп:

Таблица 17

ДЛИНА, ВЕС И ПЛОДОВИТОСТЬ СИМЫ ИЗ РАЗНЫХ РАЙОНОВ

Район, река, возраст симы	Длина, см		Вес, г		Абсолютная плодовитость, икринок	Литературный источник
	самцы	самки	самцы	самки		
Камчатка						
р. Колпаковка	(44)		(1300)		(2025)	Семко, 1956
р. Утка	(46,2)		(1480)		(3700)	
Р. Амур	46—67 (56,8)	47—62 (54,4)	1800—3200 (2309)	1600—3100 (2337)	1386—5228 (3216)	Кузнецов, 1928
Приморье						
р. Тумнин	до 71 (63)	до 67 (60,5)	до 9020 (5490)	до 6050 (3977)		Воробьев, 1926
р. Барабашевка	50,5—66,0 (57,7)	56,8—62,8 (59,5)	1750—3900 (2532)	1650—3550 (2807)	2994—5385 (4030)	Собственные данные
Сахалин						
юго-западные реки	34—55 (44,6)	34—54 (45,5)	600—2700 (1350)	600—2400 (1400)	739—2683 (1900)	Двинин, 1959
трехлетки		37—57 (47,2)		500—2900 (1940)	860—2460 (1514)	Крыхтин, 1962
четырехлетки		47—60 (53,4)		1300—3000 (2058)	1325—3059 (2237)	Крыхтин, 1962
р. Тымь						
трехлетки	(49,3—53,8)	(51,3—54,3)	(1510—2070)	(1933—2050)	1832—4262 (2268—2861)	Гриценко, 1973
четырехлетки	(52,5—55,9)	(52,7—56,1)	(1930—2420)	(1860—2218)	1170—4950 (2342—3076)	
р. Найба	36—53 (42,7)	44,5—53,5 (49,0)	447—1360 (820)	1500—1750 (1330)	1120—2340 (1688)	Собственные данные
Южные Курилы	(47,3)	(47,9)	(1570)	(1570)	(1656)	Иванков, 1968
О. Хоккайдо						
р. Токусибецу	—	44,6—49,8	—	—	1987—2698 (2402)	Hikita, 1962
р. Сибецу	—	44,0—49,5	—	—	1932—2879 (2549)	
р. Читозе	50,0—71,0 (62,7)		1500—5100 (3400)		1968—5362 (3822)	Tanaka, 1965

Примечание. В скобках приведены средние показатели.

среди них четырехлетки составляли 46%, пятилетки — 31,8 и шестилетки — 4,8%.

В реки Камчатки заходит рыба разного качества. Размеры симы из р. Утки и сахалинских рек сходны, но плодовитость первой выше. В р. Колпаковку идет более мелкая малоплодовитая рыба. Из камчатских рек молодь выходит преимущественно в годовалом и двухгодовалом возрасте; морской цикл жизни длится у основной массы особей два года, у некоторого количества — один год (Семко, 1956). И. Б. Бирман (1972) камчатскую симу называет наиболее тугорослой. Стада разных регионов он принимает за обособленные расы.

В хоккайдских реках воспроизводится также разнокачественная сима. В р. Токусибецу и р. Сибецу, например, заходит рыба сходная с сахалинской, тогда как в р. Читозе размножается крупная высокоплодовитая рыба (табл. 17). У представителей разных стад отличается структура чешуи (Sano, 1959; Hikita, 1962; Tanaka, 1965).

У симы широко распространена неотения. Карликовые самцы созревают в первый год своей жизни при длине больше 90—100 мм. В двухлетнем возрасте на Сахалине они имеют среднюю длину 12,8 см, вес 29 г, а в трехлетнем — длину 16 см и вес 65,5 г (Крыхтин, 1962). После созревания карликовые самцы не погибают и участвуют в нересте повторно (Ohno, 1934; Смирнов, 1959б, 1965; Воловик, 1963). Перед первым созреванием они не совершают миграций, не меняют резко среды обитания и продолжают питаться; форма их тела и окраска преобразуются слабо. При повторном созревании брачный наряд проявляется заметнее.

Л. С. Берг (1948) симу, живущую в пресных водоемах, назвал *O. masu morpha formosanus* (Jordan et Oshima). Она распространена в Японии и в реках восточных районов Корейского полуострова. Реликтовая жилая форма сохранилась в высокогорных озерах на севере о. Тайваня. Единицами карликовые самки вылавливаются в реках Сахалина и Камчатки (Семко, 1956; Крыхтин, 1962). После сооружения плотины на р. Седанке под Владивостоком сима некоторое время жила в водохранилище (Моисеев, 1957). К той же форме Л. С. Берг причислял и *O. rhodurus* Jordan and McGregor. Этот малочисленный лосось распространен южнее *O. masu.* и представлен как анадромной, так и жилой формами (Oshima, 1934; Hikita, 1962). Его молодь отличается наличием на боках тела красных круглых пятен, какие не встречаются у молоди других видов рода Oncorhynchus. О таксономическом положении этого лосося высказываются разные суждения. Одни авторы считают его самостоятельным видом (Oshima, 1934; Hikita, 1962), другие — подвидом симы — *O. masu rhodurus*; возможно, сюда же относится и описанный в 1961 г. *O. iwame* Kimura and Nakamura (Benke, Koh, Needham, 1962, цит. по Christie, 1970).

В реках и ручьях сима растет медленно. Самцы созревают в

первый год жизни при длине около 100 мм и более, самки — в возрасте от 3 до 6 лет. В трехлетнем возрасте зрелые самки имеют длину 19,6—24,1 см. Плодовитость колеблется от 50 до 400 икринок. Диаметр зрелых яиц около 5 мм. В озерах темп роста выше. В оз. Бива сима достигает размеров анадромной формы. Интенсивное кормление обеспечивает быстрый рост симы и в пресноводных искусственных бассейнах. Жилая сима прогонистее проходной. Преднерестовые изменения у нее выражены слабее, яркой красной окраски не появляется. У крупных самцов повышается высота тела и они темнеют, сохраняя следы пятнистости, свойственные молодым особям (Tanaka, 1965). В прудах отмечено повторное созревание не только самцов, но и самок жилой симы, что рассматривается как свидетельство филогенетической древности вида (Christie, 1970; и др.).

Анадромная миграция, созревание. Сима заходит в реки вскоре после ледохода. В р. Тумнин и в Амуре ход наблюдается с мая до середины июля, массовый — в середине июня (Воробьев, 1926; Навозов-Лавров, 1927). В южных реках Сахалина ход длится с середины или конца мая до конца июля, массовый — во второй половине июня; в средней части острова и севернее сроки сдвигаются на 10—15 дней (Двинин, 1952; Крыхтин, 1962; Смирнов, 1962б). Заход симы в реки западного побережья Камчатки отмечается с середины июня по 10—15 июля, при максимуме в первой пятидневке июля (Семко, 1956). В южных реках Приморья миграция и нерест проходят позже. Например, в 1967 г. в р. Барабашевку производители заходили с середины июня до середины сентября, ход был массовым в течение двух десятидневок июля. В сухое жаркое лето 1970 г. воды в реке было мало и нерестовая миграция задержалась. Массовый ход начался в середине августа после ливневых дождей, заход продолжался по крайней мере до двадцатых чисел сентября. По сообщению местных рыбаков, в отдельные годы сима заходит в реку до начала октября. В 1970 г. рыба в низовье реки входила с вечера до рассвета. Это можно поставить в связь со значительным прогревом воды днем, до 22° и выше, тогда как ночью она охлаждалась до 13—14°. В середине сентября самцы заходили в р. Барабашевку на III и IV стадиях, а самки от III—IV до близкой к V стадиях зрелости с признаками преднерестовых изменений. Вес семенников достигал 7,4%, яичников — 13,7—29,6% и в среднем составлял 20,5% от веса тела. В устье и низовье реки некоторые производители продолжали питаться (главным образом анчоусом).

В нерестовые притоки Амура сима заходит на III—IV стадии зрелости (Кузнецов, 1928). В реки Сахалина производители идут менее зрелыми. В начале хода семенники составляют 0,4—1,5% от веса тела. В реке они переходят в текучее состояние несколько раньше самок (Двинин, 1952). Миграция в реки начинается при температуре воды от 4 до 12°. В течение суток ход интенсивнее в первой половине дня, слабеет примерно с 15 до 18 час., в сумерки

усиливается, а ночью опять ослабевает. При малой воде сима мигрирует главным образом в светлое время. С подъемом уровня в реке ход усиливается (Крыхтин, 1962). В низовья рек Западной Камчатки рыба заходит на III—IV стадиях зрелости. В р. Колпаковке вес яичников при заходе составлял 7,1—8,6% веса самок, в р. Утке — 16,3—20,9% (Семко, 1956).

Со времени захода в реки до начала нереста проходит значительное время, на Сахалине — около двух месяцев. Поднимаясь к местам размножения, рыба вынуждена преодолевать перекаты, лесные завалы, пороги, небольшие водопады. Преодолев очередное препятствие, производители укрываются на глубоких участках, под подмытыми берегами, за крупными валунами, скалами и корчами. Для отдыха лосось выбирает затененные участки со слабым течением. Движение рыбы к нерестилищам ускоряется с приближением созревания.

Ко времени массовой миграции уровень сахалинских рек понижается. Паводки после дождей активизируют движение и помогают рыбе преодолевать препятствия в горных участках рек. Миграция к нерестилищам идет особенно активно с повышением температуры воды до 14—15°. В период массового хода среднесуточная температура воды в р. Б. Такой в 1959 г. поднималась до 16—17°, иногда вода прогревалась до 19°. Когда вода в реке охладилась до 11° (а ночью до 10°), ход рыбы прекратился. Во время пребывания симы в реках о. Хоккайдо температура воды достигает 20° (Tanaka, 1965). В нерестовых притоках и верховьях рек температура воды ниже по сравнению с основным руслом. Не исключено, что именно повышение температуры в равнинной части рек побуждает рыбу двигаться выше.

Поднимаясь по реке, рыба постепенно созревает. Покровы начинают утрачивать серебристость, спинка темнеет; по бокам тела обозначается до 17—18 розоватых поперечных полос, чередующихся с темными оливково-зеленоватыми полосами. У самцов намечается горб, увеличиваются челюсти, растут зубы. По данным М. Л. Крыхтина (1958, 1962), ко времени созревания вес семенников достигает 7,8, а яичников 28% веса тела. Полосы на боках тела становятся ярко-красными с малиновым оттенком, они увеличиваются и на брюшке сливаются в общую продольную полосу, окрашенную посветлее. Спинка становится темно-буроватой. Плавники темнеют, и в то же время в их окраске выявляется красный цвет. Кончики непарных плавников и нижний край хвостового плавника становятся белыми. На спинке и плавниках четко обозначаются яркие овальные пятнышки (рис. 57). В окраске зрелых самок преобладает темный цвет. Урогенитальный сосочек набухает и приобретает красную окраску. В неблагоприятных условиях, например при температуре ниже нерестовой, окраска производителей тускнеет.

Интересно, что преднерестовые изменения карликовых самцов слабые и появляются лишь с наступлением IV стадии зрелости.

Их тело лишь уплощается и увеличивастся его высота, но горб не образуется, челюсти и величина зубов изменяются слабо. У более крупных экземпляров преднерестовые изменения выражаются ярче. У них развиваются огромные семенники, вес которых достигает 17—24% веса тела. В окраске преобладает оливково-зеленоватый тон, спинка темнеет, на боках сохраняются темные оваль-

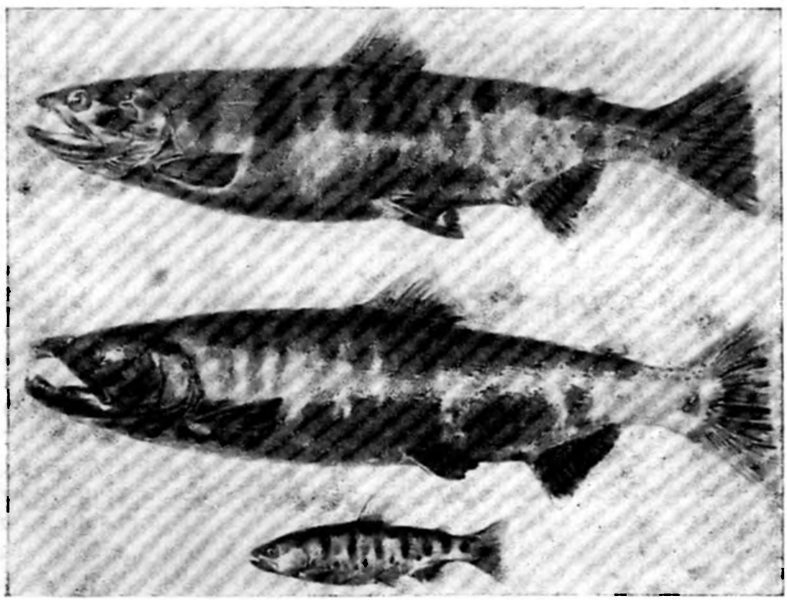


Рис. 57. Текучие особи симы
Вверху самка длиной 44,7 см, в середине самец длиной 45,7 см, внизу карликовый самец длиной 15,2 см

ные пятна, свойственные молоди. Вдоль средней линии тела проходит узкая красноватая полоска, выраженная и у незрелых годовичков. По внешнему виду отличить мелких зрелых карликовых самцов от молоди сходного размера не всегда удается.

Нерестилища, нерест, условия развития. Сима для размножения поднимается в верховьях нерестовых рек или заходит в мелкие притоки. В местах ее массового нереста родственные виды, как правило, не размножаются. В конце сезона единичные особи устраивают гнезда ниже, в районах массового нереста кеты и горбуши. Однако они избирают разные микроучастки. Например, в одном из нижних ключевых притоков р. Белой сима устраивала гнезда на участках с более быстрым течением, нежели кета, а горбуша в отличие от них нерестилась вдали от выхода подпочвенных вод.

В местах размножения симы берега рек обильно покрыты высокотравьем, кустарниками, деревьями, часто смыкающимися кронами над головой. Дно нерестилищ каменисто-песчаное, нередко со скалистым основанием и крутым уклоном. Небольшие нерестовые ручьи, спадающие по крутым склонам сопок, порожисты, и лишь местами имеют маленькие горизонтальные площадки, покрытые щебнем, галькой, крупным песком, которые и используются для устройства гнезд (рис. 58). В расширенных участках, напоминающих перекаты равнинных рек, нерестится по нескольку самок. Но и на таких нерестилищах гнезда располагаются также редко. Около самок держится обычно один (редко два) проходной и несколько карликовых самцов.

Анализ проб икры, взятых из свежих гнезд, убеждает в обычном для симы нересте утром и в вечерние часы. Удалось непосредственно наблюдать вымет икры около 19 час. Погода была ясной, но проникновению лучей солнца к месту икрометания мешали густые кроны деревьев.

В 1959 г. в р. Белой и ее притоках над гнездами отмечалась скорость течения от 38 до 114 см/сек, чаще она составляла 50—60 см/сек. В маловодном 1960 г., по определениям члена нашего отряда А. Н. Канидьева, средняя скорость перед гнездами составила около 40 см/сек. Быстрое течение позволяет этому мелкому лососю в процессе икрометания перемещать большое количество грунта. Нерестовые бугры имеют обычно в плане форму овала, вытянутого вдоль течения на 1—3,5 м и имеющего поперечник от 0,5 до 2 м. Большую часть грунта нерестовых бугров составляет галька мельче 6 см и крупный песок, остальная часть состоит из крупных камней. В свежих буграх ил и мелкий песок отсутствуют. При дождях гнезда заиливаются. Сима чаще нерестится на глубине 10—20 см и вершины бугров обнажаются уже после небольшого спада воды. На глубине 30—45 см бугры встречаются редко. На о. Хоккайдо в местах расположения бугров глубины достигают 60 см (Sano, 1959). Икра находится обычно в 15—25 см (в отдельных случаях, на рыхлых галечниках, в 40—45 см) от вершин свежих бугров.

Сима выметывает чаще две, реже три порции икры. В нерестовых буграх отдельные группы икры состояли из 60—440 икринок. В буграх всего насчитывалось от 190 до 680 икринок, в среднем по 28 определениям — 563 икринки, что составляет примерно 32% от средней абсолютной плодовитости (Канидьев, 1964). Возможно, самки устраивают и не по одному бугру.

Икра ранних кладок развивается при высокой температуре, хорошем водообмене, и инкубация длится немного более месяца. В 1959 г. в р. Белой инкубация проходила при средней температуре в разных гнездах от 10 до 14°. В воде, взятой из бугров, кислорода содержалось от 7,46 до 11,45 мг/л (в среднем по 12 пробам 10,7 мг/л); насыщение составляло от 71 до 104,7%. В буграх, расположенных в небольшом ключевом притоке этой реки кисло-

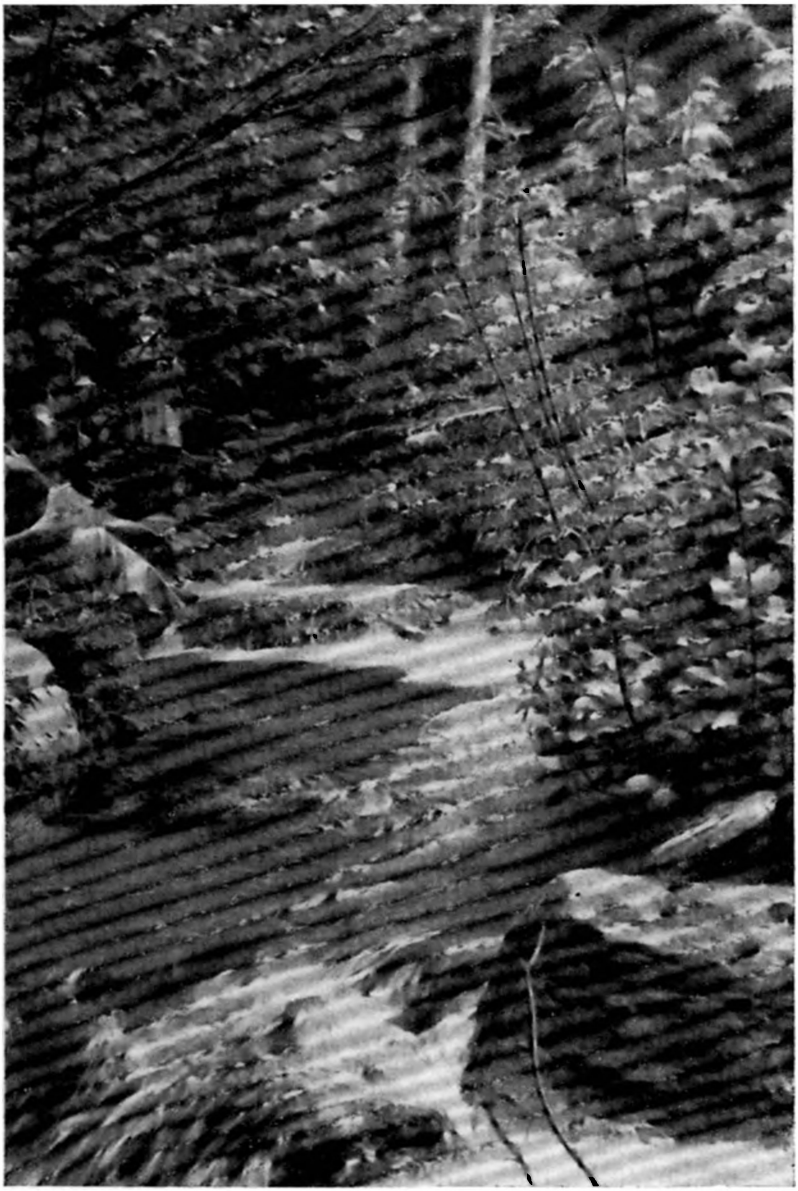


Рис. 58. Узкий ручей с крутым падением, на небольших горизонтальных площадках которого располагаются отдельные нерестовые бугры симы

рода содержалось 7,35—9,35 мг/л (65,5—87,1% насыщения), тогда как насыщение поверхностной воды составляло 86,6—91,2%.

Режим нерестовых бугров в той же реке в 1960 г. изучал А. Н. Канидьев (1964). В буграх в период инкубации температура колебалась в пределах от 17,2 до 8,4°, при суточных колебаниях в 2—3°. В речном потоке за это же время температура изменялась в пределах 19—7,9°. Скорость течения внутри бугров составляла 0,7—1,6, в среднем 1,21 см/сек. В начале инкубации икра омывалась водой со средним содержанием кислорода 9,8 мг/л. С охлаждением воды его содержание возрастало и в октябре достигло 10,25 мг/л. Аэрация воды повышалась также в период дождей. Углекислоты в воде, взятой из бугров вскоре после откладки икры, содержалось в среднем 4,54 мг/л; к концу инкубации ее количество поднялось до 5,41 мг/л. Вода в буграх содержала кислорода на 0,5—2 мг/л меньше, а углекислоты на 0,3—0,5 мг/л больше, нежели вода руслового потока. Суточные колебания содержания кислорода составляли 0,3—0,4 мг/л; меньше его было в 6—11 час., больше всего в 16—19 час. Вода р. Белой имеет слабокислую реакцию и реже нейтральную. В 1959 г. в буграх речного нерестилища значение pH колебалось от 6 до 6,7 (в среднем 6,4); на ключевом нерестилище эта величина была ниже примерно на 0,1. В 1960 г. реакция приближалась к нейтральной.

Нерест карликовой формы в р. Нитоцузе префектуры Миядзаки наблюдался в конце октября — начале ноября при температуре 13,5—15,5° (Kimura, 1972).

РАЗВИТИЕ СИМЫ

Половые продукты. В садках самцы продуцировали сперму до 19 сут., давали 8—9 порций объемом от 1,4 до 52 мл (среднее 12,8 мл) и общий объем спермы достигал 81 мл. Количество сперматозоидов в 1 мм³ колебалось от 16,8 до 36,8 млн. (в среднем 21,23 млн.). В эякуляте на 1 г живого веса самцов число сперматозоидов достигало 307 млн., т. е. почти в 5 раз большей величины, нежели у горбуши.

При 9,3° через 20 сек. после разведения спермы водой ею оплодотворялось 90% икринок, через 1 мин. — 60%, а через 2,5 мин. оплодотворялись единичные икринки (рис. 59). Тот же график показывает быструю утрату в воде фертильности и икринками.

Зрелые икринки весят от 126 до 226 мг ($M=174,79\pm3,22$, $\sigma=25,2$). Четырехлетние самки чаще давали икру крупнее, чем трехлетние. Икра имеет оранжево-розовый или красно-оранжевый цвет с малиновым оттенком (вариации цвета икры лежат в пределах длины волны 592—594 нм). Состав икры приведен в табл. 1.

В 1959 г. дважды одновременно оплодотворялась икра симы и горбуши и эти виды скрещивались. Икра развивалась в Соколовском инкубаторе, режим которого описан выше. Синхронность

осеменения и одинаковые условия развития материала придают ему большую сравнительную ценность. При описании икру, оплодотворенную 10/VIII 1959 г., будем называть первой серией, а оплодотворенную 13/VIII — второй. В 1954 г. развитие симы изучалось на Адотымовском заводе. Сведения о развитии симы даются в работе М. Л. Крыхтина (1962) и наше описание будет кратким.

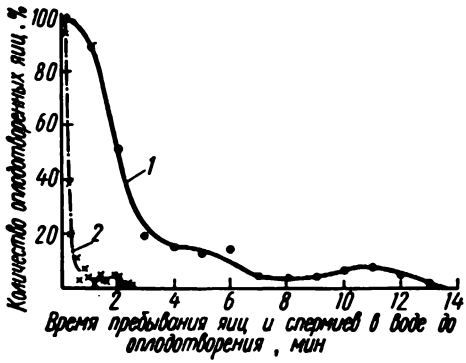


Рис. 59. Сохраненне в воде фертильностн яйцами и спермнями симы
1 — изменение количества оплодотворенных яиц после выдержнвания в воде при температуре 9,5°; *2* — изменение количества оплодотворенных яиц, осемененных спермиями, находившимися разное время в воде прн температуре 9,3°

Эмбриональный, или зародышевый, период развития

1. Обводнение осемененных икринок, образование зародышевого диска. Процесс обводнения икринок при 9,2° длился 45—50 мин. Икринки разных самок во время набухания прибавляли в весе от 6,3 до 15% (в среднем на 11,5%). Диаметр набухших икринок варьирует от 6,1 до 7,5 мм, чаще составляет 6,8 мм. Диаметр некоторых икринок достигает 8 мм. Толщина оболочек икринок, начавших дробиться, колеблется от 32,4 до 50,1 мк ($M=39{,}6\pm0{,}49$). Яйцевые оболочки прозрачнее, нежели у кеты и горбуши. У осемененной икры интенсивность дыхания возрастает. При 14° 1 кг икры за час потребляет 52—55 мг кислорода. Затем эта величина снижается до 10—12 мг/час, сохраняясь примерно на таком уровне до начала кровообращения [1].

При температуре 8,4° зародышевый бугорок сформировался

[1] Здесь и далее сведения о потреблении икрой кислорода и темпе развития симы на Краснопольском заводе приводятся по М. Л. Крыхтину (1962). Данные об изменении чувствительности икры к механическим воздействиям взяты у того же автора и у Хата (Hata, 1927).

через 12 час. после осеменения. Его диаметр равнялся 0,9—1,1 мм, высота — 0,45—0,50 мм.

2 этап. Дробление зародышевого диска. При той же температуре дробление начиналось через 13—14 час. и требовался еще 1 час, чтобы два бластомера сформировались у всех яиц. Второе—

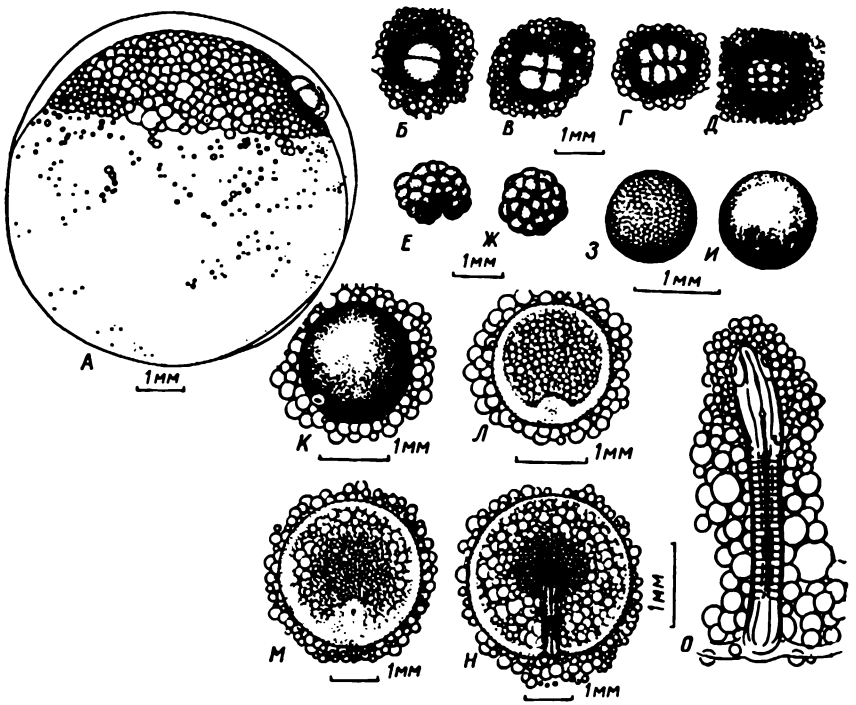


Рис. 60. Развитие симы от первых стадий дробления до начала формирования головы и туловища

А — живая икринка с 4 бластомерами, зарисованная в проходящем свете. *Б—Д* — бластодиски с прилежащими участками желтка на стадиях от 2 до 16 бластомеров. *Е—И* — бластодиски более поздних стадий дробления до мелкоклеточной морулы включительно, снятые с желтка. *К* — бластула. *Л* — стадия «краевого узелка». *М* — стадия «краевого язычка». *Н* — формирование первых мезодермальных сегментов, длина эмбриона 1,9 мм. *О* — эмбрион длиной 3,3 мм, стадия 20 сегментов

четвертое дробления наступали с периодичностью около 4 час. После третьего деления контур зародышевого диска принимал форму овала с малым диаметром 0,73—0,98 мм и большим — 0,82—1,15 мм (рис. 60, *А—Г*). Четвертая борозда дробления проходила в экваториальной плоскости. Через 30 час. насчитывалось 28—32 бластомера, а через 34—35 час. число бластомеров в икринках, развивавшихся быстрее, достигало 64 (рис. 60, *Ж*). К исходу вторых суток диаметр поверхностных бластомеров уменьшился до 80—70 мк, а в возрасте 3 суток — до 30 мк.

3 этап. Бластула. За несколько часов до исхода пятых суток зародышевые диски начинали увеличиваться; к их окончанию (42,5 градусо-дней) диаметр бластодисков достигал 1,3—1,6 мм, формировалась бластула (рис. 60, *К*). В возрасте 5 сут. 6 час. бластодиски имели диаметр 1,6—1,8 мм. Клетки поверхностного слоя уменьшились до 19—20 мк, а лежащие под ними — до 22—23 мк. Этап длился немного более суток.

4 этап. Гаструляция. В 6-суточном возрасте (51,5 градусо-дня) диаметр бластодисков составлял 2—2,3 мм. Они стали плоскими, на их поверхности располагались клетки, имевшие диаметр 16—18 мк. Началась дифференцировка зародышевых пластов (рис. 60, *Л*). К исходу 8 сут. диаметр эмбрионального щита достиг 2,5—3 мм. Образовался «краевой язычок» длиной 0,8—1,2 мм (рис. 60, *М*). К исходу 10-х суток диаметр эмбрионального щита достиг 3,5 мм. При средней температуре 8,7° этап длился около 4 сут.; у зародышей с замедленным темпом развития он продолжался на полсуток дольше. При температуре 10—16° этап завершался за 2—3 сут.

5 этап. Формирование головы и туловища зародыша. В возрасте 10 сут. 2 час. (86 градусо-дней) бластодиск имел диаметр 3,4—4 мм и покрывал примерно третью часть желточного мешка. Зародыш вырос до 2—2,2 мм. Появились первые сомиты, начали дифференцироваться отделы головного мозга, наметились зачатки глаз (рис. 60, *Н*). На 11-е сут. при 11—12 сомитах были видны зачатки слуховых пузырьков, начали формироваться хрусталики.

В возрасте 12 сут. бластодерма охватывала примерно половину сферы желточного мешка. У зародышей длиной 3,3 мм насчитывалось до 20 сомитов. Стали заметными обонятельные плакоды (рис. 60, *О*). У эмбрионов длиной 4,2 мм насчитывалось до 30 сомитов и обособилась хвостовая почка. После того как бластодерма закрыла больше половины желточного мешка, чувствительность икры к механическим агентам заметно понизилась. В Соколовском инкубаторе этап продолжался около 6 сут., в Краснопольском — 4 сут.

6 этап. Обособление задней части тела зародыша от поверхности желточного мешка. 16-суточные эмбрионы (150 градусо-дней) имели длину 4,6—5 мм и у них насчитывалось 43—44 сомита. Появились хвостовые миотомы и задний участок туловища начал обособляться от желточного мешка. На этой стадии, то есть несколько раньше, нежели у кеты, чавычи и горбуши, стенки сердечной трубки начали волнообразно сокращаться (рис. 61, *А*). К началу этапа сформировались хрусталики, появились мелкие отолиты, выявились зачатки жаберных крышек. Бластодерма покрыла почти весь желточный мешок. В течение этапа завершался процесс эпиболии. Желточная пробка закрывалась в середине или в конце 17 сут. (155—160 градусо-дней) при 52—53 сомитах, а чаще — при 54—56 сомитах. В отдельных случаях эпиболия затя-

гивалась до 18-суточного возраста и образования 59 сомитов. Как и у других лососей, чувствительность икры в это время высокая.

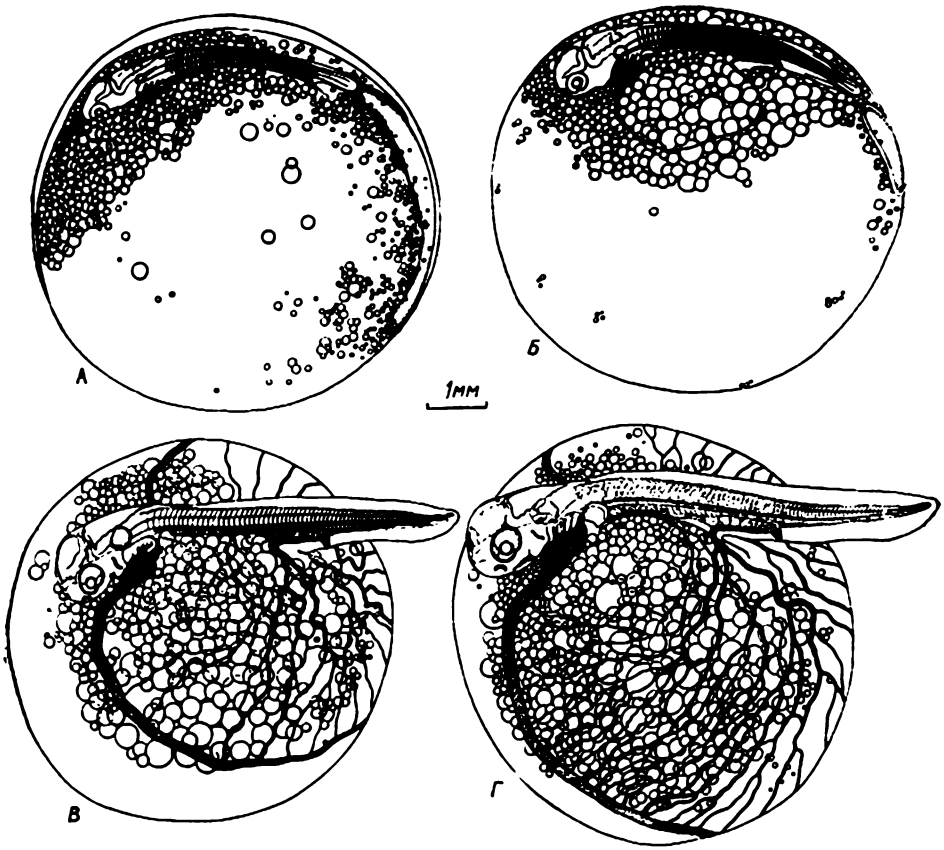


Рис. 61. Развитие симы после образования хвостовой почки до отделения головы эмбриона от желточного мешка
А — эмбрион длиной 5,0 мм с 43 сегментами. *Б* — стадия начала кровообращения, длина эмбриона 5,6 мм. *В* — стадия появления пигмента в глазах, длина эмбриона 7,2 мм, 79 сегментов. *Г* — эмбрион длиной 8,2 мм с 71 сегментом. Прижизненная зарисовка; рис. *Б—Г* сделаны с эмбрионов, извлеченных из-под оболочек

7 этап. **Развитие подкишечно-желточной системы кровообращения.** Циркуляция крови отмечалась в возрасте 17 сут. у зародышей длиной 5,2—5,6 мм, имевших от 52 до 55 миотомов. У некоторых из них в это время еще сохранялась небольшая желточная пробка (рис. 61, *Б*). Эмбрионы, у которых кровообращение начиналось позже, имели не более 59 миотомов и длину 5,8 мм. Первоначально кровь по спинной аорте протекала только до 1—2-го хвостовых миотомов и содержала мало форменных элементов.

В начале этапа намечается ротовая воронка, выявляются зачатки нижних челюстей, голова начинает отделяться от желточного мешка. Позади зачатков грудных плавничков живых эмбрионов просматриваются клубочки пронефроса. На том же уровне с правой стороны выявляется зачаток печени. Эмбрионы энергично поводят хвостом и изредка переваливают тело то на один, то на другой бок.

М. Л. Крыхтин (1962) отметил начало кровообращения у симы после формирования 65 сегментов и достижения эмбрионами длины 7,8—8,3 мм. Его сообщение о движении крови в это время почти до последних сегментов хвоста свидетельствует об описании не начальной стадии кровообращения, а более поздней.

Вскоре после начала кровообращения сосуды обильно заполняются эритроцитами, длина хвостовых артерий и вены увеличивается, на желточном мешке появляется все больше тонких капилляров. После начала кровообращения существенно возрастает интенсивность обмена. При температуре воды 14° и содержании кислорода 10,6 мг/л в течение 1 час. 1 кг икры потреблял 15 мг кислорода. В Соколовском инкубаторе при 9,2° этап длился около 12 час.

8 этап. Возникновение кардинальных вен и смешанного подкишечно-желточного и печеночно-желточного кровообращения. Кардинальные вены образовались в возрасте 18—19 сут., когда эмбрионы достигли длины 5,5—6 мм. У таких зародышей по хвостовой артерии кровь проникала более чем на 20 миотомов. Из хвостовой вены часть ее текла в задние кардинальные вены, остальная — в подкишечную вену. Имелись правая и левая ветви краевой вены желточного мешка. На нем заметно возросла площадь, покрытая капиллярами, и их густота. Возникло печеночное кровообращение.

В течение этапа абсолютная длина головы увеличивалась мало, а относительная — немного уменьшилась. Наблюдался ускоренный абсолютный и относительный рост хвостового отдела, разрастались непарные плавниковые складки. У отдельных эмбрионов в возрасте 21 сут. (197 градусо-дней) в глазах появился меланин.

К исходу 22 сут. эмбрионы достигли длины 6,8—7,2 мм (рис. 61, *В*). Голова отделилась от желточного мешка. Длина хвоста составляла до 30% общей длины и в нем насчитывалось 30—32 миотома. Основания грудных плавников приняли наклонное положение. Появилась задняя брыжеечная артерия.

К концу этапа закончилась сегментация хвоста. Глаза стали серыми. В статоакустических органах четко выявились полукружные каналы и образовались крупные отолиты. Капиллярами покрылось более половины поверхности желточного мешка. Сформировалось две пары жаберных артерий. По всему туловищу образовались сегментальные сосуды (рис. 61, *Г*). При температуре 9,5—9,7° этап продолжался около 7 сут.

9 этап. Формирование печеночно-желточной системы кровообращения. В возрасте 25—26 сут. (235—245 градусо-дней) подкишечно-желточная вена запустевала и с этого времени желточный мешок снабжался кровью только через печень. Эмбрионы имели длину 8—8,5 мм. К указанному времени спинная плавниковая складка разрослась до первых миотомов и в дальнейшем только расширялась. Наметилась закладка непарных плавников.

У эмбрионов длиной около 12 мм (развитие с 13/VIII по 14/IX 1959 г.) голова стала высокой, но ее относительная длина сократилась до 17,3% общей длины. Глаза почернели. Жаберные крышки закрыли первую пару жабер. Хвостовой отдел превысил 37% всей длины, при этом число его миотомов с 32—34, имевшихся на предшествующем этапе, сократилось до 28—29. Сформировались 3 гипуралии, заложились первые лучи в лопасти плавника, начала развиваться капиллярная сеть, хвостовой плавник утратил симметрию. Грудные плавники заметно удлинились (рис. 62, *А*).

На 28-е сутки началось кровоснабжение третьей, а через сутки и 4-й пары жабер. Появились гиоидные дуги аорты. Увеличилась сеть капилляров на верхней поверхности головы. Сегментальные сосуды развились в большей части хвостовых миотомов. Капиллярами покрылся весь желточный мешок. Желточная вена приняла вентральное положение. В возрасте 29 сут., т. е. немного раньше, нежели у горбуши и кеты, на верхней поверхности головы появились многочисленные мелкие липофоры яркой красной окраски. При температуре 9,6—9,9° этап длился 4,5—6 сут.

10 этап. Дифференцировка верхних и нижних конусов миотомов. У некоторых эмбрионов в возрасте 36 сут. (343 градусо-дня) в хвосте выявились зачатки верхних и нижних конусов миотомов (рис. 62, *Б*). Зародыши достигали длины 12,7—14 мм. У них обозначились зачатки верхних челюстей. На 2-й и 3-й жаберных дужках появились зачатки жаберных лепестков. Стали заметными псевдобранхии. Число хвостовых сегментов сократилось до 25—26. Заложились брюшные плавнички. Грудные плавники приобрели подвижность. Сегментальные сосуды образовали сеть капилляров над спинным мозгом и у поверхности тела. На 1 мм² левой стороны желточного мешка длина капилляров достигла 6,7—7,0 мм. В этом возрасте, то есть значительно позже липофоров, на голове появились первые меланофоры. Выявились железки вылупления.

Эмбрионы приобрели способность хвостом производить волнообразные движения. С короткими интервалами они ритмично машут грудными плавничками. Возросла интенсивность дыхания. За 1 час при температуре 10—11° 1 кг икринок потреблял до 17—18,8 мг кислорода.

На Соколовском заводе при средней температуре 10° этап длился 8—9 сут.; на Адотымовском заводе к этому времени температура понизилась до 4,2° и этап продолжался более полумесяца.

11 этап. Развитие подвижности челюстей, жаберных крышек,

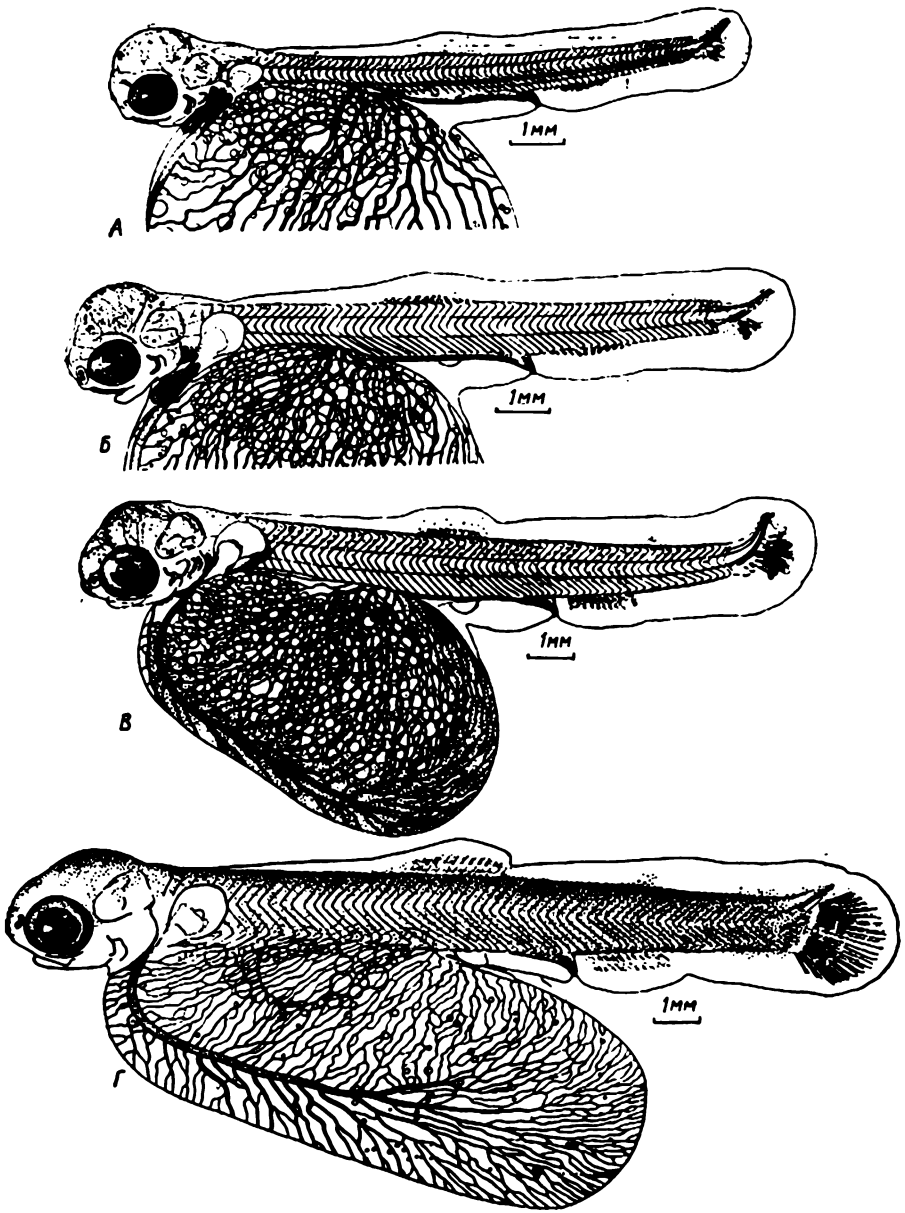


Рис. 62. Эмбрионы симы, извлеченные из-под оболочек
А — стадия закладки непарных плавников, длина эмбриона 11,8 мм. *Б* — стадия закладки брюшных плавников, длина эмбриона 13,5 мм. *В* — начало дифференциации жирового плавника, длина эмбриона 15,9 мм. *Г* — зародыш во время массового вылупления, длина 20,0 мм; его развитие проходило при средней температуре 9,9°, возраст 53 сут.

завершение инкубации. К началу последнего этапа инкубации икры эмбрионы увеличились примерно до 15 мм. В Соколовском инкубаторе этап начинался на 38—40-е сут. К этому времени увеличившиеся нижние челюсти полностью прикрыли ротовое отверстие. Челюстями и жаберными крышками эмбрионы совершали энергичные движения. Слуховые пузырьки максимально сблизились с глазами. Продолжал дифференцироваться хвостовой плавник. В спинном и анальном плавниках закладывались опорные элементы. Пигментация тела усилилась; появились меланофоры невронального и гемального рядов.

К 42-м сут. (405 градусо-дней) эмбрионы достигли длины 15,5—16 мм. На Адотымовском заводе, где осенью температура резко понижается, аналогичное состояние отмечено в возрасте 70 сут. (рис. 62, *В*).

При температуре 10,3—10,7° этап длился 10—14 сут., а при средней температуре 4,3° — 24—27 сут.

12 этап. Пассивное состояние свободных зародышей. В первой серии за время инкубации температура изменялась в пределах 8,4—10,7°; первые эмбрионы вышли из икринок на 48 сутки, массовое вылупление проходило на 52—53-е сут. (518—528 градусо-дней), а последние эмбрионы вылупились на 56-е сут. (560 градусо-дней). В икре других серий наиболее ранним было вылупление в возрасте 45 сут. (452 градусо-дня). Сима вылупляется дружно. Раньше выходили зародыши из мелкой икры. На Адотымовском заводе, где температура колебалась в пределах 8,3—4,5°, вылупление началось на 68-е сут. (423 градусо-дня) и было массовым в возрасте 80—83 сут. (до 494 градусо-дней). На Краснопольском заводе икра инкубировалась 35—48 суток (450—550 градусо-дней).

При постоянной температуре 16,2° инкубация икры жилой симы длилась 28,5 сут., а при 5,8°—84 сут. Наибольший выход нормальных эмбрионов наблюдался при температуре от 8 до 11°; в этих условиях инкубация завершалась за 505—508 градусо-дней (Kawajiri, 1927).

В мелкой икре эмбрионы достигают длины 16—18 мм, в крупных икринках — 20—21 мм. Особи раннего срока вылупления имеют в хвосте 11—13 лепидотрихий, расчленение которых начинается, а в период массового вылупления насчитывается до 17—20 лучей и в средних лучах имеется по три членика.

В нашей первой серии массовое вылупление проходило при длине от 18,7 до 20,3 мм (рис. 62, *Г*). Эмбрионы имели 37—39 туловищных и 23—25 хвостовых миотомов. Хвостовой отдел, измеренный от переднего выступа первого хвостового миотома, достигал 39% длины зародыша, а при измерении от анального отверстия составлял 35—36% всей длины. Из непарной плавниковой складки вычленились анальный, спинной плавники и обозначился контур жирового плавника. В грудных плавниках начали формироваться лучи.

Ко времени вылупления глаза зародышей приобрели подвижность. Жаберные крышки полностью прикрывали жабры. В жабрах и псевдобранхиях развивалась сеть капилляров. Почти завершилось образование перегородок обонятельных отверстий. Органы боковой линии за инкубацию достигли такого же уровня развития, как и у кеты (рис. 63, *А*). Имелся небольшой зачаток

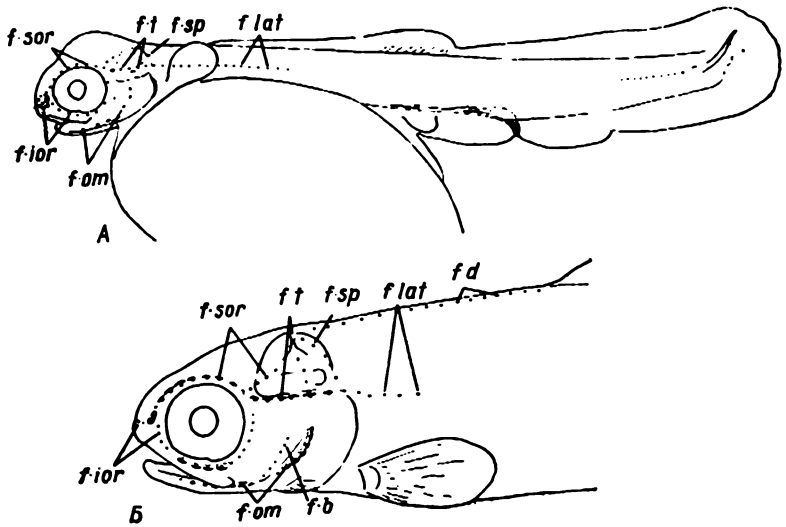


Рис. 63. Органы боковой линии у симы при выходе зародышей из икринки (*А*) и у личинки длиной 32,2 мм (*Б*)
Борозды формирующихся каналов оттенены пунктиром, крупными точками обозначены невромасты: f. b — органы югальной группы щечной области; f. d — спинной ряд невромастов; f. lat — боковой ряд невромастов; f. ior — подглазничные органы; f. om — преоперкуломандибулярные органы; f. sor — надглазничные бугорки; f. sp — надвисочные органы; f. t — височные бугорки

плавательного пузыря, наметилось вычленение желудка. На первой жабре заложилось 3—5 жаберных тычинок (рис. 64, *А*). По уровню развития сима при вылуплении сходна с кижучем. Среди всех лососей ее зародыши выделяются интенсивной пигментацией.

Как и у других лососей, вылупившиеся зародыши ведут себя пассивно и их реакции на внешние раздражители нечетки. В малоактивном состоянии при температуре 10,6° зародыши симы находятся 8—11 сут., а при 3,8° — 18—25 сут.

13 этап. Формирование непарных и брюшных плавников, развитие плавательного пузыря. В возрасте 60—64 сут., когда сима достигала длины 23—25 мм, она стала перемещаться навстречу потоку, положительно реагировать на прикосновение посторонних предметов, отрицательно относиться к свету.

Рот зародышей принял полуконечное положение (рис. 65, *А*). В кожистых перепонках жаберных крышек появились лучи. Лучи хорошо выявились в спинном, анальном, грудных плавниках и начали формироваться в брюшных плавниках. Густота сосудистой сети желточного мешка сократилась, уменьшились его объем и площадь, не закрытая миотомами.

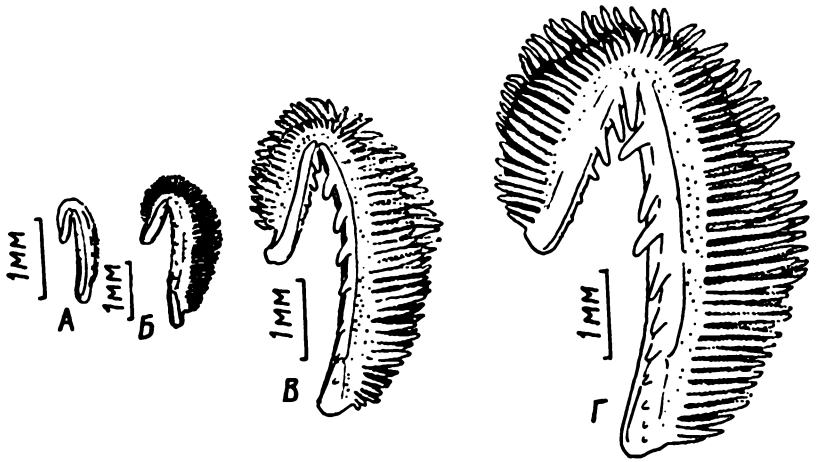


Рис. 64. Первая левая жабра снмы
А — во время массового вылупленія, длина зародыша 18,5 мм. *Б* — в начале формирования темных пятен на боках тела, длина свободного зародыша 23,7 мм. *В* — у личинки длиной 33,0 мм. *Г* — у малька длиной 38,5 мм

Зародыши приобрели темную окраску, причем много хроматофоров появилось на непарной плавниковой складке. В отличие от родственных видов, у симы хроматофоры имеются и на преанальной плавниковой складке вблизи ануса. В коже наряду с красными липофорами появились более мелкие хроматоформы оранжевого цвета.

При температуре 9,4—9,6° через 25—30 сут. после вылупления на боках тела появляются темные пятна (рис. 65, *Б*). К этому времени на челюстях прорезаются зубы. Хвост принял симметричную форму и в нем наметилась выемка. Его лучи начали разветвляться, заложилось несколько редуцированных лучей. Брюшные плавники приобрели подвижность. Преанальная складка продолжала расти. Тело свободных зародышей стало более обтекаемым. Возросла вязкость желтка и жировые капли перестали в нем перемещаться. Появились первые пилорические придатки, начали формироваться петли кишечной трубки, наблюдалась слабая перистальтика. Зачаток плавательного пузыря достиг длины 3—3,5 мм; начался его быстрый рост. В питомниках такие

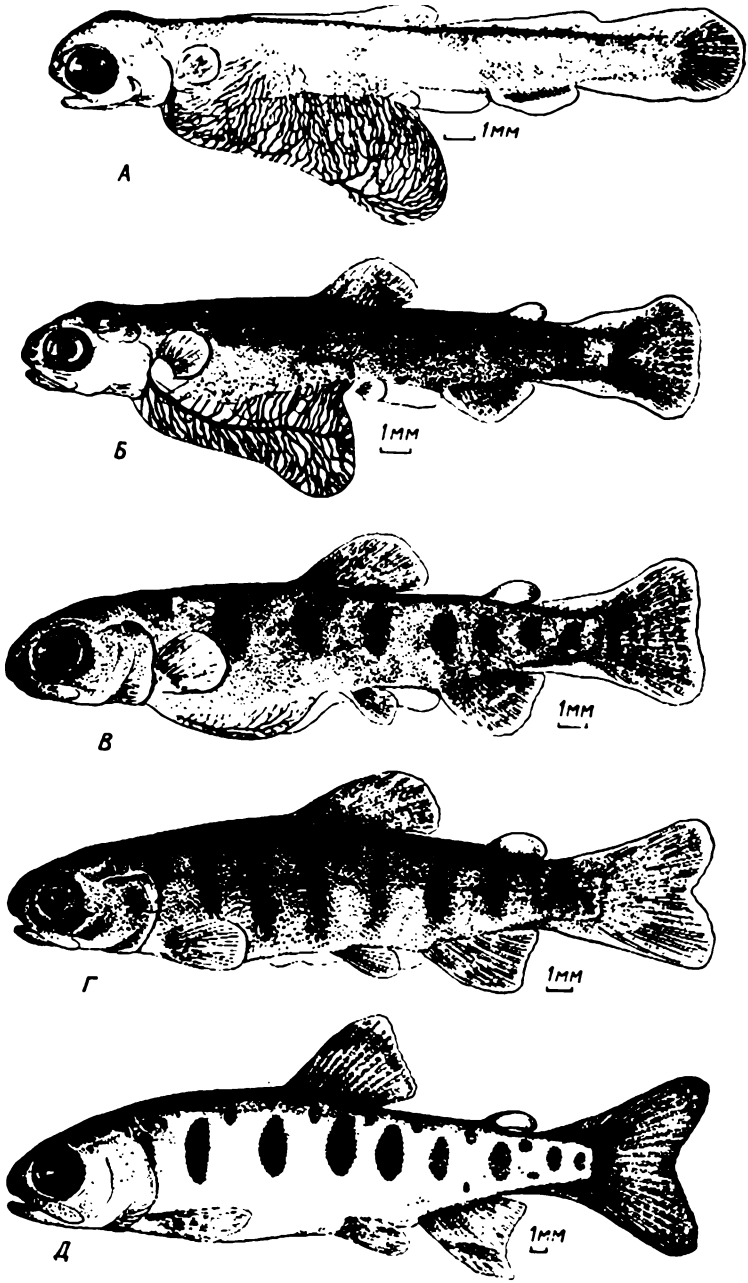


Рис. 65. Сима разного возраста

А — свободный зародыш длиной 25,1 мм. *Б* — свободный зародыш длиной 24,6 мм. *В* — личинка длиной 28,3 мм. *Г* — сплывающая с нерестилища личинка длиной 32,5 мм. *Д* — малек длиной 48,7 мм

зародыши время от времени поднимаются в толщу воды, но долго плавать они еще не могут и вскоре опускаются на дно.

В Соколовском питомнике при температуре 9,2° этап длился 25—30 сут., в Адотымовском при 2,7° — 2,5—3 месяца.

Личиночный период развития

Этап смешанного питания. При понижении температуры с 9,6 до 8,6° через 35—40 дней после вылупления сима достигала длины 25—29 мм и переходила к жизни в толще воды. Плавательный пузырь заполнился воздухом. Плавники личинок стали крупными. Кончики лепидотрихий разветвились. Преанальная плавниковая складка удлинилась до 5,5—6 мм. Поперечные темные пятна на боках тела стали крупными. Остаток желтка весил 35—55 мг и снизу еще не полностью закрывался брюшными стенками (рис. 65, *В*). Дифференцировались железистый и пилорический отделы желудка. При вскрытии личинок невооруженным глазом различался пол.

Личинки хорошо ориентируются в пространстве, в толще воды двигаются во всех направлениях, активно захватывают мелкий живой и искусственный корм. В аквариуме еще при значительном остатке желтка они поедали частицы яичного порошка, охотились за мелкими дафниями, брали со дна мелких или мелко порезанных олигохет и личинок хирономид.

Переход к жизни в толще воды сопровождается утратой светобоязни и положительной реакции на прикосновение. Однако личинки избегают прямых солнечных лучей. В природе подобная смена поведения предшествует выходу симы из грунта.

Вблизи гнезд молодь долго не держится. На юге Сахалина, в р. Калининке, миграция личинок из района нерестилищ вниз по реке в 1954 г. отмечена в конце апреля. Севернее, в р. Пугачевке массовый скат личинок проходит в течение мая и заканчивается в первых числах июня. Эта миграция напоминает картину ската горбуши и кеты. В дождь и при сплошной облачности 25 и 26/V 1954 г. в установленную ловушку в р. Пугачевке первые экземпляры попались в 20 час. 45 мин., наибольшие уловы были в 21 час. 40 мин. и в полночь, позже начали снижаться и с рассветом прекратились.

Мигрирующие с нерестилищ личинки имели длину от 27,9 до 35,0 мм, чаще 30—31 мм, и вес от 130 до 280 мг, причем основная масса личинок весила 180—220 мг. У подавляющего большинства личинок обнаруживались следы желтка и лишь у некоторых особей его вес достигал 3—5 мг.

У мигрирующей симы в отношении к длине тела (по Смитту) длина головы составляла 21,8—25% ($23{,}71 \pm 0{,}27$), высота головы — 13,1—16% ($15{,}2 \pm 0{,}18$), наибольшая высота тела — 14,8—18,7% ($16{,}4 \pm 0{,}25$), длина грудных плавников составляла 13,1—

18,7% (16,45±0,34), брюшных от 9,8 до 14,6% (11,45±0,26), высота спинного 13,7—18,2% (15,82±0,35) и высота анального 12,1—15,2% (13,45±0,25). На боках тела мелких особей имелось по 4, а у крупных до 8 ярких поперечных полос. В спинном и анальном плавниках развивались белесая и темная полоска (см. ниже). Преанальная складка выступала вперед за вертикаль, опущенную от переднего края основания спинного плавника, на ней имелись липофоры и меланофоры, однако не у всех особей (рис. 65, *Г*). По уровню дифференцировки органов боковой линии (рис. 63, *Б*) такие личинки близки к личинкам кеты длиной 35 мм (Дислер, 1960).

Желудки большинства скатывающихся симят были пустыми, тогда как кишечник, чаще его задний отдел, заполнен трудно перевариваемыми остатками пищевых организмов. Это указывает на активное питание личинок в районе нерестилищ. У 55% покатных личинок обнаружены остатки личинок Chironomidae, а у 44% особей — остатки личинок Ephemeroptera; их вес составлял соответственно 24,4 и 61% веса пищевого комка. Уже в этом возрасте 33% личинок имели остатки наземных и воздушных беспозвоночных, вес которых в пищевом комке достигал 14,6% (определение пищевых остатков проведено членом нашего отряда С. П. Воловиком, 1963).

Скатывающиеся личинки симы, в отличие от горбуши и кеты, не выходят в море. Назначение их миграции другое — расселение по реке и освоение обширных кормовых угодий. Дальнейший нагул проходит на хорошо прогреваемых мелководных прибрежных участках верхнего и среднего течения рек, проток и заливов, нередко обильно заиленных. Нами личинки встречались в местах с температурой воды до 21°. Первое время они держатся стайками от 3—5 до нескольких десятков экземпляров. Личинок симы часто можно видеть среди молоди кеты. В конце личиночного периода развития преанальная плавниковая складка быстро резорбируется. Личиночный период в реке длится до 2—2,5 месяцев.

Мальковый период развития

Исследуя разновозрастную молодь, М. Л. Крыхтин (1962) выделил этап нагула на мелководных участках и этап нагула в стрежневой части реки. Последний продолжается до смолтификации.

Этап нагула мальков на мелководных участках. В конце этапа смешанного питания меняются места обитания, поведение, экстерьер и окраска молоди (см. рис. 65, *Д*). К началу малькового периода развития бока тела и брюшко становятся серебристыми, а спинка темной, оливково-зеленоватой с синим оттенком. На серебристом фоне выделяются крупные черные овальные боковые пятна. Между их верхними концами располагаются мелкие черные овальные пятна с более размытыми краями, а позже появ-

ляются круглые еще более мелкие пятнышки ниже крупных боковых пятен. Яркую окраску приобретают плавники. Перепонка спинных плавников становится оранжевой, более яркой у основания; дистальные концы передних ветвистых лучей покрываются белым пигментом, за которым, ближе к основанию лучей, проходит полоса черного пигмента, а остальная часть плавника окаймлена узкой красно-оранжевой полоской. Анальный плавник, кончик которого заострен, имеет сходную окраску. Основание, передняя сторона и кончик жирового плавника покрываются черными и ярко-оранжевыми хроматофорами, а середина его — желтыми. Перепонка хвостового плавника желто-оранжевая с яркой оранжевой каймой и многочисленными меланофорами, группирующимися у основания лопасти и недалеко от кончиков лучей. На брюшных плавниках меланофоров и липофоров значительно меньше, их кончики белесые. Грудные плавники окрашены в желто-оранжевый цвет и только у основания имеют немного меланофоров. Молодь, живущая на темных грунтах, приобретает более темную окраску.

При средней длине 43,8 мм высота тела мальков достигает 22,55±0,26% их длины. По отношению к длине тела высота спинного плавника составляет 18,75±0,33%, анального 16,3±0,32%, длина грудных 18,97±0,28 и брюшных плавников 13,8±0,2%. К началу малькового периода жизни число зачатков жаберных тычинок достигает 17—18 (рис. 64, *Г*). Пилорических придатков насчитывается 33—36, тогда как у взрослых особей их от 35 до 68 (Hikita, 1962).

В р. Белой в конце июля 1959 г. среди выловленных мальков были особи длиной 38,5—40 мм, у которых ниже жирового плавничка чешуйки имели по одному склериту. В р. Лесной на юге восточного побережья острова мы вылавливали мальков длиной 45—46 мм, которые имели только центральную площадку закладывающихся чешуек. Чем определяется расхождение времени закладки чешуи, покажут дальнейшие исследования.

Мальки расселяются по мелководьям, держатся разрозненно за небольшими песчаными гребнями, камешками, затонувшими веточками. Отсюда они совершают короткие броски за проносимыми потоком мелкими предметами — возможным кормом, и возвращаются на прежнее место. Свой миниатюрный охотничий участок мальки агрессивно охраняют. В опытных садках мальки не покидали ранее занятых приглубых тихих участков при дополнительной подсадке молоди, тогда как из мест близких к перепадам воды некоторые особи сплывали вниз (Tanaka, 1973).

Однако мальки держатся одиночками не всегда. Обходя реки после дождей, мы неоднократно наблюдали стайки молоди в небольших заливах, имевших как мелководные, так и глубокие участки, слабое течение и илисто-песчаное дно. В некоторых стайках насчитывалось по 25—30 особей, в других значительно больше. В одной из стаек, обловленных 23/VII 1959 г. в р. Белой,

находилась молодь длиной от 36 до 48 мм. У мелких особей чешуя отсутствовала, у более крупных — имела от одного до шести склеритов. Такие группировки встречались обычно во время паводков, вызванных дождями. При снижении уровня и ослаблении течения молодь вновь расселялась по русловым мелководьям.

Питание молоди симы ранее изучалось в реках юго-западного побережья Сахалина (Крыхтин, 1962). Наш отряд собирал материал преимущественно в реках юго-восточного побережья острова (реки Пугачевка, Найба, Лесная). Основные данные опубликованы (Воловик, 1963, 1964) и используются ниже. В 1970 г. мы проводили наблюдения в реках Барабашевка и Кедровка, впадающих в Амурский залив залива Петра Великого. Коротко остановимся на более существенных чертах видовой специфики питания.

Если у личинок разнообразие пищевых компонентов было небольшим, а средний индекс наполнения желудков составлял 360‰, то у мальков, нагуливающихся на мелководьях, число пищевых компонентов превысило 50 и средний индекс наполнения желудков возрос до 450‰. Частота встречаемости Chironomidae снизилась до 23,6% (9,72% от веса пищи), а Ephemeroptera — повысилась до 68% и они составляли 23,62% веса пищевого комка. Частота встречаемости Trichoptera составляла 13,2%, Plecoptera — 12,2%, вес разнообразных других организмов достигал 41,8% веса всей пищи. Воздушные насекомые встретились у 66% проанализированных особей. Молодь питалась круглосуточно, но наиболее активно ранним утром, в послеполуденные часы и в вечерние сумерки.

Этап нагула молоди на стрежневой части реки. С увеличением размера мальки приобретают способность противостоять более сильному течению и переходят в русловую часть рек. В р. Белой это происходило после достижения длины 45 мм и веса около 2 г. По сведениям М. Л. Крыхтина (1962), мальки переходили в стрежневую часть рек при длине 50—60 мм и весе около 3 г. Расхождения могли определяться особенностями исследованных стад и режима водоемов, состояния кормовой базы в годы наблюдений.

Этот вид в течение всего онтогенеза выделяется значительной высотой тела. У мальков она постепенно повышается. Крупные мальки, перешедшие в русловую часть рек, по меристическим признакам мало отличаются от взрослых особей. Рыбки имеют яркую пеструю окраску (рис. 66). На боках тела выделяются ряды темных пятен разного размера. Вдоль средней линии тела проходит узкая малиновая полоска. Интенсивность липохромовой пигментации плавников по сравнению с предшествующим этапом ослабевает.

Молодь симы начинает потреблять наземных и воздушных беспозвоночных уже весной. С возрастом удельный вес такой пищи повышается. В первое лето наземные и воздушные беспозвоночные составляют более 65% веса пищевого комка, а на следу-

ющее лето — свыше 90%. Разнообразие организмов, потребляемых симой, чрезвычайно велико. Среди них встречаются и мелкие и очень крупные, достигающие половины длины и 10—13% веса самого малька. Во второй половине лета в желудках мальков выявлено свыше 150 разнообразных пищевых компонентов. Следует учесть, что по непереваренным остаткам во многих случаях определение можно довести только до крупных систематических категорий и, следовательно, видовое разнообразие поедаемых симой

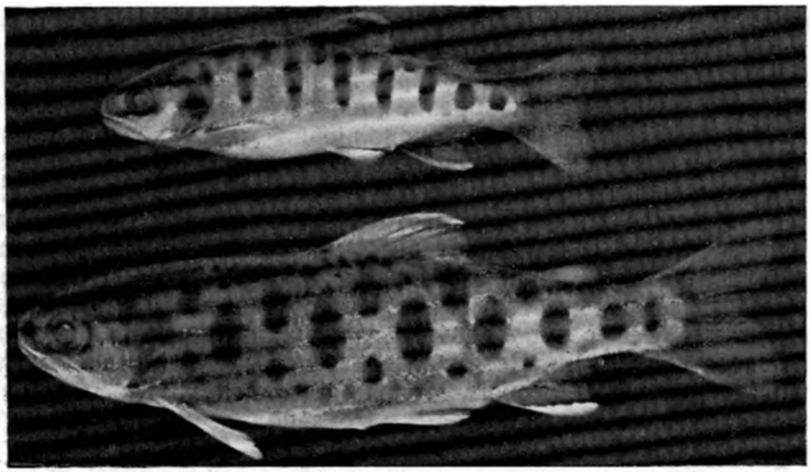


Рис. 66. Молодь симы
А — малек длиной 5,9 см и весом 2,72 г (вверху). *Б* — годовик длиной 9,2 см и весом 9,97 г

животных намного превосходит указанную цифру. Желудки мальков летом обильно заполнены пищей и очень редко встречаются пустыми. Очевидно, большое разнообразие указывает не на низкую обеспеченность пищей, а отражает своеобразие занимаемой симой пищевой ниши. Для жизни ее молоди большое значение имеют беспозвоночные животные, вырастающие вне водоема. Благодаря этому сима и смогла освоить верхние участки горных рек и мелкие ручьи, бедные кормом, и жить в пресной воде круглый год.

Во время нереста кеты и горбуши значительный удельный вес в питании молоди симы занимает их икра, а весной в желудках годовиков встречаются личинки лососей и икра весенненерестующих рыб. В связи с этим возникает вопрос, не являются ли годовики симы врагами молоди кеты, горбуши и других лососей. Наши наблюдения, как и данные других авторов, свидетельствуют о том, что в естественных условиях молодь лососей в желудках симы встречается в течение короткого срока, не часто и в небольшом

количестве (Калмыкова, 1957; Крыхтин, 1962; Воловик, 1963, 1964). Это объясняется, в частности, массовым скатом горбуши и кеты ночью, тогда как молодь симы интенсивно питается при дневном свете. Возможность хищничества возрастает в местах концентрации молоди разных видов и возраста. Такая обстановка может складываться, например, ниже питомников во время выпуска из них молоди, у рыбоучетных и иных заграждений. По подобным искусственным ситуациям судить о роли животного в биоценозе было бы неправильно. Представляется недостаточно обоснованным и беспокойство по поводу истребления мальками симы икры лососей. Известно, что во время икрометания значительный процент икры в гнезда не попадает, а вне гнезд она обречена на гибель. При обильном заполнении нерестилищ икры теряется много. Ею питаются мальки симы, кижуча, чавычи, гольцов. Уничтожение такой икры благоприятно отражается на санитарном состоянии нерестилищ.

Поздней осенью скопления пестряток встречаются на глубоких тихих участках рек и в заливах, где вода немного теплее, нежели в основном русле. Молодь переходит на питание преимущественно бентическими организмами. В подобных участках сима проводит и зимовку.

При изучении характера роста молоди симы было отмечено, что с конца августа линейный рост начинает преобладать над объемным и сеголетки приобретают более прогонистую форму тела (Крыхтин, 1962). Так как некоторое количество симы выходит в море сеголетками, такое изменение характера их роста и формы тела можно поставить в связь с перестройкой организма, предшествующей катодромной миграции.

Тело годовиков перед миграцией становится прогонистым. В покровах обильно откладывается гуанин, который почти скрывает боковые темные пятна. Уменьшается количество полостного жира. В последнее время жизни в реке отмечена тенденция к снижению в крови смолтов хлоридов, мочевины, аминокислот и возрастанию общего азота, жиров, содержащих фосфор, а также воды (Kubo, 1955). Смолты перемещаются вниз и образуют большие стаи в глубоких тихих участках, где вода немного теплее, нежели в основном русле реки. Отсюда при благоприятных внешних условиях молодь активно мигрирует в море.

Особенности размножения и развития симы

Распространение симы ограничено юго-западной частью ареала тихоокеанских лососей. Вид включает проходную и жилую формы. Нерестовые популяции в сахалинских реках представлены трехлетками и небольшим количеством четырехлеток; изредка встречаются пятилетки. Значительный процент самцов созревает в годовалом возрасте и такие карликовые особи нерестятся повторно.

Сахалинская сима мелкая, малоплодовитая; средняя длина самок менее 50 см, средняя плодовитость 1700—2000 икринок. Самцы в массе мельче самок. В южнокурильских и некоторых камчатских реках размножается рыба сходного качества. В Амуре, реках Приморья, Корейского полуострова и о. Хоккайдо воспроизводится крупная высокоплодовитая рыба. В Приморье средний размер самок достигает 60 см, а плодовитость — 4000 икринок. У зрелых самцов горб выражен отчетливее. Многие особи приморской симы живут на год дольше сахалинской.

В южной части ареала распространена жилая форма, самки которой созревают в возрасте 3—6 лет, имеют небольшой размер и выметывают от 50 до 400 икринок. В некоторых озерах жилая сима достигает длины 50 см.

Ход в реки начинается после ледохода, на ранних стадиях зрелости. В верховья рек производители поднимаются медленно. Нерест на Сахалине длится со второй половины июля до начала сентября, преимущественно в августе. В южные реки Приморья и некоторые реки о. Хоккайдо сима идет позже и нерестится в сентябре—октябре. Массовые нерестилища симы находятся в верховьях горных рек, а также в мелких притоках, где удобных для размножения участков мало; нерестовые бугры располагаются разреженно. Этим объясняется сравнительная малочисленность популяций.

Нерест проходит на мелководных участках со скоростью течения 40—60 см/сек, в отдельных участках более 100 см/сек. Вблизи нерестящихся самок чаще держится по одному проходному самцу и карликовые самцы. Икра выметывается двумя, реже тремя порциями и закапывается на глубину 15—25 см.

На речных нерестилищах в воде, взятой из бугров, кислорода содержалось от 7,5 до 11,5 мг/л (71,0—104,7% насыщения), а в буграх, располагающихся вблизи выхода грунтовых вод, — 7,4—9,4 мг/л (65,5—87,1% насыщения). Значения pH колебались от 6,0 до 6,7. В период инкубации икры, отложенной в начале нерестового сезона, температура в гнездах варьирует в пределах 17,2—8,4° и инкубация завершается за 33—40 сут. В заводских условиях сима развивается нормально при содержании в воде кислорода в пределах 2,5—7,0 мг/л (35—70% насыщения) и скорости течения в аппаратах около 2—2,5 см/сек. В опытах с икрой жилой симы лучшие результаты получены при температуре от 7 до 11°.

Соответственно быстрому течению на нерестилищах самцы симы выделяют много спермы с высокой концентрацией сперматозоидов. В эякуляте на 1 г живого веса самца в среднем приходится свыше 300 млн. сперматозоидов, больше чем у других тихоокеанских лососей. Вес зрелых икринок у сахалинской симы варьирует от 126 до 226 мг ($M = 174{,}79 \pm 3{,}22$). Набухшие икринки имеют диаметр 6—8 мм. Оболочка икринок относительно тонкая—32—50 мк. Икринки богаты астаксантином и окрашены в интенсивный оранжево-красный с розоватым оттенком цвет.

В связи с большим содержанием в яйцеклетках желтка процесс эпиболии у симы продолжается дольше, чем у нерки и кижуча и завершается после формирования 52—57 сомитов. Пульсация сердечной трубки и сокращение миотомов отмечены на стадии 43—44 сомитов (раньше, нежели у горбуши, кеты и чавычи). Кровообращение устанавливается после образования 52—55 сомитов — раньше, чем у большинства родственных видов. Эмбриональные органы дыхания формируются быстро и достигают мощного развития. Грудные плавники и жаберно-челюстной аппарат приобретают подвижность раньше, чем у горбуши (около 340 градусо-дней), и раньше, чем у нее закладываются жаберные лепестки. Отмеченные признаки свидетельствуют о приспособленности симы к развитию в условиях относительно низкого содержания кислорода. По сравнению с другими лососями пигмент в глазах симы появляется раньше (около 200 градусо-дней), тело зародышей пигментируется интенсивнее.

Эмбрионы симы вылупляются на более низком уровне дифференцировки в сравнении с неркой и горбушей. Период эндогенного питания вылупившихся зародышей, наоборот, удлинен.

Тело личинок симы как бы опоясывают темные поперечные полосы. Преанальная плавниковая складка растет и сохраняется почти так же долго, как и у кижуча. После выхода из гнезд личинки некоторое время живут группами, нередко входят в стайки кеты; питаются преимущественно бентосом.

Мальки высокотелы. Непарные плавники у них высокие, имеют удлиненные первые ветвистые лучи и характерную окраску. Грудные плавники длинные. Поперечные полосы на боках тела превращаются в крупные черные овальные пятна. Выше и ниже этих пятен со временем появляются ряды более мелких пятнышек. Мальки ведут одиночный образ жизни, занимают индивидуальные участки и агрессивно их охраняют. Отсюда они совершают броски за проносимыми потоком кормовыми объектами. Рацион чрезвычайно разнообразный; летом в пище преобладают наземные и воздушные беспозвоночные, сносимые в реку ветром и дождем.

Достигнув длины 45—50 мм, мальки из прибрежных мелководий переходят на более глубокие участки рек с быстрым течением. Пятнистый рисунок на их теле продолжает усложняться. Вдоль средней линии тела появляется узкая розоватая полоска. Высота тела увеличивается. Непарные плавники с возрастом относительно укорачиваются. Осенью молодь уходит на приглубые тихие участки рек и в заливы, где собирается в стаи и зимует.

Крупная молодь поедает икру других лососей, вынесенную из гнезд, и уничтожает некоторое количество молоди горбуши и кеты. Специальными исследованиями показано, что значительного ущерба запасам других лососей сима не приносит. Ее молодь питается в основном кормами, слабо используемыми другими промысловыми рыбами, и поэтому сима является ценным компонентом ихтиоценозов горных рек и озер.

Небольшое количество молоди симы мигрирует в море сеголетками, подавляющее количество проводит в реках одну зиму, некоторое — две зимы, а в приморских реках наблюдается и по три зимовки. Скат из рек в море продолжается с апреля — мая по сентябрь — октябрь. Продолжительный пресноводный цикл жизни, наличие жилой формы, повторное созревание карликовых самцов, а также повторное созревание некоторых самок, выращиваемых в прудах, свидетельствуют о филогенетической древности вида.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ И ОСОБЕННОСТЕЙ РАЗВИТИЯ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

СПЕЦИФИКА ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ЛОСОСЕЙ

Автор теории экологических групп рыб писал: «Приспособления рыб к условиям размножения и развития отражают в себе не только существенные экологические моменты эмбрионального периода, но также существенные моменты всех остальных периодов жизни. Они накладывают печать на биологию взрослых рыб, определяют характер миграций, возможности переселений и пределы распространения рыб» (Крыжановский, 1949, стр. 237). Исследования лососей дают большой материал, убеждающий в глубоком смысле и справедливости приведенного обобщения.

Лососи относятся к литофильным закапывающим икру рыбам. В галечно-песчаном грунте икра может развиваться лишь при постоянном водообмене. В связи с этим производители для икрометания отыскивают участки с хорошо омываемым грунтом. Во время нереста грунт очищается от ила, мелкого песка и определенным образом стратифицируется, благодаря чему проточность нерестовых бугров улучшается. Для этих рыб характерно также то, что их икра и личинки находятся в полной темноте и испытывают механические воздействия галечника и песка. Развитие в гнездах продолжается долго, и личинки достигают высокого уровня дифференцировки, благодаря чему увеличиваются шансы выживания молоди и после выхода из гнезда. Высокая выживаемость закопанной икры позволила рыбам данной экологической группы пойти по пути снижения плодовитости и увеличения размера икринок, то есть обеспечения зародышей большим запасом питательных веществ, без чего не мыслимо длительное использование защитных свойств гнезд. Существенное значение имеет то обстоятельство, что икра и личинки в грунте испытывают меньшее влияние сезонных и суточных колебаний температуры, которые значительны в водоемах средних и высоких широт. Это позволило лососям и экологически близким рыбам освоить пресные водоемы разных климатических зон. В морях же эти рыбы размножаться не могут.

В зависимости от особенностей климата, типа нерестовых водоемов и избираемых стаций абиотические условия развития колеблются в значительных пределах. Поскольку численность и плотность нерестовых популяций, динамические свойства произ-

водителей и плодовитость у рыб различаются, в процессе икрометания нерестовый субстрат расчищается неодинаково, икра закладывается на разную глубину, отличается и густота ее распределения. Кроме того, количество погибающих после нереста и разлагающихся производителей сказывается на гидрохимическом режиме и кормности нерестовых водоемов. Все это создает большое разнообразие условий размножения и развития, широкие возможности адаптивной радиации литофильных закапывающих икру рыб и проявляется в специфике экологии видов и внутривидовых форм.

Избирательное отношение некоторых тихоокеанских лососей к нерестовым водоемам отметил еще С. П. Крашенинников (1755). С тех пор таких наблюдений проведено много. Однако до сего времени приходится встречаться с переоценкой сходства нерестилищ разных видов и особенно часто с недоучетом специфики экологии внутривидовых группировок. Этот важный вопрос целесообразно обсудить подробнее.

При сравнении экологии разных видов привлекает внимание тот факт, что в типичных озерах из тихоокеанских лососей размножается только генеративно-лимнофильная нерка. Молодь нерки живет стаями. В озерах она находит достаточно стабильную кормовую базу в виде планктона и держится в них долго; часть особей созревает, не выходя в море. Проходная форма, размножающаяся в озерах, выделяется наиболее продолжительным пресноводным циклом жизни и в трофическом отношении тесно связана с пресными водами. Жилая же нерка полностью существует за счет кормовых ресурсов пресных водоемов. От этих форм значительно отличается генеративно-реофильная нерка, освоившая ключевые и речные нерестилища со слабым течением. Кормовые ресурсы проточных водоемов беднее, живущая в них молодь питается более разнообразной пищей, в основном бентосом, и вынуждена рано покидать нерестовые водоемы. Если такая молодь не попадает в озера или лимнокрены, богатые кормами, то выходит в море, имея небольшие размеры, и подвергается значительной элиминации. Высокая гибель молоди компенсируется повышенной плодовитостью. Названные экотипы отражают главные направления внутривидовой эволюции нерки.

Рассматриваемый вид размножается на местах выхода грунтовых вод и развивается при низком содержании кислорода. В связи с разнообразием термического режима этих вод, отражающемся на темпе развития и времени, благоприятном для нереста, стоит обособление сезонных рас. Как и у других лососей они подразделены на локальные стада.

Е. М. Крохин (1960) показал отчетливое различие качества вод, омывающих отдельные нерестилища летней нерки даже в небольшом озере, и связал это с неоднородностью геологического строения побережья. В качественном разнообразии вод отдельных

нерестовых участков, узкая локализация которых находится в соответствии с дискретным распределением аккумуляторов грунтовых вод, можно видеть одно из оснований четкого возврата производителей к местам своего рождения и репродуктивной обособленности небольших группировок. Для нерки типично обилие подобных, экологических по своей природе, структурных элементов, образующих сложные популяционные системы. Особенности видовой и популяционной структуры нерки давно привлекли внимание исследователей. Разными методами убедительно показана морфобиологическая и генетическая специфика группировок разного уровня и их привязанность к определенным нерестилищам и водоемам (Gilbert, 1924; Thompson, 1945; Крогиус, 1949; Schaefer, 1951; Крогиус, Крохин, 1956; Hartman, Releigh, 1964; Mathisen, 1966; Foerster, 1968; Коновалов, 1972; Ricker, 1972, и др.).

Кета занимает иную экологическую нишу и дивергировала в других направлениях. Этот вид использует нерестилища, питаемые как подрусловым потоком, так и грунтовыми водами. В границах бассейна Палеоамура на местах выхода грунтовых вод кета размножается осенью и зимой. Осенненерестующая форма развивается при низком насыщении воды кислородом, высоком напряжении углекислоты, в слабокислой среде. Летненерестующая кета того же региона занимает речные нерестилища, омываемые водами подруслового потока с небольшой примесью грунтовых вод поверхностного залегания. Такие воды, как правило, более насыщены кислородом, однако водный и газовый режим нерестилищ летней кеты менее устойчив. Нередки случаи массового обсыхания и промерзания гнезд, вызывающие катастрофическое снижение запасов. В течение длительного периода в Амуре численность летней кеты находится в депрессивном состоянии, однако ее нерестилища не заселяются осенней кетой, что подтверждает четкую экологическую специализацию названных форм.

В противоположность амурской, камчатская летненерестующая кета размножается в ключах, лимнокренах и в реках на местах выхода грунтовых вод. Следовательно, в отношении режима водоснабжения нерестовых бугров, условий развития она оказывается аналогом не летней, а осенней амурской кеты. Очевидно, камчатская и амурская летненерестующие формы кеты экологически и морфобиологически не идентичны и таксономически должны быть обособлены (Смирнов, 1973). На Камчатке имеется и осенненерестующая кета, выделенная в особую расу (Абрамов, 1948); ее нерестилища отличаются от нерестилищ осенней кеты Амура. По ряду морфологических признаков отличается кета р. Анадырь, причем указывается, что отличия достигают подвидового ранга (Куликова, 1971, 1972).

В пределах обширного ареала кета воспроизводится в бассейнах, обособившихся в отдаленные эпохи и отличающихся гидрологическим режимом и составом фауны; нагуливаются стада также на разных акваториях. Это не могло не отразиться на мор-

фобиологической специфике так называемых сезонных рас различных регионов, что следует внимательно учитывать в исследовательской и практической деятельности.

Изучение осенней и летней амурской кеты выявило качественное разнообразие локальных стад (Бирман, 1951, 1956; Световидова, 1961). Приведем один пример. Осенненерестующая кета заходит в Амур мало зрелой и до нерестилищ проходит путь в 2000 км и более. Этот момент сказывается на качестве производителей и биологии молоди, которая в реке достигает значительного размера. В небольшие же реки островов осенняя кета заходит почти зрелой, нерестится, начиная с первых километров от моря, и ее молодь в массе покидает реки до закладки чешуи. Трофическая связь такой кеты с пресными водоемами значительно слабее, по сравнению с амурской кетой. Благодаря экологической пластичности вид занял водоемы различного типа, разные стации в них, широко расселился и достиг высокой численности.

Горбуша размножается преимущественно летом на речных нерестилищах, грунт которых омывается подрусловым потоком. Такие нерестилища на больших площадях имеют сходный режим и на них воспроизводятся чрезвычайно многочисленные популяции. В течение нерестового сезона наблюдается несколько подходов производителей разного качества. Осенью этот вид размножается вблизи выходов грунтовых вод (в некоторых местах — в ключах), а также в районах с мягким климатом. Осенненерестующая раса малочисленнее, условия ее воспроизводства стабильнее.

В реках с крутым склоном и при чистом каменисто-песчаном ложе нерестовые бугры хорошо аэрируются и икра горбуши развивается при более высоком содержании кислорода, по сравнению с другими видами. Однако в пределах огромного ареала гидрологический, газовый режим рек и климат не одинаковы, условия развития и нагула различаются. При исследовании летненерестующей горбуши разных регионов выделены группировки, воспроизводящиеся в крупных реках или группах рек (Правдин, 1932, 1940; Кагановский, 1949; Двинин, 1952; Енютина, 1954, 1972; Воловик, 1967б).

Данному виду свойственны многочисленные гнездовые группировки и очень высокая плотность заполнения нерестилищ производителями. При размножении они проводят сплошную расчистку больших площадей. Этим обеспечивается хорошая аэрация заложенной икры. С другой стороны, при расчистке нерестового субстрата обедняется и без того скудная бентофауна горных рек. Откорм многочисленного потомства в таких условиях невозможен и молодь горбуши покидает реки, как правило, до перехода на активное питание. Таким образом, вид практически целиком существует за счет кормовых ресурсов морей и океана.

На русловые нерестилища горных рек систематически воздействуют мощные паводки, изменяя их топографию. Приспособлением к столь изменчивой обстановке является слабая привязан-

ность горбуши к «родному дому». Недостаточно четкий хоминг горбуши в такой же степени имеет адаптивное значение, как и сильно выраженный хоминг нерки.

Нередко наблюдается близкое расположение нерестилищ горбуши и летней кеты. Специальными исследованиями выявлены их особенности. Условия развития горбуши стабильнее, ее гнезда аэрируются лучше. Показано, что благодаря выбору различных стаций эти лососи не вступают в противоречия из-за нерестовых площадей (Никольский, 1952, 1954а; Васильев, Юровицкий, 1954; Соин, 1954; Васильев, 1958; Стрекалова, 1963).

Чавыча Камчатки размножается в руслах рек и протоках. Она занимает участки с быстрым течением и крупнокаменистым плотным грунтом. Удержаться и устроить в таких местах гнезда менее мощные лососи не в состоянии. Нерестовые бугры снабжаются водами подруслового потока с некоторой примесью грунтовых вод поверхностного залегания. Осенью они быстро охлаждаются, почему размножение камчатской чавычи и приурочено к лету. В р. Камчатке встречаются и мелководные нерестилища с довольно рыхлым грунтом (Вронский, 1972). Кормовая база в районе нерестилищ ограниченная. В связи с этим мальки вскоре после выхода из гнезд расселяются по реке. Они занимают индивидуальные участки и охраняют их. Миграция в море совершается после одной или двух зимовок.

В реках Северной Америки кроме аналогичной летненерестующей формы, занимающей северные районы, обитает чавыча с осенним и зимним нерестом. Эти рыбы размножаются на местах выхода подпочвенных вод, долго сохраняющих нерестовые температуры. Из южных рек большой процент или даже вся молодь осененерестующей чавычи мигрирует в первое лето. Особенности рас наследственно стойки (Rich, Holmes, 1929; Ricker, 1972).

Кижуч нерестится в разных водоемах, исключая типичные озера. Он выделяется поздним растянутым ходом и размножением, продолжающимся до глубокой зимы. Возможность нереста в холодное время года, как и у родственных видов, связана с устройством гнезд в местах выхода грунтовых вод. Отмечаются два пика хода и нерест в разные сезоны, места которого разобщены, однако морфологических отличий между такими производителями пока не выявлено. Подмечено предпочтение кижучем прибрежных участков рек с быстрым течением, но он нерестится и в тихих заиленных местах. В гнездах речных нерестилищ наблюдается как высокое содержание кислорода, так и довольно низкое. Вода, омывающая икру на ключевых нерестилищах, как правило, обеднена кислородом. Иногда кижуч размножается вблизи нерки, кеты, чавычи. Наблюдая такие картины и обсуждая вопрос о межвидовых отношениях, следует учитывать, что занимаемые микроучастки и режим гнезд представителей разных видов различаются теми или иными признаками (Крохин, Крогиус, 1937б; Burner, 1951; собственные наблюдения). Мальки кижуча, так же как у чавычи и

симы, вскоре после выхода из грунта утрачивают тенденцию образования стай, расселяются по водоемам и занимают индивидуальные участки. Крупные мальки для нагула заходят в озера. Пища молоди весьма разнообразна. Большой удельный вес в рационе занимают воздушные насекомые. Перед скатом образуются стаи. В популяциях кижуча довольно много карликовых самцов. В некоторых озерах образовалась жилая форма.

Сима от родственных видов отличается тем, что размножается в истоках горных рек и в мелких притоках, где мест удобных для нереста мало. Гнезда устраиваются на отмелях с быстрым течением и располагаются разреженно. Этим, а также бедностью нерестовых водоемов кормами и объясняется малочисленность популяций. Имеется летне- и осенненерестящаяся формы. Их нерестовые и нагульные районы разобщены. Различаются возрастной состав нерестовых популяций, размер производителей, плодовитость, характер преднерестовых изменений и другие признаки. Выделено несколько локальных стад. На юге ареала распространена жилая форма. У этого вида особенно большой процент самцов созревает в раннем возрасте, карликами, что отражается на половом составе мигрирующих стад и составе гнездовых группировок. Мальки занимают индивидуальные участки, потребляют большое количество самых разнообразных беспозвоночных, попадающих в реки с суши, с прибрежной растительности и из воздуха. Сима в реках в значительной мере существует за счет организмов, воспроизводящихся вне водоемов.

Сравнение условий обитания лососей убеждает в специфичности мест размножения и нагула, которая присуща не только каждому виду, но и внутривидовым группировкам разного ранга. В этой связи уместно подчеркнуть глубокий смысл взгляда тех физиологов-экологов, по мнению которых «специфичность среды обитания определяется механизмами поведения животного, которые ограничивают ее условиями гораздо более узкими по сравнению с теми, в которых животное может выжить» (Дж. Бимент, 1964, стр. 92).

При обсуждении вопроса об избирательности мест обитания и взаимоотношении видов во время размножения полезно хотя бы кратко сказать о гибридах тихоокеанских лососей. Нашими исследованиями и другими авторами выявлен высокий процент оплодотворения икры в различных вариантах скрещиваний. Следовательно, физиологический барьер, который препятствовал бы соединению половых клеток разных видов, отсутствует. Много гибридов в первом поколении развивается успешно и достигает полового созревания; установлен возврат гибридов из моря в родные реки (Oshima, 1934; Foerster, 1935, 1968; Андреева, 1953, 1954; Inaba, 1953; Смирнов, 1953а, 1954а, 1969; Камышная, 1963; Крыхтин, 1962; Иванков, 1973; и др.). Учитывая высокую результативность контакта яиц и спермиев разных видов, многочисленность популяций, частичное совпадение сроков созревания и встречающееся

близкое расположение нерестилищ разных тихоокеанских лососей, можно было ожидать естественную гибридизацию значительных масштабов и распространенность гибридов. Между тем природные гибриды тихоокеанских лососей попадаются редко. Это факт косвенно подтверждает репродуктивную разобщенность видов, в основе которой может лежать специфичность требований к условиям размножения.

ОТНОШЕНИЕ ЛОСОСЕЙ К НЕКОТОРЫМ АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Сезоны размножения. Указания на сезон размножения содержат определенную информацию об условиях нереста и дальнейшего развития. Они в известной мере позволяют судить об экологических требованиях рыб. Лососей по традиции нередко причисляют к осенненерестующим рыбам. Между тем все тихоокеанские лососи размножаются летом, осенью и, за исключением горбуши и симы, зимой, а у чавычи наблюдался также и весенний нерест. Другие рыбы той же экологической группы, например представители родов Salmo, Salvelinus, размножаются также в разные сезоны и последний может быть изменен экспериментально (Владимиров, 1948; Савваитова, 1969, 1973; Rounsefell, 1962; Vladykov, 1963; Дорофеева, 1967). Сравнительно узкими сезонными рамками сроки размножения ограничены лишь у определенных рас (экотипов) и локальных группировок.

Температурные условия размножения и развития. Учитывая обширность занимаемого ареала, размножение в разные сезоны и большую продолжительность эмбрионально-личиночного развития априори можно предположить, что тихоокеанские лососи способны размножаться и развиваться в широком диапазоне температуры. Такое предположение подкрепляется фактами. Приведем некоторые из них. На Южном Сахалине в гнездах симы отмечена температура 17,2° (Канидьев, 1964). В жаркие маловодные годы в сахалинских реках в районе массового нереста горбуши вода прогревается до 24° и выше. Нерест в такое время затухает и возобновляется после охлаждения воды до 17—16°, но, как показала проверка, у ранее отложенной икры развитие продолжалось нормально и при температуре около 20°. Зарегистрирован нерест при 21° (Davidson, Hutchinson, 1938). В условиях постоянной температуры некоторое количество икринок жилой симы развивается до вылупления при 16,2° (Kawajiri, 1927). Когда в опытах температуру воды в инкубаторе изменяли в соответствии с естественной сезонной цикличностью, при начальной температуре немного выше 16°С результаты инкубации икры чавычи и дальнейшего развития личинок оказывались вполне удовлетворительными (Olson, Foster, 1957). В наших опытах кратковременный прогрев воды в аппа-

ратах до 19—20° не нарушал развития этого и других камчатских лососей. Высокая теплоустойчивость, как известно, свойственна икре радужной форели и отмечена у зародышей S. salar (Городилов, 1969, 1970). Верхняя летальная температура для мальков кеты и горбуши американского побережья составляет 23,8—23,9°, а для чавычи—25,1° (Brett, 1952). В русле Амура и Уссури к концу ската горбуши и кеты вода прогревается до 25°; в экспериментах молодь амурской кеты переносила температуру до 28° (Леванидов, 1964а, б). В зимнее же время на нерестилищах, питаемых подрусловым потоком, температура приближается к нулю. Таким образом, во время эмбрионально-личиночного развития тихоокеанских лососей колебания температуры могут приближаться к 20°, а при учете малькового периода жизни этот диапазон еще более расширяется. Из приведенных примеров становится ясно, что обобщенно относить лососей к рыбам, для которых характерна эмбриостенотермия (Гербильский, 1965), нельзя.

Режим гнезд, омываемых грунтовыми водами, устойчивее. На многих нерестилищах пределы колебаний составляют 3—6°, в крайних случаях достигают 10°, а в течение суток нередко ограничиваются долями градуса (Кузнецов, 1928, 1937; Дислер, 1954, 1957; Леванидов, 1954б, 1968; Sano, 1959; Крохин, 1960; собственные наблюдения).

Сведения об изменении отношения лососей к температуре (и другим факторам внешней среды) в процессе развития обобщались многими авторами (Вернидуб, 1949, 1951; Черфас, 1956; Привольнев, Никифоров, 1959; Городилов, 1969). Интересно, что в зависимости от температуры, при которой инкубируется икра, и ее сдвигов на определенных стадиях, наблюдаются морфологические изменения: формируется разное количество сегментов, позвонков, чешуй, лучей в плавниках и т. д. (Иванов, 1949; Любицкая, 1952, 1961; Tåning, 1952; Orska, 1957, 1963; Garside, 1966a, b). Весьма показательна смена адаптации на начальных стадиях развития. Так, дальнейший эмбриогенез может осуществляться при температуре 1,7°С, если икра чавычи до формирования 128 бластомеров и нерки до несколько более поздней стадии инкубировалась при температуре 5,8°С. В сравнении с икрой чавычи икра нерки более выносliва к низкой и менее стойка к высокой температуре. Икра горбуши длительный период переносила очень низкие температуры, если первый месяц развивалась при 5,6°С (Combs, Burrows, 1957; Combs, 1965). В работе с S. salar выявлена повышенная чувствительность зародышей к высокой температуре от стадии средней бластулы до пигментации глаз (Городилов, 1969). Известно также, что выход личинок из нерестовых бугров и переход на внешнее питание приурочены к началу весеннего потепления. Демонстративен пример горбуши, личинки которой в питомниках на внешнее питание переходят не раньше прогрева воды выше 3°. Как уже отмечалось на примере кеты, в разных реках температурные адаптации молоди отличаются. Отмечена повышенная

стойкость к низкой температуре икры лососей на севере (Лукина, 1966). Имеющиеся факты свидетельствуют о том, что у лососей исторически сложились видовые и популяционные различия в отношении к температурному фактору. Температурная устойчивость изменяется в течение онтогенеза, причем эти изменения скоординированы с сезонной цикличностью в природе.

Газовый режим среды обитания. Рассматривая абиотические факторы, предопределяющие природу приспособлений развития рыб, С. Г. Крыжановский (1948, 1949) и другие эмбриологи-экологи подчеркивают важную роль кислородного режима. Надо сказать, что по вопросу об отношении лососей к этому фактору высказываются противоречивые суждения. Д. К. Третьяков (1949), характеризуя лососей, говорил, что их икра и мальки требуют для развития прохладной, богатой кислородом воды. «Лососи откладывают яйца в текущей и очень богатой кислородом воде», писал Н. В. Пучков (1954, стр. 98). С такой же характеристикой лососей встречаемся в работе П. Ю. Шмидта (1947). Приведенные высказывания отражают мнение, господствовавшее в недавнее время. Этот взгляд недоучитывал специфики режима нерестовых бугров, а также морфофункциональных особенностей икры, эмбрионов и личинок.

Результаты эколого-эмбриологических исследований и анализ условий развития в природе и в инкубаторах привели к иной оценке адаптивных особенностей лососей. Изучив развитие амурской осенней кеты, Н. Н. Дислер (1954) пришел к убеждению, что на ранних этапах зародыши приспособлены к малому содержанию кислорода в воде. По определениям В. Я. Леванидова (1954б), в бассейне р. Хор этот лосось развивается при концентрации кислорода в пределах 2—7,7 мг/л (18—55% насыщения). На отдельных участках все развитие проходит при наличии 2—3 мг/л (18—25%) кислорода. На всех стадиях развития интенсивность дыхания при содержании кислорода в интервале от 2 до 8 мг/л остается постоянной. Осеннюю кету успешно разводят на сахалинских заводах, снабжаемых грунтовой водой, насыщенной кислородом примерно на 50%, а временами и ниже. На тех же заводах нередко инкубируют и икру горбуши, которая требовательнее к кислороду. Уместно вспомнить мнение японского лососевода Хандо (1934), на которое опирается Сано (1959), о допустимом, при работе с большим количеством икры кеты, снижении в воде кислорода до 4,5 мг/л. Е. М. Крохин (1960, стр. 109) относительно условий развития нерки писал следующее: «Часто встречающееся низкое количество кислорода и высокое количество свободной углекислоты в воде из грунта нерестилищ говорит о том, что икра красной далеко не в такой мере чувствительна к ним, как обычно принято считать». Отмечено высокое выживание икры чавычи, когда вода содержала 3,2 мг/л кислорода (Gangmark, Bakkala, 1958). Эмбриогенез симы нормально протекает при концентрации кислорода в пределах от 2,7 до 7 мг/л (35—70% насыщения) и

проточности 3—5 см/сек (Крыхтин, 1962). По заключению Дэвисона (Davison, 1954; цит. по M. Brown, 1957), при инкубации икры кижуча вода должна содержать кислорода немного больше 3 мг/л. При работе с тем же объектом в иных условиях отмечено удлинение сроков инкубации, уменьшение размера и веса молоди, когда содержание кислорода в воде снижалось до 6,6 мг/л (Shumway et al., 1964).

Известно, что потребности лососей и других рыб в кислороде, как и величина критического напряжения, в процессе развития возрастают, особенно после начала кровообращения. При низком содержании кислорода или повышенном количестве ингибиторов цитохромоксидазы развитие замедляется, но его темп возрастает после улучшения аэрации (Lindroth, 1942; Леванидов, 1954б; Wickett, 1954; Hamdorf, 1961; Brett, 1962; Gottwald, 1965; Юровицкий, 1965; и др.). Например, в течение первых 9 сут. икру кеты удавалось инкубировать при содержании кислорода, падавшем ниже 2,5 мг/л, но позже требования повысились. При температуре 10° летальный уровень содержания кислорода в начале инкубации составлял 0,4 мг/л, а в конце он возрос до 1,0—1,4 мг/л. Критическая величина концентрации кислорода в течение развития изменялась в пределах от 1 до 7 мг/л (Alderdice, Wickett, 1958; Alderdice et al., 1958). При температуре 8—9° начальные стадии дробления радужной форели протекают при 3,5 мг/л кислорода, хотя и с замедленным темпом, после образования 32 бластомеров оно идет при низком его содержании, но для прохождения гаструляции кислорода требуется 5—7 мг/л, а в дальнейшем — большее насыщение (Остроумова, 1969). Среди тихоокеанских лососей требовательнее к кислороду горбуша. В условиях р. Мы при температуре до 9° этот лосось нормально развивается при 7—9 мг/л кислорода (Васильев, 1959б), а в р. Лесной, с лучше аэрированной водой, оптимальное для развития горбуши содержание кислорода определено в 8—13 мг/л, или 70—90%, насыщения (Канидьев, 1967а). В северных районах для развития горбуши требуется больше кислорода, нежели на юге (Лукина, 1966). Таким образом, требования к насыщению воды кислородом различаются у разных видов и у представителей одного и того же вида в разных условиях.

В нерестовых буграх и инкубаторах нередко встречается довольно высокое напряжение свободной углекислоты. Факты свидетельствуют о том, что при наличии в воде необходимого количества кислорода лососи могут развиваться и в условиях значительного напряжения углекислоты. Однако в такой ситуации, так же как и при повышении концентрации других ингибиторов цитохромоксидазы, темп развития замедляется (Леванидов, 1954б; Винберг, 1956; Alderdice, Wickett, 1958; Basu, 1959; Brett, 1962; и др.).

Для воды нерестовых бугров, расположенных на ключах, типична слабокислая реакция; величина pH в массе случаев колеб-

лется в пределах 6,2—6,8. На речных нерестилищах реакция среды внутри бугров бывает слабокислой, нейтральной и реже слабощелочной. Чувствительность лососей к повышению концентрации водородных ионов возрастает при низком насыщении воды кислородом (Townsend, Cheyne, 1944).

Накопленные материалы свидетельствуют о широком адаптивном потенциале тихоокеанских лососей, который существенно возрастает благодаря экотипическому разнообразию. Подытоживая сведения о режиме нерестовых бугров лососей, уместно напомнить неоднократно высказывавшееся мнение, согласно которому развитие лососей в природе обычно лимитирует не низкое содержание кислорода, а слабая проточность; очень важно обеспечивать нормальную проточность и в инкубационных аппаратах (Крогиус, 1951; Gangmark, Bakkala, 1958; Смирнов, 1954а, 1963б; Крохин, 1960; Крыхтин, 1962; McNeil, 1962, 1966; Shumway et al., 1964; Леванидов, 1954б).

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛОСОСЕЙ

Близкое родство и принадлежность изучавшихся рыб к одной экологической группе обусловили их большое сходство. В то же время мы видели достаточно четко выраженное своеобразие абиотических и биотических условий нереста различных лососей, режима нерестовых бугров, образа жизни молоди, меняющегося в онтогенезе. Поскольку процесс адаптивной радиации, освоения различной среды закономерно связан с морфофункциональной специализацией, становится очевидной важность познания специфики системы видовых адаптаций во всем многообразии ее проявлений.

Продуцирование спермы, время сохранения спермиями фертильности. В условиях наших опытов самцы выделяли сперму от полумесяца (нерка) до месячного срока (кета). У отдельных самцов кеты и кижуча полноценную сперму удавалось получить более 10 раз и общее ее количество достигало, соответственно, более 130 и 190 мл, тогда как у нерки — менее 50 мл (табл. 18). Продолжительное продуцирование спермы стоит в связи с выметыванием икры небольшими порциями и участием самцов в нересте с несколькими самками. В отгороженных участках нерестилищ нерки икра успешно оплодотворялась даже тогда, когда на одного самца приходилось до 15 самок (Mathisen, 1962; Матисен, 1963). Но в природе наблюдается иная картина: у каждой икромечущей самки держится по нескольку самцов. Их обилие повышает вероятность оплодотворения икры (Солдатов, 1912; Shuman, 1950). Привлекают внимание экологические зависимости. Для нерки типично большое число самцов в гнездовых группировках, высокая концентрация производителей и слабая проточность нерестилищ

Таблица 18

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ПРОДУЦИРОВАНИИ СПЕРМЫ ТИХООКЕАНСКИМИ ЛОСОСЯМИ *(по Смирнову, 1963 а)*

Показатель	Кета	Горбуша	Сима	Нерка	Кижуч
Наибольшее время продуцирования спермы в условиях опыта, сут.	26	14	19	16	19
Наибольшее число порций спермы, полученных от одного самца	11	6	9	8	14
Средний объем эякулята, мл	9,2	6,5	12,8	9,9	19,9
Максимальное количество спермы, полученное от одного самца за время опыта, мл .	133,6	68,8	81,5	41,8	192,8
Число сперматозоидов в 1 мм³ спермы, млн.:					
среднее .	24,12	17,94	21,23	10,56	17,34
максимальное	32,40	29,04	36,80	18,22	32,75
Число сперматозоидов в эякуляте, млрд. (округленно) .	220	117	271	104	346
Число сперматозоидов в эякуляте, приходящееся на 1 г живого веса самца, млн. (округленно) .	93	63	307	47	115

Сима, наоборот, нерестится на быстром течении, гнезда располагаются редко и около самки чаще держится один проходной и несколько карликовых самцов. Ее самцы продуцируют много густой спермы, а нерка выделяет мало спермы и она жидкая. В эякуляте нерки сперматозоидов в два с лишним раза меньше, нежели у симы и кеты, а на каждый грамм живого веса самца их приходится в 6 раз меньше, чем у симы (табл. 18). Интересен пример горбуши. Она нерестится на более быстром течении, нежели кета, но сперматозоидов продуцирует меньше. Как и у нерки, это компенсируется большим числом самцов в гнездовых группировках и высокой плотностью заполнения нерестилищ. Таким образом, для успешного оплодотворения икры важны как обильное выделение спермы, так и высокая концентрация производителей.

Сперматозоиды сохраняются в воде разное время: у лососевых и карповых рыб десятки секунд или несколько минут, у осетровых — несколько часов, у сельди и некоторых других морских рыб этот срок измеряется сутками (Гинзбург, 1968). У рассматриваемых видов не обнаружено больших различий, но все-таки они имеются. В наших опытах через 20 сек. после разведения спермы водой у кеты в разных сериях оплодотворялось 75 и 90% икринок, у симы—до 90%, горбуши—60 и 70%, кижуча около 50%, а у нерки — лишь около 20% икринок. Через 60 сек. пребывания спермиев в воде у кеты оплодотворялось до 70% икринок, у си-

мы — 60, у горбуши около 30%, у кижуча — единичные икринки, а спермии нерки полностью утрачивали фертильность. В отдельных опытах сперматозоиды горбуши и симы оплодотворяли единичные икринки после пребывания в воде в течение 2,5—3 мин. Сперма чавычи, разведенная водой, сохраняет фертильность до 5 мин. (Rutter, 1904). В отдельных опытах Ферстера (1968) некоторое количество икринок нерки оплодотворялось после того, как сперматозоиды пробыли в воде, температура которой менялась от 2 до 8°, 1 и даже 8 час. В других опытах разведенная сперма переставала оплодотворять икру уже через несколько минут. Какие причины могли дать столь колеблющиеся результаты не совсем ясно. Поскольку в опытах температура снижалась до 2°, можно предположить, что консервирующее действие оказывало охлаждение.

Особенности икры тихоокеанских лососей. Среди костистых рыб нашей фауны тихоокеанские лососи выметывают самые крупные икринки. Этот признак подчеркивал Гюнтер (1886) и использовал в качестве таксономического при обосновании самостоятельности рода Oncorhynchus, представители которого ранее включались в род Salmo. Следует, однако, отметить существенные видовые вариации. Икринки чавычи, кеты, симы действительно выделяются крупным размером, у других видов они мельче, а нерка по этому признаку стоит в одном ряду с представителями рода Salmo.

Икринки лососей олигоплазматические. Количество цитоплазмы у разных видов колеблется незначительно. Вариации размера икринок определяются количеством дейтоплазмы. Это ведет к существенным различиям соотношения цитоплазмы и желтка. Например, в икринках диаметром около 6 мм, встречающихся у нерки, кижуча и горбуши, желтка примерно в 400—500 раз больше, чем цитоплазмы, а в икринках диаметром 8 мм, свойственных кете и чавыче, это соотношение возрастает до 1000.

Очевидный выигрыш откладки икринок с обильным запасом питательных веществ, как уже говорилось, состоит в том, что потомство получает возможность длительный срок использовать защитные свойства нерестовых бугров, достигать в них крупного размера, высокого уровня дифференцировки и активности, благодаря чему в дальнейшем увеличиваются шансы ухода личинок от хищников. Кроме того, у крупных личинок рыб потребность в пище относительно меньшая, а энергия плавания больше. В результате расширяются районы поисков пищи (Marshall, 1963). Это особенно выгодно в условиях малой кормности нерестово-выростных водоемов.

Отмечена положительная связь между длиной самок и размерами икринок у осенней кеты Амура (Бирман, 1952). Указывается на общую тенденцию увеличения икринок с возрастанием размера лососей (Rounsefell, 1957). Однако картина довольно пестрая. Из тихоокеанских лососей наиболее мелкую икру выметывают нерка

и кижуч, которые превосходят своими размерами горбушу и сахалинскую симу. У горбуши, самого мелкого лосося, икра довольно крупная. Средний по размеру лосось — кета, выметывает очень крупные икринки, сходные по размерам с икринками чавычи — наиболее крупного лосося. Уместно упомянуть и об относительно мелкой икре благородных лососей, достигающих большой длины и веса.

В литературе указывается на увеличение размера икринок с продвижением рыб к северу (Pacc, 1947, 1953; Marshall, 1953). При сравнении видов и внутривидовых форм мы встречаемся с фактами иного рода. Сима, например, занимает южную часть ареала рода, но выметывает значительно более крупную икру, нежели нерка и кижуч, размножающиеся севернее. Крупным размером икринок выделяется осенняя кета южносахалинской р. Найбы. Чавыча камчатской р. Паратунки выметывает икринки весом около 240 мг, тогда как вес икринок чавычи из р. Кламатч, расположенной на юге ареала вида, в полтора раза больше (Leitritz, 1960). Привлекает внимание интереснейший факт уменьшения размера икры у горбуши, пересаженной из южных рек Сахалина и Южных Курил в северные баренцевоморские и беломорские реки (Персов, 1963; Галкина, 1965; Сакун, 1965; Смирнов и др., 1968). Подобные факты стимулировали поиски экологической обусловленности размера икры лососей. Было логично сопоставить сезон, условия нереста и развития и размер икринок. При этом выявилась достаточно определенная связь величины икринок с термическими условиями нереста и развития (Смирнов и др., 1968). Как оказалось, икра крупнее и содержит больше питательных веществ у лососей, нерестящихся и развивающихся при более высокой температуре. Этим обеспечиваются быстрый темп развития зародышей и их повышенная двигательная активность.

Рассмотрим данные о составе икры. Икринки тихоокеанских лососей крупнее и богаче питательными веществами, нежели у благородных лососей (табл. 1). Среди представителей рода Oncorhynchus крупным размером и повышенным содержанием сухого вещества (более 44%) выделяется икра кеты и симы; учитывая данные Грина (Greene, 1926), то же следует сказать и об икре чавычи. Икра указанных видов и горбуши содержит больше жира. В сравнении с ними у кижуча жира примерно вдвое меньше. Несколько пониженным содержанием протеина выделяются икринки нерки. По физиологическим тепловым эквивалентам протеина и жира был проведен ориентировочный подсчет энергетической обеспеченности зародышей. Полученные показатели несколько занижены, поскольку не учитывались углеводы, которых в икре немного, однако они полностью сохраняют сравнительное значение (табл. 19). По этому показателю, как и некоторым другим, нерка сближается с атлантическими лососями. Все виды с большим запасом тепловой энергии в икринках, кроме осенней кеты, нерестятся летом при сравнительно высоких температурах. Осенняя же

Таблица 19

ДАННЫЕ ОБ ИКРЕ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

Показатель	Нерка	Кижуч	Горбуша	Сима	Кета	Чавыча
Вес зрелых овоцитов, мг:						
пределы вариаций	84—132	76—173	118—198	126—226	183—300	209—330*
M±m	109,20±2,02	131,80±4,45	154,85±1,85	174,79±3,22	239,25±0,19	—
коэффициент вариаций	12,27	14,49	10,33	14,42	12,46	—
Число самок, у которых взвешивалась икра	44	19	75	61	64	5
Диаметр набухших икринок, мм	5,6—6,5	5,8—7,5	5,6—7,9	6,1—8,0	6,7—8,0	7,0—9,0*
Толщина оболочек дробящихся икринок, мк:						
пределы вариаций	23,0—41,8	36,3—57,0	55,4—79,8	32,4—50,1	49,4—66,5	38,0—57,0
M±m	33,0±0,60	47,3±0,55	69,9±0,60	39,6±0,49	55,1±0,38	53,75±0,78
коэффициент вариаций	13,42	9,68	8,17	6,60	6,41	10,23
Средняя калорийность икринки, рассчитанная по тепловым эквивалентам протеина и жира, кал.**	152	243	280	283	312	353

* Максимальные величины даны по Риддлу (1917).
** По Смирнову, Камышной и Калашниковой (1968); данные о симе средние за 2 года.

форма кеты, изучавшаяся нами, как и осенненерестующая чавыча, мечет икру в местах выхода теплых грунтовых вод и длительное время развивается при температуре 8—10°. Примечательно, что на нерестилищах Теплого озера в бассейне Амура вода холоднее (около 3—5°) и нерестящаяся здесь осенняя кета выметывает более мелкую икру.

Возникает вопрос, не противоречит ли нашим построениям тот факт, что нерка откладывает мелкую и бедную питательными веществами икру, а нерестится в августе, в теплое время года? Оказывается нет. Дело в том, что она устраивает гнезда на местах выхода грунтовых вод, сохраняющих летом низкую температуру. По размеру и запасам питательных веществ к икре нерки близка икра кижуча. Этот вид нерестится осенью и зимой. Семга из реки Кола и балтийский лосось нерестятся поздно и развиваются также при низкой температуре (Новиков, 1953). Так как некоторые виды и расы лососей нерестятся на местах выхода грунтовых вод, температура которых не связана с широтой местности, географический параллелизм в изменении размера икринок этих рыб отсутствует.

Икра лососей имеет яркую окраску, обусловленную высокой концентрацией каротиноидных пигментов. В икре и мышцах видов рода Oncorhynchus содержится единственный из каротиноидов ксантофиллов — астаксантин. У представителей рода Salmo имеется астаксантин, а также лютеин и зеаксантин (Glover, Morton, Rosen, 1952; Гудвин, 1953; Kanemitsu, Aoe, 1958; Яржомбек, 1964, 1970, 1972; Яржомбек, Грачев, 1964; Боровик, 1966; Ирискина, 1968; Приходская, 1972). Каротиноиды чрезвычайно широко распространены в различных органах и тканях растений и животных, выявлено большое количество этих пигментов, им приписываются разнообразные функции (Дунаевский, 1947; Будницкая, 1952; Лебедев, 1953; Гудвин, 1954; Балаховский, Дроздова, 1956; Еремеев, 1957; Яржомбек, 1970; Карнаухов, 1971, 1973).

Поскольку лососи развиваются под покровом грунта, окраска икры и зародышей не может иметь криптического или сигнального значения. Равным образом и при сосредоточении во внутренних органах каротиноиды не могут выполнять присущей им фоторецепторной или фотосинтетической функций. Высказывалось предположение об участии каротиноидов в процессе оплодотворения, но оно не получило подтверждения (Гудвин, 1954). В то же время трудно согласиться с отрицанием функциональной нагрузки у этих биологически активных веществ в период эмбрионального развития лососей и других рыб или с признанием важности пигмента яиц в первую очередь для формирования хромотофоров у будущих мальков (Steven, 1948). Широкое распространение каротиноидов в природе и указания на их разнообразную роль в организме наводят на мысль, как справедливо заметил Т. Гудвин (1954), о допустимости некоего общего фактора или свойства, «посредством которого все эти функции являются связанными».

При поисках ответа на вопрос о значении разнообразия окраски икры и зародышей рыб нами было обращено внимание на связь интенсивности пигментации с кислородными условиями среды обитания. Сравнительный эколого-эмбриологический анализ показал, что икра, покровы и некоторые внутренние органы зародышей интенсивнее пигментированы у фитофильных, остракофильных, вынашивающих и некоторых живородящих видов, а также у рыб, прячущих икру под камни, ракушки и в грунт (Смирнов, 1947, 1950; Крыжановский, 1948, 1949). Представители указанных экологических групп развиваются в среде, обедненной кислородом. Наоборот, у видов, развивающихся в лучше аэрированной воде (пелагофильных, псаммофильных), икра и зародыши пигментированы слабо. Наблюдается следующий параллелизм: у видов, имеющих интенсивно окрашенную икру и зародышей, эмбриональные органы дыхания развиваются раньше и мощнее, а в случаях слабой пигментации они формируются позже, наблюдается редукция сосудистой системы. Установленные эколого-морфологические зависимости и известные в то время суждения о возможном участии каротиноидов в окислительно-восстановительных процессах позволили высказать предположение о том, что каротиноидные пигменты функционально дополняют сосудистую дыхательную систему рыб. Представление об экологической обусловленности каротиноидной пигментации было распространено на объяснение разнообразия окраски взрослых рыб, в том числе лососей в брачную пору (Смирнов, 1950, 1954а, 1959б).

Связь интенсивности пигментации икры и зародышей, равно как и развития эмбрионально-личиночных органов дыхания, с условиями аэрации среды обитания в дальнейшем была подтверждена при эколого-эмбриологическом изучении рыб сем. Gasterosteidae, Cottidae, Cottocomeforidae, Clupeidae, Percoidei, лососей родов Salmo и Oncorhynchus (Крыжановский и др., 1953; Смирнов, 1953б, 1954а, 1955а, 1958, 1959б, 1960а, б, 1964а, б; Соин, 1954, 1956, 1964, 1968; Крыжановский, 1956).

Сопоставление пигментации икры тихоокеанских лососей, развития эмбриональных органов дыхания и условий аэрации гнезд дает достаточно стройную картину. Так, икра горбуши выделяется светлой оранжевой окраской, небольшим количеством астаксантина; эмбриональные органы дыхания у нее развиты слабее родственных видов и развивается она при высоком насыщении воды кислородом. Икринки кеты ярко-оранжевые, содержат больше каротиноидов, эмбриональные органы дыхания у нее развиты мощнее горбуши, эмбриогенез кеты протекает в условиях меньшего содержания кислорода. У других видов икра окрашена интенсивнее и на желточном мешке развивается особенно густая сосудистая сеть. Наиболее богата астаксантином икра нерки (Яржомбек, 1970), сосудистая сеть у ее эмбрионов развивается быстро и мощно, нерест этого вида приурочен к местам выхода грунтовых вод, бедных кислородом (Крохин, 1960).

Заслуживают внимания данные физиологических опытов, в которых отмечена повышенная стойкость к высокой температуре более интенсивно окрашенной икры свирского сига, по сравнению с окрашенной слабее. У той же икры в некоторых опытах отмечался повышенный окислительный обмен, что связывалось с обилием в икре витамина А (Барапчеев, Разумовский, 1937). Бо́льшая устойчивость интенсивно пигментированной икры к неблагоприятным внешним факторам наблюдалась у лососей и других рыб (Hubbs, Stevenhagen, 1958; Логинова, 1966, 1969; Шнаревич, Сахненко, 1968; Яржомбек, 1970; Приходская, 1972). Интересно, что при инкубации икры радужной форели в воде с низким содержанием кислорода выявлена прямая зависимость между количеством каротиноидов в икре и интенсивностью дыхания эмбрионов, тогда как при нормальном насыщении воды кислородом подобной корелляции не обнаруживалось (Бровик, 1966). Сообщается о положительном влиянии каротиноидов на рост, развитие и выживаемость эмбрионов птиц (Еремеев, 1957).

Проблема связи каротиноидов с окислительным метаболизмом разрабатывается со времени публикаций К. С. Мережковского (1883) и М. Арно (Arnoud, 1886; цит. по Будницкой, 1952). Известна гипотеза А. Н. Баха (1912) об участии этих соединений в качестве оксигеназ при ферментативном окислении, получившая подтверждение в модельных опытах (Бородина, 1939). Показана способность каротиноидов и близких им веществ активировать молекулярный и перекисный кислород; утверждается, что понимание роли каротиноидов в деятельности организма не представляется возможным без изучения их участия в окислительных процессах (Балаховский, Кузнецова, 1955; Балаховский, Дроздова, 1956). Имеются сведения об участии данных веществ в окислительно-восстановительных реакциях и их важной роли в приспособлении растений к неблагоприятным условиям существования (Лебедев, 1953). Исследуется функция каротиноидов в механизме переноса кислорода в процессе фотосинтеза (Сааков, 1964; Сапожников и др., 1964). Представления о роли каротиноидов в окислительном метаболизме основываются на наличии большого количества ненасыщенных сопряженных двойных связей и хороших электронно-донорных и электронно-акцепторных свойствах этих веществ. В результате анализа материалов, полученных при изучении каротиноидов в нервной и мышечной тканях и литературных данных В. Н. Карнаухов (1971, 1973) пришел к выводу о вероятном их участии совместно с гемопротеинами в процессах внутриклеточного депонирования кислорода, позволяющего компенсировать малую скорость его поступления в условиях гипоксии.

Обсуждая значение каротиноидов в приспособлениях лососей, связанных с процессами размножения и развития, нельзя обойти их роли в формировании брачного наряда. При этом следует иметь в виду не только приобретение производителями яркой окраски, оптический эффект, но и вероятное участие этих веществ в окисли-

тельном метаболизме. Указывается также, что каротиноиды и близкие им вещества могут тормозить кератинизацию покровов, способствуют восстановлению эпителия, в культурах тканей изменяют покровные ткани в сторону уподобления их слизистому эпителию, повышают сопротивляемость организма инфекциям и т. д. (Балаховский, Кузнецова, 1955; и др). В подобных многосторонних влияниях каротиноидов может быть усмотрена их важная роль в структурных преобразованиях кожи лососей в период созревания, которые благоприятствуют интенсификации кожного дыхания и позволяют лососям во время нереста находиться во взмученной, обедненной кислородом среде и выполнять работу по расчистке грунта и устройству нерестовых бугров (Смирнов, 1959 б).

Функции каротиноидов в процессе развития и жизнедеятельности организмов, в том числе рыб, как говорилось, разнообразны. С удовлетворением можно отметить, что эта сложная проблема привлекла внимание не только эмбриологов, но также физиологов, биохимиков, биофизиков, что позволяет надеяться на ее успешную дальнейшую разработку.

Среди других особенностей икры привлекает внимание различие строения и свойств оболочек, выполняющих роль посредника между зародышем и внешней средой и несущих защитную функцию. После вымстывания икринок их поверхность на короткое время приобретает слабую клейкость. Внешний гомогенный слой защищает яйцевые оболочки от разрушения протеолитическими бактериями и, вероятно, — от воздействия фермента, выделяемого при вылуплении зародышей из соседних икринок (Bell et al, 1969). Икринки лососей обладают высокой прочностью. Развивающиеся икринки форели и атлантического лосося могут выдержать давление 3—3,5 кг, у летней кеты — 4—5 кг, у горбуши — 8—9 кг. Особая прочность икринок горбуши связывается с ее нерестом на быстром течении, увеличивающем опасное для потомства поверхностное перемещение грунта (Никольский, Соин, 1954; Соин, 1954). Как видно из табл. 19, у этого вида оболочки наиболее толстые, их толщина уменьшается в ряду: кета, чавыча, кижуч, сима, а наиболее тонкие оболочки свойственны нерке. Последняя нерестится на участках со слабым течением или где оно отсутствует, и наличие у икринок нерки тонких оболочек подкрепляет мнение о связи толщины оболочек со скоростью течения на нерестилищах. Однако подобная зависимость не носит общего характера. Так, на быстром течении нерестятся сима и кижуч, но яйцевые оболочки у них довольно тонкие. Дело в том, что зародыши лососей от повреждений при поверхностных подвижках грунта могут быть защищены также глубокой закопкой икры. Конечно, закопать икру глубоко могут лишь более мощные рыбы, такие, как чавыча, кижуч, и у этих видов мы видим более тонкие оболочки, нежели у горбуши и кеты. Естественно также предположить, что виды, развивающиеся в воде бедной кислородом или при неустойчивом газовом режиме, особенно толстых оболочек иметь не могут. Это предположение подтвер-

ждает пример нерки, кижуча и симы. Наоборот, горбуша развивается в условиях более высокого насыщения воды кислородом и поэтому смогла пойти по пути приобретения особенно толстых яйцевых оболочек.

Выявлены структурные отличия оболочек. Внутренний слой лучистой зоны яйцевых оболочек у кеты и горбуши выражен отчетливее, его структура более рыхлая, а у нерки на гистологических препаратах он выделяется лишь интенсивностью окраски. Различается и внешний аморфный слой оболочек. Икринки чавычи, например, имеют белесоватую поверхность, дающую в отраженном свете своеобразный перламутровый отблеск. Яйцевые оболочки у горбуши непрозрачны, а у икринок нерки и симы они прозрачнее оболочек других лососей.

После попадания в воду икринки сохраняют способность оплодотворяться разное время. Сообщается, что этот срок у икринок кеты достигает 15—30 мин. (K. Yamamoto, 1951). Так долго могут сохранять фертильность лишь немногие икринки и в своеобразных условиях. В наших опытах через 1 мин. после помещения в воду теряло фертильность 50% икринок кеты, 44% горбуши и 15% икринок симы и почти все икринки утрачивали фертильность у кеты через 6 мин., у горбуши—через 7—8 мин., у симы—после 10 мин., крайние сроки сохранности отдельных икринок достигали 12—15 мин. Приведенные данные указывают на необходимость строгого соблюдения в лососеводстве методики «сухого способа» осеменения икры, гарантирующего быстрый контакт икринок со сперматозоидами.

Периодизация онтогенеза тихоокеанских лососей и некоторые особенности прохождения отдельных периодов и этапов развития. В эмбриональном периоде развития осенней кеты, которые у лососей продолжителен, Н. Н. Дислер (1954, 1957) выделил 12 этапов, в личиночном — один и в мальковом периоде жизни — два этапа. Разработанная им периодизация онтогенеза тихоокеанских лососей принята многими авторами (Крыхтин, 1955, 1962; Смирнов, 1958, 1963 б; Васильев, 1959 б; Фроленко, 1966; Лукина, 1966, 1973). В настоящей работе за основу взята та же схема, в которую внесены некоторые уточнения.

За начало жизни особи мы приняли образование зиготы. С вылуплением связаны разносторонние изменения. Зародыш освобождается от оболочек и перивителлиновой жидкости. Он вступает в непосредственный контакт с потоком, частицами грунта и его отношения с внешней средой принципиально меняются, вследствие чего изменяется функциональная активность органов дыхания, движения, экскреции, органов чувств, то есть меняется вся биология. Поэтому мы полагаем правильным акт вылупления считать границей смежных этапов. Далее при описании развития обращалось внимание на разнообразие уровня морфологической дифференцировки, при котором молодь мигрирует в море. Видовые различия продолжительности пресноводного цикла жизни лососей под-

робнее будут обсуждены ниже. В данном случае имеется в виду подчеркнуть широкую внутривидовую и внутрипопуляционную вариабельность этого признака. Наглядный пример представляет нерка. Этот лосось может мигрировать в море личинками, сеголетками, после одной или нескольких зимовок в пресной воде и, наконец, созревать без выхода в море. Подобные примеры свидетельствуют о том, что момент катадромной миграции не сопряжен с достижением строго определенного уровня дифференцировки и это затрудняет выделение особого этапа ската. В связи с периодизацией онтогенеза были рассмотрены также особенности брачного периода жизни лососей. Каждого наблюдателя поражают глубокие преднерестовые изменения морфологии, физиологии, поведения тихоокеанских лососей, равно как своеобразие экологической обстановки на местах размножения и форма заботы о потомстве. Вскрыта адаптивная сущность некоторых из указанных преобразований и не вызывает сомнения их исключительное значение как в жизни отдельной особи, так и в развитии вида. Анализ указанных изменений и особенностей биологии размножения с позиций теории этапности развития привел нас к убеждению в необходимости выделения нерестового этапа (Смирнов, 1959 б, 1964 б, 1965; Еремеева, Смирнов, 1965; Еремеева, 1967). Тихоокеанские лососи — рыбы моноцикличные и их онтогенез завершается нерестовым этапом. Этим они существенно отличаются от видов рода Salmo, рыб полицикличных. В результате сложных морфофункциональных преднерестовых преобразований у производителей изменяются требования к внешней среде, благодаря чему они выходят на соответствующие участки водоемов и мечут икру в такой обстановке, которая благоприятствует развитию потомства. Тем самым обеспечивается преемственная связь смежных поколений и продолжение рода. У разных видов и внутривидовых экологически отличных форм преднерестовые изменения и нерест происходят в специфической среде. Знания этой специфики необходимы для разработки экологического метода стимуляции созревания производителей.

Переходя к сравнительному анализу особенностей развития, необходимо подчеркнуть следующее. Результаты морфо-экологического исследования тихоокеанских лососей и литературные данные убеждают в том, что каждому виду в различные периоды жизни, этапы и на отдельных стадиях наряду с общими чертами, свойственными всем представителям рода Oncorhynchus и другим рыбам соответствующей экологической группы, присущи те или иные черты специализации. Внутри видов также имеются группировки, существенно различающиеся экологией размножения, что находит отражение и в морфогенезе. Яркий пример модификационной изменчивости производителей и хода развития их потомков представляет карликовая форма нерки (Смирнов, 1959 а, 1964 б). Последняя мельче анадромной, малоплодовита и перед нерестом изменяется слабо. Из мелких икринок карликовых особей зародыши вы-

лупляются при значительно более низком уровне дифференцировки, а последующее развитие протекает ускоренно. Другим примером глубокого изменения хода онтогенеза может служить сдвиг полового созревания у карликовых самцов симы, чавычи, кижуча на мальковый период жизни (влияние неотении). В связи с созреванием в раннем возрасте и до миграции в море, без существенной смены среды, карликовые самцы не претерпевают значительных преднерестовых изменений и, что особенно примечательно, приобретают способность участвовать в размножении повторно, становятся полицикличными. Примеры пластичности процесса развития далеко не исчерпываются приведенными. Указав некоторые из них, мы хотели подчеркнуть широкий диапазон изменчивости. В дальнейшем сравнительном обзоре не предполагается рассматривать все разнообразие видовой и внутривидовой изменчивости морфогенеза лососей. Это слишком увеличило бы объем работы. Будут обсуждены лишь некоторые материалы, представленные в описательной части исследования.

Отличия ранних стадий морфогенеза и процесса эпиболии. При сравнении стадий дробления обнаруживаются различия размеров, формы и взаимного расположения бластомеров. У большинства тихоокеанских лососей бластомеры относительно крупные и в два слоя располагаются при образовании 16 клеток. У кеты тенденция к их двуслойному расположению иногда наблюдается даже на стадии 8 бластомеров (Дислер, 1957). Иная картина свойственна нерке. Ее бластомеры имеют сходный диаметр, но лежат свободнее и в два слоя располагаются после пятого деления, на стадии 32 бластомеров (см. рис. 21 *Д*, *Е* и рис. 32 *Д*, 51, *Е*, 60 *Д*). Сходная картина отмечена у нескольких представителей рода Salmo (Иванов, 1937; Стефанов, Денчева, 1964/1965; Вернидуб, 1967 а). Указанное отличие можно объяснить меньшим количеством цитоплазмы, которая занимает, однако, сходную с другими видами площадь чем обеспечивается закладка достаточно крупного зародыша, свойственного лососям.

Различается темп морфогенеза. Например, дробление у нерки идет быстрее, нежели у чавычи (Combs, 1965). По данным М. Я. Иевлевой (1951), зародышевая полоска у кижуча и кеты появляется раньше, чем у горбуши и нерки. В дальнейшем эти расхождения увеличиваются. Брюшные плавники закладываются у кеты по сравнению с кижучом позже на 78 градусо-дней, а у нерки — на 198 градусо-дней. В описательной части содержится много материалов для аналогичных сопоставлений. Существенно различается время появления первичных зародышевых клеток, закладки и дифференцировки гонад. Из лососей только горбуше свойственна протогиния. У этого вида гонады формируются особенно быстро, что стоит в связи с коротким циклом жизни (Персов, 1965, 1966, 1968).

Вариации количества желтка, цитоплазмы и их соотношения в яйцах лососей отражаются на продолжительности процесса эпи-

болии. Раньше других видов желточный мешок покрывается бластодермой у нерки, как правило, на стадии 23—26 сомитов. У кижуча процесс эпиболии завершается при 29—33 сомитах, в крупных яйцах чавычи, кеты, симы — лишь после образования 52—58 сомитов, у горбуши он иногда затягивается до формирования 63—64 сомитов. Соотвстственно указанным различиям, другие процессы формообразования протекают не в одинаковой ситуации. Так, кровообращение у нерки устанавливается много позже завершения эпиболии, тогда как у кеты, чавычи, симы и горбуши — непосредственно после исчезновения желточной пробки, а иногда и при ее наличии. С продолжительностью эпиболии связаны сроки сохранения икрой повышенной чувствительности к механическим воздействиям, поскольку устойчивость наступает после завершения этого процесса. Различается и уровень чувствительности яиц к механическим раздражениям. Сходное воздействие вызывает наибольшую гибель икринок нерки, несколько меньшую у симы, кижуча и самую низкую у икринок кеты и горбуши (Смирнов, 1954 б, 1955 б, 1964 б; Крыхтин, 1962; Иевлева, 1967). Более чувствительны к травмированию икринки с тонкой оболочкой.

Особенности развития кровеносной системы и эмбриональной моторики. В связи с развитием в среде, обедненной кислородом, и большой величиной икринок эмбрионально-личиночные органы дыхания у лососей достигают очень мощного развития. Дыхательную функцию у эмбрионов и личинок выполняют сосудистые системы, покрывающие поверхность желточного мешка, развивающиеся в субэпидермальном слое покровов верхней поверхности головы и на туловище, мандибулярные и гиоидные дуги аорты, капилляры парных, непарных и хвостового плавников. Довольно мощного развития достигают псевдобранхии. Жаберные лепестки закладываются в конце инкубации икры. Жаберное дыхание устанавливается после вылупления; его роль возрастает у личинок и особенно у мальков после образования чешуйного покрова. Параллельно развитию и интенсификации функции жабер эмбрионально-личиночные органы дыхания редуцируются.

В развитии кровеносной системы наблюдаются видовые различия и модификации, связанные с особенностями режима инкубации икры. Например, у кижуча в Соколовском инкубаторе сердце начинало пульсировать на стадии 43—45 сомитов, а в Адотымовском — при 47—49 сомитах. У нерки, развивавшейся в речной воде, то же состояние наступало до образования 44 сомитов, а при инкубации в ключевой воде с низкой температурой — на стадии 44—46 сомитов. У осенней кеты, симы, нерки кровообращение начинается, как правило, после образования 52—54 сомитов, но в условиях хорошей аэрации может задерживаться на время, достаточное для формирования еще десяти сомитов. У горбуши, развивающейся в лучших кислородных условиях, ток крови появляется не раньше образования 58 сомитов. У тех лососей, которые развиваются в условиях меньшего насыщения воды кислородом, кровь раньше приобретает

интенсивную окраску, быстрее формируются кардинальные вены, развивается печеночное кровообращение и подкишечно-желточная сосудистая система заменяется печеночно-желточной. Сеть капилляров на желточном мешке максимальной густоты достигает ко времени вылупления. Исключение составляет анадромная нерка. В ее икринках эмбрионы развиваются дольше, чем у других видов, и мелкие сосуды на желточном мешке начинают редуцироваться до вылупления. В наших измерениях длина капилляров на 1 мм² площади желточного мешка у горбуши достигала 6,5 мм, у осенней кеты и чавычи 7,5—8,0 мм, а у нерки 10 мм (ко времени вылупления нерки эта величина снижалась на 1,5—2,0 мм). Указанные различия иллюстрирует рис. 67. Большое значение для нормального развития лососей имеет проточность грунта. Ее отсутствие, как было описано на примере чавычи, может приводить к аномалиям в формировании кровеносной системы, наиболее значительным в каудальной области. В дальнейшем это ведет к замедлению роста и деформации хвостового отдела, рождению уродов или гибели эмбрионов.

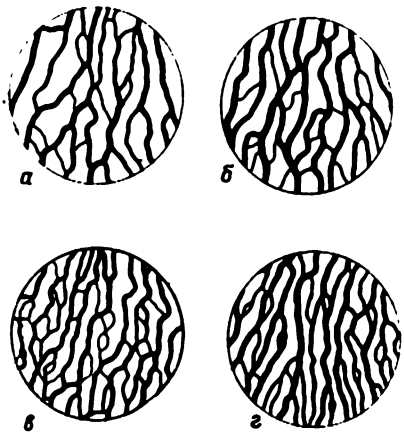


Рис. 67. Сеть капиллярных сосудов на желточном мешке во время вылупления горбуши (*а*), кеты (*б*), симы (*в*) и кижуча (*г*). Показаны участки радиусом 1 мм с середины левой стороны желточного мешка

Составной частью механизмов внешнего дыхания зародышей рыб являются протоплазматическая и нервно-мышечная моторика. Ее развитие у лососей описано достаточно подробно (Дислер, 1953, 1954, 1957, 1960; Wülker, 1953; Смирнов, 1958, 1960 а, 1964; Резниченко, 1959 а, б; Котляревская, 1968 а, б). Видовые различия моторики четко выражены в развитии функции грудных плавников. У большинства лососей они приобретают подвижность в течение девятого этапа развития (у кеты после 215 градусо-дней, у нерки —240, у симы и чавычи примерно после 340 градусо-дней), но у горбуши только в конце десятого этапа развития (при 370 градусо-днях). Примечательно, что с началом работы грудных плавников деятельность осевой мускулатуры на значительное время ослабевает. Очевидно, работа грудных плавников обеспечивает достаточное перемешивание перивителлиновой жидкости, а в смысле расхода энергии она экономичнее, нежели движения довольно крупного эмбриона. Позже развивается подвижность челюстей и жаберных крышек. Функциональная активность осевой мускулатуры вновь возрастает перед вылуплением, когда эмбрионы под

оболочкой начинают энергично вращаться. Как и само вылупление, этот момент у различных видов и форм приходится на разные стадии дифференцировки. Вылупившиеся зародыши на некоторое время вновь успокаиваются, тогда как частота движений грудных плавников возрастает. Их энергичная работа обеспечивает постоянную смену воды у дыхательных поверхностей. С этого же момента неуклонно возрастает роль жаберного дыхания. Вариабельность величины икринок, толщины оболочек, мощности эмбриональных органов дыхания, как и условий аэрации гнезд, должна отразиться на интенсивности двигательной активности эмбрионов. К сожалению, сравнительных исследований в этом направлении на лососях не проведено.

Некоторые особенности пигментации зародышей. Обнаруживаются видовые различия сроков, порядка появления хроматофоров, их расположения и обилия. Раньше других видов хроматофоры появляются у симы. У нее первые липофоры на верхней поверхности головы были замечены в начале девятого этапа развития, при длине эмбрионов около 10 мм, а меланофоры—в начале десятого этапа. К этому времени длина эмбрионов увеличилась примерно на 3 мм. У кижуча липофоры и меланофоры на голове выявляются в начале десятого этапа, когда длина эмбрионов немного превышает 10 мм. У чавычи, как и у симы, первыми появляются липофоры, но позже, при длине эмбрионов 14—15 мм, меланофоры же становятся заметными при достижении эмбрионами длины 16 мм. У остальных видов раньше обнаруживаются меланофоры. У кеты и нерки это происходит в начале десятого этапа (при длине соответственно около 14 и 13 мм), а у горбуши — в середине того же этапа. Первые липофоры у нерки замечены в середине десятого этапа, у кеты в его конце, у горбуши лишь в начале одиннадцатого этапа, когда эмбрионы достигали длины 15—16 мм. Слабее других видов пигментированы эмбрионы, личинки и мальки горбуши. Быстрее и обильнее пигментируются эмбрионы чавычи, кижуча, особенно же симы.

У потомков одной и той же самки чавычи в условиях низкой температуры и хорошей аэрации раньше появлялись меланофоры (см. рис. 42, *Б*), а при более высокой температуре и изменчивом газовом режиме первыми и на более высоком уровне дифференцировки выявлялись липофоры (см. рис. 42, *В*). Сдвиги в развитии пигментации при разном режиме инкубации икры присущи и другим видам.

Продолжительность инкубации и уровень развития вылупляющихся зародышей. Перед тем как перейти к сопоставлению следует отметить трудность сравнения сроков инкубации лососей. Дело в том, что в зависимости от условий развития вылупление происходит в разном возрасте, после прохождения различного количества градусо-дней. Кроме того, у одного и того же вида выход из икринки смещается на разные стадии морфогенеза и даже на смежные этапы (Смирнов, 1959 а, 1964 а, б; Котляревская, 1968 а, б).

Сам процесс вылупления у одних видов проходит за относительно короткое время (сима, кета, чавыча), у других сильно растянут (горбуша, особенно нерка). Поэтому целям сравнения отвечают наблюдения, проведенные над икрой разных видов, развивавшейся в сходных условиях, в то же время отвечающих естественным требованиям каждого лосося. Сопоставление, проведенное с соблюдением указанных условий (Смирнов, 1964 б), показало, что массовое вылупление раньше началось у кижуча и симы (при 445 и 476 градусо-днях, соответственно), а дольше других видов инкубация икры продолжалась у горбуши и нерки (601 и 628 градусодней). В той же примерно последовательности возрастает и уровень развития зародышей ко времени массового вылупления. Кижуч и сима выходят из икры в начале дифференцировки лучей непарных плавников (см. рис. 54, *Б*, 62, *Г*); у кеты и горбуши этот процесс заходит дальше (см. рис. 11, *Г*, 36, *Б*). Особенно высоким уровнем развития выделяются зародыши, вылупляющиеся из икринок анадромной нерки (см. рис. 26 *А*, *Б*). Из икринок же карликовых самок нерки эмбрионы выходят очень рано (см. рис. 26 *Г*).

Кажется естественным предположение о большей продолжительности инкубации икры у рано нерестующих лососей и сокращении сроков инкубации икры у форм с поздним осенним и зимним нерестом. Примеры горбуши и, с другой стороны, кижуча отвечают такому представлению. Однако короткий срок инкубации икры летненерестующей симы с этой позиции понять нельзя. Очевидно, экологические зависимости сложнее; чтобы их понять, надо учесть особенности морфогенеза и режима нерестилищ. Складывается впечатление, что вылупление происходит раньше у тех лососей, у которых водоснабжение гнезд к концу инкубации по тем или иным причинам ухудшается, зародыши под оболочками на более ранних стадиях начинают испытывать недостаток в кислороде. Вылупление улучшает условия обмена и обеспечивает зародышам возможность переместиться в такие участки, которые омываются лучше. Наоборот, продолжительный срок инкубации икры мог выработаться в условиях более устойчивого режима водоснабжения. Это свойственно, как указывалось, нерестилищам проходной нерки. Определенной стабильностью водоснабжения отличаются и русловые нерестилища горбуши (Никольский, 1952), а также камчатской чавычи; по продолжительности инкубации икры они стоят на втором и третьем местах вслед за неркой.

Морфобиологические особенности молоди. Благодаря большому запасу питательных веществ зародыши в нерестовых буграх развиваются долго, достигают значительных размеров, высокого уровня дифференцировки и способности энергично плавать. Такая молодь после выхода из гнезд успешнее избегает хищников. Кроме того, она способна питаться относительно крупными беспозвоночными. Пищей личинкам служат главным образом бентические организмы. Это связано со спецификой горных и предгорных рек, бедных планктоном.

Как мы видели, все лососи могут переходить на внешнее питание еще при значительном остатке желтка. Этап смешанного питания у этих рыб охватывает целиком личиночный период жизни. Между тем в природе время приобретения зародышами способности захватывать и переваривать внешнюю пищу нередко наступает значительно раньше фактического перехода на активное питание. Причиной тому могут быть отсутствие корма или неблагоприятные внешние условия, такие, как низкая температура, слабая освещенность. Возникает вопрос о последствиях задержки перехода лососей на активное питание, «относительного голода», как назвали такое состояние Кронфельд и Шеминский (P. Kronfeld, F. Scheminsky, 1926). Указанные авторы наблюдали задержку роста личинок форели, если после резорбции желтка более чем наполовину они не получали внешней пищи. Было высказано предположение, что такие особи начинают испытывать недостаток каких-то веществ, необходимых для нормального развития. Очевидно, личинки должны обеспечиваться пищей своевременно. На сахалинских рыбоводных заводах ранее наблюдались случаи истощения молоди. После предварительных экспериментов была введена подкормка личинок кеты и горбуши; требование о проведении подкормки молоди этих видов включено в Инструкцию по искусственному разведению тихоокеанских лососей.

Отсутствие или плохое качество пищи нарушает развитие и ведет к быстрой гибели личинок многих рыб (Костомарова, 1962). Личинки лососей менее болезненно переживают недостаток пищи. Как было показано на благородном лососе и кете, это связано с тем, что при завершении резорбции желтка питательные вещества расходуются не полностью, а частично откладываются в полости тела личинок в виде жировой ткани (Hein, 1906; Дислер, 1954, 1957). Мы могли убедиться в том, что указанная особенность свойственна всем тихоокеанским лососям как, вероятно, и другим рыбам той же экологической группы. Резервные жировые отложения позволяют молоди пережить временную бескормицу, успешнее находить пищу в пресных водоемах или достигать приустьевых и морских участков, богатых кормом.

При сравнении молоди разных видов тихоокеанских лососей привлекает внимание укороченный пресноводный цикл жизни кеты и горбуши. Они в массе мигрируют в море, имея небольшой остаток желтка. Некоторое количество кеты задерживается в реках более продолжительное время, но в пресных водах эти два вида не зимуют. Именно у них в отличие от остальных лососей отсутствуют карликовые самцы и жилые формы. Экологическая причина раннего выхода в море достаточно определенна. Она состоит в том, что чрезвычайно многочисленное потомство горбуши и кеты в нерестовых водоемах не находит достаточной пищи для продолжительного откорма. Молодь рассматриваемых видов ведет стайный образ жизни, что имеет защитное значение. Элиминирующее воздействие хищников в реках снижается, кроме того, благодаря

осуществлению катадромной миграции огромными массами и преимущественно в ночное время.

От кеты горбуша отличается особенно ранним скатом. Ее молодь в подавляющей массе покидает реки до начала активного питания, и не задерживается позже завершения этапа смешанного питания. Такая однородность сужает адаптивные возможности. В сравнении с другими лососями личинки и мальки горбуши менее высокотелы, имеют короткие плавники, слабее пигментированы и лишены пятен на боках тела (см. рис. 37, *В—Д*). Нектонный тип окраски можно объяснить тем, что молодь рано переходит к обитанию в толще воды.

Кета в реках живет немного дольше горбуши. Из коротких южных рек преобладающая масса ее молоди выходит вскоре после перехода на внешнее питание. В больших реках часть популяции проводит весь первый, а небольшое количество особей значительную часть второго малькового этапа развития. Момент перехода к катадромной миграции у кеты не фиксирован так строго, как у горбуши. В Амуре дольше задерживается молодь летней кеты (Солдатов, 1912). Личинкам и малькам этого вида свойственна пятнистая окраска, имеющая криптическое значение (см. рис. 14, *Б—Г;* 15). С возрастом молодь расселяется по реке и придаточным водоемам, благодаря чему используются бо́льшие кормовые площади.

Молодь нерки (см. рис. 28, *Б, В*, и верх рис. 30), как и у первых двух видов, постоянно держится в стаях. По экстерьеру и окраске ее личинки и мальки похожи на кету (четкие диагностические признаки указаны при описании видов). Среди тихоокеанских лососей нерка выделяется особенно продолжительной пресноводной фазой жизни. В нерестово-вырастных водоемах постоянно живут особи, находящиеся на разных этапах и периодах развития, что благоприятствует более полному использованию кормовых ресурсов. По сравнению с родственными видами нерка в наибольшей мере удовлетворяет свои пищевые потребности за счет пресных водоемов.

В озерах нерка питается преимущественно планктоном. Характеру пищи отвечает развитие длинных и многочисленных жаберных тычинок своеобразной формы (см. рис. 27). С переходом из литорали в пелагиаль молодь приобретает серебристую нектонную окраску. При жизни в мелководных ручьях и выращивании в прудах пятнистая окраска сохраняется продолжительное время. В реках и ручьях большой удельный вес в питании нерки занимают бентос и воздушные насекомые (Грибанов, 1948; Крогиус, 1951, Семко, 1954; Симонова, 1972 б). Из таких нагульных водоемов мальки могут мигрировать в озера, крупные лимнокрены и задерживаться в них. Однако значительное количество нерки с ручьевых и речных нерестилищ мигрирует в море сеголетками и даже личинками. Мелкая молодь в море подвержена более высо-

кой элиминации, нежели крупная. Этим объясняется повышенная плодовитость особей, размножающихся в ручьях и реках.

Молодь кижуча, чавычи и симы рано утрачивает тенденцию к образованию стай, рассредоточивается по водоемам, занимает на мелководьях индивидуальные участки и охраняет их. Между разноразмерными мальками устанавливаются иерархические отношения. В поведении и габитусе молоди этих видов много общих черт. С занятых позиций мальки совершают броски за проплывающими кормовыми объектами. Спектр питания молоди очень широкий. Значительный удельный вес в рационе занимают представители авифауны. Так как мальки используют разнообразную пищу и не образуют плотных скоплений, они продолжительное время могут жить в водоемах, относительно бедных водными кормовыми организмами. Соответственно обитанию у дна и своеобразному способу охоты мальки высокотелы, имеют длинные парные плавники, высокие спинной и анальный плавники с удлиненными передними ветвистыми лучами, крупную хвостовую лопасть. Преанальная складка у этих видов растет долго, достигает большой величины и продолжительное время сохраняется. Они выделяются также яркой пятнистой окраской. Большое количество молоди данной группы видов в пресных водах живет не менее года. Всем им свойственно явление неотении и повторное участие карликовых самцов в нересте. У симы и кижуча имеются жилые формы.

Наряду с отмеченным сходством молодь каждого вида отличается строением, поведением, излюбленными местами обитания, что отражается на составе рационов. У кижуча особенно долго сохраняется преанальная складка; это косвенно указывает на продолжительное обитание в придонных участках. Его молодь избирает тихие, часто сильно заиленные протоки и старицы, прибрежья со свешивающейся в воду растительностью, заходит для нагула в озера, а мест с быстрым течением избегает. Рацион молоди кижуча отличается особенно высоким содержанием воздушных насекомых, которых он успешно отлавливает с поверхности, выпрыгивая из воды. Такому поведению отвечает форма тела и строение плавников (см. рис. 55, *В*; 56). Сравнивая особенности экологии, окраски и миграционного поведения молоди тихоокеанских лососей, Hoar (1958) счел возможным поведение молоди кижуча принять за наиболее близкое к исходной речной форме, а образ жизни, характер окраски и миграционное поведение молоди горбуши — наиболее специализированным. У рассмотренных видов мы видели четко выраженное соответствие конституции, окраски, образа жизни, в частности миграционного поведения, занимаемой ими экологической ниши. То же характерно и для других видов.

По внешнему виду и поведению мальки чавычи напоминают кижуча. Отличаются они несколько меньшей высотой непарных плавников, относительно слабой их пигментацией, особенно анального плавника, иным расположением хроматофоров (см. рис. 45

Г, 46). Мальки чавычи могут удивительно быстро менять окраску соответственно фону окружающего грунта и их очень трудно обнаружить среди прибрежных камней, где они скрываются (Edmunson et al., 1968; Reimers, 1968; собственные наблюдения). Интересно, что молодь осенненерестующей чавычи в отличие от летней, в массе мигрирует в море сеголетками, даже до закладки чешуи (Rutter, 1904; Mason. 1965).

Молодь симы особенно высокотела и выделяется своим внешним видом (см. рис. 65, *Г, Д*; 66). Личинки питаются преимущественно бентосом и некоторое время живут стайками. Мальки занимают индивидуальные участки, пищу добывают подобно кижучу, но не выпрыгивают из воды за насекомыми. С возрастом пищевой спектр расширяется. У симы особенно ярко выражена эврифагия. Главная особенность рациона состоит в изобилии разнообразных беспозвоночных, вырастающих вне водоемов. Поэтому мальки и карликовые особи симы и могут жить в горных реках и небольших притоках с очень бедной фауной. Сима реофильнее кижуча, раньше выходит из грунта и использует прибрежные мелководья, ее молодь держится в более верхних участках рек.

При анализе межвидовых и внутривидовых отношений внимание исследователей привлекает распространение среди молоди лососей хищничества. Действительно, в желудках годовиков и двухгодовиков кижуча, симы, чавычи, нерки, гольцов и других видов иногда в значительном количестве встречается мелкая молодь лососей, в том числе того же вида. В каждом случае важно проанализировать причины хищничества. При этом рассматриваются особенности режима водоемов, их населения, обеспеченность рыбы кормами, условия обловов, причины концентрации молоди и потенциальных хищников. В противном случае могут складываться ошибочные представления о масштабах хищничества и каннибализма, что отражается на рыбохозяйственных рекомендациях, определении путей наилучшего использования нерестовых фондов, выборе объектов разведения, содержании работ по биотической мелиорации нерестово-выростных водоемов. Внимательный анализ биоценотических отношений показывает, что в природе не так часто наблюдаются условия, приводящие к скоплению разновозрастной молоди одного или нескольких видов. Однако подобная ситуация нередко складывается у плотин, заграждений для учета покатников, у мест выпуска молоди из питомников и т. п., что благоприятствует развитию хищничества и каннибализма (Hunter, 1959; Ricker, 1962; Леванидов, 1969; наши наблюдения). Исследования питания и распределения разновозрастной молоди в нескольких водоемах Сахалина не дали оснований говорить о существенном воздействии крупных мальков симы и кижуча на численность других лососей (Крыхтин, 1955, 1962; Калмыкова, 1957; Воловик, 1963, 1964; наши наблюдения). В обследованных камчатских озерах кижуч поедает значительное количество рыбы, но это молодь девятииглой и трехиглой колюшек, корюшки, являющихся трофически-

ми конкурентами нерки (Зорбиди, 1970а). Точно так же и гольцы рода Salvelinus не могут относиться к бесспорно вредным для лососевого хозяйства объектам. В некоторых водоемах они потребляют мало рыбы или же истребляют пищевых конкурентов молоди нерки и приносят этим скорее пользу, чем вред (Крогиус, Крохин, 1948, 1956; Савваитова, 1961, 1973).

Выше говорилось о видовых и внутривидовых различиях производителей и мест размножения, а также адаптивных особенностях эмбриогенеза. Молоди также присущи черты морфофункциональной и экологической специализации, своеобразие поведения. В естественных условиях личинки и мальки каждого лосося занимают в той или иной мере отличающуюся стацию и пищевую нишу, которые, как и вся система адаптаций, меняются с возрастом, при переходе с этапа на этап. Это следует внимательно учитывать при анализе биоценотических отношений и разработке схем рациональной эксплуатации бассейнов нерестовых водоемов. Важно иметь в виду, что видовая и популяционная разнокачественность населения позволяет полнее использовать потенциальные возможности нерестово-выростных водоемов и кормовые ресурсы морей и океана.

ПУТИ ИНТЕНСИФИКАЦИИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

Высокое техническое оснащение морского добывающего промысла резко повысило его воздействие на рыбное население. Одновременно усиливается влияние антропогенных факторов на гидрологический режим и качество вод нерестово-выростных водоемов, вследствие чего снижается продуктивность нереста лососей. В этих условиях возрастает значение мер регулирующего и охранного порядка и острее, чем раньше, ощущается необходимость повышения эффективности естественного воспроизводства запасов, улучшения качественного состава лососевых стад и расселения ценных форм, увеличения масштабов заводского разведения, а также совершенствования биотехники лососеводства. Очевидна целесообразность комплексного осуществления разнообразных рыбоводных, в широком смысле, мероприятий, каждое из которых следует проводить с учетом специфики биологии видов, их структуры, особенностей внутривидовых группировок.

Внутривидовое разнообразие, происхождение рас, возможности реконструкции фауны лососей. Данные, накопленные о тихоокеанских лососях, свидетельствуют о сложности и специфичности структуры каждого вида. Этим рыбам присущи политипичность и экологическая гетерогенность. Анализ условий размножения и развития тихоокеанских лососей склоняет к мысли о том, что в процессе становления видов и внутривидовой дифференциации (микроэволюции) важную роль играло освоение разнородных нерестилищ и нерестово-выростных водоемов. В частности, использование внутривидовыми формами нерестилищ, грунт которых омывается водами разного происхождения, имеющими различный термический и гидрохимический режим, позволил лососям расширить ареалы и сезоны размножения. Это, в свою очередь, увеличивало доступные освоению кормовые ресурсы и создавало предпосылки пищевой специализации. В итоге обеспечивалось существование большого числа организмов. Известно также, что экологически разнокачественные популяции лучше защищены от возможных колебаний внешних условий (Майр, 1968, 1974). Как пишет Г. В. Никольский (1973), более сложная структура позволяет виду существовать в меняющихся условиях жизни. Отсюда понятен практический смысл увеличения внутривидового и внутрипопуляционного разнообразия лососей.

Изучение ареалов показывает неравномерность распределения видов и внутривидовых форм, позволяет вскрыть некоторые закономерности распространения лососей и возможности обогащения состава фауны. В этом плане показателен пример чавычи. В запад-

ной части ареала ее запасы невелики и сосредоточены в камчатском районе, причем преимущественно в бассейне р. Камчатки. Однако и в этой реке чавыча посещает небольшую часть притоков. Ее нерестовый ареал разорван. Неравномерное распространение и невысокую численность мы объясняем экологической однородностью чавычи, представленной у нас летненерестующей формой. В Северной Америке этот вид обычен на обширной территории и добывается его в десятки раз больше. Дело в том, что там, кроме летненерестующей, имеются осенне- и зимненерестующая формы, занимающие нерестилища иного типа. Благодаря экологическому разнообразию возрастает используемый нерестовый фонд. Кроме того, потомство осенненерестующей чавычи живет в реках короткое время, что также благоприятствует увеличению численности. Сопоставление качественного состава популяций разных регионов указывает на целесообразность акклиматизации осенненерестующей формы, что позволит шире расселить и повысить запасы этого ценнейшего лосося (Смирнов, 1972 а).

В противоположность чавыче кеты значительно больше в западной части ареала и именно здесь в морфобиологическом отношении вид весьма разнообразен. У кеты дифференцированы летние осенненерестующие формы, экология которых в разных регионах существенно отличается. В свою очередь, сезонные расы разделены на локальные стада (Бирман, 1951, 1956; Световидова, 1961). Показана также морфобиологическая и генетическая неоднородность популяций, воспроизводящихся даже в небольших сахалинских реках (Смирнов, 1954 а; Алтухов, 1973). Одно из отличий локальных популяций (или локальных стад) заключается в разной протяженности речных миграций. С этим моментом связаны многие особенности производителей и продолжительность жизни молоди в реках. Специфика локальных популяций и субпопуляций, так же как отличия экологии размножения сезонных рас кеты из различных регионов, важно внимательно учитывать в лососеводстве и при акклиматизации. Нельзя, например, признать биологически обоснованными перевозки икры с завода, расположенного на небольшой реке, на завод, удаленный от устья реки на тысячи километров; мало оснований рассчитывать на успех акклиматизации кеты, приспособившейся размножаться в местах выхода грунтовых вод, в тех районах, где питание рек грунтовыми водами ограничено.

Анализ размножения и развития внутривидовых форм кеты и других лососей дает ценный материал для обсуждения вопроса о происхождении сезонных рас. Некоторые авторы (Шмидт, 1947; Абакумов, 1961) учитывали преимущественно различную протяженность миграционных путей, время пребывания лососей в пресной воде и связанные с этим некоторые особенности производителей различных рас. По мнению В. А. Абакумова (1961, стр. 188), рыбы, нерестовавшие на дальних нерестилищах (озимые), должны были обладать бо́льшим запасом энергии, быть сильнее... Рыбы,

нерестовавшие на ближних нерестилищах (яровые), нуждались в меньших запасах энергии. «Эти различия, видимо, и послужили основой образования сезонных рас проходных рыб».

Действительно, осенняя кета проделывает по Амуру путь до 2000 км и более, но она размножается и в небольших реках низовья и лимана Амура; в коротких реках ее нерестилища могут располагаться, начиная от приливно-отливной зоны. Протяженность анадромной миграции рассматриваемой экологической формы сильно варьирует, неоднородны размеры и жирность производителей, уровень зрелости гонад при заходе в реку и другие признаки. Однако во всех случаях осенняя амурская кета устраивает гнезда там, где каменисто-песчаное ложе омывается грунтовыми водами, имеющими, как говорилось, своеобразный гидрохимический и термический режим; именно особенности последнего обеспечивают эффективность осеннего и зимнего нереста. Места размножения осенней кеты определяются топографией такого рода участков; другие моменты привходящи. Приспособление к размножению и развитию в условиях грунтового водоснабжения нерестилищ свойственно для рассматриваемой расы в целом. Этим осенняя амурская кета принципиально отличается от летней, нерестилища которой омываются в основном подрусловым потоком. Осенний и зимний нерест чавычи, а также и других видов наблюдается тоже на участках, омываемых грунтовыми водами, долго сохраняющими нерестовые температуры. Освоение подобных участков со специфическим водным режимом связано с возникновением соответствующих особенностей развития. Этот адаптивный процесс охватывает весь онтогенез, и он лежал, по нашему мнению, в основе формирования экологически (следовательно, и морфофизиологически) обособленных внутривидовых группировок лососей, часто называемых сезонными расами.

Сима — малочисленный лосось, что определяется спецификой экологии развития. Ее больше в бассейне Японского моря, и именно здесь вид качественно разнообразнее. Имеются формы с летним и осенним нерестом, которые населяют разные реки или даже регионы. Нерест на осень сдвинут в районах с более мягким климатом, на нашей территории — в южные районы Приморского края. Приморская сима выделяется крупным размером и высокой плодовитостью; ее целесообразно попытаться вселить в южные реки Сахалина и некоторые другие водоемы, о которых будет сказано ниже. Жилая форма рекомендована для заселения водохранилищ (Крыхтин, Леванидов, 1962). Начаты опыты по акклиматизации симы в североамериканских водоемах (Tokui, 1969; Christie, 1970).

Кижуч мигрирует в реки позже других лососей и нерестится преимущественно осенью и зимой. В отличие от симы, нерест в разные сезоны наблюдается в одних и тех же реках и на разобщенных участках. Это свидетельствует об экологической дифференциации вида. Морфологических отличий между такими сезонными формами пока что не выявлено. В море этот лосось живет лишь

немного дольше горбуши и растет очень быстро. Установлено, что высокие потенции роста кижуч может реализовать и в крупных озерах (Ricker, Loftus, 1968), что расширяет возможность его расселения.

На северо-западе Тихоокеанского бассейна запасы нерки сконцентрированы в Камчатском районе. Ее нерестовый ареал, как и у чавычи, разорван. Особенности распространения вида в значительной мере определяются предпочтением рек, в бассейнах которых имеются озера. Таких рек много в Северной Америке, и этим обусловлена высокая численность вида в восточной части ареала.

Л. С. Берг (1948) и другие исследователи выделяли несколько рас нерки, для которой характерна очень сложная видовая и популяционная структура. Необходимо подчеркнуть, что только у этого вида обособились генеративно-лимнофильная и генеративно-реофильная формы. Представители названных экотипов, наравне с другими признаками отличаются продолжительностью пресноводного цикла жизни и пищевой специализацией молоди, и это следует более внимательно учитывать в лососеводстве и при акклиматизации. В бассейне Амура и Сахалинских реках, куда завозилась икра нерки размножающейся в озерах, вид не прижился. Неудача объясняется скорее всего тем, что молодь этой формы не нашла подходящей и стабильной кормовой базы. Нам представляется, что успеха можно добиться при работе с генеративно-реофильной формой, которая в указанных районах найдет более благоприятные условия для осуществления пресноводного цикла жизни.

Популяции горбуши однороднее, чем у других лососей, и практически гомогенны по возрастному составу. В отношении экологии размножения и развития дифференциация также выражена слабо. В западной части ареала шире распространена летненерестующая форма, запасы которой подвержены резким колебаниям. Условия воспроизводства осененерестующей формы, по-видимому, стабильнее. Горбуша наиболее короткоцикличный, быстрорастущий и многочисленный лосось, чем и привлекает внимание акклиматизаторов. Заманчива идея вселения этого вида в бассейн Атлантического океана, бедного запасами лососей; на ее реализации целесообразно задержать внимание. Горбушу вселяли в реки залива Мэн, где она размножалась в течение нескольких лет (Huntsman, Dymond, 1940; Bigelow, Schroeder, 1953). В. В. Кузнецов (1953) предлагал попытаться вселить горбушу в Белое море. Его предложение вызвало ряд возражений в связи с недостаточной теоретической обоснованностью (Кудерский и др., 1967).

В 1955 г. М. С. Лазарев и А. И. Смирнов разработали биологическое обоснование акклиматизации горбуши в бассейнах Баренцева и Белого морей, которое получило одобрение в научных и рыбохозяйственных кругах и с 1956 г. Главрыбвод приступил к проведению этих работ. На рыбоводные заводы Мурманской и Архангельской областей икра завозилась преимущественно с южносахалинских и южнокурильских заводов. С Западной Камчатки

и Магаданской области, более сходных в климатическом отношении с районом интродукции, перевезено небольшое количество икры. Имеется большая литература, освещающая ход этих работ и результаты интродукции. Достаточно полный список публикаций содержит статья Л. А. Кудерского и др. (1967); его целесообразно дополнить указанием на некоторые источники последних лет (Камышная, Смирнов, 1968; Смирнов, 1971, 1972 б; Камышная, 1972; Сурков, 1972; Суркова, 1972). Массовый возврат производителей из моря в реки впервые наблюдался в 1960 г., когда сотрудники Главрыбвода зарегистрировали более 80 тыс. экз., а общее количество рыбы, подошедшей к нашим берегам, ориентировочно оценивалось в 300 тыс. экз. (Милейко, 1961). Горбуша расселилась очень широко. На западе наблюдался заход в реки Шотландии, Исландии, Норвегии, а на востоке — до р. Печоры и р. Коротаихи (Berg, 1961; Милейко, 1961 и др.). С целью проверки продуктивности естественного нереста в течение нескольких лет икра с Дальнего Востока не завозилась. Наблюдения показали, что в районе акклиматизации, исключая годы с ранним осенним похолоданием, горбуша находит условия для эффективного нереста и осуществления полного биологического цикла. Особенно обильным возврат производителей в реки был в 1973 г. Он позволил впервые разрешить отлов и получить значительный промысловый эффект. Больше всего рыбы зашло в беломорскую р. Умбу. Это естественно, поскольку только здесь в 1972 г. рыбоводы выпускали молодь. В связи с тем же фактом, массовый ход рыбы в баренцевоморские реки свидетельствует о их важном значении для воспроизводства вселенца. Эффективный нерест в прежние годы нами наблюдался в баренцевоморской р. Мучке, притоке р. Териберки. В 1973 г. в нее зашло много горбуши, нерест прошел в благоприятных условиях, зимой икра развивалась нормально. Для получения более стабильных подходов и увеличения численности горбуши необходимы значительные усилия рыбоводов. Сюда лучше завозить икру рано созревающей горбуши из северных районов Дальнего Востока. На Европейском Севере желательно создать разнокачественную популяцию. Поскольку в районе интродукции емкость нерестилищ мала, надо позаботиться об увеличении их площадей, сооружении искусственных нерестовых каналов. Целесообразно специализированные рыбоводные заводы строить на тех реках, в которые предпочитает заходить горбуша. Для повышения эффективности разведения важно своевременно начинать подкормку личинок и выпускать их из питомников с появлением в приустьевом пространстве массовых кормов; длительная задержка молоди в питомниках сказывается отрицательно (Смирнов, Камышная, 1965). Недавно начаты опыты по интродукции горбуши в Балтийский бассейн. Привлекает внимание достижение возврата горбуши в реки Ньюфаундленда (Ricker, Loftus, 1968). Интересно также сообщение о воспроизводстве горбуши, случайно оказавшейся в одном из Великих озер (Schumacher, Eddy, 1960).

Обсуждая проблему подбора рыб для аквакультур и акклиматизации, А. Ф. Карпевич (1970) обращает внимание на исключительную ценность лососевых рыб, выделяющихся огромной потенцией роста и относительно коротким периодом, необходимым для созревания. Тихоокеанские лососи особенно короткоцикличны и образуют многочисленные популяции. С этими рыбами акклиматизаторы работают уже около ста лет. Накопленный опыт рассматривался многими авторами (Davidson, Hutchinson, 1938; Vibert, 1953 a; Смирнов, 1962 a, 1971, 1972 б; Крохин, 1963; Кудерский и др., 1967; Ricker, 1972). Он свидетельствует о бо́льшей успешности расселения жилых форм. Немало положительных результатов рыбоводы получили при пересадках проходных форм в пределах ареала рода. Существенные трудности встречены при работе с анадромными формами за пределами естественных границ рода, особенно при трансокеанической акклиматизации. Но и в этом направлении достигнуты интересные и обнадеживающие результаты.

Среди разнообразных мероприятий, которые целесообразно осуществлять на Дальнем Востоке, хотелось бы выделить важность расселения чавычи и нерки, расширения их нерестового ареала. Для решения этой задачи наиболее благоприятны, как говорилось, осенненерестующая чавыча и генеративно-реофильная форма нерки. Акклиматизацию тихоокеанских лососей в бассейнах североатлантических морей следует, конечно, согласовывать с мероприятиями, направленными на интенсификацию воспроизводства благородных лососей.

Оценка перспектив лососевого хозяйства в бассейнах европейских морей должна реально учитывать осложнения, вносимые гидростроительством, изменениями гидрологического режима нерестовых рек и качества воды. Естественное воспроизводство благородных лососей под воздействием антропогенных факторов все более затрудняется. В связи с этим возрастает роль лососеводства. Между тем заводское разведение благородных лососей трудоемко и дорого. Объективно это объясняется продолжительным пресноводным циклом жизни видов рода Salmo и необходимостью длительного выдерживания производителей и выращивания молоди. Пути решения проблемы могут быть разными: интенсификация выращивания молоди, выведение форм с короткой пресноводной фазой жизни, подбор таких форм в природе. Выше было показано, что среди тихоокеанских лососей имеются виды, а также внутривидовые формы с очень коротким сроком пресноводной жизни. Заводское разведение таких лососей обходится значительно дешевле, хорошо освоено и может осуществляться в промышленных масштабах в низовьях рек.

Возможности ведения интенсивного лососевого хозяйства в условиях зарегулирования стока рек раскрывают опыты, проведенные в Каспии. Акклиматизировать тихоокеанских лососей в Каспийском море предлагал А. Н. Державин (1936). Он ориентировался на естественное размножение вселенцев. В современных усло-

виях приходится опираться на заводское разведение. Опыты интродукции осенней кеты и горбуши были проведены на Самурском заводе Дагестанской АССР и Кизанском рыбоводном заводе на Волге (Тамарин, 1965, 1972; Магомедов, 1970, 1972). Икра завозилась с Сахалина с 1963 по 1967 г. Первый возврат половозрелых особей отмечен в 1964 г., а наиболее массовым он был в 1966 г. Кета заходила в Терек, Сулак и многие мелкие водотоки, в Волгу, вылавливалась у берегов Ирана. Некоторые особи созревали двухлетками, большинство — в трехлетнем возрасте. Такое быстрое созревание объясняется южным расположением нагульного водоема и обилием кормов. Мы считаем обнадеживающим фактом и поимку в Каспии взрослого экземпляра горбуши. Каспийское море богато кормовыми беспозвоночными и мелкой рыбой, тогда как хищных рыб стало мало, резко снизилась численность местного лосося, а массовое разведение его затруднено. Все это открывает для выращивания в нем тихоокеанских лососей широкие перспективы. После создания специализированных рыбоводных баз, Каспий можно превратить в прекрасный лососевый нагульный водоем. Для этого пригодны, конечно, не любые лососи, а определенные внутривидовые формы. Для размножения в Каспийском бассейне можно рекомендовать осеннюю сахалинскую кету, осенненерестующих чавычу, кижуча, приморскую симу. Можно надеяться на достижение успеха и в выращивании осенненерестующей горбуши. Рекомендации по подбору лососей для вселения в другие европейские моря, озера и водохранилища содержат предшествующие публикации (Смирнов, 1962 а, 1971, 1972 а).

Опыты подтвердили возможность разведения тихоокеанских лососей в нижних участках каспийских рек. Поскольку рыбоводные операции с этими лососями охватывают время с осени до весны, создаваемые рыбоводные базы могут использоваться для разведения осетровых или других ценных весенне- и летненерестующих рыб. Создание комплексных рыбоводных комбинатов, функционирующих круглогодично, в высшей степени интересно с экономической стороны.

Перспективные направления мелиоративных мероприятий. В условиях слабых подходов производителей (естественных мелиораторов нерестилищ) и возрастающего воздействия антропогенных факторов на природу обостряется проблема сохранения нерестового фонда. В то же время очевидна техническая сложность осуществления текущей мелиорации (Черфас, 1956) многих тысяч нерестовых водоемов, рассредоточенных на колоссальной территории. Рассчитывать на выделение большого количества людей и техники мало оснований, а средства, которыми можно располагать, следует расходовать очень осмотрительно. Решению этой задачи, в частности, отвечает уточнение программы деятельности рыбоводно-мелиоративных станций (Никольский, 1956).

Известно пагубное влияние на икру и личинок лососей нарушения режима водоснабжения и промерзания нерестилищ. В каче-

стве одной из мер, позволяющих оптимизировать режим нерестилищ, называется устройство небольших плотин (Wickett, 1952, 1958; Крогиус, Крохин, 1954; Никольский, 1956; Васильев, 1959 б.). Надо, однако, заметить, что мнение ученых о роли плотинок на нерестилищах и лучших вариантах их конструкций расходятся. Рассмотрев имеющиеся по этому вопросу литературные материалы и данные собственных опытов, В. Я. Леванидов (1969) счел постановку плотин вполне оправдываемой мерой там, где воспроизводство лососей находится под контролем человека. В суровые зимы, по его мнению, плотинки на нерестилищах, омываемых в основном подрусловым потоком, не предотвращают промерзания и гибели икры.

В связи с ростом технической оснащенности народного хозяйства расширяются возможности осуществления гидротехнической мелиорации коренного характера. К таким мероприятиям относится, например, сооружение искусственных нерестилищ и инкубационных каналов. Ведутся поиски усовершенствования их конструкции и методов эксплуатации. С искусственных нерестилищ выход молоди намного выше, нежели с естественных (MacKinnon, 1963; Стрекалова, 1965, 1968; Dill, 1967; McDonald, 1969).

Для повышения уровня запасов лососей большое значение имеет улучшение обеспечения молоди пищей. В своей монографии **В. Я. Леванидов (1969)** обращает внимание на бо́льшую продуктивность лимнокренов, в сравнении с протоками и более быстрый в них рост молоди осенней кеты. Перегородив ключевые протоки плотинами, их можно уподобить лимнокренам. Таким путем, пишет В. Я. Леванидов, на базе естественных нерестилищ могут создаваться лососевые нерестово-выростные хозяйства. Известно также, что в результате деструкции снежки водоемы обогащаются биогенными элементами и повышается их кормность (Крохин, 1959 и др). При слабом заполнении нерестилищ производителями возникает необходимость внесения в нерестово-выростные водоемы удобрений. Быстрые темпы развития химической промышленности создают предпосылки для практической реализации такого рода проектов.

Снижение численности лососей может вызвать изменение биоценотических отношений в выростных водоемах в пользу хищников, а также трофических конкурентов молоди лососей (Крогиус, Крохин, 1954). В подобных случаях возникает необходимость биологической мелиорации водоемов, организации борьбы с хищниками и пищевыми конкурентами лососевой молоди. Хотелось бы подчеркнуть, что определение видового состава хищников и конкурентов, ущерба, наносимого ими, а также разработка способов регулирования их численности требуют проведения специальных исследований. К числу эффективных способов биологической мелиорации водоемов относятся рассмотренные выше акклиматизационные работы, позволяющие ускорить восстановление оскудевших стад, улучшить их состав, создавать новые стада ценных форм лососей.

О развитии и совершенствовании лососеводства. В последние десятилетия на Дальнем Востоке реконструированы старые, по-

строены новые рыбоводные заводы, улучшились показатели их производственной деятельности, существенно возрос масштаб лососеводства. Рыбоводство играет все более заметную роль в воспроизводстве промысловых запасов и его недочеты могут уже сказываться на экономике промысла. В связи с этим повышаются требования к уровню применяемой биотехники и постановке на рыбоводных предприятиях квалифицированного биологического контроля.

В основе успешного проведения любых рыбоводных операций и осуществления биологического контроля лежит правильное понимание биологических особенностей объектов разведения в различные моменты их онтогенеза. Увеличение объема информации о биологии лососей, специфике экологии внутривидовых группировок, закономерностях развития создаст предпосылки совершенствования биотехники и повышения эффективности лососеводства. Надо, однако, отметить, что сведения о специфике отдельных популяций тихоокеанских лососей еще весьма отрывочны.

Повышение роли заводского рыборазведения в лососевом хозяйстве, переход его из вспомогательного средства в средство, формирующее промысловые запасы, обостряет внимание ко многим вопросам. Один из них — подбор объектов разведения и оценка специфики их биологии. Выбор усложняется в связи с разнообразием и существенными отличиями внутривидовых форм, экология которых изучена недостаточно полно. Между тем от соответствия экологии избираемых форм конкретным условиям в значительной мере зависит успех рыбоводных мероприятий. Как уже говорилось, представители рода Oncorhynchus отличаются от благородных лососей короткой фазой пресноводной жизни, что упрощает их разведение. Но упомянутое качество выражено у отдельных видов и внутривидовых форм в разной мере. Предельно короткий срок в реках живет молодь горбуши, несколько дольше—кета, размножающаяся в небольших реках, непродолжителен пресноводный цикл жизни у осенненерестующей чавычи и т. д. Подобные объекты разводить проще, дешевле; им следует отдавать предпочтение и при организации лососеводства в низовьях зарегулированных рек. Далее, интересы развития лососевого хозяйства требуют расширения списка объектов разведения. Неотложной задачей ближайших лет мы считаем организацию массового разведения таких ценнейших видов, как чавыча и кижуч. Следует приступить к разведению приморской симы, которая по своему качеству значительно превосходит сахалинскую симу. Серьезного внимания заслуживает разработка биотехники разведения нерки. Освоить заводское разведение проходной нерки стремились специалисты разных стран. Недостаточный успех, на наш взгляд, объясняется концентрацией внимания к генеративно-лимнофильной форме, молодь которой особенно долго живет в пресной воде и питается планктоном. По нашему мнению, для заводского разведения больше подходит генеративно-реофильная форма.

Свойственная тихоокеанским лососям широкая экологическая и морфобиологическая изменчивость свидетельствует о пластичности их организма. Это качество благоприятствует селекции, позволяет изменять лососей в желаемом направлении и повышать их товарную ценность (Donaldson, 1970; Donaldson et al., 1973). Представляется весьма перспективной возможность объединения с помощью метизации и селекции ценных в хозяйственном отношении качеств, «рассеянных» среди различных внутривидовых форм. Для товарного выращивания могли бы шире использоваться межвидовые гибриды первого поколения, среди которых имеются формы, выделяющиеся ускоренным развитием, высоким темпом роста и быстрым созреванием (Смирнов, 1969).

Сведения по биологии лососей и производственный опыт убеждают в том, что важной экологической предпосылкой успешного разведения этих рыб является соответствие качества вод, их термического и гидрохимического режима требованиям разводимых объектов. Поэтому специализацию рыбоводных заводов (или отдельных цехов) необходимо увязывать с характером водоисточников. На заводах, снабжающихся речной водой, нерационально разводить лососей, приспособившихся развиваться в грунтовых водах. Важность качества воды для успешного оплодотворения, инкубации икры и воспитания личинок — факт достаточно известный. Хотелось бы подчеркнуть значение качества воды для ускорения созревания производителей, а также для воспитания у молоди «чувства родной реки», с которым непосредственно связан возврат производителей к местам выпуска молоди.

Практика рыбоводства убеждает в экономической выгоде повышения мощности рыбоводных заводов, которая, однако, нередко лимитируется низким дебитом ключевых водоисточников в зимний период. Одним из путей решения проблемы может явиться внедрение в дальневосточное лососеводство аппаратуры, отличающейся более экономным расходованием воды.

На рыбоводных заводах вылупившихся из икры зародышей лососей выдерживают в аппаратах и питомниках с различным субстратом. Изучая развитие кеты, Н. Н. Дислер (1951) отметил несоответствие питомников с ровным песчаным дном требованиям свободных зародышей (предличинок). Работая на Адотымовском заводе, имевшем аналогичный питомник, мы пришли к такому же заключению. Экспериментально показано, что молодь лососей, воспитанная среди галечника, оказывается более выносливой к изменениям температуры, сильному течению и меньше истребляется хищниками, нежели молодь, выращенная в аппаратах с ровным дном (Vibert, 1953 b). Характер естественной среды обитания, строение, поведение лососей до выхода из нерестовых бугров, а также экспериментальные данные убеждают в большем соответствии требованиям свободных зародышей лососевых питомников, имеющих чистый галечный грунт, хорошо омываемый водой (Дислер, 1954, 1957; Смирнов, 1954 а, 1963 б; Черфас, 1956). Это необходи-

мо учитывать при дальнейшем совершенствовании лососевых питомников.

В дальневосточном лососеводстве длительное время исходили из наблюдаемого в природе раннего ската горбуши и кеты и молодь этих видов на заводах не кормили. В настоящее время целесообразность подкормки получила широкое признание рыбоводов и акклиматизаторов. Кроме морфофункциональных данных, указывающих на необходимость своевременного обеспечения личинок кормом, о пользе подращивания свидетельствует отмечавшаяся разными авторами прямая зависимость между размерами и выживаемостью молоди лососей (Крогиус, Крохин, 1948; Foerster, 1954; Леванидов, 1964 а; Канидьев, 1966; Канидьев, Леванидов, 1968). Организация кормления молоди позволяет подойти также к управлению катадромной миграцией. Общеизвестна связь успехов лососеводства с обеспечением молоди биологически полноценными кормами. Необходимо подчеркнуть, что создание соответствующей кормовой базы в значительной мере определяет возможности промышленного разведения лососей, живущих в реках продолжительный срок.

В связи с тем что в питомниках обстановка в том или ином отношении отличается от природной среды, у заводской молоди вырабатываются не свойственные виду реакции и затрудняется формирование естественных условных рефлексов, что вызывает увеличение гибели молоди после выпуска в естественные водоемы (Черфас, 1956, Исаев и др., 1965). Возникает необходимость ослабить эффект одомашнивания и воспитать у заводской молоди перед выпуском в природные водоемы естественные реакции на различные естественные раздражители (Мантейфель, 1970). Наиболее актуальна задача выработки пищедобывательных и оборонительных рефлексов, хотя этим проблема не исчерпывается. Указанная задача практически может решаться разными путями. Удовлетворительные результаты дает содержание молоди перед выпуском в специально приспосабливаемых участках естественных водоемов, богатых кормами, или в прудах (И. М. Васильев, 1954; Леванидов, 1954 а, 1969; Смирнов, 1963 б). На сахалинских заводах разработан способ выращивания заводской молоди в отгороженных участках рек и прудах с использованием искусственных и естественных кормов (Канидьев, 1966; Канидьев, Леванидов, 1968; Канидьев и др., 1970). Применение искусственных кормов позволяет резко увеличить плотность посадок, что очень важно при крупных масштабах лососеводства, а наличие естественных кормов повышает полноценность диеты, и, используя их, молодь приобретает свойственные виду пищедобывательные рефлексы. Запуск в такие водоемы небольшого количества хищников способствует выработке оборонительных рефлексов. В опытах с различными рыбами показана возможность воспитания защитных реакций и без непосредственного контакта с хищниками (Попов, 1953; Герасимов, 1971; и др.). У молоди кеты, нерки и форели оборонительные условные

рефлексы удавалось воспитывать как при обеспечении непродолжительного контакта с хищниками, так и благодаря использованию их моделей и электрического тока в качестве безусловного раздражителя (Tarrant, 1964; Канидьев, 1966; Канаяма, Туге, 1968).

Кроме выращивания молоди до определенного возраста и воспитания у нее естественных рефлексов, эффективность лососеводства определяется правильным выбором сроков и экологических условий, благоприятных для выпуска молоди в естественные водоемы. И в этом случае надлежит внимательно учитывать особенности экологии видов и конкретных популяций, а также специфику водоемов и их фауны, состав хищников, время и места их концентрации и, наконец, сроки развития в реке и приустьевом пространстве массовых кормовых организмов.

До недавнего времени преобладала весьма осторожная оценка возможности существенного влияния рыбоводства на промысловые запасы массовых видов тихоокеанских лососей. Развитие промышленного рыбоводства вносит в такой взгляд значительные коррективы. В этом отношении интересен пример Сахалинской области. Здесь на рыбоводных заводах стали воспроизводить до 20% запасов горбуши и до 85% осенней кеты. На юго-западе острова заводское разведение заменило естественное размножение осенней кеты, и рыбоводы поддерживают ее численность на уровне, значительно превышающем прежний. Подобные успехи позволяют оптимистично оценивать будущее дальневосточного лососевого хозяйства, если лососеводству в разных районах своевременно будут приданы солидные масштабы и продолжено совершенствование биотехники. Развитие промышленного лососеводства требует, конечно, значительных капиталовложений. Но следует иметь в виду, что они быстро окупятся. При хорошей постановке дела рентабельность лососевых заводов стоит на уровне лучших рыбоводных хозяйств. Например, в 1964—1968 гг. ежегодный возврат кеты на Калининский рыбоводный завод составлял примерно 5 тыс. ц, а воспроизводство центнера выловленного лосося заводу обходилось около 8 руб.; позже ежегодный возврат продукции этого завода возрос до 8 тыс. ц в год (Канидьев, Крыхтин, Лагунов 1969; Канидьев, Костюнин, Салмин, 1970; «Известия», 4 января 1973 г., № 4).

Заводское разведение тихоокеанских лососей является наиболее эффективным способом воспроизводства их запасов. Через развитие промышленного лососеводства мы можем подойти к планируемому воспроизводству промысловых запасов, стабилизации, а затем и увеличению уловов ценных лососевых рыб. Крупномасштабное заводское разведение тихоокеанских лососей дело безусловно рентабельное и представляется весьма выгодным способом использования кормовых ресурсов морей и океана. Нагульные миграции лососей простираются на тысячи миль. Перемещаясь, эти прожорливые рыбы питаются самыми различными организмами, рас-

тут очень быстро, а в конце жизни для размножения возвращаются к местам выпуска молоди. Покрыв Дальний Восток сетью хорошо оборудованных рыбоводных заводов и выпуская в море большое количество молоди разных видов и внутривидовых форм, человек с помощью этих неутомимых «путешественников» сможет осваивать кормовые ресурсы огромных морских и океанических акваторий без применения дорогостоящего флота.

Сравнительное морфо-экологическое исследование развития тихоокеанских лососей выявило закономерности их онтогенеза, свойственную группе систему морфофункциональных, поведенческих адаптаций, а также ее особенности у отдельных видов и внутривидовых форм.

Для успеха икрометания и создания потомству благоприятных условий существования большое значение имеют брачные изменения производителей и характерное поведение, устройство нерестовых бугров. Возможность развития потомства среди грунта обеспечило возникновение сложного комплекса морфологических, физиолого-биохимических и поведенческих особенностей зародышей и личинок. Благодаря высокой прочности оболочек и тургору икринки лососей способны выдерживать значительное давление. Зародыши снабжены большим запасом питательных веществ и долго развиваются за счет эндогенного питания. В связи с невысоким содержанием кислорода в воде, омывающей гнезда, и большими размерами икринок лососи обладают приспособлениями, облегчающими дыхание: их икринки богаты каротиноидами, у зародышей рано развиваются мощные эмбриональные органы дыхания, наблюдается протоплазматическая и своеобразная нервно-мышечная моторика. Находясь в оболочке, эмбрионы накапливают продукты азотистого обмена, чем предотвращается загрязнение среды гнезда. У вылупившихся зародышей развивается положительная тактильная реакция, светобоязнь, положительная реакция на ток воды. Обильное выделение слизи предохраняет их жабры и поверхность тела от заиления, а ритмичные движения грудных плавников обеспечивают постоянную смену воды у дыхательных поверхностей. В нерестовых буграх эти рыбы достигают значительного размера, высокого уровня дифференцировки и подвижности, приобретают способность заглатывать довольно крупные объекты. Выходу из гнезд предшествует утрата личинками светобоязни и положительной тактильной реакции. Личиночный период развития сокращен, он включает один этап смешанного питания. Мальковый период состоит из нескольких этапов. Накопленные факты убеждают в том, что в процессе исторического становления интересующей нас группы рыб изменялись не отдельные признаки, свойства или отрезки жизненного цикла, а весь организм в различные моменты существования, формировался особый тип онтогенеза, складывались специфические связи с абиотическими и биотическими условиями, видовая и популяционная структура.

Пример тихоокеанских лососей свидетельствует о том, что способ размножения и развития, свойственный литофильным закапывающим икру рыбам, позволил им занять чрезвычайно широкий ареал, который у отдельных видов простирается от субтропических

до арктических районов, размножаться в водоемах различного типа и в разные сезоны, нагуливаться в пресных водах и морях, создавать стада большой численности.

В течение жизни лососи неоднократно меняют среду обитания. Периодически, при переходе с этапа на этап, качественно изменяется сам организм и его взаимосвязи со средой. Онтогенетические изменения отвечают смене температурного, газового, солевого, светового режимов, смене стаций и характера биотических связей. Исследование показало принципиальное сходство способа размножения и развития, системы адаптаций всех представителей рассматриваемой группы. Вместе с тем у различных видов и внутривидовых группировок обнаруживаются черты морфофункциональной специфики, которая проявляется во все периоды, этапы и на отдельных стадиях развития и стоит в связи с особенностями среды обитания и ее изменениями. В морфобиологической изменчивости широко проявляется параллелизм, который объясняется общим типом онтогенеза.

Анализ собственных и литературных данных убеждает в том, что виды и экологически обособленные внутривидовые группировки для размножения занимают водоемы и нерестилища определенного типа. Места нереста отличаются в геоморфологическом, гидрологическом и гидрохимическом отношениях, качеством грунтов, обилием кормов, их составом и т. д. Специфика условий размножения и развития проявляется также в размерах нерестовых площадей и концентрации на них производителей. Кроме того, различаются динамические свойства лососей, плодовитость и характер откладки икры, интенсивность воздействия рыбы на нерестовый субстрат (эффект естественной мелиорации), плотность заполнения грунта икрой и глубина ее закладки, а также количество сненки, отражающееся на богатстве водоема кормами. Таким образом, сами рыбы не только избирают место размножения, но и изменяют его, придавая тем самым черты специфичности среде обитания потомства.

Поскольку лососи долго развиваются в нерестовых буграх, с режимом их водоснабжения и качеством вод связаны многие особенности видов и внутривидовых форм. Нерка и кижуч размножаются на местах выхода грунтовых вод, термический, газовый режим и солевой состав которых существенно отличаются от русловых вод и подрусловых потоков. Для таких вод типично особенно низкое содержание кислорода и высокое насыщение углекислотой. В соответствии с особенностями среды икринки названных видов мельче, чем у других, оболочки их тоньше, икра выделяется высоким содержанием каротиноидов; у этих видов раньше и мощнее развиваются эмбриональные органы дыхания. Наиболее глубокие различия наблюдаются у внутривидовых форм, освоивших водоемы разного типа. Яркий пример подобной дивергенции представляют генеративно-реофильная и генеративно-лимнофильная формы нерки. Существенны различия проходных и жилых форм. Разнообраз-

ный термический режим грунтов вод, омывающих нерестилища, благоприятствует обособлению группировок с разными сезонами размножения. Известны стабильность расположения выходов грунтовых вод, часто узкая их локализация и разнообразие свойств. С указанными особенностями нерестилищ в определенной мере связана четкость возврата нерестящейся рыбы к местам своего рождения, ведущая к репродуктивной и генетической обособленности мелких группировок и усложнению структуры вида. Нерка характеризуется особенно сложной видовой и популяционной структурой.

У остальных видов тихоокеанских лососей с большей или меньшей четкостью выражена дивергенция в освоении нерестилищ, снабжаемых водами разного происхождения. Для горбуши типичны омываемые подрусловыми потоками речные нерестилища, которые занимают обширные площади. Поскольку подрусловые потоки формируются из русловых вод, режим таких нерестилищ менее устойчив и зависит от климатических особенностей района, сезонных, суточных и непериодических изменений качества русловых вод. Благоприятная для размножения температура на них устанавливается летом, что и обусловило образование летненерестующих рас. В суровые зимы на таких нерестилищах нередко складываются экстремальные условия. По солевому составу, термическому и газовому режимам подрусловые потоки, как и русловые воды, сходны на участках рек значительной протяженности, а подчас и в соседних притоках и реках. Это благоприятствует воспроизводству однородных в морфобиологическом отношении популяций большой численности. Гидрологический режим горных рек неустойчив и при паводках их ложе систематически изменяется; меняется и расположение участков, пригодных для размножения лососей. В подобной ситуации не могла закрепиться четкая привязанность к одним и тем же участкам рек, в связи с чем у таких видов, как горбуша, хоминг выражен менее отчетливо. На участках с крутым склоном и чистым каменисто-песчаным ложем подрусловые потоки хорошо аэрированы и горбуша развивается при достаточно высоком содержании кислорода. Это отражается на качестве икры, развитии эмбриональных органов дыхания и других признаках. Фауна таких участков бедна. Кроме того, их кормность уменьшается вследствие расчистки грунта во время нереста. Нагул больших количеств молоди в таких условиях становится невозможным, и горбуша скатывается в приустьевые участки, богатые кормами, особенно рано.

Летненерестующие сима, кета, чавыча занимают на речных нерестилищах иные стации. Сима для размножения поднимается в верховья рек и в небольшие притоки, где нерестовые площади ограничены и ее гнезда располагаются разреженно; этим в значительной мере и определяется низкая численность популяций симы. Камчатская чавыча нерестится, как правило, на участках с быстрым течением и плотным крупнокаменистым грунтов, где более мелкие лососи размножаться не могут.

Сдвиг нереста на осень у горбуши и симы наблюдается там, где к подрусловым потокам примешиваются более теплые грунтовые воды, а также в районах с мягким климатом. Осенне- и зимненерестующие чавыча и кета палеоамурского региона размножаются на участках, которые омываются грунтовыми водами, долго сохраняющими нерестовые температуры; сходная картина наблюдается на местах размножения кижуча и генеративно-реофильной нерки. Режим таких нерестилищ стабильнее, что отражается на динамике численности популяций. Подобные участки имеются в крупных и небольших реках как в верховьях, так и в нижнем течении, что сказывается на особенностях производителей и биологии молоди. Именно с освоением такого рода нерестилищ и связано возникновение и существование осенне- и зимненерестующих рас кеты, чавычи и экологических аналогов других видов.

В работе показаны существенные отличия экологии летне- и осенненерестующей кеты палеоамурского региона и сезонных рас кеты камчатских рек, обусловленные различиями геологической истории и гидрологического режима соответствующих бассейнов. Приводятся свидетельства разносторонности морфобиологических отличий и устойчивости расовых признаков. Подчеркивается, что благодаря внутривидовому экологическому разнообразию расширяются не только сезоны размножения лососей, но также ареалы, используемые нерестовые площади и кормовые ресурсы, чем обеспечивается высокая численность видов. Это убедительно подтверждают примеры внутривидового разнообразия и высокой численности кеты в западной части ареала и чавычи — в восточной; малочисленность же чавычи на западе ареала объясняется экологической однородностью ее популяций.

По морфобиологическим особенностям молоди выделяются две группы видов: личинки после выхода из грунта и мальки кеты, горбуши и нерки ведут стайный образ жизни, тогда как мальки кижуча, чавычи, симы рассредоточиваются по водоемам, на определенное время занимают индивидуальные участки и агрессивно их охраняют. У молоди первой группы видов тело прогонистое, непарные плавники низкие, парные — короткие, темные пятна на боках тела выражены слабо или отсутствуют. Для нагула многочисленной стайной молоди необходима обильная и устойчивая кормовая база. Поэтому горбуша и кета рано мигрируют в приустьевые участки рек, богатые кормами, а молодь нерки уходит в пелагиаль озер, где питается планктоном (с ключевых нерестилищ, не связанных с озерами или крупными лимнокренами, нерка раньше мигрирует в море). Молодь чавычи, кижуча и симы высокотела, имеет длинные парные и высокие непарные плавники с удлиненными передними ветвистыми лучами. У их личинок развивается длинная и широкая преанальная плавниковая складка, которая долго сохраняется. Такая форма тела и плавников позволяет малькам совершать стремительные броски кверху, схватывать проплывающие кормовые объекты и быстро возвращаться на прежнее место.

Этим видам свойственна ранняя интенсивная пигментация и четко выраженная пятнистость тела, благодаря чему молодь мало заметна на фоне каменистого дна. Своеобразный способ охоты чрезвычайно расширяет пищевой спектр. В рационах мальков, особенно у кижуча и симы, большой удельный вес занимают воздушные и наземные беспозвоночные. Рассредоточение по водоему позволяет полнее освоить кормовые ресурсы. Все это благоприятствует удлинению пресноводного цикла жизни; у названных видов имеются карликовые самцы, а также туводные формы.

Изучение экологии размножения и морфобиологической специфики видов и внутривидовых форм позволило выявить некоторые закономерности распространения лососей по отдельным регионам и бассейнам. Такого рода сведения использовались при обосновании предложений по расселению и акклиматизации наиболее ценных форм. Актуальность подобных мероприятий повышается в условиях интенсивного морского промысла и хозяйственного освоения речных долин и гидростроительства, коренным образом изменяющих нерестовые водоемы и затрудняющих воспроизводство лососей. В этих условиях пристальное внимание должны привлечь виды и внутривидовые формы, способные развиваться при низком содержании кислорода и живущие в пресных водах непродолжительное время.

Структура видов и популяций, экология размножения и особенности развития различных внутривидовых форм должны внимательно учитываться при разработке правил рыболовства, мелиоративных мероприятий и, конечно, в лососеводстве. Морфобиологическое разнообразие тихоокеанских лососей представляет богатые возможности для селекции и гибридизации.

Высокие пищевые достоинства, скороспелость и быстрый рост, эврифагия, короткий пресноводный цикл жизни, способность создавать стада высокой численности и другие качества делают тихоокеанских лососей чрезвычайно интересными объектами крупномасштабного заводского разведения. Промышленное разведение этих рыб представляет собой рациональную и экономически выгодную форму интенсивного использования кормовых ресурсов внутренних водоемов, особенно же открытых пространств морей и океана.

BIOLOGY, REPRODUCTION AND DEVELOPMENT OF PACIFIC SALMONS

The monography represents a generalization of the original ecologo-morphological investigations of Pacific salmons (*Oncorhynchus, Salmonidae*) performed by the author for many years. A brief historical outline of Far East salmon investigations is given and data about times of spawning, spawning grounds, conditions of development in nature and in hatcheries are compiled. Special attention is paid to description of the stepwise development of *Oncorhynchus keta, O nerka* (anadromous and residual forms), *O. gorbuscha, O. tschawytscha, O. kisutch* and *O. masu.* The material is illustrated by photographs and numerous accurate drawings of the living specimens made by the author. The data on egg and sperm qualities of different species are listed. Detailed morphological and behavioral characteristics of embryos, larvae, young and adult fish of species mentioned is presented, the lithophilous egg-burying group of fish being examined as a whole. Peculiarities of population structure, directions and factors of intraspecific differentiations and geographical distribution of representatives of the genus *Oncorhynchus* are discussed. In conclusion the questions concerning the introduction, intensification of natural reproduction and technological improvment of Pacific salmons hatcheries are considered.

The book may be of interest for ichthyologists, embryologists, pisciculturists as well as teachers, students and postgraduates of biological and piscicultural colleges.

ЛИТЕРАТУРА*

Абакумов В. А. Сезонные расы проходных рыб. «Вопросы ихтиологии», 1961, вып. 17.

Абрамов В. В. Осенняя форма кеты на Камчатке. ДАН СССР, 1948, т. 63, № 1.

Азбелев В. В. Некоторые вопросы акклиматизации тихоокеанских лососевых в реках Кольского полуострова. «Научн.-технич. бюлл. ПИНРО», 1959, № 4 (8).

Азбелев В. В. Нерестовая миграция горбуши в 1961 г. Там же, 1962, № 1 (19).

Азбелев В. В., Яковенко Л. А. Материалы по акклиматизации горбуши в бассейне Баренцева и Белого морей. «Тр. Полярн. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1963, вып. 15.

Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Алеев Ю. Г. Для чего горбуше горб? «Наука и жизнь», 1964, № 7.

Алтухов Ю. П. Локальные стада рыб, как генетически стабильные популяционные системы. Сб. «Биохимическая генетика рыб». Л., 1973.

Андреева М. А. Опыты гибридизации тихоокеанских лососей. «Рыбное хозво», 1953, № 11.

Андреева М. А. Рыбоводные и рыбоохранные мероприятия по сохранению и воспроизводству лососевых рыб в водоемах Камчатки. «Тр. совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954.

Андриевская Л. Д. Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море. «Вопросы ихтиологии», 1966, т. 6, вып. 1.

Андриевская Л. Д. Питание тихоокеанских лососей в море. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии»., 1968, т. 64.

Андриашев А. П. Рыбы северных морей СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.

Аппполов Б. А. Учение о реках. Изд-во МГУ, 1963.

Аршавский И. А. Физиологические механизмы преобразования функции в онтогенезе. «Журн. общ. биол.», 1948, т. 9, № 1.

Аршавский И. А. Биогенетический закон в связи с периодичностью онтогенеза. «Журн. общ. биол.», 1955, т. 16, № 6.

Бабурина Е. А. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М., «Наука», 1972.

Бакштанский Э. Л. Наблюдения за скатом молоди горбуши и кеты на Европейском Севере. «Тр. Полярн. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии», 1963, вып. 15.

Бакштанский Э. Л. Особенности популяции горбуши в связи с ее акклиматизацией в Северной Атлантике. Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». М., «Наука», 1968.

Балаховский С. Д., Дроздова И. И. О механизме действия каротиноидов и родственных им веществ. «Усп. совр. биол.», 1956, т. 42, вып. 2 (5).

Балаховский С. Д., Кузнецова И. В. О механизме действия каротиноидов. Каротиноиды и серный обмен. Сб. «Сессия АН СССР по мирному использованию атомной энергии. 1—5 июля 1955 г. Заседания отд. биол. наук». М., Изд-во АН СССР, 1955.

* Автор значительно сократил список цитированной в книге литературы за счет широко известных и ранних работ, материалы которых вошли в последующие публикации.

Баранникова И. А. Функциональные основы миграции рыб. «Вестн. Ленингр. ун-та», 1968, т. 9, вып. 2.
Баранчеев Л. М., Разумовский А. М. Зависимость биологических свойств икры свирского сига от степени ее пигментации. «Тр. Ленингр. о-ва естествоисп.», 1937, т. 66, вып. 3.
Барач Г. П. Биология и воспроизводство запасов черноморской кумжи (лосося—форели). «Тр. совещ. по рыбоводству». М., Изд-во АН СССР, 1957.
Барсуков В. В. Серия работ Эрика Фабрициуса и соавторов по нерестовому поведению рыб. «Вопросы ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 3.
Бах А. Н. Химизм дыхательных процессов. «Журн. Русск. физ.-хим. о-ва», 1912, т. 44, № 1—2.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.
Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных рыб (1934). «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.
Бердичевский Л. С. 48-я сессия постоянного международного совета по изучению моря. «Вопросы ихтиологии», 1961, т. 1, вып. 1.
Березовский А. И. Об эффективности методов искусственного рыборазведения. «Рыбное хоз-во», 1937, № 1.
Берлянд Т. Б. Наши представления по некоторым вопросам развития и выращивания молоди рыб. Сб. «Текущая информац. ВНИРО». М., «Рыбн. хоз-во», 1958, № 6.
Бимент Дж. Роль физиологии в адаптации и в конкуренции среди животных. Сб. «Механизмы биол. конкуренции». М., «Мир», 1964.
Бирман И. Б. Качественные показатели стад и динамика численности осенней кеты Амура. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1951, т. 35.
Бирман И. Б. Приспособительные особенности нерестовой миграции амурской кеты. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1952, т. 37.
Бирман И. Б. О численности проходных лососевых в связи со степенью их пресноводности и происхождения проходного образа жизни этих рыб. «Зоол. журнал», 1953, т. 22, вып. 5.
Бирман И. Б. Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура. «Вопросы ихтиологии», 1956, вып. 7.
Бирман И. Б. О распределении и миграциях камчатских лососей в северо-западной части Тихого океана. Сб. «Мат-лы по биол. морского периода жизни дальневосточных лососей». М., 1958.
Бирман И. Б. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты. Сб. «Вопросы географии Камчатки», вып. 2. Петропавловск-Камчатский, 1964.
Бирман И. Б. Лососи в морской период жизни. «Тихий океан». Кн. 3. «Рыбы открытых вод». М., «Наука», 1967.
Бирман И. Б. О миграциях лососей в Охотском море. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1968, т. 64.
Бирман И. Б. О распределении и росте молоди тихоокеанских лососей рода Oncorhynchus в море. «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 5.
Бирман И. Б. Некоторые вопросы биологии симы Oncorhynchus masu (Brevoort). «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1972, т. 82.
Бирман И. Б., Леванидов В. Я. Закономерности динамики стад и пути усиления воспроизводства проходных лососей Амура. «Тр. Всесоюзн. конфер. по вопросам рыбн. хоз-ва». М., Изд-во АН СССР, 1953.
Богоров В. Г., Виноградов М. Е. Распределение зоопланктона в северо-западной части Тихого океана. «Тр. океанографич. комиссии». М., Изд-во АН СССР, 1958, т. 3.
Боровик Е. А. К вопросу о функциональном значении каротиноидов в эмбриогенезе рыб. «Тезисы докл. Всесоюзн. совещ. по экологич. физиологии рыб». М., Изд-во АН СССР, 1966.
Бородин Н. А. Поддержание производительности открытых вод (рек и морей) путем массового выпуска искусственно выведенных мальков. «Тр. Совещ. по рыбоводству, 1913». СПб., 1914, ч. 2, вып. 1.

Бородина О. Я. Оксигеназные свойства каротина. «Биохимия», 1939, т. 4, вып. 3.
Бочаров Г. Д. Материалы по приспособляемости молоди горбуши и кеты к морской воде. «Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та», М.—Л., «Наука», 1963, вып. 5 (9).
Будницкая Е. В. Современные представления о биосинтезе и физиологической роли каротиноидов. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1952, № 4.
Бузников Г. А. Гиалуронидаза и фермент вылупления в эмбриогенезе костистых рыб. «Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР». М., Изд-во АН СССР, 1961, вып. 33.
Бузников Г. А. Зависимость некоторых физиологических процессов в эмбриогенезе костистых рыб от кислородного режима. «Проблемы совр. эмбриол.». Изд-во МГУ, 1964.
Бузников Г. А., Игнатьева Г. М. Ферменты вылупления. «Усп. совр. биол.», 1958, т. 46, № 3.
Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л., «Наука», 1967.
Василенко-Лукина О. В. О биологии приморской горбуши Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum). «Вопросы ихтиологии», 1962, т. 2, вып. 4.
Васильев И. М. Опыт работы Тепловского рыбоводного завода Амуррыбвода. «Тр. совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954.
Васильев И. С. О кислородном режиме при искусственном разведении лососей. «Рыбное хоз-во», 1957, № 9.
Васильев И. С. Водоснабжение нерестовых бугров летней кеты и горбуши. «Научн. докл. Высш. школы. Биол. науки», 1958, № 3.
Васильев И. С. Об адаптивном значении строения нерестовых бугров лососей рода Oncorhynchus «Журн. общ. биол.», 1959а, т. 20, № 2.
Васильев И. С. Эколого-морфологическая характеристика летней кеты и горбуши в эмбриональный и личиночный периоды их жизни. Канд. дисс. МГУ, 1959б.
Васильев И. С., Юровицкий Ю. Г. Кислородные условия развития амурской летней кеты и горбуши в связи с методикой их искусственного разведения. «Зоол. журн.», 1954, т. 33, вып. 6.
Васнецов В. В. Функция плавников костистых рыб. ДАН СССР, 1941, т. 31, № 5.
Васнецов В. В. Дивергенция и адаптация в онтогенезе. «Зоол. журн.», 1946, т. 25, вып. 3.
Васнецов В. В. Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.
Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953а.
Васнецов В. В. Целостность экологии вида у рыб (экологические корреляции). Там же, 1953б.
Веденский Л. П. Возраст горбуши и закономерности колебаний ее численности. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1954, т. 41.
Вернидуб М. Ф. Влияние изменяющихся условий развития яиц и ранних личинок рыб на их физиологическое состояние и выживаемость. «Уч. зап. ЛГУ», сер. биол., № 142, вып. 21, 1951.
Вернидуб М. Ф. Приспособительные особенности морфогенеза в раннем онтогенезе представителей подотряда лососевидных рыб. «Вестн. Ленингр. ун-та», сер. биол., 1967а, вып. 4.
Вернидуб М. Ф. Возрастные изменения сеголетков семги и балтийского лосося и влияние условий выращивания на состояние молоди. «Рыбное хоз-во», 1967б, № 12.
Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956.
Владимиров В. И. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода Salmo. «Тр. Севанск. гидробиол. станции», 1948, т. 10.

Владимиров В. И. Разнокачественность онтогенеза как один из факторов динамики численности стада рыб. «Гидробиол. журн.», 1970, т. 6, № 2.
Волобуев В. В., Никулин О. А. Материалы к биологии анадырской кеты. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1970, т. 71.
Воловик С. П. Материалы по биологии молоди симы Oncorhynchus masu (Brevoort) некоторых рек Сахалина. «Вопросы ихтиологии», 1963, т. 3, вып. 3.
Воловик С. П. Пищевые отношения молоди симы с молодью других лососевых в реках Сахалина. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1964, т. 55.
Воловик С. П. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1967а, т. 61.
Воловик С. П. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на Южном Сахалине. Канд. дисс. Калининград, 1967б.
Воловик С. П. О возможности применения метода морфометрии для определения локальных популяций горбуши. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1968а, т. 65.
Воловик С. П. О потреблении кислорода и пищевых рационах молоди лососевых из рек Сахалина. Там же, 1968б, т. 65.
Воловик С. П., Ландышевская А. Е. Некоторые вопросы биологии осенней кеты Сахалина. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1968, т. 65.
Воробьев А. В. Промысел симы и его развитие. «Бюлл. рыбн. хоз-ва», 1926, № 2.
Вронский Б. Б. Материалы о размножении чавычи Oncorhynchus tschawytscha (Walbaum) р. Камчатки. «Вопросы ихтиологии», 1972, т. 12, вып. 2.
Галкина З. И. Влияние размеров и интенсивности окраски икринок на эмбриональное развитие и рост молоди радужной форели. «Изв. гос. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва», 1969, т. 68.
Галкина Л. А. Географическая изменчивость размеров икринок горбуши и кеты (род Oncorhynchus) в связи с вопросами акклиматизации. «Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та», 1965, вып. 9 (13).
Галкина Л. А. Интродукция лососей рода Oncorhynchus в Баренцево и Белое моря. «Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та», 1966, вып. 12 (16).
Гептнер В. Г. Структура систематических групп и биологический прогресс. «Зоол. журн.», 1965, т. 44, вып. 9.
Герасимов В. В. Имитационные рефлексы как важнейший механизм стайного поведения рыб. Сб. «Сигнализация морских животных». Л., «Наука», 1971.
Гербильский Н. Л. Эколого-гистофизиологическое направление в ихтиологических исследованиях. Сб. «Биол. основы рыбн. хоз-ва». Томск, 1959.
Гербильский Н. Л. Главные биологические черты лососевых как основа мероприятий по их воспроизводству и акклиматизации. «Тезисы докл. совещ. по вопросам лососевого хозяйства. 15—17 ноября 1961 г.» Л., 1961.
Гербильский Н. Л. Теория биологического прогресса вида и ее использование в рыбном хозяйстве. Сб. «Теоретические основы рыбоводства». М., «Наука», 1965.
Гинзбург А. С. Соединение гамет без активации яйца у лососевых рыб. «Журн. общ. биол.», 1963, т. 24, № 2.
Гинзбург А. С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М., «Наука», 1968.
Городилов Ю. Н. Исследование чувствительности рыб к действию высокой температуры в период их эмбриогенеза. I. Изменение чувствительности развивающейся икры осенненерстующих видов рыб к действию высокой температуры. «Цитология», 1969, т. 11, № 2.
Городилов Ю. Н. Исследование чувствительности рыб к действию высокой температуры в период эмбриогенеза. IV. О роли слоя цитоплазмы, окру-

жающего желток, в тепловом поражении зародышей вьюна Misgurnus fossilis (L.) и лосося Salmo salar (L.) в чувствительные периоды развития. «Онтогенез», 1970, т. 1, № 3.

Грачев Л. Е. Темп роста камчатской чавычи. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1967, т. 57.

Грачев Л. Е. Изменение количества овоцитов в морской период жизни у некоторых представителей тихоокеанских лососей рода Oncorhynchus в процессе формирования их плодовитости. Автореф. канд. дисс. М., ВНИРО, 1971.

Грибанов В. И. Кижуч Oncorhynchus kisutch (Walbaum). «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1948, т. 28.

Григо Л. Д. О морфологических отличиях летней и осенней кеты Oncorhynchus keta (Walbaum), O. keta (Walbaum) infraspecies autumnalis Berg. ДАН СССР, 1953, т. 92, № 6.

Гримм О. А. Кто должен считаться изобретателем сухого способа оплодотворения рыбьей икры? «Тр. СПб. о-ва естествоисп.», 1881, т. 12, вып. 1.

Гримм О. А. Рыбоводство. М., 1931.

Грицевская Г. Л. Итоги исследования рек Карельского побережья и некоторые данные о реках Поморского побережья Белого моря (к проблеме акклиматизации горбуши). Сб. «Акклиматизация дальневосточных лососей в бассейне Баренцева и Белого морей». М.—Л., «Наука», 1965.

Гриценко О. Ф. Биология симы и кижуча Северного Сахалина. М., Изд-во Всес. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии (ВНИРО), 1973.

Гудвин Т. Сравнительная биохимия каротиноидов. М., ИЛ, 1954.

Гудвин Т. Сравнительная биохимия каротиноидов. Сб. «Эволюционная биохимия. Симпозиум III». М., 1962.

Гулидов М. В. Морфо-физиологические особенности развития зародышей рыб при различных кислородных условиях инкубации. Автореф. канд. дисс. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1970.

Дарвин Ч. Происхождение человека и половой подбор. Собр. соч., т. II, кн. 1. М., 1927.

Двинин П. А. Озерный кижуч Oncorhynchus kisutch (Walbaum) morpha relictus nova. ДАН СССР, 1949, т. 69, № 5.

Двинин П. А. Лососи Южного Сахалина. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1952, т. 37.

Державин А. Н. К вопросу об акклиматизации в Каспии дальневосточных лососей. «Рыбное хоз-во СССР», 1936, № 3.

Детлаф Т. А. Значение ионов кальция для активации яиц лососевых рыб. «Журн. общ. биол.», 1959, т. 20, № 3.

Дислер Н. Н. Некоторые особенности развития осенней кеты в природе и питомниках. «Рыбное хоз-во», 1951, № 12.

Дислер Н. Н. Развитие осенней кеты р. Амура. «Тр. совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954.

Дислер Н. Н. Развитие осенней кеты р. Амура Oncorhynchus keta (Walbaum). «Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова», вып. 20. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Дислер Н. Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Дислер Н. Н., Резниченко П. Н., Соин С. Г. Теория экологических групп рыб. Сб. «Теоретические основы рыбоводства». М., «Наука», 1965.

Дислер Н. Н., Смирнов С. А. Морфологические и функциональные особенности органов чувств системы боковой линии рыб. Сб. «Основные особенности поведения и ориентации рыб». М., «Наука», 1974.

Дорофеева Е. А. Сравнительно-морфологические основы систематики восточноевропейских лососей. «Вопросы ихтиологии», 1967, т. 7, вып. 1.

Дрягин П. А. Об изучении параллельной изменчивости у рыб и других организмов. VIII сессия Уч. совета по пробл. «Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Карелии». Петрозаводск, 1968.

Дуиаевский Ф. Р. О меланотропном гормоне гипофиза. «Усп. совр. биол.», 1947, т. 23, вып. 3.
Европейцева Н. В. Переход в покатное состояние и скат молоди лососей. «Уч. зап. ЛГУ», биол. науки, № 228, вып. 44, 1957.
Европейцева Н. В. Об этапах индивидуального развития молоди антлантического лосося. «Вестн. Ленингр. ун-та», 1960, № 15, вып. 3.
Егорова Т. В. Опыт прогнозирования величины нерестовых подходов красной Oncorhynchus nerka (Walbaum) в бассейне р. Озерной (Камчатка). «Вопросы ихтиологии», 1966, т. 6, вып. 3.
Егорова Т. В. Об отсутствии сезонных группировок у красной бассейна реки Озерной. «Изв. Тихоок. п.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1970, т. 78.
Егорова Т. В., Крогиус Ф. В., Куренков И. И., Семко Р. С. Причины колебаний численности красной р. Озерной. «Вопросы ихтиологии», 1961, т. 1, вып. 3.
Енютина Р. И. Амурская горбуша (промыслово-биологический очерк). «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1972, т. 77.
Еремеев Г. П. Зародышевые приспособления птиц с точки зрения сравнительной физиологии. «Тр. Омского с.-х. ин-та им. С. М. Кирова», 1957, т. 25.
Еремеева Е. Ф. Теория этапности развития рыб и ее отношение к другим теориям периодичности развития. Сб. «Морфо-экологический анализ развития рыб». М., «Наука», 1967.
Еремеева Е. Ф., Смирнов А. И. Теория этапности и ее значение в рыбоводстве. Сб. «Теоретические основы рыбоводства». М., «Наука», 1965.
Житенева Л. Д., Галкина Л. А. Морфометрическая характеристика молоди горбуши и кеты, выпускаемой с рыбоводных заводов Мурманской области и о. Сахалина. «Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та», 1965, вып. 9 (13).
Закс М. Г., Соколова М. М. Изменение типа осморегуляции в разные периоды миграционного цикла у нерки Oncorhynchus nerka (Walb.). «Вопросы ихтиологии», 1965, т. 5, вып. 2.
Земцова А. И. Климат Сахалина. Л., Гидрометеоиздат, 1968.
Зорбиди Ж. Х. Питание молоди кижуча в некоторых водоемах Камчатки. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1970а, т. 73.
Зорбиди Ж. Х. О динамике стада кижуча. Там же, 1970б, т. 78.
Зотин А. И. Фермент затвердевания оболочек у яиц лососевых рыб. ДАН СССР, 1958, т. 121, № 6.
Зотин А. И. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М., Изд-во АН СССР, 1961.
Зуева К. Д. Наличие процесса смолтификации у горбуши — Oncorhynchus gorbuscha (Walb.) при отсутствии стадии «парр». «Вопросы ихтиологии», 1965, т. 5, вып. 2.
Иберт Дж. Взаимодействующие системы в развитии. М., «Мир», 1968.
Иванков В. Н. О сезонных расах горбуши. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1967, т. 61.
Иванков В. Н. Тихоокеанские лососи острова Итуруп. Там же, 1968, т. 65.
Иванков В. Н. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты. «Гидробиологич. журн.», 1970, т. 6, № 2.
Иванков В. Н. Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина. «Уч. зап. Дальневосточн. гос. ун-та», 1972, т. 60.
Иванков В. Н. Гибриды осенней кеты Oncorhynchus keta (Walbaum) с кижучем O. kisutch (Walbaum). «Вопросы ихтиологии», 1973, т. 13, вып. 1.
Иванков В. Н., Андреев В. Л. Плодовитость тихоокеанских лососей (род Oncorhynchus). «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 1.
Иванов М. Ф. Яйцевые оболочки рыб, их сравнительная морфология и экологическое значение. «Вестн. Ленингр. ун-та», сер. биол., 1956, № 21, вып. 4.
Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М.—Л., Биомедгиз, 1937.
Иванов П. П. Действие низкой температуры на некоторые стадии развития лосося. «Уч. зап. ЛГУ», сер. биол. 1949, № 113, вып. 20.

Ивлев В. С. Смолтификация лососевых и ее биологическое значение. «Журн. общ. биол.», 1962, т. 22, № 1.
Игнатьева Г. М. Закономерности раннего эмбриогенеза лососевых рыб, выявляемые методом безразмерной характеристики продолжительности развития. «Онтогенез», 1970, т. 1, № 1.
Иевлева М. Я. Морфология и темп эмбрионального развития тихоокеанских лососей. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1951, т. 34.
Иевлева М. Я. Гистологическое строение гонад лососей в период морских миграций. Сб. «Лососевое хоз-во Дальнего Востока». М., «Наука», 1964.
Иевлева М. Я. Устойчивость развивающейся икры красной к механическим воздействиям. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1967, т. 57.
Иоганзен Б. Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы. «Вопросы ихтиологии», 1955, вып. 3.
Ирискина Т. А. Каротиноиды радужной форели. Автореф. канд. дисс. Л., 1968.
Исаев А. И., Карзинкин Г. С., Кожин Н. И., Никольский Г. В., Черфас Б. И. О теоретических основах рыбоводства. Сб. «Теоретич. основы рыбоводства». М., «Наука», 1965.
Кагановский А. Г. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1949, т. 31.
Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ порционного икрометания у рыб. «Зоол. журн.», 1952, т. 31, вып. 6.
Камышная М. С. Гибрид кеты с горбушей в реках Севера. «Рыбное хоз-во», 1963, № 4.
Камышная М. С. Скат и поведение молоди акклиматизированной горбуши. «Рыбное хоз-во», 1967, № 1.
Камышная М. С. Сравнение заводской и естественной молоди горбуши района акклиматизации и маточных водоемов. Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». Фрунзе, 1972.
Камышная М. С., Смирнов А. И. Естественное воспроизводство горбуши, акклиматизируемой в бассейнах Баренцева и Белого морей. «Рыбное хоз-во», 1968, № 10.
Канаяма Ю., Туге Х. О применении в рыбном хозяйстве оборонительных условных рефлексов (выработанных) у молоди кеты. «Вопросы ихтиологии», 1968, т. 8, вып. 6.
Канидьев А. Н. Условия нереста и развития икры симы Oncorhynchus masu (Brevoort). «Вопросы ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 2.
Канидьев А. Н. О разведении лососей в Сахалинской области. «Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та», 1965, вып. 9 (13).
Канидьев А. Н. Возможности повышения жизнестойкости молоди кеты. «Рыбное хоз-во», 1966, № 6.
Канидьев А. Н. Абиотические условия в нерестовых буграх горбуши Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum). «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1967а, т. 61.
Канидьев А. Н. О формировании пола и размерно-весовой характеристике горбуши Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum) в связи с условиями развития. «Вопросы ихтиологии», 1967б, т. 7, вып. 4.
Канидьев А. Н., Костюнин Г. М., Салмин С. А. Заводское разведение горбуши и кеты как способ повышения запасов лососей Сахалина. «Вопросы ихтиологии», 1970, т. 10, вып. 2.
Канидьев А. Н., Крыхтин М. Л., Логунов И. И. Рыбное хозяйство рек Дальнего Востока. Сб. «Изучение и освоение рек Дальнего Востока». М., «Наука», 1969.
Канидьев А. Н., Леванидов В. Я. Вопросы улучшения биотехники разведения кеты. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1968, т. 65.
Карнаухов В. Н. О роли каротиноидов во внутриклеточном депонировании кислорода. ДАН СССР, 1971, т. 196, № 5.

Карнаухов В. Н. Функции каротиноидов в клетках животных. М., «Наука», 1973.
Карпевич А. Ф. О биологической стоимости рыб разного трофического уровня (О выборе рыб для аквакультур и акклиматизации). «Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии», 1970, т. 76.
Кизеветтер И. В. Об изменениях биохимического состава тела красной (нерки). «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1948, т. 28.
Кирпичников В. С. Использование генетической селекции в промышленном рыбоводстве СССР и стран Восточной Европы (состояние и перспективы). «Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та прудового рыбн. хоз-ва», 1973, т. 21.
Клейменов И. Я. Химический и весовой состав рыб водоемов СССР и зарубежных стран. М., «Рыбн. хоз-во», 1962.
Кожанчиков И. В. О лабильности эмбрионального развития пойкилотермных животных к термическим влияниям. ДАН СССР, 1947, т. 58, № 8.
Кожин Н. И. Теоретические основы искусственного рыборазведения. Сб. «Теоретич. основы рыбоводства». М., «Наука», 1965.
Кольгаев А. М. О преждевременном поднятии молоди осенней кеты Oncorhynchus keta infr. autumnalis Berg. на плав и его последствия в условиях рыбоводных заводов. «Вопросы ихтиологии», 1963, т. 3, вып. 3.
Кольгаев А. М., Иванова А. П. Опыты инкубации икры амурской осенней кеты в грунте. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1962, т. 48.
Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад нерки Oncorhynchus nerka (Walb.). Л., «Наука», 1971.
Коновалов С. М. Структура изолята красной Oncorhynchus nerka (Walb.) озера Азабачьего. «Журн. общ. биол.», 1972, т. 33, № 6.
Константинов А. С. О питании мальков кеты (Oncorhynchus keta infr. autumnalis Berg) в бассейне р. Амура. «Зоол. журн.», 1951, т. 30, вып. 6.
Копосов А. Ф. Применение грунтовых дренажных водозаборов на сахалинских рыбоводных заводах. «Рыбное хозяйство», 1959, № 2.
Коровина В. М. Развитие специфических реакций по отношению к разнокачественным раздражителям в период раннего онтогенеза у рыб и амфибий. Сб. «Проблемы совр. эмбриологии». Изд-во ЛГУ, 1956.
Коровина В. М. Изменение эмбриогенеза рыб и амфибий под влиянием некоторых внешних факторов. Сб. «Проблемы совр. эмбриологии». Изд-во МГУ, 1964.
Коровина В. М., Любицкая А. И., Дорофеева Е. А. Влияние видимого света и темноты на скорость образования хрящевых элементов скелета костистых рыб. «Вопросы ихтиологии», 1965, т. 5, вып. 3.
Костарев В. Л. Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей. Сб. «Лососевое хозяйство Дальнего Востока». М., «Наука», 1964.
Костарев В. Л. Плодовитость охотской горбуши. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1965, т. 59.
Костомарова А. А. Влияние голодания на развитие личинок костистых рыб. «Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР», вып. 40. М., Изд-во АН СССР, 1962.
Котляревская Н. В. Вылупление лосося в зависимости от кислородного режима инкубации. «Молодежная научн. конференция Ин-та эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР. (Тезисы докл.)». М., 1968а.
Котляревская Н. В. Особенности процесса вылупления в эмбриогенезе некоторых костистых рыб. Автореф. канд. дисс. МГУ, 1968б.
Кошелев Б. В. Изменения скорости развития половых желез и ритма созревания овоцитов у рыб как форма приспособления к различным условиям существования. Сб. «Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции». М., «Наука», 1968.
Кохменко Л. В. Пищевые отношения молоди тихоокеанских лососей с жилыми и некоторыми проходными рыбами в предгорных притоках Амура. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1964, т. 55.
Крашенинников С. П. Описание земли Камчатки (1755). М., Географгиз, 1948.
Крогиус Ф. В. Зависимость численности красной (Oncorhynchus nerka Walb.)

от условий размножения и биологии молоди. Автореф. докт. дисс. Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1949.
Крогиус Ф. В. О динамике численности красной [Oncorhynchus nerka (Walb.)]. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1951, т. 35.
Крогиус Ф. В. Зависимость хода красной (иерки) по реке и ската ее молоди от суточного хода температуры воды, ее pH и содержания растворенных в воде газов. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1954, т. 41.
Крогиус Ф. В. О связи ската молоди красной с условиями в оз. Дальнем. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1967, т. 57.
Крогиус Ф. В. Продукция молоди красной Oncorhynchus nerka (Walb.) в озере Дальнем. «Вопросы ихтиологии», 1969 т. 9, вып. 6.
Крогиус Ф. В. О различных типах чешуи красной Oncorhynchus nerka (Walb.) в бассейне р. Камчатки и времени образования годового кольца. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1970, т. 74.
Крогиус Ф. В., Крохин Е. М. Об урожайности молоди красной Oncorhynchus nerka (Walb.). «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1948, т. 28.
Крогиус Ф. В., Крохин Е. М. Пути восстановления и увеличения стад камчатских лососей. «Тр. совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954.
Крогиус Ф. В., Крохин Е. М. Результаты исследований биологии нерки, состояния ее запасов и колебаний численности в водах Камчатки. «Вопросы ихтиологии», 1956, вып. 7.
Крогиус Ф. В., Крохин Е. М., Меншуткин В. В. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего. Опыт кибернетического моделирования. Л., «Наука», 1969.
Крохин Е. М. Исследование Кроноцкого озера в марте—мае 1935 г. «Изв. Гос. географич. о-ва», 1936, т. 68, № 5.
Крохин Е. М. О влиянии количества отнерестовавших в озере производителей красной (Oncorhynchus nerka) на режим биогенных элементов. ДАН СССР, 1959, т. 128, № 3.
Крохин Е. М. Нерестилища красной Oncorhynchus nerka (Walb.). (Очерк геоморфологии, температурного режима и гидрохимии). «Вопросы ихтиологии», 1960, вып. 16.
Крохин Е. М. Разведение и использование жилой красной в Японии. «Рыбное хоз-во», 1963, № 11.
Крохин Е. М. Материалы к познанию карликовой красной Oncorhynchus nerka (Walb.) в Дальнем озере (Камчатка). «Вопросы ихтиологии», 1967, т. 7, вып. 3.
Крохин Е. М., Крогиус Ф. В. Озерная форма красной (Oncorhynchus nerka) из Кроноцкого озера на Камчатке. ДАН СССР, 1936, т. 4 (13), № 2 (106).
Крохин Е. М., Крогиус Ф. В. Очерк Курильского озера и биологии красной (Oncorhynchus nerka Walb.), нерестующей в его бассейне. «Тр. Тихоок. комитета АН СССР», 1937а, т. 4.
Крохин Е. М., Крогиус Ф. В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1937б, т. 9.
Крохин Е. М., Куренков И. И. Рыбохозяйственное освоение Кроноцкого озера. Сб. «Лососевое хозяйство Дальнего Востока». М., «Наука», 1964.
Крыжановский С. Г. Органы дыхания личинок рыб (Teleostomi) и псевдобранхия. «Тр. Лабор. эволюц. морфол. АН СССР», 1933, т. 1, вып. 3.
Крыжановский С. Г. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития. Сб. «Памяти акад. А. Н. Северцова», т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1939.
Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei). «Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР», 1949, вып. 1.
Крыжановский С. Г. Теоретические основы эмбриологии. «Усп. соврем. биол.», 1950, т. 30, вып. 3.

Крыжановский С. Г. О видообразовании. «Зоол. журн.», 1953, т. 32, вып. 6.
Крыжановский С. Г. Материалы по развитию сельдевых рыб. «Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР», 1956, вып. 17.
Крыжановский С. Г. О значении жировых включений в яйцах рыб. «Зоол. журн.», 1960, т. 39, вып. 1.
Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidei). «Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР», 1953, вып. 10.
Крыжановский С. Г., Смирнов А. И., Соин С. Г. Материалы по развитию рыб р. Амура. «Тр. Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг.», т. 2. Изд-во МГУ, 1951.
Крыхтин М. Л. О речном периоде жизни симы Oncorhynchus masu (Brevoort). Канд. дисс. МГУ, 1955.
Крыхтин М. Л. Материалы о речном периоде жизни симы. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1962, т. 48.
Крыхтин М. Л., Леванидов В. Я. Прогноз рыбопродуктивности проектируемых нижнеамурских водохранилищ. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1962, т. 48.
Кудерский Л. А., Бакштанский Э. Л., Леонтович Д. П., Петренко Л. А., Шуркус Э. Д. Работы по акклиматизации дальневосточных лососей в бассейнах Баренцева и Белого морей. «Тр. Карельск. отд. Гос. НИОРХ», 1967, т. 5, вып. 2.
Кудинский О. Ю. Микроскопическая анатомия пищеварительного тракта мальков семги (Salmo salar L.). Сб. «Воспроизводство и акклиматизация лососевых в Баренцевом и Белом морях». М.—Л., «Наука», 1966.
Кузнецов В. В. О путях повышения рыбопромысловой продуктивности Белого моря. «Труды Всесоюзн. конфер. по вопросам рыбного хоз-ва». М., Изд-во АН СССР, 1953.
Кузнецов И. И. О методе рыборазведения в грунте. «Бюлл. рыбн. хоз-ва», 1924, № 17—18.
Кузнецов И. И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей. «Изв. Тихоок. научно-промысл. станции», 1928, т. 2, вып. 3.
Кузнецов И. И. Кета и ее воспроизводство. Хабаровск, 1937.
Куликова Н. И. О структуре вида Oncorhynchus keta (Walb.). «Сб. по биологии рыб», 4. Владивосток, 1970.
Куликова Н. И. Внутривидовая изменчивость кариотипов кеты Oncorhynchus keta (Walb.). «Вопросы ихтиологии», 1971, т. 11, вып. 6.
Куликова Н. И. Изменчивость и пути формообразования у кеты Oncorhynchus keta (Walb.). «Вопросы ихтиологии», 1972, т. 12, вып. 2.
Куренков С. И. Морфологические особенности жилой красной Кроноцкого озера. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1972, т. 82.
Лагунов И. И. Молодь лососей рода Oncorhynchus. «Зоол. журн.», 1939, т. 18, вып. 5.
Лагунов И. И. 30 лет научных рыбохозяйственных исследований на Камчатке. «Рыбное хоз-во», 1963, № 2.
Лагунов И. И. Основные задачи и направления исследований тихоокеанских лососей. Сб. «Лососевое хозяйство Дальнего Востока». М., «Наука», 1964.
Лагунов И. И. Симпозиум по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. «Вопросы ихтиологии», 1973, т. 13, вып. 1.
Лазарев М. С. О работе Соколовского рыбоводного завода. «Тр. совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954.
Лазарев М. С. Работы по акклиматизации дальневосточных лососей в бассейне Баренцева моря. «Рыбное хоз-во», 1958, № 2.
Ландышевская А. Е. Качественный состав покатной молоди горбуши Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum) и кеты O. keta (Walbaum) рек Сахалина. «Вопросы ихтиологии», 1967, т. 7, вып. 4.
Лапин Ю. Е. Особенности динамики численности тихоокеанской горбуши Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum). «Вопросы ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 2.
Лапин Ю. Е. О новых данных по непосредственному определению возраста

горбуши Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum) мечением. «Вопросы ихтиологии», 1971, т. 11, вып. 1.
Лебедев С. И. Физиологическая роль каротина в растении. Киев, 1953.
Лебедева О. А., Мешков М. М. Изменение сроков закладки органов и продолжительность эмбриогенеза у радужной форели (Salmo irideus Gibb.) в зависимости от температуры. «Изв. Гос. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва», 1969, т. 68.
Леванидов В. Я. Пути усиления воспроизводства кеты Амура. «Тр. совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954а.
Леванидов В. Я. Материалы по биологии размножения осенней кеты р. Хор. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1954б., т. 41.
Леванидов В. Я. Питание и рост мальков кеты в пресных водах. «Зоол. журн.», 1955, т. 34, вып. 2.
Леванидов В. Я. Выращивание молоди амурской осенней кеты на рыбоводных заводах. «Тр. Совещания по рыбоводству». М., Изд-во АН СССР, 1957.
Леванидов В. Я. О зависимости между размерами мальков амурской осенней кеты Oncorhynchus keta infrasp. autumnalis Berg и их выживаемостью. «Вопросы ихтиологии», 1964а, т. 4, вып. 4.
Леванидов В. Я. Закономерности динамики численности лососей в бассейне Амура и пути воспроизводства запасов. Сб. «Лососевое хоз-во Дальнего Востока». М., «Наука», 1964б.
Леванидов В. Я. Питание молоди осенней кеты во время миграций по Амуру. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографин», 1964в, т. 55.
Леванидов В. Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1969, т. 67.
Леванидов В. Я., Зорбиди Ж. Х., Николаева Е. Т. Современное состояние запасов тихоокеанских лососей. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1970, т. 73.
Леванидов В. Я., Леванидова И. М. Питание покатной молоди летней кеты и горбуши в притоках Амура. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1957, т. 45.
Линдберг Г. У. Прошлое Тихого океана в свете биогеографических данных. Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.
Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотезы. Л., «Наука», 1972.
Ловецкая Е. А. Материалы по биологии амурской кеты. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографин», 1948, т. 27.
Логинова Т. А. Каротиноиды радужной форели. «Тезисы докл. Всесоюзн. совещ. по экологич. физиол. рыб». М., 1966.
Логинова Т. А. Каротиноидный обмен при овогенезе радужной форели. «Изв. Гос. н.-и. ин-та озерн. и речн. хоз-ва», 1969, т. 65.
Лукина О. В. О физиологической адаптации тихоокеанских лососей (Oncorhynchus) к условиям обитания на Крайнем севере. «Вопросы ихтиологии», 1966, т. 6, вып. 2.
Лукина О. В. Об интенсивности дыхания северо-охотской кеты Oncorhynchus Keta (Walb.). Там же, 1973, т. 13, вып. 3.
Любицкая А. И. К изучению температурного эффекта в явлениях морфогенеза. III. Скорость развития органов ручьевой форели (Salmo trutta L. morfa fario) при воздействии различных температур. «Изв. Естеств.-научн. ин-та им. Лесгафта Акад. пед. наук РСФСР», 1952, т. 25.
Любицкая А. И. Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на метамерию тела рыб. I. Влияние различных частей видимого спектра, темноты и температуры на выживание и метамерию тела рыб. «Зоол. журн.», 1961, т. 40, вып. 3.
Ляйман Э. М. Болезни рыб. М., Пищепромиздат, 1957.
Магомедов Г. М. Целесообразность акклиматизации и пути расширенного воспроизводства дальневосточной осенней кеты в Каспийском бассейне. Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». Фрунзе, 1972.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.
Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., «Мир», 1974.
Макушок М. Е. Мезобласт заушной области головы костистых рыб. I. Заушное пространство. «Научн. изв. Смоленск. гос. ун-та», 1923, т. 1, отд. 1.
Малюкина Г. А., Дмитриева Н. Г., Марусов Е. А., Юркевич Г. В. Обоняние и его роль в поведении рыб. «Итоги науки. Зоология (ихтиология)». М., ВИНИТИ, 1969.
Малюкина Г. А., Девицына Г. В., Марусов Е. А. Обоняние рыб. Сб. «Основные особенности поведения и ориентации рыб». М., «Наука», 1974.
Мантейфель Б. П. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции. Сб. «Биол. основы управления поведением рыб». М., «Наука», 1970.
Мантейфель Б. П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. Сб. «Экологические и эволюционные аспекты поведения животных». М., «Наука», 1974.
Матвеев Б. С. «Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса. «Зоол. журн.», 1940, т. 19, вып. 4.
Матвеев Б. С. Учение об этапности (стадийности) индивидуального развития животных. Сб. «Проблемы современной эмбриологии». Изд-во ЛГУ, 1956.
Матвеев Б. С. Сравнительный метод исследования и его значение в изучении причин изменения темпов развития в эволюции онтогенезов. Сб. «Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции». М., «Наука», 1968.
Матисен О. А. Исследования биологии красной Oncorhynchus nerka (Walbaum) в Бристольском заливе (Аляска). «Вопросы ихтиологии», 1963, т. 3, вып. 1.
Медников Б. М. О планктоне северо-западной части Тихого океана. Сб. «Материалы по биологии морского периода жизни дальневосточных лососей». М., ВНИРО, 1958.
Мережковский К. С. Материалы к познанию животных пигментов. «Записки Импер. акад. наук», 1883, т. 47, прилож. № 3.
Милейко И. В. (ред.) Акклиматизация тихоокеанских лососей в бассейнах Белого и Баренцева морей. М., «Рыбное хоз-во», 1961.
Моисеев П. А. Вступительное слово. «Тр. Совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954.
Моисеев П. А. Промысел лососей в открытом море в северной части Тихого океана. «Рыбное хоз-во», 1956, № 4.
Моисеев П. А. Образование жилой формы симы (Oncorhynchus masu morpha formosanus Gordan et Oshima) в бассейне реки Седаики. ДАН СССР, 1957, т. 112, № 1.
Моисеев П. А. Морской промысел лососевых и некоторые задачи исследований. Сб. «Материалы по биологии морского периода жизни дальневосточных лососей». М., ВНИРО, 1958.
Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность», 1969.
Мунтян С. П. Результаты естественного размножения горбуши на Кольском полуострове. «Вопросы ихтиологии», 1963, т. 3, вып. 4.
Навозов-Лавров Н. П. Результаты работ по обследованию промысла и этологии лососевых р. Амура в 1923 году. Сб. «Производительные силы Дальнего Востока», вып. 4. Хабаровск—Владивосток, 1927.
Наточин Ю. В., Бочаров Г. Д. Активация экскретирующих натрий клеток в жабрах горбуши и кеты, адаптирующихся к жизни в морской воде. «Вопросы ихтиологии», 1962, т. 2, вып. 4.
Наточин Ю. В., Соколова М. М., Гусев Г. П., Шахматова Е. И., Лаврова Е. А. Исследование роли почек в гомеостазе катионов у проходных и пресноводных рыб оз. Дальнего (Камчатка). «Вопросы ихтиологии», 1970, т. 10, вып. 1.
Наумов Н. П. Экология животных, изд. 2. М., «Высшая школа», 1963.

Никифоров Н. Д. Изменение интенсивности дыхания у молоди лосося, выращенной в различных условиях кислородного режима. ДАН СССР, 1953, т. 88, № 1.
Николаева Е. Т. Трофические потребности и рост молоди камчатской кеты. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1972, т. 82.
Никольский Г. В. О типе динамики стада и характере нереста горбуши Oncorhynchus gorbuscha (Walb.) и кеты O. keta (Walb.) в Амуре. ДАН СССР, 1952, т. 86, № 4.
Никольский Г. В. Материалы по биологическим основаниям лососевого хозяйства бассейна Амура. «Тр. Совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954а.
Никольский Г. В. Частная ихтиология, изд. 2. М., «Советская наука», 1954б.
Никольский Г. В. Рыбоводно-мелиоративные станции по воспроизводству дальневосточных лососей. «Рыбное хоз-во», 1956, № 2.
Никольский Г. В. Экология рыб. М., «Высшая школа», 1963.
Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Наука», 1965.
Никольский Г. В. Об относительной стабильности вида и некоторых вопросах таксономии. «Зоол. журн.», 1968, т. 47, вып. 6.
Никольский Г. В. О параллельной внутривидовой изменчивости у рыб. «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 1.
Никольский Г. В. Структура вида и некоторые вопросы изучения динамики стада рыб. В сб. «Проблемы экологии», т. 2. Томск, 1971.
Никольский Г. В. О взаимосвязи изменчивости признаков, энергетики и кариотипа у рыб. «Журн. общ. биол.», 1973, т. 34, № 4.
Никольский Г. В., Васильев В. П. О некоторых закономерностях в распределении числа хромосом у рыб. «Вопросы ихтиологии», 1973, т. 13, вып. 1.
Никольский Г. В., Соин С. Г. О биологическом обосновании лососевого хозяйства бассейна Амура. «Природа», 1954, № 4.
Новиков П. И. Северный лосось — семга. Сб. «Биология, промысел и искусственное разведение». Петрозаводск, 1953.
Остроумов А. Г. Динамика численности лососей реки Камчатка. Сб. «Лососевое хоз-во Дальнего Востока». М., «Наука», 1964.
Остроумов А. Г. Красная реки Камчатки — арабач. «Вопросы географии Камчатки», вып. 3. Петропавловск-Камчатский, 1965.
Остроумов А. Г. Нерестилища арабача в бассейне верхнего течения реки Камчатки. «Вопросы географии Камчатки», вып. 6. Петропавловск-Камчатский, 1970а.
Остроумов А. Г. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне озера Курильского. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1970б, т. 78.
Остроумова И. Н. О первом появлении гемоглобина у эмбрионов радужной форели (Salmo irideus Gibb.). ДАН СССР, 1962, № 147, № 1.
Остроумова И. Н. Рост и развитие эмбрионов радужной форели при разной концентрации кислорода в воде. «Изв. Гос. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва», 1969, т. 68.
Панов Д. А. О единстве стад черноморского лосося и ручьевой форели. «Научн. докл. высш. школы. Биол. науки», 1958, № 1.
Перова С. Я. Особенности ската молоди лососевых из бассейна р. Поронай. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1968, т. 65.
Пентегов Б. А., Ментов Ю. Н., Курнаев Е. Ф. Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты. «Изв. Тихоок. научно-промысл. станции», 1928, т. 2, вып. 1.
Персов Г. М. «Потенциальная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши Oncorhynchus gorbuscha (Walb.), акклиматизируемой в бассейнах Белого и Баренцева морей. «Вопросы ихтиологии», 1963, т. 3, вып. 3.
Персов Г. М. Передифференцировка гонад у горбуши Oncorhynchus gorbuscha (Walb.) как норма развития. «Научн. докл. высшей школы. Биол. науки», 1965, № 1.
Персов Г. М. Изменения в темпе развития гонад у тихоокеанских лососей в

ходе их эволюции. Сб. «Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции». М., «Наука», 1968.
Пестова И. М. Кроветворная способность сосудистого эндотелия в онтогенезе костистых рыб. «Архив анат., гистол. и эмбриол.», 1954, т. 31, № 4.
Пестова И. М. Клеточный состав крови и источники развития клеток крови у костистых рыб различных экологических групп. «Сб. научн. работ кафедры гистологии и эмбриологии Пермского мед. ин-та». Пермь, 1960.
Поляков Г. Д. Приспособительное значение изменчивости признаков и свойств популяций рыб. Тр. «Совещ. по динамике численности рыб». М., Изд-во АН СССР, 1961.
Попов Г. В. Материалы к изучению оборонительных условных рефлексов у мальков рыб. «Журн. высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова», 1953, т. 3, вып. 5.
Полянская А. Г. Влияние низкой температуры на ранние стадии лососевых рыб. «Уч. зап. ЛГУ», сер. биол., 1949, вып. 20, № 113.
Правдин И. Ф. Амурская горбуша. «Изв. Ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва», 1932, т. 14.
Правдин И. Ф. Обзор исследований дальневосточных лососей. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1940, т. 18.
Правдин И. Ф. Чавыча. Промысловые рыбы СССР. М., Пищепромиздат, 1949.
Привольнев Т. И. Периоды различной чувствительности в эмбриональном развитии свирского сига и лосося и дыхание икры сига. «Изв. Всесоюзн. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва», 1941а, т. 24.
Привольнев Т. И. Оплодотворение икры рыб в отсутствие воды. Там же, 1941б.
Привольнев Т. И. Пороговая концентрация кислорода в воде для рыб при разных температурах. ДАН СССР, 1963, т. 151, № 2.
Привольнев Т. И. Эколого-физиологические и рыбохозяйственные особенности радужной форели (Salmo irideus Gibb.). «Изв. Гос. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва», 1969, т. 68.
Привольнев Т. И., Никифоров Н. Д. Некоторые показатели по физиологии рыб. (В помощь рыбоводу). М., «Рыбное хоз-во», 1959.
Притчина Л. И. Создание стада осенней кеты искусственным путем. «Рыбное хоз-во», 1968, № 7.
Приходская Е. Г. Адаптивное значение каротиноидных пигментов в репродукционном цикле пресноводных рыб Карпат и Прикарпатья. Автореф. канд. дисс. Черновицы, 1972.
Пучков Н. Ф. Физиология рыб. М., «Пищепромиздат», 1954.
Пушкарева Н. Ф. Наблюдение за скатом мальков приморской горбуши в р. Улике. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1967, т. 61.
Рабкин Е. Б. Атлас цветов. М., Медгиз, 1956.
Расс Т. С. О таксономическом значении размеров икринок костистых рыб (Teleostei). «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы», отд. биол., 1947, т. 52, вып. 6.
Расс Т. С. Значение строения икринок и личинок для систематики рыб. Сб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М.—Л.; Изд-во. АН СССР, 1953.
Резниченко П. Н. Роль эмбриональных движений в онтогенезе дыхания костистых рыб. «Журн. общ. биол.», 1959а, т. 20, № 4.
Резниченко П. Н. О некоторых закономерностях развития функции дыхания в индивидуальном развитии рыб. «Бюлл. Моск. общ. испыт. природы», отд. биол., 1959б, т. 64, № 6.
Резниченко П. Н., Соловьев Л. Г., Гулидов М. В. О процессе поступления кислорода к дыхательным поверхностям зародышей рыб. Сб. «Морфо-экологические исследования развития рыб». М., «Наука», 1968.
Ротшильд. Оплодотворение. М., ИЛ, 1958.
Рухлов Ф. Н. К характеристике естественного воспроизводства осенней кеты на Сахалине. «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 2.
Рухлов Ф. Н. Нерестилища лососей рода *Oncorhynchus* на Сахалине. «Зоол. журн.», 1970, т. 49, вып. 3.

Рыжков А. П. Развитие севанской форели. «Тр. Карельск. отд-ния Гос. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва», 1966, т. 4, вып. 1.
Рындзюнский А. Г. Развитие формы миотома рыб. «Тр. Ин-та эволюционной морфологии». М.-Л., Изд-во АН СССР, 1939.
Сааков В. С. О роли каротиноидов в механизме переноса кислорода фотосинтеза. ДАН СССР, 1964, т. 155, № 5.
Саввантова К. А. Гомологическая изменчивость видов гольцов родов *Salvelinus* (Nilsson) Richardson и Cristivomer Gill and Jordan. «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 1.
Саввантова К. А. Экология и систематика пресноводных гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson некоторых водоемов Камчатки. «Вопросы ихтиологии», 1973, т. 13, вып. 1.
Садов И. А. Влияние пересыщений кислородом воды на развитие молоди. «Рыбное хоз-во», 1948, № 1.
Сакун О. Ф., Чистова М. Н. О причинах преждевременного выклева лососевых на южно-сахалинских рыбоводных заводах. Сб. «Мат-лы совещ. по вопросам рыбоводства». М., «Рыбное хоз-во», 1960.
Сапожников Д. И., Алхазов Д. Г., Эйдельман З. М., Бажанова Н. В., Лемберг И. Х., Маслова Т. Г., Гиршин А. Б., Попова И. А., Сааков В. С., Попова О. Ф., Ширяева Г. А. Об участии ксантофилов в переносе кислорода в процессе синтеза. ДАН СССР, 1964, т. 154, № 4.
Светлов П. Г. К вопросу об осмотическом давлении и проницаемости оболочек яиц форели. ДАН СССР, сер. А, 1928, № 24.
Световидова А. А. Локальные стада летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна Амура. «Вопросы ихтиологии», 1961, вып. 17.
Северцов А. Н. Общие вопросы эволюции. Собр. соч., т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945.
Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции, изд. 3. Изд-во МГУ, 1967.
Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М., Изд-во АН СССР, 1941.
Селифонов М. М. Вопросы роста молоди красной озера Курильского. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1970, т. 78.
Семенов-Тян-Шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. «Зап. Акад. наук». СПб., 1910, сер. 8, т. 25, № 1.
Семко Р. С. Камчатская горбуша. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1939, т. 16.
Семко Р. С. О биоценотических взаимоотношениях тихоокеанских лососей и гольцов в нерестово-выростных участках р. Большой (западное побережье Камчатки). «Зоол. журн.», 1948, т. 27, вып. 1.
Семко Р. С. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1954, т. 41.
Семко Р. С. Новые данные о западнокамчатской симе. «Зоол. журн.», 1956, т. 35, вып. 7.
Семко Р. С. Некоторые данные о промысле, распространении и миграции дальневосточных лососей в открытом море. Сб. «Мат-лы по биол. морск. периода жизни дальневосточных лососей». М., «Рыбное хоз-во», 1958.
Семко Р. С. Современное состояние запасов тихоокеанских лососей, степень их использования и пути воспроизводства. Сб. «Лососевое хоз-во Дальнего Востока». М., «Наука», 1964.
Симонова Н. А. Об эффективности нереста красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) на ключевых нерестилищах озера Азабачьего. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1972а, т. 82.
Симонова Н. А. Питание мальков красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) на нерестилищах и их кормовая база. Там же, 1972б.
Скаткин П. Н. Биологические основы искусственного рыборазведения. Исторический очерк. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Смирнов А. Г. Состояние запасов Амурских лососей и причины их численных колебаний. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1947, т. 25.

Смирнов А. И. Развитие пигментов карповых рыб и их приспособительное значение. Канд. дисс. Ин-т зоологии МГУ, 1947.

Смирнов А. И. Значение каротиноидной пигментации эмбрионально-личиночных стадий карповых рыб (Pisces, Cyprinidae) ДАН СССР, 1950, т. 73, № 3.

Смирнов А. И. Некоторые особенности межвидового гибрида кета осенняя × ×горбуша (*Oncorhynchus keta* (Walb.) *infraspecies autumnalis* Berg × *O. gorbuscha* (Walb.) сем. Salmonidae). ДАН СССР, 1953а, т. 91, № 2.

Смирнов А. И. Развитие дыхательной сосудистой системы в коже эмбрионов лососевых рыб. «Зоол. журн.», 1953б, т. 32, вып. 4.

Смирнов А. И. Вопросы рационализации биотехники разведения лососей на Сахалине. «Тр. совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954а.

Смирнов А. И. Влияние механических воздействий на развивающуюся икру горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), Salmonidae. ДАН СССР, 1954б, т. 97, № 2.

Смирнов А. И. О родственных отношениях каспийского лосося *Salmo trutta caspius* Kessler и семги *S. salar* L. «Вестн. Моск. ун-та», 1955а, № 10.

Смирнов А. И. Влияние механических воздействий на развивающуюся икру осенней кеты (*Oncorhynchus keta infrasp. autumnalis* Berg, Salmonidae). ДАН СССР, 1955б, т. 105, № 4.

Смирнов А. И. Некоторые вопросы биологического обоснования акклиматизации тихоокеанских лососей. «Рыбное хоз-во», 1956, № 10.

Смирнов А. И. Некоторые особенности биологии размножения и развития лососевой рыбы нерки — *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). ДАН СССР, 1958, т. 123, № 2.

Смирнов А. И. Отличия в биологии размножения и развития остаточной или карликовой и проходной нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). «Научн. докл. высш. школы. Биол. и почвоведение», 1959а, № 3.

Смирнов А. И. Функциональное значение преднерестовых изменений покровов лососей (на примере рода *Oncorhynchus*). «Зоол. журн.», 1959б, т. 38, вып. 5.

Смирнов А. И. К характеристике биологии размножения и развития кижуча — *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum). «Вестн. Моск. ун-та», 1960а, сер. VI, № 1.

Смирнов А. И. Условия нереста, развитие и рыбоводно-биологические качества чавычи. «Мат-лы совещ. по вопросам рыбоводства». М., «Рыбное хоз-во», 1960б.

Смирнов А. И. Некоторые биологические и практические выводы из опыта акклиматизации тихоокеанских лососей. Тезисы докл. 30 марта 1960 г. «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы», отд. биол., 1962а, т. 67, вып. 1.

Смирнов А. И. Экология размножения симы — *Oncorhynchus masu* (Brevoort). ДАН СССР, 1962б, т. 143, № 6.

Смирнов А. И. Продуцирование спермы тихоокеанскими лососями рода *Oncorhynchus*. «Вопросы ихтиологии», 1963а, т. 3, вып. 1.

Смирнов А. И. Инструкция по искусственному разведению тихоокеанских лососей. М., «Рыбное хоз-во», 1963б.

Смирнов А. И. Сохранение в воде способности яиц и сперматозоидов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) к оплодотворению. «Научн. докл. высш. школы. Биол. науки», 1963в, № 3.

Смирнов А. И. Черты сходства и различия в развитии тихоокеанских лососей (Salmonidae, Oncorhynchus). Сб. «Проблемы совр. эмбриологии». Изд-во МГУ, 1964а.

Смирнов А. И. Особенности онтогенеза тихоокеанских лососей в связи с воспроизводством их запасов. Сб. «Лососевое хозяйство Дальнего Востока». М., «Наука», 1964б.

Смирнов А. И. Нерестовый этап и его специфика в развитии рыб. Сб. «Теоретич. основы рыбоводства», М., «Наука», 1965.

Смирнов А. И. Гибриды тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, особенности их развития и перспективы использования. Сб. «Генетика, селекция и гибридизация рыб». М., «Наука», 1969.
Смирнов А. И. Дальневосточные лососи родов *Oncorhynchus* и *Salmo* (Salmonidae) как объекты интродукции и акклиматизации. «Зоол. журн.», 1971, т. 50, вып. 3.
Смирнов А. И. Целесообразность акклиматизации осенненерестующей чавычи. «Вестник Моск. ун-та», сер. биология, почвоведение, 1972а, № 2.
Смирнов А. И. Теоретические и практические предпосылки интродукции и акклиматизации лососей (на примере дальневосточных родов *Salmo* и *Oncorhynchus*). Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». Фрунзе, 1972б.
Смирнов А. И. Специфика экологии размножения видов, внутривидовых группировок лососей и необходимость их учета в исследовательской и рыбохозяйственной деятельности. Сб. «Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования». Томск, 1973.
Смирнов А. И., Камышная М. С. Биология молоди горбуши в связи с некоторыми вопросами ее разведения и акклиматизации. «Зоол. журн.», 1965, т. 44, вып. 12.
Смирнов А. И., Камышная М. С., Калашникова З. М. Величина, биохимические показатели и калорийность зрелых яиц представителей родов *Oncorhynchus* и *Salmo*. «Вопросы ихтиологии», 1968, т. 8, вып. 4.
Соин С. Г. О развитии неоплодотворенной икры лососевых рыб. «Рыбное хозво», 1953, № 5.
Соин С. Г. Закономерности развития летней кеты, горбуши и симы. «Тр. совещ. по вопросам лососевого хоз-ва Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1954.
Соин С. Г. О дыхательном значении каротиноидного пигмента в икре лососевых рыб и других представителей отряда Clupeiformes. «Зоол. журн.», 1956, т. 35, вып. 9.
Соин С. Г. О некоторых специфических особенностях размножения и развития амурских лососей. Сб. «Проблемы современной эмбриологии». Изд-во МГУ, 1964.
Соин С. Г. Приспособительные особенности развития рыб. Изд-во МГУ, 1968.
Солдатов В. Первый рыборазводный завод на Амуре и его деятельность в первый год существования. «Вестн. рыбопромышленности». 1910, т. 25.
Солдатов В. К. Исследование биологии лососевых Амура. «Рыбные промыслы Дальнего Востока», 1912, VII, СПб.
Солдатов В. К. Казенный рыбоводный завод для лососевых рыб на Амуре. «Тр. Совещ. по рыбоводству», 1914, ч. 2, вып. 1.
Солдатов В. К. Рыбы и рыбный промысел. Курс частной ихтиологии. М., 1928.
Стрекалова И. И. Наблюдения за нерестом горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и летней кеты *O. keta* (Walb.) в реке Мы (лиман Амура). «Вопросы ихтиологии», 1963, т. 3, вып. 2.
Стрекалова И. И. Новые направления в развитии лососевого рыбного хозяйства. Сб. «Итоги науки», сер. биол. зоология, 1966. М., ВИНИТИ, 1968.
Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб, т. 1. Изд-во МГУ, 1962.
Суворов Е. К. Основы ихтиологии. Л., 1948.
Сурков С. С. Основные итоги научно-исследовательских работ по естественному воспроизводству и акклиматизации проходных лососей на Мурмане в 1966 г. Сб. «Мат-лы рыбохоз. исследований Северного бассейна». Мурманск, 1968.
Сурков С. С. Перспективы работ по акклиматизации в бассейне Белого и Баренцева морей. Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». Фрунзе, 1972.
Сурков С. С., Суркова Е. И. Некоторые материалы о мигрантах кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.), акклиматизируемой в бассейне Баренцева и Белого морей. «Вопросы ихтиологии», 1967, т. 7, вып. 3.
Суркова Е. И. Основные итоги и перспективы работ по акклиматизации гор-

буши на Европейском Севере. Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». Фрунзе, 1972.
Сынкова А. И. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1951, т. 34.
Талиев Д. Н. Горбуша и ее промысел. Владивосток, 1931.
Талиев Д. Н. Проблема акклиматизации в Байкале новых пород рыб. «Изв. Биол.-географ. н.-и. ин-та при Иркутск. гос. ун-те», 1950, т. 11, вып. 2.
Тамарин А. Е. Кета в Каспийском море. «Рыбное хоз-во», 1965, № 12.
Тамарин А. Е. Об интродукции тихоокеанских лососей в бассейн Каспийского моря. Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». Фрунзе, 1972.
Тамарин А. Е., Бакштанский Э. Л. Кета идет в реки Дагестана. «Рыбоводство и рыболовство», 1969, № 5.
Таранец А. Я. Исследование нерестилищ кеты и горбуши. «Рыбное хоз-во», 1939, № 12.
Татарко. К. И. Влияние температуры на меристические признаки рыб. «Вопросы ихтиологии», 1968, т. 8, вып. 3.
Тихий М. И. Западнокамчатская горбуша и ее возраст. «Изв. приклади. ихтиол. и научн.-промысл. исследований», 1926, т. 4, вып. 2.
Третьяков Д. К. Рыбы и круглоротые, их жизнь и значение. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
Трифонова А. Н., Попова Н. А. Развитие и дыхание икры рыб при различном парциальном давлении кислорода. 1. Развитие икры лосося и окуня при пониженном парциальном давлении кислорода. «Уч. зап. ЛГУ», 1937, № 15.
Тринкаус Дж. От клеток к органам. М., «Мир», 1972.
Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе, 1972.
но-личиночному развитию иссыккульской форели гегаркуни. Сб. «Ихтиол. и гидробиол. исследования в Киргизии». Фрунзе, 1968.
Турдаков А. Ф. Материалы по плодовитости производителей и эмбриональ-
Файтельсон М. И. Материалы к вопросу о строении и развитии парных плавников и их поясов у костистых рыб. «Изв. Ин-та им. П. Ф. Лесгафта», 1936, т. 19, вып. 2.
Федорова И. С. Зональные и азональные факторы стока на территории Сахалина. Сб.: «Вопросы природного районирования Советского Дальнего Востока в связи с районной планировкой». Изд-во МГУ, 1962.
Флеров Б. А. Обоняние рыб. «Вопросы ихтиологии», 1962, т. 2. вып. 3.
Фортунатов М. А. Форели Севанского озера, ч. I. «Тр. Севанск. озерн. станции», 1927, т. 1, вып. 2.
Фроленко Г. И. Эмбриональное развитие осенней кеты и горбуши в заводских условиях. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии. 1959, т. 47.
Фроленко Л. А. Выращивание молоди кеты и горбуши на сахалинских рыбоводных заводах с применением искусственных кормов. Сб. «Лососевое хоз-во Дальнего Востока». М., «Наука», 1964.
Фроленко Л. А. Питание и кормовая база молоди кеты и горбуши в реках и прибрежных участках юго-восточной части Татарского пролива. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1965, т. 59.
Фролов А. И. Распределение и условия обитания дальневосточных лососей в южных районах морского ареала. Сб. «Лососевое хоз-во Дальнего Востока». М., «Наука», 1964.
Ходжер Л. Ч. Рост и развитие осенней кеты при разном содержании кислорода. «Науч.-техн. бюлл. ГосНИОРХ», 1973а, № 10.
Ходжер Л. Ч. Эмбриональное развитие осенней кеты при разном кислородном режиме. «Изв. ГосНИОРХ», 1973б, т. 92.
Ходжер Л. Ч. Эмбриональное развитие осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) при разном парциальном давлении кислорода. Автореф. канд. дисс. ГосНИОРХ, 1973в.
Чернавин В. В. Происхождение брачного наряда у лососей. «Журн. Петроградск. агрономич. ин-та», 1921, № 3—4.

Черненко Е. В. Кариотипы карликовой и проходной красной — *Oncorhynchus nerka* (Walb.) из Дальнего озера (Камчатка). «Вопросы ихтиологии», 1968, т. 8, вып. 5.
Черненко Е. В. Об эволюции и цитотаксономии лососевых рыб семейства Salmonidae. «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 6.
Чернявская И. К. Состояние искусственного разведения лососей в Сахалинской области. Сб. «Лососевое хоз-во Дальнего Востока». М., «Наука», 1964.
Чернявская И. К., Танков Е. Е. Опыт работы сахалинских рыбоводных заводов. Южно-Сахалинск, 1959.
Черфас Б. И. Итоги Первой Всесоюзной рыбоводной конференции. «Рыбное хоз-во», 1939, № 3.
Черфас Б. И. Задачи рыбохозяйственной науки в области рыбоводства. «Рыбное хоз-во», 1953, № 1.
Черфас Б. И. Рыбоводство в естественных водоемах, изд. 3. М., Пищепромиздат, 1956.
Шварц С. С., Добринский Л. Н., Топоркова Л. Я. Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей животных. «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы», отд. биол., 1965, т. 70, вып. 5.
Шершнев А. П. Питание молоди кеты в прибрежном ареале нагула в юго-восточной части Татарского пролива. «Изв. Тихоок. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1971, т. 76.
Шилов И. А. Об этапности индивидуального развития птиц. «Зоол. журн.», 1965, т. 44, вып. 12.
Шмальгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция. «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы», отд. биол., 1961, т. 66, вып. 2.
Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М., «Наука», 1964.
Шмидт Г. А. Очередные задачи экологической эмбриологии. «Усп. совр. биол.», 1951, т. 31, вып. 2.
Шмидт П. Ю. Морские промыслы острова Сахалина. Сб. «Рыбные промыслы Дальнего Востока», т. 3. СПб., 1905.
Шмидт П. Ю. Работы зоологического отдела на Камчатке с 1908 по 1909 г. Камчатск. эксп., зоол. отд., вып. 1, 1916.
Шмидт П. Ю. Миграции рыб, изд. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.
Шиаревич И. Д., Сахиенко Е. Г. О влиянии содержания каротиноидов в икре ручьевой и радужной форели на развитие их молоди. «Научн. докл. высш. школы». Биол. науки, 1972, № 12.
Юровицкий Ю. Г. Эмбриональное развитие рыб в условиях различного кислородного режима. «Журн. общ. биол.», 1965, т. 26, № 1.
Яржомбек А. А. К познанию функционального значения каротиноидов лососевых рыб. «Вопросы ихтиологии», 1964, вып. 3.
Яржомбек А. А. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб. «Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии», 1970, т. 69.
Яржомбек А. А. Каротиноидные пигменты и систематика лососевых рыб. «Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии», 1972, т. 85.
Яржомбек А. А., Грачев Л. Е. К познанию функционального значения каротиноидов лососевых рыб. «Вопросы ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 3.
Alderdice D. F., Wickett W. P. A note on the response of developing chum salmon eggs to free carbon dioxide in solution. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1958, vol. 15, No. 5.
Alderdice D. F., Wickett W. P., Brett J. R. Some effects of temporary exposure to low dissolved oxygen levels on Pacific salmon eggs. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1958, vol. 15, No. 2.
Ali M. A. The ocular structure, retinomotor and photobehavioral responsis of juvenile Pacific salmon. «Canad. J. Zool.», 1959, vol. 37, No. 6.
Ali M. A. The role of vision in fish migration. XI Pacific Sci. Congress. «Abstracts of papers related with fisheries, marine and freshwater science», 1966, vol. 7, Tokyo.

Allen G. H. Survival through hatching of eggs from silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*). «Trans. Amer. Fish. Soc. for 1957», 1958, vol. 87.
Allen K. R. Limitations on production in salmonoid populations in streams. «Simposium on salmon and trout in streams». Vancouver, 1969.
Aoki K. Über die Wasseraufnahme der Lachseier. I. «J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.», 1939, s. VI, vol. VII, No. 1.
Atkinson C. E. An inventory of research an Pacific salmon along the Pacific coast of the United States and Canada. Second governors salmon conference, Seattle. Washington, 1963.
Baer C. E. Untersuchungen über die Entwicklung der Fische nebst einem Anhang über die Schwimmblase. Leipzig, 1835.
Baggerman B. Salinity preference, thyroid activity and the seaward migration of four species of Pacific salmon (*Oncorhynchus*). «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1960, vol. 17, No. 3.
Baggerman B. The effect of TSH and antithyroid substances on salinity preference and thyroid activity in juvenile Pacific salmon. «Canad. J. Zool.», 1963, vol. 41, No. 2.
Ballard W. W. History of the hypoblast in *Salmo*. «J. Exp. Zool.», 1968, vol. 168, No. 2.
Ballard W. W., Dodes L. M. The morphogenetic movements at the lower surface of the blastodisc in salmonid embryos. «J. Exp. Zool.», 1968, vol. 168, No. 1.
Bams R. A. Adaptations of sockeye salmon associated with incubation in stream gravels. «Simposium on salmon and trout in streams». Vancouver, 1969.
Barret-Hamilton G. E. H. Investigation upon life history of Salmon. «Ann. and Mag. Nat. Hist.», 1902, 7 ser., vol. 9.
Basu S. P. Active respiration of fish in relation to ambient concentrations of oxygen and carbon dioxide. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1959, vol. 16, No. 2.
Battle H. I. The embryology of the atlantic salmon (Salmo salar L.). «Canad. J. Res., Sec. D.», 1944, vol. 22, No. 5.
Bell G. R., Hoskins G. E., Bagshaw J. W. On the structure and enzymatic degradation of the external membrane of the salmon egg. «Canad. J. Zool.», 1969, vol. 47, No. 1.
Berg M. Pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Northern Norway in the year 1960. «Acta Borealia. A. Scientia», 1961, No. 17, Tromso, Norway.
Bigelow H. B., Schroeder W. C. Fishes of the Gulf of Maine. «Fish. Bull. U. S. Fish. a. Wildl. Serv.», Washington, 1953, vol. 53, No. 74.
Bishai H. M. The effects of gas content of water on larval and young fish. «Z. Wiss. Zool.», 1960, vol. 163, No. 1—2.
Bishai H. M. Reaction of larval and young salmonids to water of low oxygen concentration. «J. Conseil Perman. Internat. Explorat. Mer.», 1962a, vol. 27, No. 2.
Bishai H. M. Reaction of larval and young salmonids to different hydrogen ion concentrations. Ibid., 1962b, vol. 27, No. 2.
Black V. S. Changes in body chloride, density and water content of chum (*O. keta*) and coho (*O. kisutch*) salmon fry when transferred from fresh water to sea water. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1951, vol. 8, No. 3.
Black V. S. Excretion and osmoregulation. The Physiology of Fishes. Ed. M. Brown, vol. 1, New York, 1957.
Brannon E. L. The influence of physical factors on the development and weignt of sockeye salmon embryos and alevins. «Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Progr. Rep.», 1965, No. 12.
Brett J. R. Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1952, vol. 9, No. 6.
Brett J. R. Some principles in the thermal requirements of fishes. «Quart. Rev. Biol.», 1956, vol. 31, No. 2.
Brett J. R. Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1962, vol. 19, No. 6.

Brett J. R., Ali M. A. Some observations on the structure and photomechanical responses of the Pacific salmon retina. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1958, vol. 15, No. 5.
Brett J. R. a. Groot C. Some aspects of olfactory and visiaul responses in Pacific salmon. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1963, vol. 20, No. 2.
Brett J. R., Shelbourn J. E., Shoop C. T. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1969, vol. 26, No. 9.
Brown M. E. The physiology of fishes, vol. 1, 2. New York, Acad. Press. 1957.
Burgner R. L. Factors influencing production of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in lakes of southwestern Alaska. «Verhandl. Internat. Verein. Theoret. und Angew. Limnol», 1964, vol. 15, No. 1.
Burner C. J. Characteristics of spawning nests of Columbia River salmon. «Fish. Bull. U. S. Fish a. Wildl. Serv.», 1951, No. 61.
Chamberlain F. M. Some observations on salmon and trout in Alaska. Rept. U. S. Bureau Fish., Doc. No. 627, Washington, 1907.
Chapman D. W. Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1962, vol. 19, No. 6.
Chapman W. M. Effects of a decreased oxygen supply on sockeye and chinook salmon. Trans. Amer. Fish. Soc., 1940, vol. 69.
Clemens W. A., Wilby G. V. Fishes of the Pacific coast of Canada. Ottawa, 1961.
Christie W. J. A review of the Japanese salmon *Oncorhynchus masu* and *O. rhodurus* with particular reference to their potential for introduction into Ontario water. Res. informat. paper (Fisheries), 1970, No. 37, Ontario.
Combs B. D. Effect of temperature on the development of salmon eggs. «Progress. Fish.-Culturist», 1965, vol. 27, No. 3.
Combs B. D., Burrows R. E. Threshold temperatures for the normal development of chinook salmon eggs. «Progress. Fish-Culturist», 1957, vol. 19, No. 1.
Cordier R. Le transit des colorants acides et phénomènes concomitans chez l'alevin de la truite. «Arch. Biol.», 1941, vol. 52.
Davidson F. A., Hutchinson S. J. The geographic distribution and environmental limitations of the Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*). «Bull. U. S. Bur. Fish», 1938, No. 38.
Dill L. M. Studies on the early feeding of sockeye salmon alevins. «Canadian Fish Culturist», 1967, No. 39.
Dill L. M. The sub-gravel behaviour of Pacific salmon larvae. Simposium on salmon and trout in streams. Vancouver, 1969.
Dill L. M. Effects of some environmental factors on survival, condition, and timing of emergence of chum salmon fry (*Oncorhynchus keta*). «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1970, vol. 27, No. 1.
Dill L. M., Northcote T. G. Effects of gravel size, egg depth, and egg density on intragravel movement and emergence of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) alevins. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1970, vol. 27, No. 6.
Donaldson L. R. Selective breeding of salmonoid fishes. Mar. Aquicult., Oregon State Univ. Press, Corvallis, 1970.
Donaldson L. R., Hershberg W. K., Yokoyama G. A. Selective breeding of chinook and coho salmon and rainbow trout. «1972 research in fisheries. College of Fisheries Univ. of Washington», Contrib. No. 375. Seattle, 1973.
Dorier A. Sur la conservation de la laitance de quelques salmonides. «C. R. Acad. Sci.», 1951, vol. 232, No. 11.
Eales J. G. A comparative study of thyroid function in migrant juvenile salmon. «Canad. J. Zool.», 1963, vol. 41, No. 5.
Edmunson E., Everest F. E., Chapman D. W. Permanence of station in juvenile chinook salmon and steelhead trout. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1968, vol. 25, No. 7.
Eisler R. Some effects of artificial light on salmon eggs and larvae. «Trans. Amer. Fish. Soc.», 1958, vol. 87.

Eisler R. Effects of visible radiation on salmonoid embryos and larvae. «Growth», 1961, vol. 25, No. 4.
Foerster R. E. Inter-specific cross-breeding of Pacific salmon. «Trans. Roy. Soc. Canada», 1935, Ser. 3, Sec. 5, vol. 29.
Foerster R. E. The Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) of the Canadian Pacific coast, with particular reftrence to their occurrence in or near fresh water. «Bull. Internat. North Pac. Fish. Comm.», 1955, No. 1.
Foerster R. E. The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1968, No. 162.
Fontaine M. Du déterminisme physiologique des migrations. «Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.», 1954, vol. 29, No. 4.
Fontaine M. Les mécanismes physiologiques du comportement migratoire amphibiotique catadrome des poissons téléostéens. «Verhandl. Internat. Verein Theoret. u. Angew. Limnol.», 1964, vol. 15, No. 2.
Ford P., Newstead J. D. Studies on the development of the kidney of the Pacific pink salmon, *O. gorbuscha* (Walb.). 1. The development of the pronephros. «Canad. J. Zool.», 1958, vol. 36, No. 1.
François Y. Importance du mésoderme dans le morphogénese de la nageoire dorsale de salmo. «C. R. Acad. Sci.», 1955, vol. 240, No. 26.
François Y. Quelques problémas relatifs à la nageoire dorsale des télcostéens. «Année biol.», 1957, t. 33, No 9—10.
French R. R., Wahle R. J. Salmon runs-upper Columbia River, 1956—57. «U. S. Fish. a. Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep.—Fish.», 1960, No. 364.
Fry D. H. King salmon spawning stocks of the California central valley, 1940—1959. «Calif. Fish a. Game», 1961, vol. 47, No. 1.
Gangmark H. A., Bakkala R. G. Plastic standpipe for sampling streambed environment of salmon spawn. Spec. Scient. Rep. Fish., No. 261, Dep. Inter. Fish a. Wildl. Serv., Washington, 1958.
Garside E. T. Effects of oxygen in relation to temperature on the development of brook trout and rainbow trout. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1966a, vol. 23, No. 8.
Garside E. T. Developmental rate and vertebral number in salmonids. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1966b, vol. 23, No. 10.
Gilbert C. H. The salmon of the Yukon River. «Bull. U. S. Bur. Fish», 1924, vol. 38.
Glover M., Morton R. A., Rosen D. G. Astaxanthin, cholesterol and lipids in developing salmon eggs. «Biochem. J.», 1952, vol. 50, No. 3.
Godfrey H. Salmon of the North Pacific Ocean. Coho salmon in offshore waters. «Internat. North. Pacific Fish. Comm. Bull.», 1965, No. 16.
Gottwald St. Der Einfluss zeitweiligen Sauerstoffmangels in verschiedenen Stadien auf die Embryonalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri* Rich.). «Zeitschr. f. Fisch.». 1965, Bd. 13, H. 1—2.
Götte A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Bonn, 1873.
Gray J. The growth-rate of the embryo of *Salmo fario*. «Brit. J. Exp. Zool.», 1928, vol. 6.
Greene C. W. Physiological studies of the chinook salmon. «Bull. U. S. Bur. Fish.», 1904, vol. 24.
Greene C. W. The physiology of the spawning migration. «Physiol. Rev.», 1926, vol. 6, No. 2.
Grodzinski Z. Das Blutgefassystem. Bronn's Klassen und Ordnungen der Tierreichs, I. Abt. J. 1936.
Groves A. B., Collins G. B., Threfethen P. S. Roles of olfaction and vision in choice of spawning site by homing adult chinook salmon (*Oncorhynchus tschawytscha*). «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1968, vol. 25, No. 5.
Günter A. Catalogue of the Fishes in the British Museum, 1866, vol. 6. London.
Hagenmaier H. E. The hatching process in fish embryos: III. The structure, polysaccharide and protein cytochemistry of the chorion of the trout egg, *Salmo gairdneri* (Rich.). «Acta histochem.», 1973, vol. 47, No. 1.
Hamano S. Physico-chemical studies on the activation and fertilization of fish eggs. «Memoirs of the Fac. of Fish. Hokkaido Univ.», 1957, vol. 5, No. 2.

Hamdorf K. Die Beeinflussung der Embryonal — und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* Gibb.) durch die Umweltfactoren O_2-Partialdruck und Temperatur. «Z. Vergl. Physiol.», 1961, Bd. 44.
Handa Y. Искусственное воспроизводство лососей, ч. 2. Изд. Хоккайдской ассоциации по разведению лососей. Саппоро, Япония (на японск. яз., перевод Л. И. Ховрина, фонды Сахалин. отдел. ТИНРО), 1933.
Handa Y. Salmon propagation in Hokkaido. «Proc. V. Pacific Sci. Congr., 1933», 1934, vol. 5. Canada.
Hartman G. F. The role of behavior in the ecology and interaction of underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo guairdneri*). «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1965, vol. 22, No. 4.
Hartman W. L., Heard W. R., Drucker B. Migratory behavior of sockeye salmon fry and smolts. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1967, vol. 24, No. 10.
Hartman W. L., Releigh R. F. Tributary homing of sockeye salmon at Brooks and Karluk Lakes, Alaska. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1964, vol. 21, No. 3.
Hartt A. C. Movement of salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea as determined by tagging, 1956—1958. «Bull. Internat. North. Pac. Fish. Comm.», 1962, No. 6.
Hasler A. D. Odour perception and orientation in fishes. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1954, vol. 11, No. 2.
Hasler A. D. Olfactory and gustatory senses of fishes. The physiology of fishes, vol. 2. New York, Acad. Press, 1957.
Hata K. On the influence of four kinds of vibration upon the eggs of *Oncorhynchus masu* Brevoort. «J. of the Imperial Fish Inst.», 1927, vol. 23, No. 3.
Hayes F. The hatching mechanism of salmon eggs. «J. Expl. Zool.», 1942, vol. 89, No. 3.
Hayes F. R. The growth, general chemistry and temperature relations of salmonid eggs. «Quart. Rev. Biol.», 1949, vol. 24, No. 4.
Hayes F. R., Armstron F. H. Physical changes in the constituent parts of developing salmon eggs. «Canad. J. Res. Sec. D.», 1942, vol. 20, No. 5.
Hayes F., Pelluet D., Gorham E. Some effects of temperature on the embryonic development of the salmon (Salmo salar). «Canad. J. Zool.», 1953, vol. 31, No. 1.
Heard W. R. Phototactic behaviour of emerging sockeye salmon fry. «Animal Behav.», 1964, vol. 12, No. 2—3.
Hein W. Versuche über das Nahrungsbedurfnis der Bachforellebrut im Bruttrog und im künstlichen Brutbett. Münch. Fischereiztg., Mai 1906.
Hein W. Zur Biologie der Forellenbrut. II. Über die absolute Druckfestigkeit der Bachforelleneier. «Allgem. Fisch.-Z.», 1907, Bd. 31, No. 16.
Henneguy F. Developpement des poissons osseus; Embryogenie de la truite. «J. Anat. Physiol.», 1888, vol. 24.
Hikita T. Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (*Salmonidae*) with particular considieration on phylogeny. «Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery», 1962, No. 17.
Hirano Y. The outline of the results of the tagging experiments of Pacific salmon. Hokkaido Governm. Fish. Res. Stat. 50-th Anniversary publication, 1953.
Hiroi O., Yasukawa M., Suetake T., Sasaki S., Tomita T., Sato Y. A preliminary report on the development chum salmon (*Oncorhynchus keta*) egg kept in the spring water of 8°C. «Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery», 1973, No. 27.
His W. Untersuchungen über die Bildung der Knochenfischembryo. «Arch. Anat. u. Entw. Gesch.», 1878, II.
Hoar W. S. The behaviour of juvenile Pacific salmon, with particular reference to the sockeye (*O. nerka*). «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1954, vol. 11, No. 1.
Hoar W. S. The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1958, vol. 15, No. 3.
Hobbs D. F. Natural reproduction of quinnat salmon, brown and rainbow trout in certain New Zealand waters. «New Zealand Marine Dep., Fish. Bull.», 1937, No. 6.

Hobbs D. F. Trout fisheries in New Zealand. their development and management. «New Zealand Marine Dep., Fish. Bull.», 1948, No. 9.
Houston A. H. Responses of juvenile chum, pink and coho salmon to sharp sea-water gradients. «Canad. J. Zool.», 1957, vol. 35, No. 3.
Hubbs C., Stevenhagen L. Effects of maternal carotenoid deficiency on the viability of darter (*Osteichthyes*) offspring. «Physiol. Zool.», 1958, vol. 31.
Hunter J. G. Efficiency of reproduction of pink salmon (*O. gorbuscha*) in the North Central coastal area of British Columbia. «Progr. Rept. Pacif. Coast Stas., Fish. Res. Bd. Canada», 1951, No. 88.
Hunter J. G. Survival and production of pink and chum salmon is a coastal stream. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1959, vol. 16, No. 6.
Huntsman A. G., Dymond J. R. Pacific salmon not established in Atlantic waters. «Science», 1940, vol. 91, No. 2367.
Idler D. R., Bitners J. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration. II. Cholesterol, fat, protein, and water in the flesh of standard fish. «Canad. J. Biochem. a. Physiol.», 1958, vol. 36, No. 8.
Inaba D. On the breeding and hybridisation among the salmonoid fishes. I. «J. Tokyo Univ. of Fish.», 1953, vol. 39, No. 2.
Ishida T. Pink salmon in the Far East. «Int. North. Pac. Fish. Comm. Bull.», 1966, No. 18.
Jordan D. S., Evermann B. W. The fishes of North and Middle America. «Bull. of the U. S. Nat. Museum». Washington, 1896.
Kanoh Y. Über die Bezichung zwischen dem Zerfallen der Kortikalalveoli und der Entwicklung bei Fischeiern. «Jap. J. Ichthyol.», 1952, vol. 2, No. 3.
Kanoh Y., Yamamoto T. S Removal of the membrane of the dog salmon egg by means of proteolytic enzymes. «Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.», 1957, vol. 23, No. 3.
Kanemitsu T., Aoe H. Studies on the carotenoids of salmon. «Bull. Jap. Soc. Sci. Fish», 1958, vol. 24, No. 3.
Kawajiri M. The optimum temperature of water for the hatching of the eggs of trout *Oncorhynchus masou*. «J. Imp. Fish. Inst.», 1927, vol. 23, No. 2. Japan.
Kimura S. On the spawning behavior of the fluvial dwarf from of masu salmon, *Oncorhynchus masou*. Jap. J. Ichthyol., 1972, vol. 19, No. 2.
Kimura S., Nakamura M. A new salmonid fish. *Oncorhynchus iwame*, sp. nov., obtained from Kyûshû, Japan. «Bull. Biogeogr. Soc. Jap.», 1961, vol. 22, No. 5.
Klein E. Observation on the early development of the common trout. «Quart. J. Micr. Sci. (n. ser.)», 1876, vol. 16.
Kobayashi T. An ecological study on the salmon fry, *Oncorhynchus keta* (Walbaum). VII. Note on the behaviour of the fry to their seaward migration. «Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery», 1964, No. 18.
Kondo H., Hirano Y., Nakayama N. Offshore distribution and migration of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) based on tagging studies (1958—1961). «Int. North Pacific Fish. Comm., Bull.», 1965, No. 17.
Kopsch Fr. Die Entwicklung der äusseren Form des Forellenembryo. «Arch. Micr. Anat.», 1898, Bd. 51.
Kopsh Fr. Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung bei den Chordaten. Leipzig, 1904.
Kosaka S., Ishida T. A note on the ecology of juvenile masu salmon, *Oncorhynchus masu* in a brook. «Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ», 1969, vol. 20, No. 2.
Kronfeld P., Scheminský F. Beiträge zur physicalisch-chemischen Biologie der Forellen-Entwicklung. 2. Wachstum, Dotterabsorbtion und Wasserausshalt. «Arch. Entwickl.-Mech. Organism.», 1926, 107.
Kubo T. Notes on the phase differentiation and smolt transformation of juvenile masu salmon (Oncorhynchus masou). «Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery», 1974, No. 28.
Kupffer C. Die Befruchtung des Forelleneies. «Fish. Zeit.», 1886, 10.

Kusa M. Hardening of the chorion of salmon eggs. «Cytologia», 1949, vol. 15, No. 1—2.
Kusa M. Physiological analysis of fertilization in the egg of the salmon, *Oncorhynchus keta*. I. «Annot. Zool. Jap.», 1950, vol. 24, No. 1.
Kusa M. Studies on cortical alveoli in some teleostean eggs. «Embryologia», 1956, vol. 3, No. 2.
Kusa M. Cortical alveoli in some teleostean eggs. Sympos. Cell. Chem., 1958, vol. 8.
Leitritz E. Trout and salmon culture (hatchery methods). «State Calif. Dept. Fish. a. Game., Fish. Bull.», 1960, No. 107.
Lereboullet A. Reicherches sur le development de la truite. «Ann. Sci. Nat. Zool.», 1861, ser. 4, t. 9, No. 2.
Lindroth A. Verschiedene Entwicklungs und Altersstadien von Lachs and Hecht. «Zeitschr. Vergl. Physiol.», 1942, Bd. 29, No. 4.
Lister D. B., Walker C. E. The effect of flow control on freshwater survival of chum, coho, and chinook salmon in the Big Qualicum River. «Canad. Fish. Cult.», 1966, No. 37.
Lister D. B., Genoc H. S. Stream habitat utilization by cohabiting underyearling of chinook (*Oncorhynchus tschawytscha*) and coho (*O. kisutch*) salmon in the Big Qualicum River, British Columbia. «J. Fisch. Res. Bd. Canada», 1970, vol. 27, No. 7.
Lowman F. G. Electron microscope studies of silver salmon spermatozoa [*O. kisutsh* (Walb.)]. «Exp. Cell. Res.», 1953, vol. 5, No. 2.
Lucas K. C. The Robertson Creek spawning channel. «Canad. Fish. Culturist», 1960, No. 27.
MacKinnon D. Salmon spawning channels in Canada. Report of second Governors conference on Pacific salmon. Seattle, 1963.
Mannery I., Irving L. Water changes in trout eggs at the time of layging. «J. Cell. Comp. Physiol.», 1935, vol. 5, No. 4.
Manon E. F., Hoar W. S. The early development of the chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum). «J. Morphology», 1956, vol. 98. No. 1.
Manzer J. I., Shepard M. P. Marine survival, distribution and migration of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) of the British Columbia Coast. Simpos. on pink salmon, 1960. Univ. Brit. Columbia, Vancouver, 1962.
Marshall N. B. Egg size in arctic, antarctic and deep-sea fishes. «Evolution» 1953, vol. 7, No. 4.
Mason J. C. Chinook salmon in offshore waters. «Intern. North Pac. Fish. Comm., Bull.», 1965, No. 16.
Mason J. C., Champan D. W. Significance of early emergence environmental rearing capaciti, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1965, vol. 22, No. 1.
Mathisen O. A. The effect of altered sex ratios on the spawning of red salmon. «Studies of Alaska red salmon». Seattle, Univ. Washington Press, 1962, No. 109.
Mathisen O. A. Some adaptations of sockeye salmon races to limnological features of Iliamna Lake, Alaska. «Verhandl. Internat. Vercin. Limnol», 1966, Bd. 16, No. 2.
McCart P. Behaviour and ecology of sockeye salmon fry in the Babine River. «J. Fish. Res. Bd. Canada». 1967, vol. 24, No. 2.
McDonald J. G. The behaviour of Pacific salmon fry during their downstream migration to freshwater and saltwater nursery areas. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1960, vol. 17, No. 5.
McDonald J. G. Distribution, growth, and survival of sockey fry (*Oncorhynchus nerka*) produced in natural and artificial stream environments. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1969, vol. 26, No. 2.
McNeil W. J. Variations in the dissolved oxygen content of intragravel water in four spawning streams of Southeastern Alaska. «U. S. Fish. a. Wild. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish.», 1962, No. 402.
McNeil W. J. Effect of the spawning bed environment on reproduction of pink

and chum salmon. «U. S. Fish. a Wildl. Serv., Rish. Bull.», 1966, vol. 65, No. 2.
McNeil W. J. Survival of pink and chum salmon eggs and alevins. Simposium on salmon and trout in streams. Univ. Brit. Columbia. Vancouver, 1969.
Merrell T. R. Freshwater survival of pink salmon at Sashin Creek, Alaska. Inst. Fish. Univ. British Columbia. Vancouver, 1962.
Mihara T., Sano S., Eguchi H. Artificial propagation of salmon in Japan. Tokio, 1964.
Miyadi D., Kawanabe H., Mizuno N. Coloured illustrations of the freshwater fishes of Japan. Osaka, 1965.
Mundie J. H. Ecological implications of the diet of juvenile coho in streams. Symposium of salmon and trout in streams. Univ. Brit. Columbia. Vancouver, 1969.
Neave F. Diurnal fluctuation in the upstream migration of coho and spring salmon. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1943, vol. 6, No. 2.
Neave F. Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1955, vol. 7, No. 3.
Neave F. Pink salmon in British Columbia. «Bull. Internat. North Pacif Fish. Comm.», 1966a, No. 18.
Neave F. Chum salmon in British Columbia. «Bull. Internat. North Pacif. Fish. Comm.», 1966b, No. 18.
Nelson J. S. Distribution and nomenclature of North American kokanee, *Oncorhynchus nerka*. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1968, vol. 25, No. 2.
Nishida H. On the structure of the periblast of *Oncorhynchus keta* (Walbaum). «Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery», 1958, vol. 12.
Norden C. R. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to Grauling (*Thimallus arcticus*) and its phylogeny. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1961, vol. 18, No. 5.
Oellacher J. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. «Z. Wiss. Zool.». 1872, Bd. 22.
Ohno J. Life-history of Oncorhynchus masou found in the waters of Hokkaido. «Proc. V. Pacif. Sci. Congr.», 1934, vol. 5.
Olko A. The respiratory vessels of the yolksac of the trout *Salmo trutta* L. «Zool. Polon.», 1955, vol. 6, f. 3.
Olsen J. C. Embryonic and alevin development of the sockeye salmon. «Fish. Res. Inst. Univ. Washington», 1964, No. 166.
Olsen J. C. Physical environment and egg development in a mainland beach area and in island beach area of Iliamna Lake. «Further studies of Alaska sockeye salmon. Univ. of Washington Publ. in Fish.», New Ser., 1968, vol. 3.
Olson P. A., Foster R. F. Temperature tolerance of eggs and young of Columbia River chinook salmon. «Trans. Amer. Fish. Soc., 1955», 1957, vol. 85.
Orska J. The influence of temperature on the development of the skeleton in Teleostes. «Zool. Polon.», 1957, vol. 7.
Orska J. The influence of temperature on the development of meristic characters of the skeleton in Salmonidae. II. Variation in dorsal and ventral fin ray count correlated with temperature during development of *Salmo irideus* Gibb. «Zool. Polon.», 1963, vol. 13, f. 1—2.
Oshima M. Life-history and distribution of the fresh-water salmon found in the waters of Japan. Proc. V. Pac Sci. Congr., 1933. Canada, 1934.
Parker R. R. Estimations of ocean mortality rates for Pacific salmon. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1962, vol. 19, No. 4.
Pasteels J. Studies sur la gastrulation des Vértebrés meroblastiques. I. Téléostéens. «Arch. de Biol.», 1936, vol. 47.
Pfeifer W. The morphology of the olfactory organ of the Pacific salmon (*Oncorhynchus*). «Canad J. Zool.», 1963, vol. 41, No. 7.
Phillips R. W., Campbell H. J. The embryonic survival of coho salmon and steelheadtrout as influenced by some environmental conditions in gravel beds. Pac. Mar. Fish. Comm. 14th Ann. Rep., 1962.
Prescott D. Effect of fertilization on the water permeability of salmon eggs. «J. Cell. a. Compar. Physiol.», 1955, vol. 45, No. 1.

Pritchard A. L. Transplantation of pink salmon (*O. gorbuscha*) into Masset Inlet, British Columbia, in the barren year. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1938, vol. 4, No. 2.
Pritchard A. L. Homing tendency and age of maturity of pink salmon *O. gorbuscha* in British Columbia. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1939, vol. 4, No. 4.
Pritchard A. L. Studies on the age of the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and the spring salmon (*O. tschawytscha*) in British Columbia. «Trans. Roy. Soc. Canada», 1940, vol. 34.
Reimers P. E. Social behavior among juvenile fall chinook salmon. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1968, vol. 25, No. 9.
Rich W. H., Holmes H. B. Experiments in marking young chinook salmon on the Columbia River, 1916 to 1927. «Bull. U. S. Bur. Fish.», 1929, vol. 44.
Ricker W. E. «Residual» and kokanee salmon in Cultus Lake. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1938, vol. 4, No. 3.
Ricker W. E. On the origin of kokanee, a freshwater type of sockeye salmon. «Trans. Roy. Soc. Canada» 1940, vol. 34. No. 3.
Ricker W. E. Pacific salmon for Atlantic waters? «Canad. Fish. Culturist», 1954a, No. 16.
Ricker W. E. Stock and recruitment. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1954b, vol. 11, No. 5.
Ricker W. E. Regulation of the abundance of pink salmon population. Simposium on pink salmon. Vancouver, Canada, 1962.
Ricker W. E. Sockeye salmon in British Columbia. «Bull. Internat. North. Pacif. Fish. Comm.», 1966, No. 18.
Ricker W. E. Ocean growth and mortality of pink and chum salmon. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1967, vol. 21, No. 5.
Ricker W. E. Hereditary and environmental factor affecting certain salmonid ponulations. The stock concept in Pacific salmon. University of British Columbia, Vancouver, 1972.
Ricker W. E., Loftus K. H. Pacific salmon move east. «Fish. Council of Canada, Annual Review». Vancouver, 1968.
Riddle M. C. Early development of the chinook salmon. «Puget Sound Marine Stat. Publ.», Washington Univ., 1917, vol. 1.
Robertson J. G. Sex differentiation in the Pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum). «Canad. J. Zoology», 1953, vol. 31.
Robertson O. H. Survival of precociously mature king salmon male parr (*O. tschawytscha* juv.) after spawning. «Calif. Fish a. Game», 1957, vol. 43, No. 2.
Roppel A. V. Peak hours of pink (*O. gorbuscha*) and chum (*O. keta*) salmon fry migration from Old Tot Creek S. E. Alaska, 1952. «Copeia», 1956, No. 2.
Rounsefell G. A. Fecundity of North American Salmonidae. «Fish. Bull. U. S. Fish. a. Wildl. Serv.», 1957, vol. 57, No. 122.
Rounsefell G. A. Anadromy in North American Salmonidae. «Fish. Bull. U. S. Fish. a. Wildl. Serv.», 1958, vol. 58, No. 131.
Rounsefell G. A. Relationships among North American Salmonidae. «Fish. Bull. U. S. Fish. a. Wildl. Serv.», 1962, vol. 62, No. 209.
Rutter C. Natural history of the Quinnat salmon. A report on investigations in the Sacramento River, 1896—1901. «Bull. U. S. Fish. Comm.», 1904, vol. 22.
Ryder I. A. On certain features of the development of the salmon. «Proc. U. S. Nat. Mus.», 1885, vol. 8.
Sakano E. Downstream migrants of chum salmon in the Yufutsu River. (I) Remaining periods and growth of fry in the Utonai Lake. «Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery, Japan», 1964, No. 18.
Sano S. The ecology and propagation of genus *Oncorhynchus* found in northern Japan. «Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery, Japan», 1959, No. 14.
Sano S. Salmon of the North Pacific ocean. Part III. A review of the life history of North Pacific salmon. Chum salmon in the Far East. «Bull. Internat. North Pacif. Fish. Comm.», 1966, No. 18.
Sano S. Salmon of the North Pacific ocean. Part IV. Chum Salmon in the Far East. Ibid., 1967, No. 23.

Schaefer M. B. A study of the spawning populations of sockeye salmon in the Harrison River system, with special reference to the problem of enumeration by means of marked members. «Intern. Pac. Salmon Fish. Comm.», 1951, Bull. 4.
Scheuring L. Biologische—physiologische Untersuchungen an Forellensperma. «Arch. Hydrobiol.», 1925, Suppl. Bd., H. 4, L. 2.
Seeley C. M., McCammon. G. W. Kokanee. «Inland fish. manag. Sacramento. Calif. Dept. Fish. and Game», 1966.
Shapley S. P., Bishop D. M. Sedimentation in a salmon stream. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1965, vol. 22, No. 4.
Shapovalov L., Taft A. C. The life histories of the steelhead rainbow trout (*S. gairdneri geirdneri*) and silver salmon (*O. kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management. «Calif. Game a. Fish. Bull.», 1954, No. 98.
Shaw P. A., Maga J. A. The effect of mining silt on yield of fry from salmon spawning beds. «Calif. Fish. a. Game», 1943, vol. 29, No. 1.
Sheridan W. L. Frequency of digging movements of female pink salmon before and after egg deposition. «Animal Behav.», 1960, vol. 8, No. 3—4.
Sheridan W. L. Relation of stream temperatures to timing of pink salmon escapements in Southeast Alaska. «Simpos. on pink salmon, 1960». Univ. Brit. Columbia. Vancouver, Canada, 1962.
Shiraishi Y., Uchida I. On the morphological changes of the salmon fry *Oncorhynchus keta* (Walb.) with the absorption of yolks. «Jap. J. Ichthiology», 1957, vol. 5, No. 3—6.
Schumacher E. E., Eddy S. The appearance of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Lake Superior. «Amer. Fish. Soc.», 1960, vol. 89, No. 4.
Shuman R. F. On the effectiveness of spermatozoa of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) at varying distances from point of dispersal. «Fish. Bull. Fish. a. Wildl. Serv. Washington», 1950, vol. 51, No. 50.
Shumway D. L., Warren C. E., Doudoroff P. Influence of oxygen concentration and water movement on the growth of steelhead trout and coho salmon embryos. «Trans. Amer. Fish. Soc.», 1964, vol. 93, No. 4.
Silver S. J., Warren C. E., Doudoroff P. Dissolved oxygen requirements of developing stelhead trout and chinook salmon embryos at different water velocities. «Trans. Amer. Fish. Soc.», 1963, vol. 92, No. 4.
Simon R. C. Chromosome morphology and species evolution in the five North American species of Pacific salmon (*Oncorhynchus*). «J. Morphol.», 1963, vol. 112, No. 1.
Стефанов С. К., Денчева Л. Д. Ембрионално развитие на дъговата пъстрва *Salmo irideus* Gibb. в държавното рибовъдно стопанство, гр. Самоков. «Годишн. Софийск. ун-та, Биол. ф-т, 1964/1965, т. 59, кн. 1.
Stein R. A., Reimers P. E., Hall J. D. Social interaction between juvenile coho (*Oncorhynchus kisutch*) and fall chinook salmon (*O. tschawytscha*) in Sixes River, Oregon. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1972, vol. 29, No. 12.
Steller C. W. Beschreibung von dem Lande Kamtschatka, 1774.
Steven D. M. Studies on animal carotenoids. 1. Carotenoids of the brown trout (*Salmo trutta* L.). «J. Exp. Biol.», 1948, vol. 25.
Suckley G. Notices of certain new species of North American *Salmonidae*. «Ann. Lyceum Nat. Hist.», New York, 1861, vol. 7.
Sumner F. B., Fox D. L. Studies of carotenoid pigments in fishes, I. «J. Exp. Zool.», 1933, vol. 66.
Sumner F. B., Fox D. L. Studies of carotenoid pigments in fishes, II. «J. Exp. Zool.», 1935, vol. 71.
Swaen A., Brachet A. Etude sur les premiers phases du développement des organes dérivés du mesoblaste chez les poissons Teleostens. Пр. «Arch. de biol.», 1901, t. 18.
Tanaka S. Salmon of the North Pacific ocean. A review of the Biological information on masu salmon (*O. masou*). «Bull. Intern. North Pacif. Fish. Comm.», 1965, No. 16.

Tanaka T. Studies on the planting of hatchery-cultured masu salmon fry into striems. 6. A preliminary trough experiment on residing process. «Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery», 1973, No. 27.

Tâning A. V. Experimental study of meristic characters in fishes. «Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.», 1952, vol. 27, No. 2.

Tarrant R. M. Rate of extinction of a conditioned response in juvenile sockeye salmon. «Trans. Amer. Fish. Soc.», 1964, vol. 93, No. 4.

Thompson W. F. Effect of the obstruction at Hell's Gate on the sockeye salmon of the Fraser River. «Internat. Pac. Salmon Fish. Comm.», 1945, No. 1.

Tokui T. Studies on the kokanee salmon. IV. Spawning migration of the kokanee salmon in Lake Shikotsu, Hokkaido, Japan, «Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery», 1961, No. 16.

Tokui T. Masu salmon transplanted from Hokkaido to Canada. «Fish. and Eggs», 1969, vol. 20, No. 3 (Japan).

Townsend L. P., Earnest D. The effects of low oxygen and other extreme conditions on salmonoid fish. «Proc. VI Pacif. Sci. Congr.», 1940, vol. 3.

Townsend L. P., Cheyne H. The influence of hydrogen ion concentration on the minimum dissolved oxygen toleration of the silver salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walb.). «Ecology», 1944, vol. 25, No. 4.

Vernon E. H. Morphometric comparison of three races of kokanee *(Oncorhynchus nerka)* within a Large British Columbia Lake. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1957, vol. 14, No. 4.

Vernon E. H. Pink salmon population of the Fraser River System. «Simposium on pink salmon». Inst. Fish. Univ. British Columbia, Vancouver, 1962.

Vibert R. Voyages maritimes des saumons et retour à la riviére natale. «Bull. Franc. Piscicult.», 1953a, vol. 26, No. 170.

Vibert R. Effect of solar radiation and of gravel cover on development, growth, and loss by predation in salmon and trout. «Trans. Americ. Fish. Soc.», 1953b, vol. 83.

Vibert R. Méthode pour l'étude et l'amélioration de la survie des alevins dé repeuplement (truites et saumons). «Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. Appliq.», 1956, vol. 6.

Vladykov V. D. A review of Salmonid genera and their broad geographical distribution. «Trans. Roy. Soc. Canada, Ser. IV», 1963, vol. 1, sect. 3.

Vogt C. Embryologie des Salmones. Historie naturelle des poissons d'eau douce. Neuchatel, 1842.

Voux W. G. Intragravel flow and interchange of water in a streambed. «U. S. Fish. a. Wildl. Serv., Fish. Bull.», 1968, vol. 66, No. 3.

Weisel G. F. A Histological study of the testis of the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). «J. Morphol», 1943, vol. 73, No. 2.

Wells R. A., McNeil W. J. Effect of quality of the spawning bed on growth and development of pink salmon embryos and alevins. «Spec. Sci. Rept. U. S. Fish. a. Wildlife Serv, Bur. Commerc. Fish.», 1970, No. 616.

Wickett W. P. The oxygen supply to salmon eggs in spawning beds. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1954, vol. 11, No. 6.

Wickett W. P. Review of certain environmental factors affecting the production on pink and chum salmon. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 1958, vol. 15, No. 5.

Wickett W. P. Observations on adult pink salmon behavior. «Progr. Repts. Pacif. Coast. Stat., Fish. Res. Bd. Canada» 1959, No. 113.

Wickett W. P. Environmental variability and reproduction potentials of pink salmon in British Columbia. «Simpos. on pink salmon». Inst. Fish. Univ. Brit. Columbia, Vancouver., 1962.

Winnicki A. Embryonic development and growth of *Salmo trutta* L. and *S. gairdneri* Rich. in conditions unfavourable to respiration. «Zool. Polon.», 1967, vol. 17, No. 1—2.

Woodhead P. M. J. Reactions of Salmonid larvae to light. «J. Exp. Biol.», 1957, vol. 34.

Wülker W. Bewegungsrhythmen im Teleostier—Ei (Zeitrafferfilm-Untersuchung) I. *Esox lucius, Salmo trutta, S. fontinalis, S. irideus.* «Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. der Tiere», 1953, Bd. 73, H. 1.

Yamada J. On the vitelline syncytium and the absorption of the yolk in the fry of two salmonids. «Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.», 1959, vol. 10, No. 3.

Yamamoto K. Activation of the egg of the dog salmon by water and associated phenomena. «J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. Zool.», 1951, vol. 10, No. 3—4.

Yamamoto K. Studies of fertilisation in the dog salmon, *Oncorhynchus keta.* I. The morphology of the normal fertilization. «J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. Zool.», 1952, vol. 11, No. 1.

Yamamoto T. S. Some morphological and physiological aspects of the eggs of teleostean fishes. «J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. Zool.», 1957, vol. 13, No. 1—4.

Yamamoto T. S. Independence between sperm—entry and activation in the dog salmon egg. «Zool. Mag. (Japan)», 1966, vol. 75, No. 10.

Ziegler H. Die Embryonale Entwicklung von *Salmo salar.* Freiburg, 1882.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 3

История изучения лососей Дальнего Востока, их размножения и развития 5

Районы работ, материал, методика исследования 17

Биология и развитие тихоокеанских лососей 22

Кета — *Oncorhynchus keta* (Walbaum) 22

Нерка, или красная — *O. nerka* (Walbaum) 78

Горбуша — *O. gorbuscha* (Walbaum) 121

Чавыча — *O. tschawytscha* (Walbaum) 161

Кижуч — *O. kisutch* (Walbaum) 190

Сима — *O. masu* (Brevoort) 225

Сравнительный анализ биологии размножения и особенностей развития тихоокеанских лососей 255

Пути интенсификации воспроизводства тихоокеанских лососей . . 286

Заключение 299

Biology, reproduction and development of pacific salmons . 304

Литература 305

Александр Иванович СМИРНОВ

БИОЛОГИЯ, РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

Редактор Ю. А. Пашковский
Младший редактор Э. И. Кранс
Художественный редактор Н. Ю. Калмыкова
Переплет художника Е. А. Михельсона
Технический редактор З. С. Кондрашова
Корректоры И. А. Большакова, И. С. Хлыстова

Тематический план 1974 г. №166

Сдано в набор 26/VI 1974 г. Подписано к печати 13/III 1975 г. Л-22617 Формат 60×90 1/16 Бумага тип. № 1 Физ. печ. л. 21,0 Уч.-изд. л. 24,51 Изд. № 1917 Зак. 573 Тираж 1005 экз. Цена 2 р. 52 к.

Издательство
Московского университета.
Москва, К-9, ул. Герцена, 5/7.
Типография Изд-ва МГУ.
Москва, Ленинские горы