

АКВАКУЛЬТУРА И ИСКУССТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО

УДК 597.541 (262.81)

DOI: 10.36038/0234-2774-2022-23-4-221-229

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
МОЛОДИ АМУРСКОЙ ОСЕННЕЙ КЕТЫ
ONCORHYNCHUS KETA (SALMONIDAE) ЕСТЕСТВЕННОГО
И ЗАВОДСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ**

© 2022 г. П.Б. Михеев^{1,2}, М.Д. Польшгалова², А.С. Помелова²,
Н.В. Костицына², Е.В. Подорожнюк¹

1 – Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии (ХабаровскНИРО), г. Хабаровск, 680038

2 – ФГАОУ ВО «Пермский Государственный Национальный Исследовательский
Университет» (ПГНИУ), г. Пермь, 614096
E-mail: pmikheev@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.08.2022 г.

В работе представлены результаты сравнительного анализа числа миомеров и лучей в спинном и анальном плавниках молоди амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* искусственного и естественного происхождения. Молодь естественного происхождения отличалась большими значениями проанализированных признаков. Результаты могут быть использованы для детерминации молоди кеты естественного и искусственного происхождения на внутриводоемном уровне для крупных притоков р. Амур.

Ключевые слова: кета, морфологические маркеры, миомеры, плавниковые лучи, искусственное воспроизводство, промысловый возврат.

ВВЕДЕНИЕ

Кета *Oncorhynchus keta* – является ценным объектом промысла, численность которого зачастую поддерживается искусственно путём выпуска с лососевых рыбоводных заводов (ЛРЗ). В настоящее время около 60% кеты изымаемой промыслом имеет заводское происхождение (Ruggerone, Irvine, 2018). Согласно статистике НРАФС, общее количество молоди кеты, ежегодно выпускаемое в северную часть Тихого океана, составляет 3,2–3,5 млрд особей (НРАФС, 2022).

В России пастбищное лососеводство динамично развивается. Значимость пастбищного лососеводства в рыбохозяйственной отрасли Россий-

ской Федерации, определяется исключительной экономической важностью лососевых как объекта промысла. Для обеспечения динамичного развития рыбохозяйственного комплекса РФ, и в том числе для увеличения объёмов вылова лососевых, в соответствии с распоряжением Правительства РФ от 26 ноября 2019 г. № 2798-р, была утверждена «Стратегия развития рыбохозяйственного комплекса Российской Федерации на период до 2030 года». Согласно документу, планируется трёхкратное увеличение объёмов вылова лососевых и, в частности, кеты с 121,2 тыс. т в 2016 г. до 376 тыс. т в 2030 г. Увеличение вылова должно произойти в том числе за счёт ввода в эксплуатацию в Дальневосточ-

ном рыбохозяйственном бассейне не менее 20 новых рыбоводных заводов для выращивания и выпуска молоди кеты с годовой мощностью 1,6 млрд экз. выпускаемой молоди.

Для лососевых рыбоводных заводов важнейшим показателем является промысловый возврат выпущенной молоди. Использование пастбищного рыболовства для увеличения объёмов вылова должно быть тщательно проработано, поскольку эффективность ведения такого хозяйства неоднократно оспаривалась ввиду эффекта доместикации (Стекольников, 2017; Kitada, Kishino, 2019), а также возможного эффекта на естественные популяции вследствие стрейнга особей рыбоводного происхождения (Keefe, Caudill 2014). Рыбоводная деятельность будет экономически целесообразна, если её эффективность будет выше, чем при естественном воспроизводстве лососей (Леман и др., 2015).

Для оценки эффективности искусственного воспроизводства на лососевых рыбоводных заводах используются различные методики, такие как отолитное маркирование, мечение путём ампутации жирового плавника, PIT-tagging и другие способы, при которых происходит мечение заводской молоди на ранних этапах онтогенеза (Запорожец, Запорожец, 2011; Зуев, Зуева, 2015; Попова, Чебанов, 2007). Основными недостатками указанных методов являются трудности индивидуального мечения, а при массовом мечении – вероятность ошибок, возникающих, в частности при проведении отолитного маркирования сухим либо термическим способом (Растягаева, 2013). Дополнительным методом является анализ морфологических признаков, характерных для заводской молоди, результаты которого могут быть использованы для идентификации осо-

бей искусственного происхождения в смешанной выборке.

Целью настоящей работы явился анализ счётных элементов, таких как число миомеров, а также лучей в спинном и анальном плавниках молоди осенней кеты искусственного и естественного происхождения. Закладка метамерных признаков у рыб зависит от температурных условий раннего постнатального онтогенеза: чем выше температура, тем быстрее растёт и формируется молодёжь рыб, при этом метамерных структур закладывается меньше (Jordaan et al., 2006). Температура выращивания молоди кеты на рыбоводных заводах выше по сравнению с температурой в естественном водоёме в период раннего развития молоди, следовательно, мы ожидали найти отличия «заводской» и «дикой» молоди кеты по метамерным признакам, в частности по числу миомеров и лучей в анальном и спинном плавниках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужила молодёжь осенней кеты искусственного и естественного происхождения. Молодь искусственного происхождения была собрана на трёх ЛРЗ Приамурья – Анюйском, Гурском и Удинском. Молодь естественного происхождения была собрана на реках Гур и Анюй, в локациях с координатами 50°18'22.1"N 138°05'40.5"E и 49°18'20.6"N 136°30'36.0"E. Сбор проб молоди кеты проводили в апреле-мае 2019 г. Из каждой пробы были отобраны 30 особей, у которых подсчитывали количество миомеров и общее число лучей в спинном и анальном плавниках с использованием бинокля МБС-12. Вели подсчёт всех видимых миомеров и лучей. Последние при подсчёте отделялись при помощи тонкой препаровальной иглы.

Также проводили сопоставление термического режима в период раннего эмбриогенеза кеты в естественных условиях и условиях аквакультуры. Для этого были использованы сведения по температуре в период раннего эмбриогенеза кеты на Гурском, Удинском и Анюйском рыбзаводах, предоставленные Амурским филиалом ФГБУ «Главрыбвод», а также результаты измерений температуры на естественных нерестилищах вида в бассейне р. Анюй с использованием температурного самописца Minilog-II-T. В последнем случае измерения температуры проводились каждые 6 ч на протяжении эмбриогенеза молоди кеты в течение зимних месяцев.

Статистическая обработка данных и визуализация результатов происходила в программе RStudio (R Core Team, 2022). Для проверки нормальности распределения применялся критерий Шапиро – Уилка. Достоверность различий сравниваемых выборок анализировали с использованием дисперсионного анализа (ANOVA) и критерия Вилкоксона. Использовались функции `boxplot`, `shapiro.test`, `aov`, `wilcox.test`. Использован стандартный уровень значимости ($p=0,05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Молодь осенней кеты искусственного происхождения характеризовалась меньшими значениями числа проанализированных счётных элементов по сравнению с молодью естественного происхождения в большинстве пар сравнения (рис. 1, 2, 3). Дисперсионный анализ продемонстрировал высокий уровень статистической значимости различий проанализированных выборок молоди как по числу миомеров (ANOVA, $F_{4,195} = 126.7$, $p = < .001$), так и по общему количеству лучей в спинном плавнике (ANOVA, $F_{4,195} = 14.3$, $p = < .001$) и аналь-

ном плавнике (ANOVA, $F_{4,195} = 30.0$, $p = < .001$).

По общему числу лучей в спинном и анальном плавниках молодь естественного происхождения характеризовалась достоверно бóльшими значениями исследованных показателей по сравнению с молодью, собранной на рыбзаводах. Исключением явилось то, что молодь кеты Анюйского ЛРЗ не отличалась от молоди р. Анюй по числу лучей в спинном плавнике. Также молодь кеты, выращенная на Анюйском рыбзаводе, не отличалась от молоди р. Гур по числу лучей как в спинном, так и в анальном плавниках, но характеризовалась бóльшим числом лучей в этих плавниках по сравнению с молодью, выпускаемой с Гурского и Удинского рыбзаводов. Молодь, выпускаемая с последних двух заводов по числу лучей в спинном и анальном плавниках, значимо не различалась. Кроме того, по числу лучей в анальном плавнике молодь естественного происхождения, собранная в р. Анюй, характеризовалась достоверно бóльшим числом лучей по сравнению с рыбами р. Гур (Табл.).

По числу миомеров исследованные выборки молоди кеты также отличаются друг от друга. Наибольшее количество миомеров было характерно для молоди кеты р. Гур – по этому признаку исследованные особи значимо отличались от молоди кеты других выборок. Наименьшее количество миомеров было выявлено у молоди, выращенной на Анюйском ЛРЗ, которые по этому признаку также значимо отличались от особей из других проб. При сравнении выборок молоди кеты Удинского и Гурского ЛРЗ достоверных различий по числу миомеров выявлено не было (табл.).

Температурный режим на рыбзаводах отличался от температуры воды

Таблица. Результаты сравнения проанализированных выборок молоди осенней кеты рек Гур и Анюй, а также Гурского, Анюйского и Удинского ЛРЗ по критерию Тьюки

Пары сравнения	Число лучей в спинном плавнике	Число лучей в анальном плавнике	Число миомеров
р. Анюй - Анюйский ЛРЗ		<0,01	0,01
р. Гур - Гурский ЛРЗ	<0,01	<0,01	<0,01
р. Гур - Анюйский ЛРЗ			<0,01
Гурский ЛРЗ - р. Анюй	<0,01	<0,01	<0,01
Гурский ЛРЗ - Анюйский ЛРЗ	0,05	<0,01	<0,01
р. Гур - р. Анюй		<0,01	<0,01
Удинский ЛРЗ - р. Анюй	<0,01	<0,01	<0,01
Удинский ЛРЗ - Анюйский ЛРЗ	0,01	<0,01	<0,01
Удинский ЛРЗ - Гурский ЛРЗ			
Удинский ЛРЗ - р. Гур	<0,01	<0,01	<0,01

Примечание: приводятся значения уровня значимости, при которых различия сравниваемых выборок достоверны.

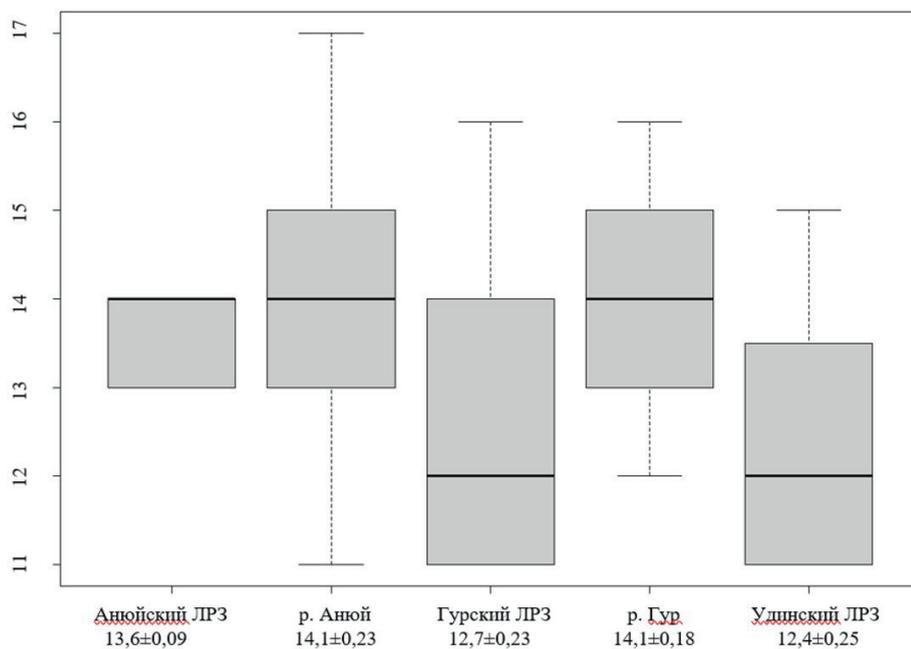


Рис. 1. Диаграмма размахов для общего числа лучей в спинном плавнике молоди осенней кеты рек Гур и Анюй, а также Гурского, Анюйского и Удинского ЛРЗ. Приводится среднее значение признака ± ошибка среднего.

в условиях естественных нерестилищ. На Гурском, Удинском и Анюйском рыбзаводах, температура в период инкубации икры до выклева свободных эм-

брионов составляла 2–3°C, 4°C и 4–6°C соответственно. Температура счётводы на естественных нерестилищах осенней кеты р. Анюй составляла 0,5–2°C.

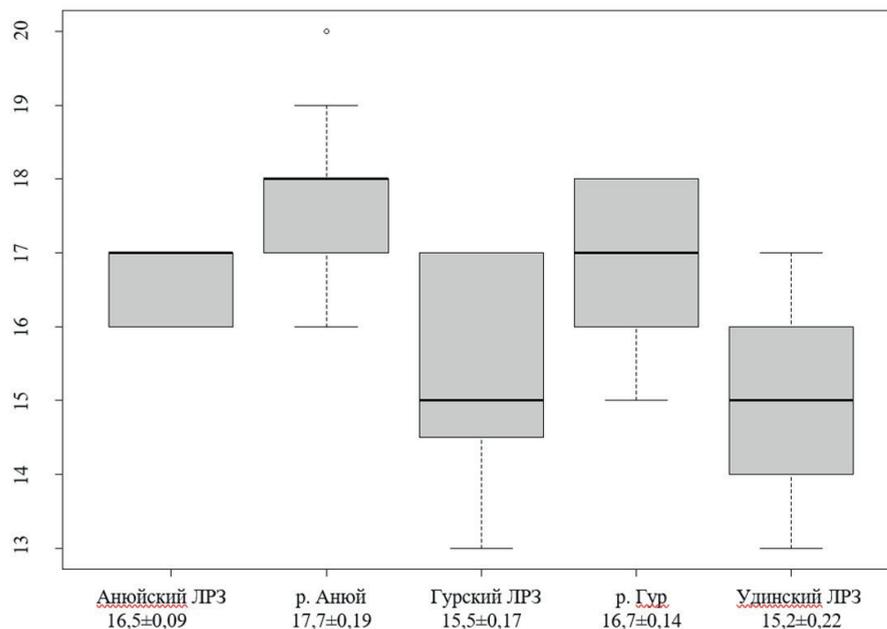


Рис. 2. Диаграмма размахов для общего числа лучей в анальном плавнике молоди осенней кеты рек Гур и Ануй, а также Гурского, Ануйского и Удинского ЛРЗ. Приводится среднее значение признака ± ошибка среднего.

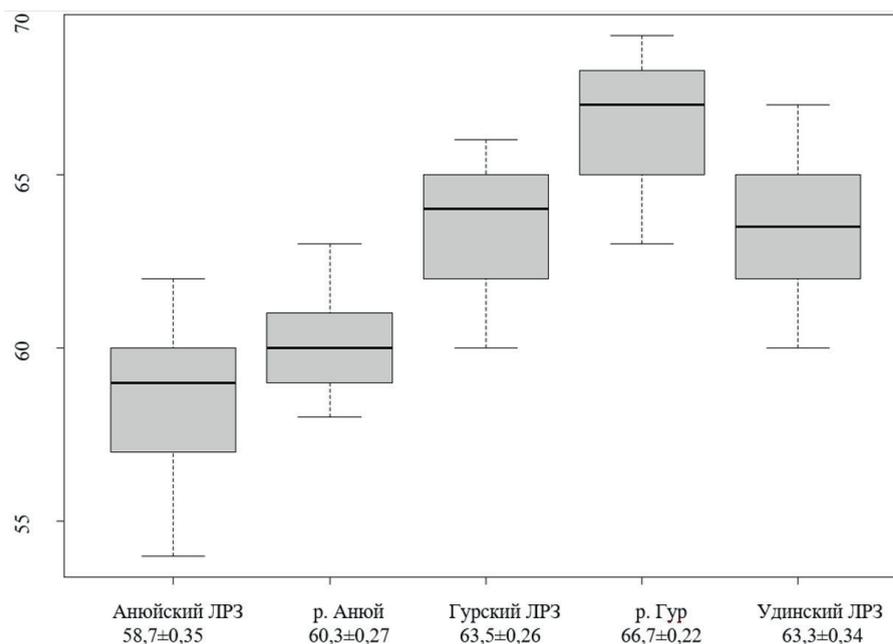


Рис. 3. Диаграмма размахов для числа миомеров молоди осенней кеты рек Гур и Ануй, а также Гурского, Ануйского и Удинского ЛРЗ. Приводится среднее значение признака ± ошибка среднего.

ОБСУЖДЕНИЕ

В большинстве пар сравнения молодь амурской осенней кеты естественного происхождения отличалась от особей искусственного происхождения

большими значениями счётных признаков, что подтвердило наши ожидания, основанные на опубликованных свидетельствах о разнице морфотипа рыб естественного происхождения и

выращенных в аквакультуре. В частности, для чавычи *O. tshawytscha* Аляски и кижуча *O. kisutch* Британской Колумбии, выращенных на рыбоводных хозяйствах, было характерно отличие от особей естественного происхождения по ряду пластических признаков (Taylor, 1986; Wessel et al., 2006). Отметим, что пропорции тела могут использоваться не только для детерминации особей естественного и искусственного происхождения, но и для выявления происхождения исключительно «заводских» рыб, что в частности применялось при исследовании структуры стад радужной форели, выращиваемой на рыбоводных хозяйствах Греции (Martsikalidis et al., 2018). Счётные элементы для детерминации особей заводского и естественного происхождения тихоокеанских лососей используются реже. Примером является работа японских авторов (Ando et al., 2019), продемонстрировавших, что для «дикой» симы *O. masou* о. Хоккайдо характерно меньшее число счётных элементов по сравнению с рыбами естественного происхождения, что подтверждается нашими результатами.

Причиной, определяющей выявленные различия в числе метамерных структур молоди кеты естественного и искусственного происхождения, скорее всего является температура при которой происходит раннее развитие рыб. Температурные условия в период инкубации икры осенней кеты на Анюйском ЛРЗ и на естественных нерестилищах осенней кеты, расположенных в пойменной системе р. Анюй, значительно различались. Известно, что температурный фактор имеет ключевое значение при закладке счётных признаков (Fahy, 1980; Касьянов, 2006). При этом разница в 2–4°C может являться существенным фактором, объясняющим выявленные нами результаты по изменчивости

числа счётных элементов, определяемой наличием обратной связи между температурой и числом метамерных структур у кеты. Так, молодь кеты, инкубация которой проходила при температуре 4°C имела большее число позвонков по сравнению с теми особями, раннее развитие которых проходило при температуре 8°C (Beacham, Murray, 1986). Близкие результаты были получены для северной мальмы *Salvelinus malma malma* (Пичугин, 2015). В целом большее число миомеров у молоди кеты, выпускаемой с Гурского и Удинского заводов, по сравнению с молодьёю Анюйского ЛРЗ, согласуется с различиями этих рыбзаводов по температурному режиму в период инкубации икры.

При повышении температуры в ходе раннего развития рыб происходит ускорение остеогенеза, что сопровождается частными гетерохрониями закладки и темпами развития костных структур, а также отражается на более раннем уровне морфологической сформированности зародыша при выклеве (Павлов, 2004, 2007). По результатам экспериментальных работ было доказано, что промежуток развития от стадии начала бластуляции до стадии начала обособления хвостовой почки является основным фенокритическим интервалом, на протяжении которого температура инкубации определяет будущее число миомеров у беломорской сельди (Павлов, 2007). Механизм возникновения морфологической изменчивости обусловлен тем, что на протяжении фенокритического интервала раннего онтогенеза в определенном температурном диапазоне характер зависимости скорости роста и формирования тех или иных структур от температуры меняется. В результате этого изменяется соотношение между скоростями сопряженных процессов роста и морфо-

логического развития. Автор указывает на то, что отличия в зависимости процессов роста и морфологического развития от температуры регулируются различными ферментными системами, которые на изменение температуры реагируют по-разному. В результате это приводит к недоразвитию части метамерных структур. Например, у полосатой зубатки при температуре выше 9°C скорость развития дистальных радиалей в задних частях спинного и анального плавников замедляется по отношению к скорости развития остальных элементов осевого скелета. В связи с этим, часть дистальных радиалей (и соответствующих лучей) не успевает заложиться (Павлов, 2004).

Вполне вероятно, что результаты этого исследования могут быть использованы для детерминации рыб естественного и искусственного происхождения на внутриводоемном уровне рек Гур и Анюй, на которых расположены рыбзаводы. Проведение таких исследований на крупных реках, имеющих важное значение для естественного воспроизводства вида, в которые, в тоже время, происходит выпуск значительного количества молоди рыбозаводного происхождения является крайне важной задачей. Однако для применимости метода в целях идентификации происхождения взрослых рыб необходимо проведение аналогичных исследований на производителях, собранных на естественных нерестилищах, а также возвращающихся на рыбозаводные заводы. Кроме того, с учетом возможной клинальной изменчивости по метамерным признакам молоди кеты в пределах разных нерестовых притоков р. Амура необходимо расширение географии сбора материалов молоди осенней кеты. Необходимо проведение сбора материалов в водосборе рек Амгунь, Горин, Кур, Урми и Уссури,

которые также являются важными районами нереста амурской осенней кеты. После выяснения уровня изменчивости молоди естественного происхождения по метамерным признакам в пределах водосбора р. Амур и подтверждения применимости метода с использованием материала взрослых рыб возможно применение этого подхода для оценки соотношения в возвратах рыб дикого и заводского происхождения в смешанной выборке в русле такой крупной реки как Амур.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Молодь амурской осенней кеты естественного происхождения отличалась от особей искусственного происхождения по большему числу миомеров, а также лучей в спинном и анальном плавнике. Причиной, определяющей выявленные различия в числе метамерных структур молоди кеты естественного и искусственного происхождения, скорее всего является температура при которой происходит раннее развитие рыб. В дальнейшем, требуется сбор большего количества материала молоди кеты на рыбзаводах и в местах естественного нереста, а также сбор соответствующих материалов взрослых рыб. В будущем, наработки по морфологической дифференциации как молоди, так и производителей могут быть использованы как для идентификации рыб искусственного происхождения в смешанной выборке, так и для детерминации локальных стад амурской осенней кеты, что необходимо для разработки мер по управлению её запасами. На текущий момент результаты исследования свидетельствуют о применимости метода для детерминации молоди кеты естественного и искусственного происхождения на внутриводоемном уровне для рек Гур и Анюй.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Лососевые рыболовные заводы Дальнего Востока в экосистемах Северной Пацифики. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2011. 268 с. (Электронный ресурс) URL: <http://www.npacific.ru/np/library>, дата обращения 12.04.2022 г.

Зуев И.В., Зуева А. В. Оценка эффективности мечения рыб флуоресцентными красителями на различной полимерной основе // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. Вып. 1. № 29. С. 103–112.

Касьянов А.Н. Изучение некоторых меристических признаков у черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae), вселившейся в Волжские водохранилища // Вопр. Ихтиологии. 2009. Т. 49. № 5. С. 661–668.

Леман В.Н., Смирнов Б. П., Точилина Т.Г. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Труды ВНИРО. 2015. Т. 153. С. 105–120.

Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб и её эволюционное значение: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004. 40 с.

Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 2007. 264 с.

Пичугин М.Ю. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. 2015. Т. 55. № 4. С. 435–452.

Попова Т.А., Чебанов Н.А. Динамика миграции покатной молоди тихоокеанских лососей разных форм воспроизводства (западная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2007. Вып. 9. С. 164–169.

Растягаева Н.А. Некоторые результаты идентификации лососей различного про-

исхождения и определения их возрастной структуры разными методами // Вестник КамчатГТУ. 2013. Вып. 23. С. 72–77.

Стекольников М.Ю. Некоторые результаты мониторинга заводских стад горбуши в зал. Анива (о. Сахалин) // «Стратегия развития рыбохозяйственного комплекса Российской Федерации на период до 2030 года». Проект. 2017. По материалам сайта <http://fish.gov.ru/files/documents/files/proekt-strategiya-2030.pdf>. Дата обращения 11 Ноября 2020 года.

Ando D., Shimoda K., Takeuchi K. et al. Comparison of vertebral number between wild and hatchery-reared population, and effect of stock enhancement programs on vertebral number in masu salmon *Oncorhynchus masou* // Nippon Suisan Gakkaishi. 2019. V. 85. Issue 5. P. 487–493.

Beacham T.D., Murray C.B. The effect of spawning time and incubation temperature on meristic variation in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Canadian J. Zoology. 1986. V. 64. N.1. P. 45–48. <https://doi.org/10.1139/z86-007>

Fahy W.E. The influence of temperature change on number of dorsal fin rays developing in *Fundulus majalis* (Walbaum) // ICES J. Marine Science. 1980., V. 39. Issue 1. P. 104–109. <https://doi.org/10.1093/icesjms/39.1.104>

Jordaan A., Hayhurst S.E., Kling L.J. The influence of temperature on the stage at hatch of laboratory reared *Gadus morhua* and implications for comparisons of length and morphology // J. Fish Biology. 2006. N 68. № 1. P. 7–24.

Keefner M.L., Caudill C.C. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates // Rev. Fish. Biol. Fisheries. 2014. N 24. P. 333–368. <https://doi.org/10.1007/s11160-013-9334-6>

Kitada S., Kishino H. Fitness decline in hatchery-enhanced salmon populations is manifested by global warming. 2019. <http://biorxiv.org/cgi/content/short/828780v1>

Martsikalis, P.V., Kavouras, M., Gkafas, G.A. et al. Morphological and free amino acid profile variability, as a tool for stock identification among farmed rainbow trout *Oncorhynchus my-*

- kiss* of different origin // *Aquac. Res.* 2018. N 49. P. 621– 630. <https://doi.org/10.1111/are.13491>
- NPAFC (The North Pacific Anadromous Fish Commission). NPAFC Statistics: Pacific Salmonid Catch and Hatchery Release Data. 2019. Accessed from <https://npafc.org/statistics/> on October 1, 2022.
- R Core Team.* R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. 2022. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
- Ruggerone, G.T., Irvine, J.R.* Numbers and biomass of natural and hatchery origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the north Pacific Ocean, 1925–2015 // *Marine and Coastal Fisheries.* 2018. N 10. P. 152–168. <https://doi.org/10.1002/mcf2.10023>
- Taylor, E.B.* Differences in morphology between wild and hatchery populations of juvenile coho salmon // *Progressive Fish-Culturist.* 1986. V. 48. N 3. P. 171–176.
- Wessel, M.L., Smoker, W.W., and Joyce, J.E.* Variation of morphology among juvenile Chinook salmon of hatchery, hybrid, and wild origin // *Transactions of the American Fisheries Society.* 2006. N 135. P. 333–340.

AQUACULTURE AND ARTIFICIAL REPRODUCTION

MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION OF AMUR FALL CHUM SALMON JUVENILES *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) OF NATURAL AND HATCHERY ORIGIN

**P.B. Mikheev^{1,2}, M.D. Polygalova², A.S. Pomelova²,
N.V. Kostitsyna², E.V. Podorozhniuk¹**

1 – Khabarovsk branch of the Russian Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography, Khabarovsk, 680038

2 – Perm State National Research University, Perm, 614096

The results of a comparative analysis of the number of myotomes and fin rays in the dorsal and anal fins of Amur fall chum salmon fry of artificial and natural origin are presented. Juveniles of natural origin were distinguished by large values of the analyzed morphological features. The results can be used for the determination of juvenile chum salmon of natural and artificial origin at the intra-basin level for large tributaries of the Amur River.

Keywords: chum salmon, morphological markers, myotomes, fin rays, hatchery reproduction, survival.