

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «Российский государственный
аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»
(ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

На правах рукописи



САФОНОВА СТАНИСЛАВА СЕРГЕЕВНА

**ВЛИЯНИЕ ВИДОВ СТАРТОВОГО КОРМА НА РОСТ И РАЗВИТИЕ
МОЛОДИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ**

Специальность:

4.2.4 – Частная зоотехния, кормление, технологии приготовления кормов и
производства продукции животноводства

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор
Панов Валерий Петрович

Москва
2025

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	11
1.1. Состояние и перспективы форелеводства в России.....	11
1.2. Радужная форель как объект научных исследований.....	15
1.3. Особенности выращивания форели в аквакультуре.....	17
1.4. Виды кормов, используемые при культивировании молоди лососевых рыб.....	21
1.5. Особенности раннего онтогенеза костистых рыб.....	24
1.5.1. Формирование скелета.....	27
1.5.2. Формирование соматической мускулатуры.....	29
1.5.3. Развитие желудочно-кишечного тракта.....	35
1.6. Этологические исследования рыб.....	37
1.7. Основные морфофизиологические показатели рыб.....	43
2. МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	45
2.1. Характеристика объекта и условия проведения исследований.....	46
2.2. Кормление молоди форели.....	47
2.3. Морфометрический анализ молоди рыб.....	48
2.4. Гистологические исследования.....	49
2.5. Изготовление мазков крови.....	51
2.6. Этологические исследования.....	51
2.7. Статистическая обработка данных.....	52
3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	53
3.1. Экстерьерные и продуктивные показатели молоди радужной форели.....	53
3.1.1. Экстерьерные показатели.....	53
3.1.2. Продуктивные показатели рыб.....	56
3.1.3. Нарушения развития молоди рыб в раннем постнатальном онтогенезе.....	64
3.2. Оценка роста соматической мускулатуры молоди радужной форели.....	66
3.2.1. Гистологическая характеристика соматических структур молоди.....	66
3.2.2. Характеристика развития мускулатуры форели.....	74
3.2.3. Распределение диаметров белых и красных мышечных волокон рыб.....	77

3.2.4. Соотношение различных типов тканей в белой мускулатуре рыб.....	83
3.3. Морфометрические показатели органов желудочно-кишечного тракта молоди форели.....	86
3.4. Поведенческие особенности	94
3.5. Экономическая эффективность производства посадочного материала радужной форели	101
3.5.1. Расход кормов для молоди форели и их стоимость	101
3.5.2. Расходы на воду и электроэнергию в проведенном опыте	102
3.5.3. Расходы на оплату труда	103
3.5.4. Расчет рентабельности производства посадочного материала радужной форели	104
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	107
Рекомендации производству	108
Перспективы дальнейшей разработки темы.....	109
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	110

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. В настоящее время промышленное форелеводство в России является перспективной отраслью рыбного хозяйства. Климатические характеристики и географические особенности страны создают благоприятные условия для его развития. На территории России находится достаточно большое количество пресных холодных водоемов, подходящих для жизнедеятельности форели.

Рыбы семейства лососевых (*Salmonidae*) являются ценными объектами аквакультуры. Помимо высокой пищевой ценности, они обладают также значительным потенциалом в качестве объектов научных исследований (Панов В.П. и др., 2018; Brockmark S. et al., 2007; Voorhees J.M. et al., 2020). Полезные свойства лососевых как пищевого объекта для человека является широко известным фактом. Это деликатесная рыба, богатая питательными веществами и обладающая выдающимися вкусовыми качествами. Однако в связи с ухудшением состояния экологии в мире, в частности, качества водных ресурсов (Оразова С.Б. и др., 2016; Суппес Н.Е., 2018; Полистовская П.А. и др., 2018), повышается потребность населения в безопасных продуктах животноводства. Рыба имеет свойство легко накапливать токсичные вещества и тяжелые металлы. Поэтому отлов рыбы в естественных водоемах в настоящее время несет в себе не только опасность исчезновения ценных видов, но также может представлять угрозу для здоровья потребляющего ее человека. Падение промысла ценных видов рыб привело к интенсификации работ, направленных на разработку биотехники культивирования различных водных организмов (Матросова С.В. и др., 2015; Молчанова К.А. и др., 2016; Барулин Н.В. и др., 2016). Поскольку в этом случае увеличивается потребность в высококачественном рыбопосадочном материале, одной из основных задач, возлагаемых на аквакультуру, является получение и выращивание молоди гидробионтов. В силу биологических особенностей рыб, искусственное их воспроизводство несет в себе определенные трудности, связанные, в основном, с предотвращением массовой гибели молоди в критические периоды онтогенеза.

Ранний онтогенез многих видов рыб сопровождается большим количеством сложных последовательных морфофункциональных изменений в организме. Согласно теории этапности развития рыб, существует несколько стадий раннего постнатального онтогенеза. Основными этапами являются предличиночный, личиночный и мальковый (Васнецов В.В., 1953; Павлов Д.А., 2007). На протяжении каждого из этих периодов организм молоди претерпевает ряд существенных морфофункциональных изменений – формируются внутренние органы, плавники, сенсорные системы, поэтому рыба очень чувствительна к различным биотическим и абиотическим факторам, которые могут оказывать влияние на длительность прохождения стадий развития, количество возникающих уродств и выживаемость молоди.

В качестве одного из критических периодов можно выделить процесс перехода свободных эмбрионов вначале на смешанное, затем на полностью экзогенное питание. Степень подготовленности рыб к данному событию определяется многими факторами – развитостью скелетной мускулатуры, желудочно-кишечного тракта, плавников и других структур организма, в том числе – нервной системы (Пономарева Е.Н., 2005; Hodson P.V., Blunt B.R., 1986; El-Fiky N. et al., 1987; Galloway T.F. et al., 1999).

На дальнейшее развитие молоди значительное влияние оказывает корм. Он играет не только роль источника питательных веществ, необходимых для жизнедеятельности и роста, но также имеет этологическое значение. Поскольку в момент перехода на смешанное питание сенсорные системы рыб сформированы не полностью, различные корма могут как стимулировать, так и несколько затормаживать формирование пищевого поведения.

Ввиду тесной взаимосвязи этологических проявлений с локомоторным аппаратом (Панов В.П. и др., 2022) тип корма способен оказывать влияние и на характер формирования скелета и мускулатуры. В естественных условиях обитания, в зависимости от географического расположения водоема, кормовую базу молоди лососевых рыб составляет большое разнообразие планктонных, нейстонных организмов, зообентоса (Чебанова В.В., 1979; Карпенко В.И.,

Погорелова Д.П., 2016). При заводском выращивании чаще всего применяются промышленные корма, а также различные вариации приготавливаемых хозяйствами кормовых смесей на основе продуктов животного происхождения (Гринберг Е.В., Литвиненко А.В., 2019). Развитие мускулатуры рыб изучено рядом авторов на примере различных видов (Никифоров А.И., Новосадова А.В., 2009; Яржомбек А.А., Шило Е.И., 2017, Никифоров А.И. и др, 2023). Однако, по нашему мнению, в недостаточной мере изучен комплекс морфофизиологических показателей молоди рыб, питающейся на ранних этапах онтогенеза различными типами корма.

Важнейшей задачей при искусственном воспроизводстве ценных видов рыб является не только снижение количества потерь посадочного материала, но и обеспечение правильного формирования структур организма, здоровья и благополучия молоди, что, вне зависимости от целей выращивания, улучшает качество продукции. Актуальность настоящей работы выражается в технологической и биологической значимости получения новых подробных данных о процессах роста и развития, формирования локомоторного аппарата и пищедобывающего поведения радужной форели при ее выращивании в раннем постнатальном онтогенезе с применением различных типов корма. Полученные результаты применимы при товарном производстве, культивации с целью восстановления биоразнообразия и сохранения генофонда, а также при использовании радужной форели в научных исследованиях.

Степень разработанности темы исследования.

Значимую роль в исследовании раннего онтогенеза костистых рыб играют работы В.В. Васнецова, С.Г. Крыжановского, Л.П. Рыжкова, С.Г. Соина, Д.А. Павлова, Е.К. Балона, Д.М. Верньера и других отечественных и зарубежных авторов, заложивших основы и развивших теорию этапности онтогенеза рыб. Формирование скелета рыб подробно описано Ф.Я. Держинским, Э.Д. Бакулиной, М.Ю. Пичугиным. Значительное количество работ, посвященных развитию мускулатуры рыб, принадлежит зарубежным исследователям (А.

Роулерсон, А. Вегетти, П.Д. Хиггинс, Р. Татсуми и др.). Миогенез у некоторых видов рыб описан также отечественными авторами (В.П. Панов, А.И. Никифоров, А.В. Новосадова, Е.И. Шило и др.). Поведение рыб изучается многими отечественными и зарубежными исследователями (О.М. Лапшин, Ю.В. Герасимов, И.В. Рой, А.А. Яржомбек, С. Робертс, Ф. Холидей и др.). В настоящее время проведение исследований, посвященных росту и формированию продуктивных качеств ценных видов рыб, является актуальным, поскольку позволяет использовать полученные данные для совершенствования систем выращивания и содержания объектов аквакультуры.

Цель и задачи исследования.

Целью исследования являлась оценка влияния стартового комбикорма Le Gouessant Neo Supra-SAL1 и замороженных кормов для рыб на рост и развитие радужной форели в период раннего постнатального онтогенеза.

Для достижения цели исследования были сформулированы следующие задачи:

- 1) определить характер роста свободных эмбрионов радужной форели, формирования их мускулатуры и особенностей поведения в период эндогенного питания;
- 2) установить характер влияния заводского стартового комбикорма Le Gouessant Neo Supra - S AL1 и замороженных кормов на интенсивность изменений продуктивных показателей молоди после начала смешанного питания;
- 3) выявить особенности формирования мышц у рыб при кормлении стартовым комбикормом и замороженными кормами;
- 4) определить особенности пищедобывающего поведения и типы локомоций молоди форели после начала смешанного питания при кормлении комбикормом и замороженными кормами;
- 5) дать оценку состояния органов пищеварительного тракта форели при использовании двух видов корма;
- 6) оценить экономическую эффективность производства посадочного материала радужной форели с применением комбикорма и замороженных кормов.

Научная новизна работы заключается в том, что впервые получены данные обширного комплекса показателей, характеризующих особенности роста и развития молоди радужной форели, а также формирования её продуктивных качеств в зависимости от вида потребляемого корма. Выявлены этологические различия, выражающиеся в пищевом поведении и взаимодействиях между особями на личиночном этапе развития с учетом потребляемого вида корма.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Полученные в ходе исследования данные применимы для разработки и совершенствования технологий подращивания молоди радужной форели в рыбных хозяйствах. Материал данной работы может быть использован при составлении баз данных, методических указаний и учебных пособий.

Методология и методы исследования. Опыт по определению влияния двух видов кормов на формирование соматической мускулатуры и поведенческие особенности молоди радужной форели проводили с июля по октябрь 2022 года на базе Межкафедрального научного центра биологии и животноводства (аквариальной лаборатории) ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Морфометрические и гистологические исследования выполнялись в лабораториях кафедры морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. При постановке и проведении эксперимента использовали общепринятые методики. Произведена статистическая обработка полученных результатов. При формировании методики эксперимента были использованы актуальные материалы и методы отечественных и зарубежных авторов.

Положения, выносимые на защиту.

1. Подращивание молоди радужной форели с применением стартового комбикорма Le Gouessant Neo Supra-S AL1 оказывает лучшее влияние на рост рыб и развитие их соматической мускулатуры по сравнению с использованием замороженных кормов.

2. Кормление молоди радужной форели заводским стартовым комбикормом приводит к более интенсивному росту волокон белой и красной мускулатуры рыб в толщину в сравнении с использованием замороженного корма. При этом вид

стартового корма, применяемого в исследовании, не оказал существенного влияния на интенсивность образования новых волокон в белой мускулатуре рыб.

3. Использование промышленного стартового комбикорма приводит к более интенсивному накоплению жировой ткани в белой соматической мускулатуре молоди радужной форели по сравнению с замороженным кормом.

4. Питание различными стартовыми кормами оказывает влияние на соотношение толщины оболочек стенки кишки у рыб. При кормлении стартовым комбикормом средняя высота складок слизистой оболочки меньше, а толщина мышечной оболочки, напротив, больше, чем у форели, питавшейся замороженным кормом.

5. Замороженные корма вызывают у молоди форели более раннее и интенсивное проявление пищевого поведения по сравнению с комбикормом.

6. Применение стартового комбикорма Le Gouessant Neo Supra-S AL1 более рентабельно по сравнению с замороженными кормами при производстве посадочного материала радужной форели.

Степень достоверности и апробация результатов. Разработанная схема опыта и методы исследований, используемые при проведении эксперимента, прошли процедуру защиты на Ученом совете института зоотехнии и биологии. Результаты полученных данных были обработаны биометрически согласно общепринятым методикам. Полученные в рамках выполнения диссертации результаты доложены на Международной научной конференции молодых учёных и специалистов, посвященной 150-летию со дня рождения А.Я. Миловича (Москва, 2024 г) и Международной научной конференции молодых учёных и специалистов, посвященной 160-летию Тимирязевской академии (Москва, 2025 г.).

Публикации результатов исследований. Результаты исследований и материалы диссертации опубликованы в 3 научных работах, в том числе 2 статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК Министерства науки и высшего образования РФ.

Личный вклад автора. Подращивание молоди радужной форели проводилось автором при участии сотрудников Межкафедрального научного центра биологии и животноводства (аквариальной лаборатории) ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Подготовка образцов, выполнение лабораторных исследований и микрофотографий осуществлялись на кафедре морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева лично автором. Работа содержит материал, полученный автором при поддержке и участии научного руководителя и профессорско-преподавательского состава кафедры морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Структура и объем диссертации.

Диссертация изложена на 129 страницах, состоит из введения, основной части, содержащей 29 рисунков, 17 таблиц, заключения, списка литературы, включающего 171 наименование, в том числе 54 – на иностранном языке.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Состояние и перспективы форелеводства в России

Радужная форель (*Parasalmo mykiss*, Walbaum, 1792) относится к отряду Лососеобразные (*Salmoniformes*), семейству Лососевые (*Salmonidae*), роду *Parasalmo* (Решетников Ю.С. и др., 2003). Как объект выращивания данная рыба характеризуется пластичностью, быстрыми темпами роста, высокой степенью конверсии корма и относительно коротким для лососевых периодом инкубации икры. Кроме того, существует возможность проведения нереста практически в любое время года при помощи создания оптимального температурного режима для производителей (Матросова С.В. и др., 2015). На основе различных популяций радужной форели и стальноголового лосося (микижи) был создан ряд пород, например, Адлер, Росталь, Рофор, форель Дональдсона, Камлоопс, Адлерская янтарная и Ропшинская форель. Создание этих пород было направлено на увеличение скороспелости, конверсии корма, ростовых показателей и других качеств рыб.

Радужная форель, вероятно, является наиболее широко интродуцированным видом рыб в мире. С момента первой транслокации за пределы ареала своего естественного распространения этот вид был интродуцирован по меньшей мере в 99 странах и создал воспроизводящиеся популяции во многих частях мира (Stancovic D. et al., 2015). Естественные места обитания радужной форели – водоемы Тихоокеанского побережья от Мексики до Аляски (Бакулина и др., 1975).

Лососевые рыбы считаются национальным достоянием нашей страны. Осуществляется промысел таких рыб как кета, горбуша, атлантический лосось, чавыча. Однако для содержания в условиях аквакультуры эти виды достаточно сложны, поэтому наиболее популярной в рыборазведении стала радужная форель. Ее ценность определяется высокой адаптационной способностью, быстрым

темпом роста, высокими показателями конверсии корма, вкусовыми качествами и рядом других полезных свойств. Поэтому радужная форель представляет большой интерес как для рыбных хозяйств, так и для исследователей, которые ежегодно посвящают множество научных работ разведению, кормлению и выращиванию этой рыбы.

Форелеводство в России возникло в 1740 году под Петербургом, в Ропше и Гостилицах. Там были построены форелевые пруды, где выращивалась рыба для царского стола. История искусственного воспроизводства форели насчитывает более 150 лет после открытия в 1857 году В.П. Врасским «сухого» («русского») способа оплодотворения икры. В 1855 – 1856 годах после строительства Валдайского рыбоводного завода начали осуществляться первые работы по масштабному воспроизводству форели. В начале XX века в России и Северной Европе были начаты работы по созданию сети форелевых хозяйств и выведению новых пород этой рыбы (Аринжанов А.Е., Сережина Е.Е., 2017). В Европе выращивание форели началось в конце 1950-х годов, и пионером в этой области считается Норвегия. Согласно данным на 2004 год, она обеспечивала 79% производства радужной форели среди европейских стран (Grottum J.A., Beveridge M., 2010). Развитие форелеводства в Европе и на других континентах связано с культивированием на форелевых хозяйствах радужной форели, икру которой стали завозить из США в конце 70-х – начале 80-х годов XIX века.

В 1997 году во Франции было выращено 50,5 тысяч тонн радужной форели, в Италии – 51, в Дании – 37,8, в Чили – 77,1, в США – 25,7. В Германии с 1991 по 1997 год ежегодно получали 19,0 – 22,5 тысяч тонн товарной форели. В Японии, Великобритании, Испании и Финляндии выращивалось в пределах 15 – 30 тысяч тонн (Сижажев В.В., 2002). В своей диссертации В.В. Сижажев отмечает, что во всех странах, где форелеводство развито хорошо, делается акцент на интенсивных методах выращивания, специализации производства. Особое внимание уделяется селекционно-племенной работе и выращиванию посадочного материала. На момент написания работы (2002 год) автором указывается, что, несмотря на первенство России в областях искусственного воспроизводства лососевых и

форелеводства, уровень развития этих отраслей в нашей стране сильно уступает передовым форелеводческим странам американского, европейского и азиатского континентов.

Дальнейшее развитие отечественного форелеводства происходило довольно активно. В 2012 году производство радужной форели по данным Росрыбхоза составило 25 тысяч тонн, а в 2015 увеличилось до 35 тыс. т. (Маслобойщикова В.В., 2016). При этом существенный вклад в данную отрасль делает республика Карелия, которая обладает большим количеством пресных водоемов, пригодных для выращивания лососевых. В 2014 году объемы выращивания форели в Карелии превысили 20 тыс. т. (около 70% всей товарной форели, произведенной в Российской Федерации) (Матросова С.В. и др., 2015).

Разведением радужной форели занимается значительное количество хозяйств и участков. По состоянию на 2017 год общегодовая продукция каждого из них составила около 400 тонн товарной рыбы. При этом отмечен бурный рост производства, оцениваемый примерно в 20 тыс. т. (Аринжанов А.Е., Сережина Е.Е., 2017). А.Е. Аринжанов и Е.Е. Сережина в своей работе, датированной 2017-м годом, прогнозировали, что к 2020-му году производство форели должно достигнуть 50 тыс. т., а Россия – занять одно из ведущих мест на европейском и мировом рынке. Согласно данным Федерального Агентства по рыболовству, в 2018 году в нашей стране было произведено 67 тысяч тонн, а в 2019 году – 91 тысяча тонн лососевых, в числе которых – форель, семга и другие лососи, однако большая часть производства приходится на радужную форель (Итоги деятельности ФАР, 2020). При этом также в 2019 году на долю Карелии приходился 71% производства радужной форели. В Ленинградской области производством радужной форели были заняты 98% расположенных там рыбных хозяйств (Мамонтов И.Ю., 2021).

Однако после 2023 года, в результате санкций, наложенных рядом недружественных стран, производство форели в России претерпевает определенные трудности. Потребление рыбной продукции населением снизилось. Если в 2013 - 2014 годах оно оценивалось в 22,3 кг на душу населения, что

соответствует нормам, определенным Министерством здравоохранения, то в 2022 – 2023 годах эти значения сократились до 21 – 21,5 кг. Если перевести данный показатель в массу приготовленного продукта, окажется, что на среднестатистического россиянина в 2022 году пришлось всего 16,1 кг. Среди основных причин такого явления выделяют повышение стоимости продукции и снижение доходов населения. Одной из причин увеличения себестоимости рыбы является зависимость от импортных кормов и молоди для зарыбления водоемов (Малахов Я., 2024).

Тем не менее, по данным Федерального агентства по рыболовству за 2023 год, объем производства форели и семги растет. В 2023 году он составил 158,6 тыс. т., что на 4,6 тыс. т. больше, чем в 2022 году. Также в 2023 году с целью компенсации ущерба водным биоресурсам было выпущено на 10,3% больше молоди лососевых рыб, чем в 2022 году (Итоги работы ФАР, 2024).

Россия обладает неопенимым потенциалом для успешного развития форелеводства, способного обеспечить ее высококачественной рыбой как для потребления собственным населением, так и для экспорта в другие страны. Обширные площади, географическое расположение, особенности климата дают большое преимущество отечественному рыбоводству. Однако, как и любой другой отрасли животноводства, ему необходимы существенная поддержка со стороны государства и специалисты, получившие качественное профильное образование. Только в этом случае потенциал страны будет раскрыт в достаточной мере. Не менее важным является тщательное сохранение генофонда лососевых рыб, препятствование чрезмерному их вылову и загрязнению природных водоемов. Поэтому научные исследования, посвященные этим рыбам, также актуальны и нуждаются в государственном финансировании и поддержке.

1.2. Радужная форель как объект научных исследований

Основные задачи научного обеспечения аквакультуры направлены на увеличение объемов производства продукции, импортозамещение кормов и посадочного материала, а также повышение эффективности искусственного воспроизводства (Итоги работы ФАР, 2024). Радужная форель представляет интерес для большого числа исследователей, отечественных и зарубежных. Множество работ посвящено влиянию различных кормовых добавок на рост и развитие форели (Шеховцов Д.С. и др., 2019; Базутко Н.П. и др., 2019; Есавкин Ю.И. и др., 2020). Массив данных регулярно пополняется новыми работами, поскольку постоянно разрабатываются и выпускаются разнообразные добавки, призванные увеличить продуктивность животных. Данные изыскания направлены на повышение эффективности выращивания форели, ускорение ее роста, формирование устойчивости к определенным факторам среды и заболеваниям.

Отечественными авторами также активно изучаются вопросы, связанные с селекцией радужной форели, созданием новых, более продуктивных по сравнению с родительскими формами, кроссов, улучшением качества половых продуктов и их хранением (Голод В.М., 1992; Матвеева М.В., Анохина В.С., 2018; Чекун Е.П., Таразевич Е.В., 2020). Разрабатываются быстрорастущие, теплоустойчивые породы. В целом, радужная форель является достаточно привлекательным объектом для проведения генетических, селекционных и биотехнологических исследований (Terletskiy V.P., Tyshchenco V.I., 2021).

Значительное количество научных трудов посвящено опытам по содержанию форели в различных производственных условиях (Есавкин Ю.И., 2010; Темишев Н.М., Кайруллаев К.К., 2017), доинкубации и подращиванию молоди (Hodson P.V., Blint B.R., 1986; Панов В.П. и др., 2022) Проводятся эксперименты с применением атипичных для форели факторов среды с целью выявления характера их влияния на рост и развитие рыб (Гук Е.С., Барулин Н.В., 2019; Киблер Н.А. и др., 2020). Изучают заболевания радужной форели в

естественных условиях, заражают нехарактерными для нее заболеваниями, вакцинируют, обрабатывают, наблюдают за реакцией на различные химические вещества, инъекции и другие ветеринарные мероприятия. При этом исследования проводятся не только на молоди и взрослых особях форели, но и на икре (Рудакова С.Л. и др., 2023). Также, помимо пресноводной формы, исследователями уделяется внимание и морской форели (Овчинникова С.И. и др., 2004).

Высокая пищевая ценность радужной форели для человека определяет большое число работ, направленных на разработку технологий производства продукции (Грикшас С.А. и др., 2019; Архипов Л.О. и др., 2020). В том числе, изучаются методы наиболее эффективного использования второстепенных частей форели, на долю которых при ее переработке приходится существенная часть массы рыбы (Соколов А.В., 2021).

Радужная форель долгое время использовалась в описательной и экспериментальной эмбриологии, биохимии развития и других биологических дисциплинах. Она стала особенно популярной (частично из-за ее все более широкого использования в рыбоводстве) в последние десятилетия. Таким образом, в отношении исследовательской деятельности, радужную форель можно назвать хорошим модельным объектом. Крупные размеры молоди и длительный период раннего онтогенеза позволяют эффективно проводить эмбриологические и гистологические исследования (Барулина Э.Д. и др., 1975). Радужная форель, как и другие лососевые рыбы, достаточно требовательна к факторам внешней среды, поэтому ее реакция на экспериментальные условия будет показательной, заметной и хорошо дифференцируемой. Современные быстрорастущие породы и кроссы позволяют сравнительно быстро получить и результаты опытов с кормовыми добавками.

Радужная форель является перспективной рыбой не только в качестве объекта индустриального рыбоводства, но и в качестве модельной рыбы для научных исследований в различных сферах человеческой деятельности. С учетом того, что интерес к ней со временем лишь повышается, экспериментальные

работы, направленные на повышение выживаемости, продуктивности, скороспелости и других важных хозяйственных показателей, будут продолжаться.

1.3. Особенности выращивания форели в аквакультуре

Искусственное воспроизводство радужной форели в настоящее время осуществляется с использованием различных методов, в зависимости от климатических и географических особенностей хозяйства, материально-технической оснащенности, наличия квалифицированных специалистов и целей организации. Основными способами содержания в рыбоводстве являются использование прудов, садков, бассейнов, а также систем с замкнутым циклом водоснабжения (УЗВ).

Как правило, при выращивании форели эти методы совмещаются, особенно если хозяйство рассчитано на полный цикл производства (Ефанов В.Н., Бойко А.В., 2014; Мирошниченко Д.А., Флерова Е.А., 2018). При размещении рыбы в прудах важно иметь природные подземные родники, дающие чистую холодную воду. Также необходимо обеспечить сброс загрязненной воды, поскольку форель болезненно реагирует на высокие концентрации веществ, образующихся при разложении органических соединений. В прудах целесообразно содержать достаточно крупных особей или маточное стадо. Например, в рыбоводном хозяйстве Южного Вьетнама «Клонг-Кланх» двухлетков выпускают в пруды с глиняным дном, а до этого молодь содержится в круглых пластиковых бассейнах под навесом, куда она попадает по достижении трехмесячного возраста (Мирошниченко Д.А., Флерова Е.А., 2018).

Садковый метод содержания довольно популярен в форелеводстве. Он заключается в установке сетчатых садков в естественные проточные водоемы. Широкую перспективу развития рыбоводства в России представляют теплые воды энергетических объектов. Их преимущества проявляются в ускорении

формирования и роста ремонтно-маточного поголовья, раннем половом созревании и сокращении периода общего рыбоводного цикла (Маслобойщикова В.В., 2016). При этом наибольшей адаптации рыбы к выращиванию можно добиться, если закупать посадочный материал осенью и обеспечивать его зимовку в условиях садкового хозяйства (Матросова С.В. и др, 2015). Садковое форелеводство в настоящее время считается одним из наиболее значимых направлений деятельности рыбных хозяйств. В особенности это касается внутренних водоемов Европейского Севера (Кучко Т.Ю., Ильмаст Н.В., 2016).

Бассейны для форели изготавливаются из множества разнообразных материалов, могут быть установлены на берегу сбросных каналов гидроэлектростанций и атомных электростанций и располагаться как под навесом, так и под открытым небом. Такой метод также является довольно распространенным, поскольку он удобен и позволяет автоматизировать производство в значительной степени. Однако при бассейновом содержании важно учитывать плотность посадки. Установлено, что наибольшие приросты массы можно получить при низкой плотности посадки, а ее повышение, напротив, приводит к замедлению роста (Мусина А.И., Ганиев С.Б., 2017). Метод содержания рыбы в бассейнах можно назвать своеобразной переходной стадией между садками и УЗВ.

Самым современным, набирающим в настоящее время все большую популярность, является рыбоводство с использованием установок замкнутого водообращения. Главное его отличие от остальных типов содержания рыбы заключается в отсутствии привязки хозяйства к водоему. УЗВ находится в закрытом помещении, и определенное количество воды постоянно циркулирует в установке, многократно проходя через различные фильтры, аэраторы, озонаторы и насосы. Когда требуется добавить воды в систему, ее можно привезти или использовать водопровод. Кроме того, хозяйства типа УЗВ отличаются наибольшей степенью механизации и автоматизации. В них используются роботы-кормораздатчики, автоматические системы управления и множество другого оборудования, обеспечивающего жизнедеятельность рыб.

Выращивание форели в УЗВ позволяет в течение всего года поддерживать температурные условия, подходящие для нереста и инкубации икры. Таким образом, в полной мере используется рыбоводное оборудование, и создается возможность для эффективного проведения селекционной работы (Зинченко А.А. и др., 2023). Благодаря возможности создания оптимальных температур, в УЗВ рыба растет круглый год, намного превышая по темпу роста форель, содержащуюся в открытых системах. Прибыль на килограмм продукции в таких хозяйствах выше (Камилов Б.Г., Халилов И.И., 2014). Установки замкнутого водоснабжения, кроме того, являются важным элементом производства радужной форели при использовании комбинированной технологии. В этом случае ремонтно-маточные стада формируются в пресном водоеме, посадочный материал выращивается в УЗВ, затем молодь размещается в водоемах и доращивается до товарной массы (Ухов А.Н., Литвиненко А.И., 2020).

Можно отметить следующие преимущества УЗВ-питомника:

- уменьшается себестоимость мальков;
- улучшаются логистические возможности;
- производство более устойчиво и надежно;
- снижается вероятность попадания возбудителей заболеваний в воду;
- питомник можно создать в любом месте без привязки к водоему;
- хозяйство не зависит от погоды и стока в реке;
- возможна круглогодичная поставка посадочного материала.

Учитывая все вышеперечисленные факторы, производство с использованием установки замкнутого водообращения можно назвать наиболее продуктивным. Расчетным путем, используя ростовые коэффициенты, можно спрогнозировать среднюю массу рыбы, полученную к определенному периоду (Таблица 1).

Таблица 1 - Ожидаемая средняя масса форели в разных типах рыбоводных хозяйств, размещаемых на территории России, г (Молчанова К.А. и др., 2016)

Тип хозяйства	Район размещения	Сеголетки (ноябрь)	Годовики (март)	Двухлетки (ноябрь)	Двухгодовики (март)	Трехлетки (ноябрь)
Садковое	Северо-Запад России	125	160	840	1090	2900
Бассейновое		165	215	1150	1500	3360
Садковое	Центральные районы России, включая Калининградскую область	110	140	740	950	2550
Бассейновое		110	140	740	950	2550
Бассейновое	Северный Кавказ России	550	1140	3150	-	-
УЗВ	Источники артезианской воды в любом районе России	550	1140	3150	-	-

При выращивании радужной форели в марикультуре использование УЗВ показало более высокую экономическую эффективность по сравнению с садковым выращиванием. Несмотря на то, что себестоимость выращивания форели в садках ниже, существует множество факторов риска, приводящих к значительным финансовым потерям. В числе таких факторов – штормовые условия, резкие перепады температуры, вероятность инфицирования от диких рыб, заходящий в садки, а также возможность наличия в воде нефтепродуктов (Туркулова В.Н. и др., 2024).

Если выращивать в УЗВ не только молодь, но и товарную рыбу, то есть применять полный цикл производства, затраты на электроэнергию и оборудование могут достигать колоссальных значений, поэтому целесообразно производить таким образом только посадочный материал для отправки в садковые, бассейновые или прудовые хозяйства. В период инкубации икры и подращивания предличинок и личинок важно постоянное наблюдение за состоянием рыб и своевременное принятие мер в случае его ухудшения. Поэтому для данных целей лучше всего подходит именно УЗВ. В целом, данный метод выращивания радужной форели является достаточно перспективным.

Метод содержания может оказывать влияние на биохимические показатели внутренних органов рыб, что является одним из основных критериев отклика организма на состояние условий среды. Поэтому при организации рыбного хозяйства необходимо учитывать данный аспект (Оразова С.Б. и др., 2016).

1.4. Виды кормов, используемые при культивировании молоди лососевых рыб

Потребность предличинок и личинок рыб в питательных веществах отличается от таковой у более поздней молоди и взрослых особей, как в качественном, так и в количественном отношении. Ранняя молодь растет достаточно быстро, питается практически непрерывно и, как следствие, общее потребление питательных веществ, будет высоким. Например, у личинок трески скорость роста достигает 30% в день, а у некоторых видов, таких как африканский сом, может достигать 100% (Rathore S.S. et al., 2016).

При разработке рационов питания необходимо учитывать потребность рыб в содержании различных нутриентов в корме. Проведение исследований оптимального состава макроэлементов для личинок рыб при использовании живых кормов, которые являются первыми объектами питания для молоди многих видов, затруднено из-за особенностей обмена веществ и состава кормовых организмов. В целом, на сегодняшний день потребности ранней молоди в питательных веществах определены лишь частично.

С начала 1980-х годов было установлено, что для роста и выживания ряда видов необходимо введение фосфолипидов в рацион в виде пищевых добавок (Tocher D.R. et al., 2008). Фосфолипиды являются структурными компонентами биомембран и поэтому крайне необходимы быстрорастущим личинкам. Фосфолипиды также участвуют в переваривании, всасывании и транспортировке липидов из кишечника в другие ткани и органы. Личинки рыб не способны синтезировать фосфолипиды достаточно быстро, чтобы удовлетворить свою

высокую потребность в них, поэтому их необходимо включать в рацион. Установлено, что энтероциты предличинок, переходящих на смешанное и экзогенное питание, развиты слабо, а органеллы, в которых у рыб происходит синтез фосфолипидов (гладкая и шероховатая ЭПС) малочисленны (Sire M.F. et al., 1981).

Исследования многих видов рыб (тюрбо, красный морской лещ, золотистый спар) показали, что пищевые высоконенасыщенные жирные кислоты, содержащиеся в составе коловраток и артемии, влияют на выживаемость личинок и их рост. Также эти вещества оказывают влияние на развитие скелета и пигментацию личинок (Rathore S.S. et al., 2016).

Изучение потребности личинок рыб в минеральных веществах началось лишь после 2005 года, поэтому число публикаций на данную тему невелико (Nguyen V.T. et al., 2008). Однако выявлено, что обогащение артемии цинком и марганцем приводит к значительному ускорению роста красного морского леща, а также к уменьшению количества деформаций скелета (Rathore S.S. et al., 2016).

Кормовыми объектами для молоди лососевых рыб в естественной среде обитания служат донная фауна, планктонные, нейстонные организмы, а также наземные насекомые на всех стадиях метаморфоза и имаго амфибиотических насекомых, икра рыб. В зависимости от местоположения водоема, видовой состав этих организмов может различаться (Карпенко В.И., Погорелова Д.П., 2016). В аквакультуре живые корма применяются не так часто ввиду трудоемкости их выращивания. Тем не менее, использование живых кормов науплий *Artemia salina* совместно с искусственным кормом положительно влияет на выживаемость, весовой и линейный рост предличинок и личинок радужной форели (Портная Т.В. и др., 2019). Интересные данные были получены при использовании в кормлении форели личинок мух. Авторами установлено, что живые и высушенные личинки мух значительно снижают коэффициент оплаты корма, увеличивают сохранность поголовья до 98-99%. Также при введении в жировое тело живых личинок мух красителей, мясо форели, которая их потребляет, тоже становится окрашенным и более привлекательным для потребителя (Васильев А.А. и др., 2017).

При кормлении радужной форели промышленными комбикормами имеют существенное значение их физико-механические свойства. В настоящее время данный показатель для отечественного комбикорма не всегда отвечает современным требованиям. Это ведет к повышению затрат кормов и загрязнению окружающей среды. В результате рыбные хозяйства вынуждены закупать дорогостоящие импортные корма. Разработка рецептов отечественных комбикормов, таким образом, сейчас очень актуальна и ведется достаточно активно. В частности, для улучшения структурно-механических свойств кормовых гранул предложено использовать шунгитовые породы, которые, помимо увеличения твердости и насыпной плотности корма, продлевают срок его хранения и увеличивают переваримость протеина радужной форелью (Кошак Ж.В. и др., 2023).

Радужная форель, как и многие другие хищные виды рыб, обладает высокой потребностью в протеине. Основным компонентом комбикормов, обеспечивающим белковую составляющую, традиционно является рыбная мука. Ее производство в России постепенно сокращается, кроме того, рыбная мука часто имеет низкое содержание белка и не соответствует требованиям по показателям жира (Баштовой А.Н. и др., 2017). В качестве аналогов рыбной муки современными исследователями предлагается использовать разнообразные продукты, способные успешно заменить этот компонент в комбикормах. Установлено, что эффективно применение вторичного протеинсодержащего сырья (креветочных отходов, голов рыб, чешуи) (Мезенова О.Я. и др., 2024). В состав стартовых кормов для молоди лососевых рыб целесообразно вводить легкоусвояемые белковые вещества. В качестве их источника могут применяться продукты ферментализации рыбы и моллюсков (Баштовой А.Н. и др., 2017).

Свою эффективность также показало введение в состав кормов для радужной форели крабовой муки и крабового жира. Выявлено, что добавление крабового жира замедляет окислительные процессы в комбикормах (Шевченко Д.Г., 2005). Кроме того, положительное влияние на продуктивность форели оказывает введение в состав корма муки из свежих высушенных раков

(Москаленко С.П., Васильев Д.С., 2020). Результативным оказалось применение личинок черной львинки в качестве замены рыбной муки в комбикорме (Матросова С.В. и др., 2023). С этой целью также предложено использовать сухое обезжиренное молоко. Его применение повышает коэффициент использования белка радужной форелью (Кошак Ж.В. и др., 2020).

Как правило, при описании технологии кормления ранней молоди радужной форели (предличинок и личинок) авторы рекомендуют применять самую мелкую крупку промышленного стартового комбикорма (Борисовская А.А., 2025; Решетникова О.В., Осипова Т.С., 2021). Работ, в которых упоминается кормление ранней молоди лососевых рыб замороженными кормами, достаточно мало (Панов В.П. и др., 2020; Байдаров И.В., 2023).

1.5. Особенности раннего онтогенеза костистых рыб

Индивидуальное развитие большинства видов рыб характеризуется наличием метаморфозов, которые описываются теорией этапности. Подробная история становления данной теории приводится в работе Д.А. Павлова, 2007. Свое начало теория этапности развития рыб ведет с трудов В.В. Васнецова и С.Г. Крыжановского. Она позволила разработать объективные критерии для выделения качественно различных промежутков онтогенеза. По В.В. Васнецову, этап – это такой период развития рыбы, в течение которого происходит только рост и медленные постепенные изменения, но не совершается принципиальных изменений ни в строении, ни в физиологии, ни в поведении рыбы, изменяющих ее отношение к среде (Васнецов В.В., 1953). Согласно представлениям С.Г. Крыжановского с соавторами, в течение каждого этапа происходят не только количественные, но и мелкие качественные изменения, не изменяющие, однако, основного качества, характеризующего этап. Только после накопления количественных изменений количество переходит в новое основное качество, а организм – на новый этап развития. Под стадией понимается любой момент в

развитии. Совокупность последовательных этапов, объединенных одинаковой качественной спецификой, составляет период развития. Теория этапности развития нашла широкое применение в ихтиологии и практике рыбного хозяйства.

При выделении границ этапов и переходных стадий существуют определенные трудности, связанные с асинхронностью развития органов и низкой корреляцией между отдельными структурами. Д.А. Павлов также отмечает, что изменчивость признаков затрудняет определение стадий развития по состоянию всех органов, поэтому стадию необходимо характеризовать по нескольким четко выраженным и функционально значимым морфологическим признакам (Павлов Д.А., 2007).

Эколого-физиологическими методами установлено, что интенсивность газообмена, скорость роста и другие показатели жизнедеятельности периодически изменяются в процессе развития рыб (Рыжков Л.П., 1976). Периоды высокой чувствительности к внешним воздействиям, замедленного роста и высокой интенсивности дыхания были названы «критическими», а сама теория получила название «теории критических периодов». Эти периоды находятся на гранях, отделяющих друг от друга морфологически различные стадии развития (Трифонова А.Н., 1963).

Д.А. Павлов приводит следующие периоды, выделенные С.Г. Крыжановским с соавторами: эмбриональный (зародышевый), характеризующийся питанием только за счет желтка; личиночный – от перехода молоди на внешнее питание до перехода к мальковому состоянию; мальковый – с момента утраты временных личиночных органов и приобретения основных черт взрослого организма; и период половой зрелости (Павлов Д.А., 2007). Некоторые авторы указывали на недопустимость использования терминов с приставками «пред-» и «пост-» (Balon E.K., 1960; Jones S., 1967), однако термин «предличинка» сохранился и широко используется для обозначения интервала от вылупления до перехода молоди на смешанное питание. В зарубежной литературе личиночный период включает в себя весь период между выходом зародышей из оболочек и

окончанием резорбции желточного мешка (Vernier J.M., 1969). В советской литературе выклюнувшихся из оболочек зародышей на стадиях до перехода на активное питание называют предличинками (Расс Т.С., 1946; Бакулина Э.Д. и др., 1975). Однако, Л.П. Рыжков в своей работе приводит для описания раннего постнатального онтогенеза лососевых рыб (в том числе – радужной форели) семь этапов личиночного периода, которые проходят от выклева до достижения особью малькового периода. При этом на четвертой личиночной стадии (возраст – 13 суток после выклева) происходит наполнение плавательного пузыря воздухом, и рыбы приобретают возможность свободно находиться в толще воды. В возрасте 15 суток (пятый личиночный этап) начинается смешанное питание, завершается формирование челюстного аппарата и появляется перистальтика кишечника (Рыжков Л.П., 1976). Некоторые исследователи период от выклева до начала смешанного питания выделяют как один этап желточного питания (Васнецов В.В., 1948; Европейцева Н.В., 1960) и нередко относят его к эмбриональному периоду развития (Ланге Н.О. и др., 1974). Современные авторы в основном используют в своих исследованиях термины «предличинка» или «свободный эмбрион», что означает особь в период с момента выклева до начала смешанного питания (Решетникова О.В., Осипова Т.С., 2021; Руднева И.И. и др., 2024).

Дальневосточным и благородным лососям, гольцам, тайменям и ленкам свойственен лососево-ленковый тип развития по С.Г. Соину (1980). Икра у них слабосклеиваемая и наиболее крупная среди всех лососевых, достигает 7 – 9 мм в диаметре, имеет значительный запас желтка и небольшое количество плазмы. В связи с малым количеством плазмы гаструляция завершается в самом начале обрастания желтка бластодермой (эпиболии). Закладка основных органов происходит, когда эпиболией охвачено более половины поверхности желточного мешка. К моменту завершения эпиболии и замыкания желточной пробки зародыш полностью сформирован, у него начинается пульсация сердца и появляется кровообращение. Вылупившаяся предличинка имеет крупный желточный мешок яйцевидной формы, вытянутый наклонно вниз и назад. В момент вылупления зародыш развит достаточно хорошо (Соин С.Г., 1980).

1.5.1. Формирование скелета

Как и у других позвоночных животных, скелет рыб необходим для защиты внутренних органов и поддержания формы тела. Однако у рыб скелет не выполняет кроветворной функции, поскольку в нем нет костного мозга. Также он в меньшей степени важен в качестве депо кальция, так как этот ион легкодоступен в окружающей среде (Estevao M.D. et al., 2011).

Имеющиеся сведения о костях рыб указывают на то, что их структура отличается от костей наземных позвоночных, хотя их формирование имеет общие ключевые черты с другими позвоночными, включая человека (Mari-Beffa M. et al., 2007). Для изучения развития скелета у рыб широко применяется метод двойного окрашивания альциановым синим и ализарином (Якубовски М., 1970). Данная методика позволяет выявить процессы оссификации различных элементов скелета.

Строение скелета и формирование как кожной, так и эндохондриальной кости были хорошо изучены у лососевых рыб. Некоторые кости лососевых считаются клеточными, поскольку содержат остециты. Такой тип костей встречается и у некоторых тунцовых. Однако у большинства костистых рыб кость бесклеточная, то есть в ней отсутствуют остециты (Estevao M.D. et al., 2011).

Скелетогенная мезенхима, дающая начало осевому скелету, развивается из склеротомов сомитов. Позвонки костистых рыб являются амфицельными – они соединяются между собой через остаток хорды – студенистую подушку, окруженную эластичной муфтой из соединительной ткани, которая соединяет тела соседних позвонков. Сами тела позвонков у рыб формируются независимо от дуг в виде тонкостенного цилиндра.

Мозговой отдел черепа (нейрокраниум) формируется как из осевой мезенхимы склеротомного происхождения, так и из материала нервного гребня области головы, который продуцирует скелетогенную ткань кожного происхождения – эктомезенхиму. Хрящевые зачатки частей висцерального черепа (спланхнокраниума) формируются из материала нервных гребней – мезенхимы

эктодермального происхождения (Держинский Ф.Я., 2005). Кроме того, у рыб имеется кожный скелет черепа (дерматокраниум), образованный накладными окостенениями. Он развивается двумя путями: формируется в исходных хрящевых закладках, образуя первичные или замещающие кости, либо образуется в виде очагов окостенений в кориуме кожи, не имея связи с внутренним хрящевым скелетом. В последнем случае образовавшиеся кости называются вторичными или покровными (Титов С.В. и др, 2011).

Непарные плавники в эмбриогенезе развиваются путем формирования продольной эктодермальной складки, внутрь которой мигрируют клетки скелетогенной мезенхимы из нервного гребня. В дальнейшем эти клетки группируются посегментно и стимулируют формирование из мезенхимы лучей плавника. Развитие парных плавников начинается с образования полого выпячивания эктодермы, которое у рыб называется плавниковой складкой. На её вершине эктодерма образует тонкую борозду, куда проникает эктомезенхима. В дальнейшем из этой складки возникает кожная лопасть плавника. Клетки нервного гребня участвуют в формировании костных лучей – лепидотрихий (Держинский Ф.Я., 2005).

Подробные описания формирования скелета у предличинок и личинок рыб были выполнены различными отечественными авторами не только для объектов аквакультуры. Так, детально описано развитие скелета молоди бельдюги Федорова, Европейской бельдюги и некоторых других морских видов (Воскобойникова О.С., Лайус Д.Л., 2003; Чегодаева Е.А., Воскобойникова О.С., 2010). Изучено влияние различных температур на остеогенез ранней молоди гольца Дрягина. В ходе опыта было выявлено, что скорость развития скелета определяется температурой, при повышении которой формирование костей происходит более интенсивно. Однако для всех опытных групп оказалось характерным ускорение остеогенеза и дифференцировки элементов скелета при переходе особей на смешанное и внешнее питание (Пичугин М.Ю., Чеботарева Ю.В., 2011). В экспериментах с молодью северной мальмы было показано, что поддерживаемая в опыте более высокая по сравнению с естественным местом

обитания температура ускоряет остеогенез костей черепа, осевого скелета и скелета плавников (Пичугин М.Ю., 2015).

У предличинок радужной форели к моменту выклева имеются сформированные птеригофоры по всей длине зачатков анального и спинного плавников. Также присутствуют многочисленные лепидотрихии в хвостовом плавнике. У предличинок в возрасте 4 – 5 суток после выклева появляются первые лепидотрихии в анальном, спинном и грудных плавниках. Спустя 10 суток после выклева образуются лепидотрихии в брюшных плавниках, при этом хвостовой плавник четко отграничен от плавниковой складки (Бакулина Э.Д. и др., 1975). В целом, до начала смешанного питания скелет радужной форели развит достаточно слабо, однако с началом потребления корма его развитие заметно ускоряется. При этом значительное влияние оказывает температурный режим. Установлено, что отклонения температуры от нормы, а также сильные температурные перепады влияют на количество сегментов позвоночника, а также на частоту возникновения аномалий скелета (Павлов Д.А., 2007).

Поскольку нарушения развития скелета у молоди лососевых рыб при их культивировании в искусственных условиях приводит к экономическим потерям вследствие снижения выживаемости посадочного материала, целесообразным является изучение таких аномалий, а также факторов, влияющих на их возникновение. В настоящее время количество работ, посвященных нарушениям формирования скелета лососевых рыб, невелико (Есин Е.В., 2015; Панов В.П., Фалий С.С., 2017; Яблоков Н.О., 2017).

1.5.2. Формирование соматической мускулатуры

Большинство личинок костистых рыб способно плавать почти сразу после выклева. Их опорно-двигательная система обеспечивает сразу несколько функций: рыбы совершают быстрые маневры, чтобы скрыться от хищников, точные движения при захвате корма и миграции к подходящим будущим местам

обитания. Благодаря своим небольшим размерам и низкой скорости плавания личинки рыб находятся в промежуточном гидродинамическом режиме, который связан с характером взаимодействия с течением воды. Они испытывают большее сопротивление потока при низких скоростях и меньшее сопротивление – при самых высоких, поскольку возникает инерционный эффект.

По мере роста личинок и увеличения скорости плавания происходит сдвиг в сторону инерционного характера плавания. Чтобы компенсировать влияние, оказываемое размерами тела на скорость движения, личинки используют высокую частоту биения хвоста, что становится возможным благодаря быстрой мышечной системе (Voesenek C.J. et al., 2018).

Изменения характера плавания приводят к соответствующим функциональным изменениям опорно-двигательного аппарата в процессе личиночного роста. Для достижения стадии взрослой особи организм личинки должен приспособиться к выполнению функций, необходимых для выживания. Сразу после выклева многие виды рыб питаются за счет желточного мешка. Их пищеварительная система должна быть полностью развита до того, как желток истощится. Кроме того, личинкам необходимо развивать и постоянно корректировать свою сенсорную, нервную и мышечную системы, чтобы ловить добычу и спастись от хищников (Osse J.W.M., Vanden Boogaart J.G.M., 1997).

Плавание личинок рыб обеспечивается их осевой мускулатурой. Меняющиеся требования к мышечной системе на протяжении всего развития приводят к непрерывным молекулярным изменениям и пространственной перестройке мышечных волокон, а также изменениям в генераторах нейронных паттернов, которые управляют пространственно-временной активацией мышц (Voesenek C.J. et al., 2018).

Чтобы управлять быстрой мышечной системой рыб, нейронная двигательная система должна быть способна генерировать очень быстрые паттерны активации. Мотонейроны, иннервирующие мышцы, расположены в спинном мозге личинок данио в левой и правой дорсовентральных частях (McLean D.L.A. et al., 2007). Самые быстрые первичные мотонейроны лежат

дорсально и активируют мощные высокочастотные движения, тогда как более медленные мотонейроны лежат вентрально и активируют тонко управляемые низкочастотные движения. Быстрые мотонейроны развиваются первыми, а самые медленные – позже. Таким образом, функционально различные мотонейроны пространственно разделены, и их появление смещено во времени (Henneman E. et al., 1965).

Временной разрыв между появлением этих двух видов мотонейронов приводит к тому, что можно наблюдать быстрые и визуально хаотичные плавательные движения ранней молодежи. Однако такие движения являются эффективными при избегании хищников. В дальнейшем, с появлением медленных мотонейронов, локомоции становятся более упорядоченными и точными.

Активно плавать приходится не только личинкам мигрирующих видов. Молодь, питающаяся в местах, бедных пищей, должна проплывать относительно большие расстояния, чтобы найти добычу. Кроме того, при наличии преобладающего течения, личинкам и малькам необходимо плавать в течение длительных периодов времени, чтобы оставаться в своей текущей среде обитания, если только они не имеют органов прикрепления к субстрату (Pottin K. et al., 2010). К последней группе относится большинство лососевых рыб, чья молодежь обитает в местах с сильным течением.

Скелетная мускулатура рыб, как и других позвоночных, происходит из сомитов, которые формируются на протяжении росто-каудальной сегментации из приосевой мезодермы. После сегментации, взаимодействуя с окружающими тканями, сомиты приобретают определенное строение в различных отделах. Вентральная область сомита дает начало клеткам склеротома. Эти клетки будут формировать осевой скелет. Большая часть сомита расположена над клетками склеротома и способствует формированию мышечных клеток-предшественников (Rescan P.Y., 2005).

Начальный миогенез эмбриона приводит к формированию поверхностного слоя красных волокон и подлежащего презумптивного слоя белых быстрых волокон. У многих видов новые презумптивные белые волокна продолжают

добавляться не только в течение эмбриогенеза, но и в раннем постнатальном развитии. Появляются эти волокна в зародышевом слое пролиферационной зоны, которая лежит под поверхностным слоем и простирается дорсально от горизонтальной септы до вершины миотома (Rowlerson A., Veggetti A., 2001). У сельди наблюдается полное прекращение мышечной гиперплазии в течение нескольких дней между начальным миогенезом и серединой личиночного этапа, но затем в апикальных зонах добавляются новые волокна. Определенная пауза в гиперплазии также отмечена у некоторых других видов в первые дни после выклева: тюрбо, атлантический палтус, европейская солея (Gibson S., Johnston I.A., 1995; Galloway T.F. et al., 1999; Veggetti A. et al., 1999).

Следующая фаза миогенеза начинается у позднего эмбриона и способствует увеличению соотношения сомит/миотом. Эта фаза мышечного роста берет начало в дискретных зародышевых зонах, расположенных в основном в дорсальной и вентральной областях миотома. Поскольку этот гиперпластический процесс происходит в дискретных слоях миотома, он назван стратификационной гиперплазией.

Новые волокна, которые добавляются в зародышевую область, дают начало градиенту диаметров волокон от поверхностной к глубокой областям развивающегося миотома. При стратификационной гиперплазии формируются и медленные, и быстрые волокна (Rescan P.Y., 2005).

Гиперпластический рост после образования двух основных мышечных слоев, которые были сформированы в течение эмбриогенеза, продолжается в виде двух последовательных и хорошо различимых фаз. Первая фаза, в некотором отношении, является продолжением эмбрионального миогенеза, так как происходит путем присоединения вдоль зоны роста и завершается формированием различных мышечных слоев (медленного красного, розового и быстрого белого). Вторая фаза – мозаичная гиперплазия. Она характеризуется мозаичным появлением новых волокон как в латеральной части, так и в толще мускулатуры (Koumans J.T.M. et al., 1990; Rowlerson A., Veggetti A., 2001). Например, у личинок дорадо при выклеве соматическая мускулатура состоит из

монослоя тонких недифференцированных под дермой кожи, лежащих эпаксиально и гипаксиально от горизонтальной миосепты, волокон. Под ними наблюдаются большего размера полигональные волокна (Ramirez-Zarzosa G. et al., 1995). Гиперплазия характерна для быстрорастущих рыб, особенно у личинок и ювенальных особей (Weatherley A.H., Gill H.S., 1984; Higgins P.J., 1990). Процессы роста красной мускулатуры у мальков несколько замедляются, что обусловлено рядом причин: а) разрастанием мышц спинного плавника, которые не учитывались при расчетах; б) ростом тела рыб в высоту, в результате чего увеличивается доля эпаксиальных и гипаксиальных порций быстрых мышц. Относительная редукция поверхностных боковых мышц имеет место в связи постнатальным развитием карпа (El-Fiky N. et al., 1987) и нототении (Johnston I.A., Camm J.P., 1987).

Мышечные волокна, сформировавшиеся в конце эмбрионального и предличиночном периоде, имеют немногочисленные миофибриллы, но объем их фракции вскоре быстро увеличивается. Таким образом, даже волокна малых диаметров заполняются плотно скомпанованным миофибриллярным материалом.

В процессе дальнейшего гипертрофического роста формирование новых миофибрилл идет параллельно увеличению волокна. Скорость гипертрофического роста варьирует на различных жизненных этапах и необязательно находится в прямой зависимости от соматического роста. По мере роста волокна приобретают дополнительные ядра. Гипертрофический рост происходит в различные периоды постнатального онтогенеза, в том числе и на ранних стадиях развития рыб (Nathanailides C. et al., 1995; Alami-Durante H. et al., 1997).

Например, у только что вылупившегося морского леща гипертрофический рост очень медленный в течение нескольких первых дней после выклева (максимальный диаметр волокон около 11 мкм), затем (после перехода на экзогенное питание) быстро увеличивается в течение следующих 2-3 недель (до максимума около 30 мкм), пока не достигает средней скорости роста, который продолжается на протяжении ювенильного периода до достижения массы тела

около 200 г (максимальный диаметр достигает 140 мкм) и в течение периода полового созревания как самцы (до максимального диаметра 170 мкм при 600 г), до окончательного достижения максимального значения 200 мкм после последующей трансформации в самок (масса тела 2800 г) (Rowlerson A. et al., 1995).

Различия в интенсивности гипертрофии присутствуют и у представителей одного семейства. Таким образом, у двух видов лососевых рыб – американской палии и ручьевой форели, эти различия заметны уже на ранних этапах онтогенеза. Американская палия при выклеве обладает средним диаметром белых волокон около 7,0 мкм, который к концу предличиночного периода увеличивается вдвое (Панов В.П. и др., 2018). У только что выклюнувшейся ручьевой форели средний диаметр белых волокон достаточно велик (13,1 мкм), но по окончании личиночного периода составляет 18,3 мкм, то есть значительного прироста не происходит (Фалий С.С., Панов В.П., 2019).

В процессе роста рыб интенсивность процессов гиперплазии и гипертрофии постепенно снижается, в особенности это касается гиперплазии (Carpene E., Veggetti A., 1981; Rowlerson A. et al., 1985; Ramirez-Zarzosa G. et al., 1998). Гиперпластический рост мышечной ткани в постэмбриональный период происходит, в основном, за счет миосателлитных клеток, которые находятся между сарколеммой и базальной мембраной полностью дифференцированных мышечных волокон. Они содержат гетерохроматическое ядро и цитоплазму, которая, помимо свободных рибосом и полисом, включает лишь единичные органеллы. Покоящаяся сателлитная клетка экспрессирует мембранный белок CD-34, который опосредует связывание миогенных клеток с другими. Кроме этого, покоящийся сателлитоцит вырабатывает фактор транскрипции Pax 7, регулирующий пролиферацию, и Myf 5, побуждающий клетки-предшественники к детерминации и дифференцировке в миообласты.

Активация сателлитных клеток сопровождается их переходом на экспрессию маркера MyoD, а экспрессия миогенина соответствует коммитированию к дифференцировке. По мере снижения фактора транскрипции

Рах 7 и роста миоспецифичных факторов транскрипции Myo D и миогенина, миобласты входят в фазу дифференцировки (Tatsumi R. et al., 2006).

Сателлитные клетки находятся в тесном контакте с компонентами своей анатомической ниши. Она включает в себя мышечное волокно, которое влияет на поведение сателлитной клетки за счет физического взаимодействия и за счет секреции паракринных факторов. Важным компонентом анатомической ниши сателлитной клетки является базальная мембрана, которая состоит из матричных белков – ламинина, коллагена и протеогликанов, взаимодействующих с мембранными белками сателлитной клетки, и является резервуаром для некоторых факторов роста. Кроме того, на активность сателлитных клеток влияют другие типы клеток из локальной среды: фибробласты секретируют паракринные факторы, нервные клетки действуют через миофибриллу, эндотелиальные клетки выделяют ростовые факторы, иммунные клетки способствуют регенерации мышцы за счет фагоцитарной активности и секреции цитокинов. Такое анатомическое положение ниши сателлитной клетки определяет комбинацию сигналов от миофибриллы, кровообращения и внеклеточного матрикса, управляющих покоем, активацией и пролиферацией сателлитоцита (Charge S.B., Rudnicki M.A., 2004). Сателлитные клетки также играют важную роль при восстановлении поврежденной мышечной ткани, которое происходит по аналогичному механизму.

1.5.3. Развитие желудочно-кишечного тракта

Лососевые рыбы обладают типичным для хищных рыб коротким пищеварительным трактом. Он состоит из ротовой полости, глотки, пищевода, выраженного желудка, короткого кишечника и многочисленных пилорических придатков (Абдурахманов Г.М. и др., 2006). Желудок лососевых рыб имеет сифоновидное строение, а в заднем отделе кишки расположен спиралевидный клапан. Железы желудка радужной форели трубчатые, в донной части они

дихотомически разветвлены. Значительная часть пилорического отдела желудка лишена желез (Веригина И.А., Жолдасова И.М., 1982).

Развитие желудочно-кишечного тракта лососевых рыб изучено достаточно подробно. У костистых рыб зачаток кишки образуется в виде плотного тяжа из энтодермы, который находится на желточном мешке. Гастральной полости и гастропора у них нет. Икра подвергается меробластическому расщеплению, и пищеварительный тракт развивается независимо от экстраэмбрионального желточного мешка (Asgari R. et al., 2013).

На этапе выклева и на ранних этапах развития кишечник лососевых рыб представлен прямой трубкой. Аналогичное строение имеет на данном этапе онтогенеза и пищеварительный тракт большинства других видов рыб, в том числе – морских, например, гладкого калкана (Nachero-Cruzado I. et al., 2009), желтохвостой лакедры (Chen B.N. et al., 2006), красного горбыля (Applebaum S.L., Holt G.J., 2003). У радужной форели в момент выхода из оболочки икры пищеварительный канал анатомически не дифференцирован на отделы и абсолютно не приспособлен к потреблению корма извне. Радужная форель обладает довольно крупной икрой. Предличинки форели обеспечены большим запасом желтка, поэтому этап желточного питания у данного вида длительный (Дементьева М.А., 1976).

Пищеварительный тракт ранней молоди, в отличие от взрослых особей, имеет меньшее количество оболочек. Имеется слизистая, мышечная (состоящая из циркулярного слоя гладкой мускулатуры) и серозная оболочки. Подслизистая основа и продольный слой мускулатуры возникают лишь на мальковом этапе онтогенеза (Govoni J.J. et al., 1986). У предличинок радужной форели на 4-е сутки после выклева начинает образовываться складчатость в кишечнике. По мере расходования желтка происходит обособление отделов желудочно-кишечного тракта, они приобретают свои специфические функции. К моменту начала смешанного питания складки в кишечнике радужной форели хорошо развиты, в эпителии много бокаловидных клеток. Желудок развивается позже, чем кишечник. Это происходит после завершения желточного питания (Абдурахманов

Г.М. и др., 2006). Однако, по некоторым данным, его формирование начинается уже в возрасте 8 суток после выклева. В переднем отделе кишечника появляется вздутие, из которого в дальнейшем образуется желудок (Рыжков Л.П., 1976). При переходе на мальковый этап строение пищеварительной системы рыб сходно с таковым у взрослых особей.

Форель является наиболее обеспеченной пищеварительными ферментами при вылуплении, что связывают с достаточно длительным периодом желточного питания (до 40 суток). Активность пищеварительных гидролаз после резорбции желточного мешка у форели значительно увеличивается. Высокий уровень общей протеолитической активности у личинок рыб семейства лососевых связан с адаптацией к большому количеству белка в пище, характерной для хищных рыб (Ершова Т.С. и др., 2004). Активность протеолитических ферментов увеличивается при завершении личиночной стадии и у других видов лососевых рыб (Волкова И.В., 2006), а также у представителей некоторых других семейств, например, цихловых (Quiros Orlich J.R. et al., 2014).

На формирование элементов пищеварительной системы рыб, а также её ферментативную активность, большое влияние оказывает рацион питания. Так, потребление молодью искусственных кормов, вне зависимости от их состава, приводит к некоторой задержке развития органов пищеварительной системы (Волкова И.В., 2006).

1.6. Этологические исследования рыб

Поведение рыб можно определить как комплекс двигательных реакций в ответ на внешние и внутренние раздражители. Несмотря на относительно небольшие размеры головного мозга, рыбы способны демонстрировать достаточно сложные поведенческие реакции, в том числе и в большей степени присущие высшим позвоночным, например, уход за потомством, строительство гнезда и другие. Поведение определяет ареал обитания, характер суточных и

сезонных биологических ритмов, взаимодействие с другими животными, живущими в том же ареале. Исследования поведенческих актов рыб проводятся многими отечественными и зарубежными авторами, поскольку получаемые в их ходе данные способствуют рациональному ведению рыбного хозяйства и промысла. Такие изыскания проводят с целью определения эффективности облова рыб неводом, для исследования поведения рыб в зоне действия тралов и снюрреводов (Лапшин О.М., Герасимов Ю.В., 2008; Рой И.В. и др., 2015). Это также позволяет избежать ряда ошибок при определении численности рыб.

Для изучения миграций и локальных перемещений рыб применяется мечение. Им можно пользоваться также для наблюдений за ростом, выживаемостью рыб после нереста. Мечение молоди предполагает множество трудностей, поскольку провести его без травматизации особей проблематично, а повреждения тела на ранних этапах развития несут в себе серьезную угрозу выживанию рыбы (Правдин И.Ф., 1962).

Надводные наблюдения за поведением рыб проводятся в местах, где это позволяет глубина и прозрачность воды. Для глубоких вод применимы наблюдения через иллюминаторы подводных аппаратов (Яржомбек А.А., 2016).

Кроме того, исследования могут проводиться с помощью ныряльщиков и водолазов, которые, пользуясь фото- и видеосъемкой, получают ценные сведения о жизни гидробионтов (Roberts S., Hirshfeld M., 2004).

В настоящее время широко применяются технологии с использованием ультразвука и лазера. Эти современные методы открывают широкие перспективы для исследований, однако требуют дальнейшей разработки, так как водные организмы являются чувствительными к ряду звуковых частот, что может негативно сказаться на экологических последствиях применения подобных средств (Кудрявцев В.И., 2002).

Для интерпретации данных о поведении рыб используются балльные шкалы, предложенные Б.В. Вискребенцевым (Вискребенцев Б.В., 1978). Они позволяют анализировать поведение по различным параметрам, таким как двигательная активность, степень групповой объединенности, групповое

маневрирование рыб и другие (Лапшин О.М., Герасимов Ю.В., 2008; Рой И.В. и др., 2015).

Немаловажную роль играет исследование суточных и сезонных ритмов различных видов рыб. Изменение активности связано, в основном, с освещенностью и обилием кормовой базы. Исследования суточных ритмов ручьевой форели показали, что при содержании рыб в полной темноте наблюдается затухание биоритмов (Bachman R. et al., 1979). Ручьевая форель также обладает и сезонными изменениями уровня активности, пик которой приходится на март (Holliday F. et al., 1974).

Пресноводных лососевых рыб можно отнести к рыбам со средней или низкой групповой объединенностью. Форели при содержании в большой массе ведут себя как стая эквипотенциальных особей, то есть как общество со слабовыраженной иерархией. Они могут осуществлять согласованные маневры, подражая окружающим особям (Яржомбек А.А., 2016). В процессе онтогенеза стайность меняет свой характер, что связано с морфологическими изменениями, а также этологическими особенностями, обеспечивающими выживание особей на каждом этапе индивидуального развития.

Условия выращивания оказывают значительное влияние на поведение и физиологию рыб. Рядом зарубежных авторов было показано, что обогащение типичных рыбоводных резервуаров для выращивания оказывает благоприятный эффект при культивировании рыб. (Brockmark S. et al., 2007; Brydges N.M., Braithwaite V.A., 2009). В результате опытов с молодью семги установлено, что содержание особей в условиях обедненной среды значительно снижает их способность к обучению, и, соответственно, возможности адаптации к естественной среде. Этим объясняется низкий уровень выживаемости молоди, выращиваемой в искусственных условиях для дальнейшего выпуска в природные водоемы (Орлов А.В., 2007).

Выделяют несколько типов обогащения среды при производстве рыбы. В них входят физические, кормовые, сенсорные, социальные и специфические категории (Naslund J., Johnsson J.I., 2016). Физическое обогащение – это

добавление различных конструкций и объектов к основному резервуару для выращивания. Кормовое обогащение включает в себя изменения в типе пищи, потребляемой рыбами или в способе ее получения. Сенсорное обогащение – это стимуляция сенсорных органов, а социальное обогащение включает в себя взаимодействия между отдельными рыбами или между рыбой и другими гидробионтами.

Специфическое обогащение подразумевает, прежде всего, физические упражнения. Однако все эти категории пересекаются, так как физическое обогащение среды приводит к сенсорной стимуляции рыб. Также добавленная в резервуар конструкция может повлиять на направление и скорость потока воды, тем самым обеспечивая молодью физические упражнения (Brydges N.M., Braithwaite V.A., 2009).

Конструкции, добавляемые в резервуары, могут быть изготовлены из древесного материала, бетона, камня или пластмасс. В то же время, такие конструкции в основном несовместимы с выращиванием молодью в производственных условиях, поскольку они препятствуют самоочистке резервуаров, создавая дополнительную поверхность. Это приводит к накоплению остатков корма и фекалий, что затрудняет обслуживание емкостей, приводит к повышению потребности предприятия в рабочей силе, а также может вызывать вспышки различных заболеваний рыб (Brockmark S. et al., 2007).

Однако в последнее время были разработаны и испытаны вертикально подвешенные конструкции, которые положительно влияют на рост рыбы, но при этом не мешают самоочистке резервуаров (Krebs E. et al., 2018; White S.C. et al., 2018). Такие конструкции позволяют не только увеличить скорость роста рыб, но и обеспечивают снижение уровня стресса, уменьшение степени проявления агонистического поведения, повышение устойчивости к заболеваниям и выживаемости (Voorhees J.M. et al., 2020).

Опыты, связанные с исследованием поведения рыб и его взаимосвязи с различными факторами продуктивности, в настоящее время активно проводятся зарубежными и отечественными авторами, при этом популярность их проведения

ежегодно возрастает. Так, подробно изучены индивидуальное поведение и темперамент таких видов рыб, как гуппи, чернополосая цихлазома, восьмиполосая цихлазома, львиноголовая цихлида, севрюга, русский осетр и черноморская глазчатая зеленушка. Также изучалось становление темперамента особей этих видов в онтогенезе (Будаев С.В., 2000).

Огромное разнообразие видов рыб обуславливает многогранность их поведенческих актов и форм локомоции. Этологические особенности каждого вида зависят от многих факторов, таких как строение рта, плавников и других частей тела; рацион; глубина и место обитания; тип субстрата, на который откладывается икра; длительность эмбриогенеза и другие. Личинки рыб получают информацию об окружающей среде с помощью органов чувств. Тип и интенсивность реакций на внешние раздражители зависят от их природы, а также от стадии развития и вида рыбы. Восприятие пищи осуществляется с помощью большого количества химических (обоняние и вкусовые рецепторы), зрительных (глаза) и механических (свободные нервные окончания и боковая линия) рецепторов. Обоняние позволяет распознавать самые отдаленные раздражители, в то время как осязание и вкусовое восприятие – самые близкие. Зрение играет наиболее важную роль в обнаружении пищи личинками большинства видов рыб (Ronnestad I. et al., 2013).

Свободные эмбрионы всех видов лососевых обладают подвижностью и четким отрицательным фототаксисом. В рыбоводных лотках, за неимением возможности закапываться в грунт, как в естественных условиях, они массами скапливаются в наиболее затененных местах. В некомфортных условиях предличинки движутся, а в комфортных – находятся в состоянии покоя (Яржомбек А.А., 2016).

Предличинки радужной форели, обладающие большим желточным мешком, двигаются с прижатой к нему головой, с трудом оставаясь в вертикальном положении. По мере резорбции желточного мешка ось тела рыб становится более горизонтальной, сохраняется вертикальное положение и снижается отрицательный фототаксис. После поднятия на плав радужная форель становится

пелагической и незамедлительно начинает питаться и проявлять выраженное агонистическое поведение. При испуге личинки опускаются ко дну (Dill L., 1977). По мере дальнейшего развития у молоди радужной форели возникает типичное для данного вида хищническое поведение, нередко сопровождаемое каннибализмом, в особенности – при высокой плотности посадки.

Изучено также терморегуляционное поведение радужной форели. Выявлено, что наиболее высокая эффективность использования пищи на рост обнаруживается не при стабильном оптимальном температурном режиме, а в условиях термоградиентного пространства, в котором рыбы сами могут обеспечить себе соответствующий их потребностям терморегим (Зданович В.В., 2023).

Изменение поведенческих реакций в процессе онтогенеза находится в тесной взаимосвязи с соответствующими морфофизиологическими преобразованиями в организме рыб. Каждый из этапов развития привносит определенные новшества в жизнь особей, и успешная адаптация к этим меняющимся условиям обеспечивает их выживаемость и переход на последующие этапы онтогенеза.

Условия подращивания оказывают существенное влияние на продолжительность роста и развития молоди, ее здоровье и выживаемость. В условиях аквакультуры демонстрация рыбами различных локомоций и поведенческих актов может служить естественным индикатором физиологических изменений, происходящих в их организме. Например, попытки свободных эмбрионов подняться к поверхности воды свидетельствуют о завершении дифференцировки кишечной трубки и скором начале экзогенного питания.

Локомоции рыб обеспечиваются, в первую очередь, осевым скелетом и туловищной мускулатурой, поэтому изучать данные аспекты необходимо в комплексе. Таким образом, исследования, направленные на определение закономерностей формирования и взаимодействия локомоторного аппарата, двигательных реакций и их совокупности – поведения, в динамическом аспекте

раннего постнатального онтогенеза, являются значимыми и должны проводиться для различных видов культивируемых гидробионтов.

1.7 Основные морфофизиологические показатели рыб

Наиболее значимым индикатором состояния здоровья рыб являются такие органы как жабры, печень, селезенка и почки. В особенности чувствительны к воздействию неблагоприятных факторов среды жабры и, как правило, патогистологические изменения в них происходят раньше и заметнее, чем в других органах (Гаврюсева Т.В., 2009; Тригуб А.Г. и др., 2023).

Печень используется авторами в качестве органа-индикатора для оценки влияния на организм растущей молоди радужной форели различных кормовых добавок (Айткалиева А.А. и др., 2020; Ранделин Д.А. и др., 2022), кормов и технологий содержания (Оразова С.Б. и др., 2016). Также печень оценивается при проведении токсикологических опытов с целью определения предельно допустимых концентраций загрязняющих воду веществ (Есин Е.В., 2015). При значительном токсическом воздействии загрязняющих веществ печень рыб претерпевает существенные патологические изменения, такие как выраженная жировая эмболия, появление очагов гемосидероза, возникновение участков замещения печеночной ткани соединительной, и другие (Тригуб А.Г. и др., 2023). С целью создания кормов с более низкой себестоимостью проводится активное изучение влияния различных элементов рациона на печень форели. При этом выявлено отрицательное влияние на состояние печени радужной форели комбикорма, содержащего растительный протеин и малое количество животного белка. В долгосрочной перспективе несбалансированный рацион может привести к некрозу печени (Гапонов Н.В. и др., 2024). Гистологический метод исследования печени позволяет выявить многие нарушения структуры тканей и является одним из основных при изучении данного органа.

Не менее важным физиологическим индикатором состояния здоровья рыб являются гематологические показатели. Данный фактор изучается при проведении исследований различных заболеваний, инвазий (Марченко А.П. и др., 2021), влияния элементов рациона и кормовых добавок на рост и состояние рыб (Килякова Ю.В. и др., 2022; Гапонов Н.В., 2023). Также биохимические показатели крови учитываются при определении наиболее оптимальных условий содержания рыб, например, плотности посадки (Сафронов Д.И. и др., 2021).

Основными гематологическими показателями, которые применяются для диагностики патологических состояний рыб, являются количество эритроцитов и лейкоцитов, уровень гемоглобина, скорость оседания эритроцитов (СОЭ) и лейкограмма. Среди биохимических показателей наиболее часто определяют содержание в крови сахара, общего белка, активность различных ферментов (Грищенко Л.И. и др., 1999).

У крупной молодежи и взрослых особей кровь берут из сосудов хвоста (артерии и вены), либо из сердца при помощи пастеровских пипеток или шприца (Грищенко Л.И. и др., 1999). При небольших размерах молодежи, когда собрать достаточное для проведения исследований количество крови из кровеносных сосудов затруднительно, применим метод взятия крови из культы хвоста (Барулин Н.В. и др., 2016). В этом случае отсекается хвостовой плавник, в результате чего особь погибает.

2.МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЙ

Экспериментальное исследование проводилось с июля по октябрь 2022 года на базе Межкафедрального научного центра биологии и животноводства (аквариальной лаборатории) ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Морфометрические и гистологические исследования выполнялись в лабораториях кафедры морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Блок-схема исследований приведена на рисунке 1.

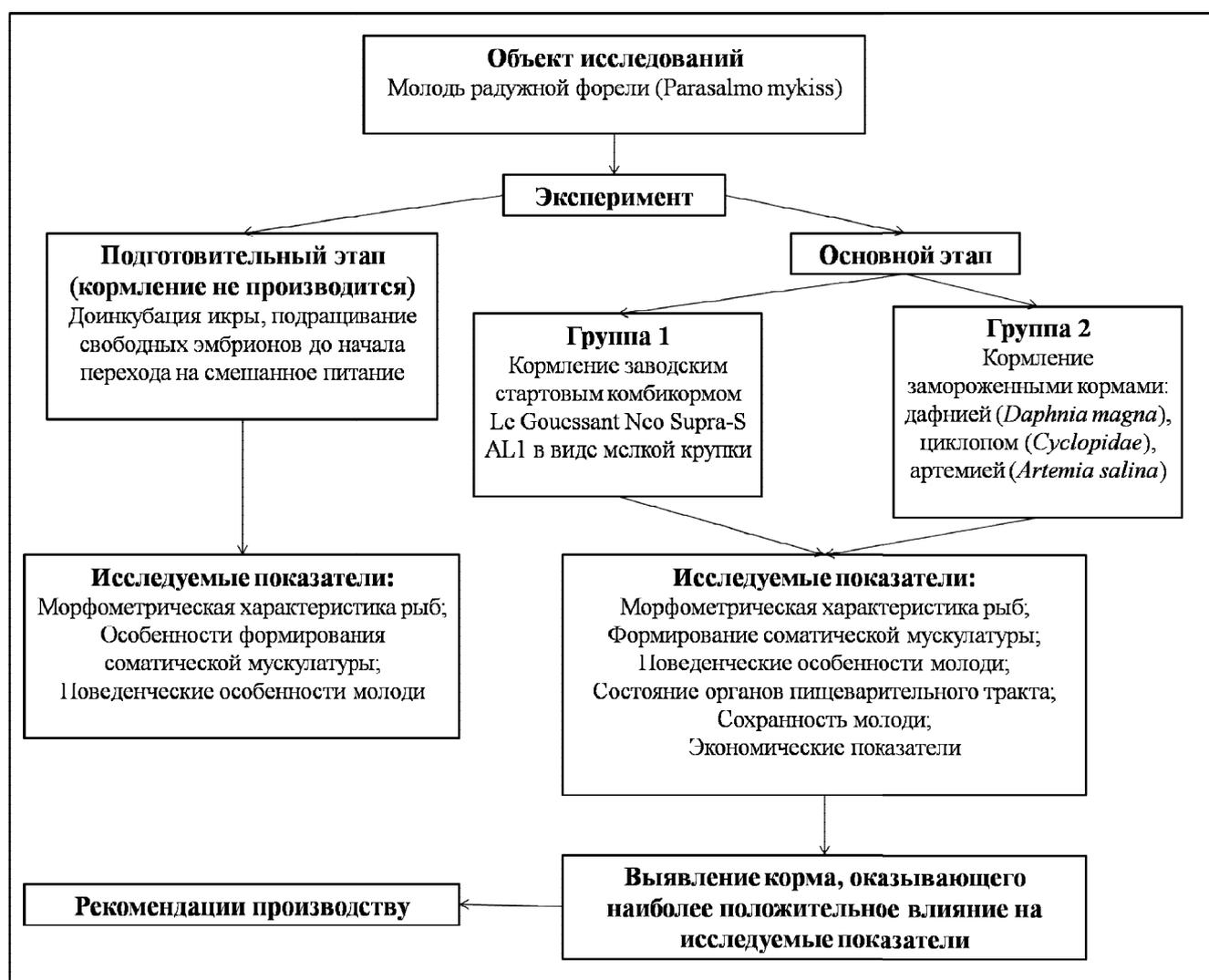


Рисунок 1 – Блок-схема исследований

2.1. Характеристика объекта и условия проведения исследований

Объектом исследования являлась молодь радужной форели (*Parasalmo mykiss*) на ранних этапах постнатального онтогенеза (предличинки, личинки с желточным мешком и личинки без желточного мешка до перехода на этап малька). Оплодотворённая икра форели была получена из ООО СПК «Вадский» Нижегородской области и размещена в деревянных лотках с сетчатым дном (Рисунок 2).



Рисунок 2 – Икра на стали «глазка» в лотке с сетчатым дном

Молодь форели содержалась в емкостях установки замкнутого цикла водообмена (УЗВ). Полезный объем каждой ёмкости – 35 литров. Установка снабжена механической и биологической фильтрацией, охлаждением и ультрафиолетовым обеззараживанием воды, аэрацией и озонированием. Температура воды при доинкубации икры составляла $+6^{\circ}\text{C}$, увеличиваясь по мере развития рыб до $+13 - +15^{\circ}\text{C}$. Содержание растворенного в воде кислорода поддерживалось в пределах $7,0 - 10,0$ мг/л. Частичная подмена воды в установке (не более $2/3$ всего объёма) производилась 2 раза в неделю. Для контроля основных гидрохимических показателей использовали промышленные капельные индикаторные тесты (Sera, Tetra, JBL).

2.2. Кормление молоди форели

В ходе исследования было сформировано 2 группы, в трех повторностях каждая. В каждую ёмкость перед началом опыта разместили по 147 особей. Рыбы из каждой группы после начала смешанного питания получали определенный вид корма (одна группа потребляла заводской стартовый комбикорм LeGouessant NeoSupra-SAL1 с размером крупки 0,4 – 0,7 мм, другая – замороженный корм: дафнию (*Daphnia magna*), циклоп (*Cyclopidae*), артемию (*Artemia salina*)). Питательность используемых в опыте кормов приведена в таблице (Таблица 2). Состав комбикорма: рыбная мука, пшеничная клейковина, гороховый крахмал, кальмаровая мука, рыбий жир, гидролизированный рыбный протеин, гороховый протеин, крилевая мука, лецитин, минералы, витамины. Также в данный стартовый корм включены добавки Aquaphyt и Stimul+.

Кормление молоди производилось «вволю», то есть корм подавался в емкости до тех пор, пока рыбы активно его ели. На каждую ёмкость, таким образом, приходилось около 1 – 2 грамм корма за одно кормление в первый месяц опыта и 3 – 4 грамма во второй месяц (как сухого, так и замороженного корма). Кратность кормления составляла 5 – 6 раз в сутки. Замороженные корма вводились в рацион рыб в соответствии с размером их частиц (в первые 2 недели опыта давали только циклоп, затем – циклоп в сочетании с дафнией, а в течение второго месяца эксперимента молодь получала смесь из всех трех видов замороженного корма в равных пропорциях). Предварительно замороженные брикеты размораживали в воде той же температуры, что и в емкостях. В дальнейшем в тексте под замороженным кормом подразумевается подготовленный таким образом к скармливанию корм.

Таблица 2 - Химический состав кормов (в % от сухого вещества)*

Показатель	Комбикорм	Циклоп	Дафния	Артемия
Протеин	58,0	66,7	46,0	38,6
Жир	13,0	14,0	18,0	24,7
Углеводы	10,5	8,8	18,0	17,9
Зола	10,0	10,5	18,0	18,8

* - информация, указанная на упаковке производителя

2.3. Морфометрический анализ молоди рыб

Для проведения морфометрического анализа на протяжении опыта с интервалом 5 - 10 суток с момента выклева (до 41-го дня - каждые 5 суток, далее – через 10 суток) фиксировали предварительно наркотизированных с помощью раствора хинальдина особей в 10% формалине. Промеры тела форели выполняли с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1 с окуляром, снабженным мерной шкалой, по общепринятой схеме (Кошелев В.Б., Гулидов М.В., 1981) (Рисунок3).

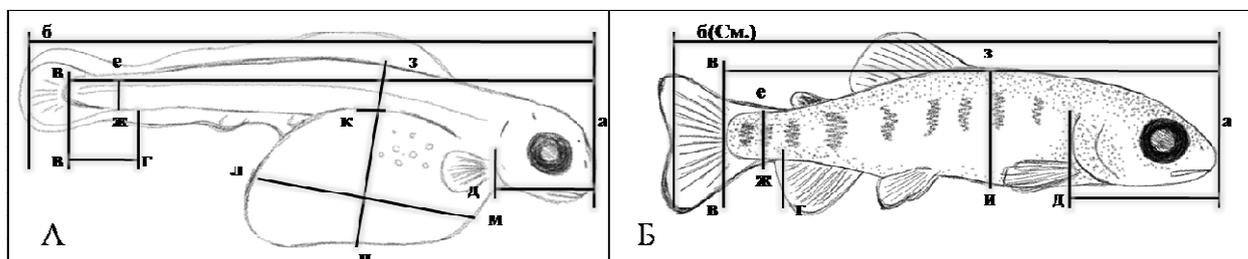


Рисунок3 - Схема промеров тела рыб с желточным мешком (А) и без него (Б):а-б – большая (стандартная) длина тела; а-б (См.) – длина тела по Смитту; а-в – малая длина тела; а-д – длина головы; в-г – длина хвостового стебля; е-ж – высота хвостового стебля; з-и – наибольшая высота тела; и-к – малый диаметр желточного мешка; л-м – большой диаметр желточного мешка.

Взвешивание наркотизированных особей производилось поштучно с использованием аналитических электронных весов Sartorius, с точностью до 0,1 мг. Расчетным путем определяли объем желточного мешка, используя формулу для объема сплюснутого сфероиды(BlaxterK.L., WilsonR.S., 1963):

$$V_y = \pi/6 \times D_1 \times D_2^2,$$

где D_1 – большой диаметр, D_2 – малый диаметр.

Для определения относительной массы органов пищеварительного тракта рыб у фиксированных особей в возрасте 50 и 60 суток извлекали органокомплекс, из которого затем отделяли желудок с пилорическими придатками, кишечник и печень, которые взвешивали на аналитических электронных весах. Длину кишечника измеряли с помощью бинокулярной лупы, оснащенной измерительной шкалой. Измерения проводились от начала кишки (на границе желудка и кишечника) до её конечного участка (анального отверстия). Возраст рыб, у которых были взяты пробы органов пищеварительного тракта, объясняется тем, что на более ранних этапах развития у форели присутствовали остатки желточного мешка, в связи с чем затруднялось препарирование необходимых органов и точное их взвешивание.

2.4. Гистологические исследования

С целью гистологического анализа мышечной ткани из каждой пробы были отобраны по 3 образца, от которых получали тотальные поперечные срезы. Для получения срезов выполнялась проводка образцов через растворы желатина различных концентраций (7; 12,5 и 25%) при 37°C (Роскин, Г.И., 1957; Сафонова С.С., 2024, 2025). Гистологические срезы толщиной 15 мкм получали на замораживающем микротоме с электрическим приводом МЗП-01 Техном, оснащенный охладителем ОМТ 28-02 Е. Окраска осуществлялась Суданом III (Вектон, Россия), окрашивающим жировые включения оранжевым цветом, и гематоксилином Карацци (Абрис+, Россия), окрашивающим ядра в сине-фиолетовый цвет. Для исследования полученных препаратов использовали световой микроскоп Микромед С-1 с объективами 4/0,10 160/0,17; 10/0,25 160/0,17 и S40/0,65 160/0,17. На препаратах определяли диаметр белых (быстрых) мышечных волокон дорсальной глубокой латеральной мышцы (*m. lateralis*

profundus dorsalis) и красных (медленных) мышечных волокон поверхностных дорсальной и вентральной латеральных мышц (*m.m. laterals superficiales dorsalis et ventralis*) с помощью окуляр- и объект-микрометров, а также соотношение различных типов тканей (мышечной, жировой и соединительной) в дорсальной глубокой латеральной мышце (Аппельт Г., 1959). Красные и белые волокна дифференцировались по среднему диаметру, интенсивности окраски и расположению миофибрилл. Также был проведен расчет интенсивности процессов гиперплазии в белой мускулатуре рыб. Для этого подсчитывалось количество молодых мышечных волокон на единицу площади среза. Под «молодыми» волокнами в данной работе подразумеваются сформировавшиеся белые волокна, имеющие для всех возрастов рыб средний диаметр $1,6 \pm 0,06$ мкм ($n = 150$) и достигающие на момент измерений у личинок без желточного мешка не более 3-х мкм. Они располагаются между белыми волокнами больших диаметров (чаще всего каждое молодое волокно окружено тремя и более зрелыми, поэтому молодые волокна практически никогда не располагаются рядом друг с другом) и в процессе своей гипертрофии обеспечивают мозаичную гиперплазию мускулатуры. Аналогичные волокна присутствуют и в красных мышцах, однако их диаметр слишком мал для проведения измерений.

Молодые волокна имеют округлую форму. На ранних стадиях развития рыб на препарате такие волокна имеют темно-синий цвет, поскольку из-за малого размера заметны в основном за счет окрашивания ядер гематоксилином. Достигая диаметра 2 – 3 мкм, они приобретают вид зрелых белых волокон, отличаясь от них расположением, толщиной и формой.

Для гистологического анализа органов желудочно-кишечного тракта из проб форели возрастом 50 и 60 суток были отобраны по 3 особи, у которых извлекался органокомплекс. Органы подвергались гистологической проводке через растворы этанола и бутанола различных концентраций, а затем заливке в парафин (Микодина Е.В. и др., 2009). Время проводки было уменьшено до 5 мин. на каждый раствор в связи с малыми размерами и хрупкой структурой исследуемых органов, во избежание излишне агрессивного воздействия сред. Из

полученных блоков изготавливали серийные срезы толщиной 7 – 10 мкм с помощью ротационного микротомы МПС-2. Гистологические срезы окрашивали гематоксилином по Майеру (Абрис+, Россия) и спиртовым раствором эозина (Гемстандарт, Россия).

Микрофотографии были сделаны при помощи цифровой камеры МС-8.3С и обработаны с использованием программы Microsoft Power Point.

2.5. Изготовление мазков крови

Для выявления морфологических характеристик кровяных клеток молоди радужной форели готовили мазки крови, взятой методом отсечения хвостового плавника. Мазки фиксировали 96% этанолом, затем окрашивали азур-эозином по Романовскому-Гимзе (Гемстандарт, Россия) (Ромейс Б., 1954).

2.6. Этологические исследования

Оценка поведенческих особенностей рыб для определения характера изменений этологических паттернов проводилась с использованием методов сплошного протоколирования и наблюдения (Попов С.В., Ильченко О.Г., 1990; Сафонова С.С. и др., 2024). Наблюдения производились в течение всего дня, протоколирование осуществлялось в одно и то же время в утренние и дневные часы с применением видеосъемки. В дальнейшем проводился анализ полученного материала с подсчетом времени, суммарно затраченного рыбами на каждый из разновидностей поведенческих паттернов.

2.7. Статистическая обработка данных

Полученный материал обработан статистически с использованием программного обеспечения Microsoft Office Excel. Рассчитывались такие показатели как среднее абсолютное значение со стандартной ошибкой средней ($M \pm m$), коэффициент вариации ($Cv, \%$). Достоверность различий определялась по t-критерию Стьюдента при $p \leq 0.05$ (Лакин Г.Ф., 1980).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Экстерьерные и продуктивные показатели молоди радужной форели

3.1.1. Экстерьерные показатели

Икринки радужной форели на стадии «глазка» (за 3-5 дней до выклева) имели желто-оранжевый цвет, среднюю массу $57,7 \pm 0,25$ мг и средний диаметр $5,0 \pm 0,03$ мм ($n=7$). Под оболочкой икринки отчетливо виден эмбрион, обернутый вокруг желточного мешка. Ярко выделяются крупные глаза черного цвета, видны также жировые капли в желточном мешке (Рисунок 4А). Сразу после выклева предличинки имели крупный желточный мешок шарообразной формы желто-оранжевого цвета. Голова у них была опущена и прижата к желточному мешку. Тело предличинок обладало очень слабой пигментацией (Рисунок 4Б).



Рисунок 4 – Внешний вид икринки на стадии «глазка» (А) и предличинки в первые сутки после выклева (Б).

Спустя 5 суток после выклева тело предличинок стало более выпрямленным. Желточный мешок приобрел эллипсоидную форму, пигментация головы усилилась (Рисунок 5А). В возрасте 10 суток у предличинок наблюдалась более интенсивная пигментация туловища и головы, особенно – ее верхней части (Рисунок 5Б). К 15 суткам молодь форели обладала серым цветом тела, а

желточный мешок приобрел бледно-желтый оттенок. В этот период также интенсивно происходила дифференцировка плавниковой каймы: у особей были хорошо различимы, помимо хвостового, спинной, анальный, брюшные плавники, а также - зачаток жирового плавника (Рисунок 5В).

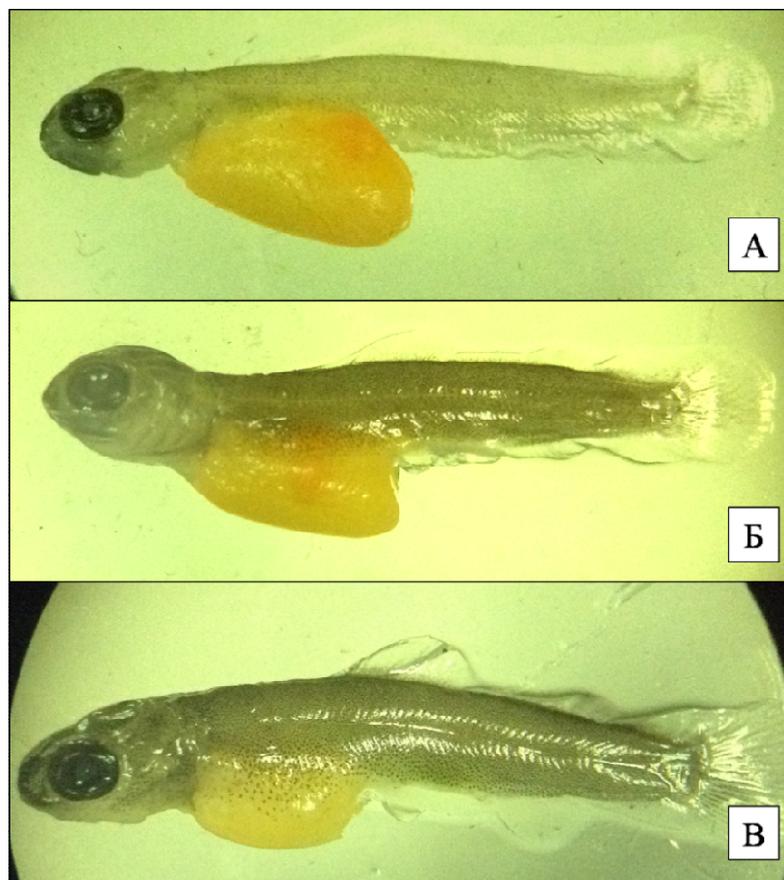


Рисунок 5 – Внешний вид предличинок форели до начала кормления в возрасте 6 (А), 10 (Б) и 15 суток (В).

В течение первых двух недель после начала кормления (возраст 20 – 29 суток) рыбы из обеих групп выглядели одинаково. К месячному возрасту у молоди наблюдалась пигментация основания спинного плавника, желточный мешок значительно уменьшился в объеме, по бокам туловища наметились темные вертикальные полосы (Рисунок 6: А1,2, Б1,2).

В возрасте 34 и 41 суток отмечалась заметная разница в упитанности рыб из двух групп. У молоди, питавшейся комбикормом, туловище было более толстым и широким, в то время как пропорции тела рыб из другой группы не изменились (Рисунок 6: А3,4, Б3,4). В двухмесячном возрасте, помимо упитанности, различия

между группами стали заметны и в окраске тела. У форели, получавшей комбикорм, по бокам имелись яркие вертикальные темные полосы, более интенсивно пигментировалась голова. Рыбы, получавшие замороженный корм, имели блеклую окраску, однако их пропорции также начали изменяться в сторону увеличения толщины туловища (Рисунок 6: А5, Б5).

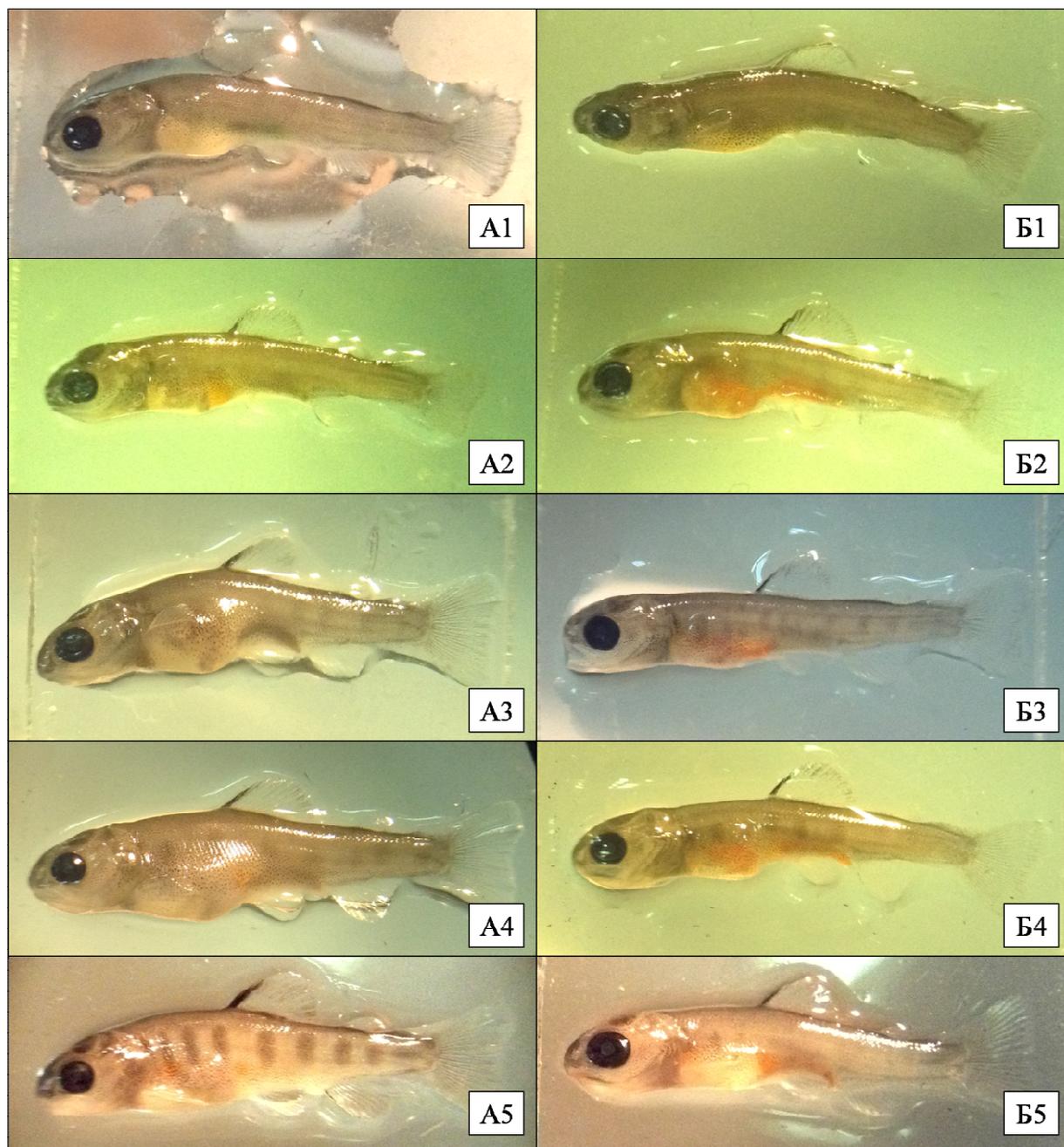


Рисунок 6 - Внешний вид молоди радужной форели, питавшейся комбикормом (А) и замороженным кормом (Б): 1 – возраст 20; 2 – 29; 3 – 34; 4 – 41; 5 – 60 суток.

3.1.2. Продуктивные показатели рыб

Абсолютный и среднесуточный прирост живой массы рыб за этап предличинки составил 22,6 и 1,5 мг соответственно, а относительный прирост – 33,8% (Таблицам 3). После начала смешанного питания наблюдались значительные различия по данным показателям между исследуемыми группами. Абсолютный и среднесуточный прирост живой массы форели, питавшейся комбикормом, на этапе личинки с желточным мешком, был больше в 8,8 и 8,6 раз соответственно, по сравнению с молодь, питавшейся замороженным кормом. Относительный прирост массы рыб при кормлении комбикормом на 57,5% превышал данный показатель у форели, питавшейся замороженным кормом.

На этапе личинки без желточного мешка абсолютный и относительный прирост массы у молоди, которую кормили комбикормом, был выше по сравнению с рыбами, питавшимися замороженным кормом, в 6,6 и 6,5 раз соответственно, а относительный прирост – больше на 59,2% (Таблица 3).

Таблица 3 - Показатели роста молоди радужной форели*

Этап развития рыб (длительность, сутки)	Показатели			
	живая масса, мг	абсолютный прирост за период, мг	среднесуточный прирост, мг	относительный прирост, %
При выклеве	55,5	-	-	-
Предличинки (15 сут.)	78,1	22,6	1,5	33,8
Личинки с желточным мешком (19 сут.)	<u>159,9</u>	<u>81,8</u>	<u>4,3</u>	<u>68,7</u>
	87,4	9,3	0,5	11,2
Личинки без желточного мешка (26 сут.)	<u>551,9</u>	<u>392</u>	<u>15,0</u>	<u>110,1</u>
	147,1	59,7	2,3	50,9

* - над чертой – группа, питавшаяся комбикормом, под чертой – замороженным кормом

В течение первых двух недель после выклева (до начала смешанного питания) масса и длина тела рыб увеличились на 40,7 и 50,4% соответственно (Таблица 4). Объем желточного мешка за это время значительно уменьшился (практически в 4 раза).

Таблица 4 - Продуктивные показатели предличинок радужной форели (n=15)

Признак	Возраст рыб, сутки									
	1-2		6		10		15		в среднем	
	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %
Живая масса, мг	55,5±2,38 35,8 – 67,8	16,6	68,7±2,82* 50,8 – 81,6	15,9	63,4±1,65* 55,7 – 76,3	10,1	78,1±1,82* 68,9 – 90,2	9,0	66,4±1,54 35,8 – 90,2	17,9
L**	12,5±0,14 11,3 – 13,2	4,5	16,6±0,24* 15,0 – 18,0	5,5	17,9±0,06* 17,6 – 18,3	1,2	18,8±0,06* 18,3 – 19,2	1,3	16,5±0,32 11,3 – 19,2	15,2
V ж. м., мм ^{3***}	31,3±1,12 23,9 – 38,3	13,8	26,1±1,13* 19,2 – 33,4	16,8	11,1±0,44* 8,4 – 14,1	15,3	8,2±0,15* 7,3 – 9,4	7,0	19,2±1,33 7,3 – 38,3	53,6

* - Разность между 1 сутками после выклева и другими возрастными группами достоверна при

$P \leq 0,05$;

** - L – Длина тела рыб;

*** - Здесь и в таблице 5: V ж.м. – объем желточного мешка.

В возрасте 20 суток рыбы, которых начали кормить замороженным кормом, уже превосходили по массе и длине другую группу (на 21,2 и 3,9% соответственно). Желточный мешок у них имел меньший объем, что говорит о более высокой скорости его резорбции. Однако спустя 4 дня достоверных различий между массами тела рыб двух групп уже не отмечалось, а длина особей, потреблявших комбикорм, незначительно превосходила таковую у второй группы. Объем желточного мешка оказался схожим у обеих групп (Таблица 5).

В месячном возрасте масса рыб из двух исследуемых групп также не различалась, но длина особей, получавших замороженный корм, была больше на 5,2%. Объем желточного мешка оставался схожим. В возрасте 34 суток наблюдался существенный скачок массы тела рыб, потреблявших комбикорм. За 5 дней она возросла в 2 раза и на столько же отличалась от массы рыб, которых кормили замороженной пищей. При этом длина тела у последних была меньше на

7,6%. Объем желточного мешка у особей, получавших комбикорм, оказался в 1,5 раза меньше по сравнению с рыбами из другой группы.

Таблица 5 - Продуктивные показатели личинок радужной форели с желточным мешком (n=15)

Признак	Возраст рыб, сутки									
	20		24		29		34		в среднем	
	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %
комбикорм										
Живая масса, мг	74,0±1,75* 66,0 – 84,9	9,1	76,6±3,02 64,4 – 97,0	15,3	81,6±1,60 74,4 – 92,0	7,6	159,9±3,73* 135,3 – 177,9	9,0	98,0±4,82 64,4 – 177,9	38,1
L по Смитту, мм**	20,2±0,20* 18,9 – 21,7	3,8	21,1±0,24* 20,0 – 22,3	4,4	21,3±0,23* 20,0 – 22,3	4,3	23,7±0,08* 23,0 – 24,1	1,3	21,6±0,19 18,9 – 24,1	7,0
V ж. м., мм ³	3,2±0,24* 1,5 – 4,5	29,2	2,7±0,27 1,0 – 4,5	39,4	1,9±0,15 0,9 – 2,7	30,6	1,6±0,15* 0,8 – 2,5	35,0	2,3±0,13 0,8 – 4,5	43,4
замороженный корм										
Живая масса, мг	89,7±2,48 70,2 – 100,2	10,5	69,4±2,71 58,4 – 95,0	15,1	79,9±2,09 68,5 – 92,4	10,1	87,4±1,61 78,5 – 100,5	7,1	81,6±1,52 58,4 – 100,5	14,4
L по Смитту, мм**	21,0±0,11 20,3 – 21,6	2,0	20,0±0,13 19,0 – 21,0	2,5	22,4±0,11 21,6 – 22,9	1,8	21,9±0,12 21,0 – 22,5	2,1	21,3±0,13 19,0 – 22,9	4,8
V ж. м., мм ³	2,5±0,15 1,8 – 3,8	23,9	2,2±0,11 1,6 – 3,0	19,5	2,3±0,16 1,6 – 3,9	26,9	2,3±0,17 1,3 – 3,7	29,4	2,9±0,14 1,6 – 6,5	37,6

* - Здесь и в таблице 6: Разность между группами достоверна при $P \leq 0,05$;

** - Здесь и в таблице 6: L по Смитту – длина тела рыб по Смитту

В возрасте 41 суток, когда у всех рыб резорбировался желточный мешок, длина тела особей в обеих исследуемых группах была схожей, но по массе форель, получавшая комбикорм, превосходила молодь, питавшуюся замороженным кормом, в 3 раза (Таблица 6). Спустя 9 дней различия отмечались и в длине тела, которая у рыб, получавших комбикорм, была больше на 21,3%. Масса тела этих рыб в данный период также в 3 раза превышала таковую у другой группы.

К двухмесячному возрасту форель, потреблявшая комбикорм, практически в 4 раза превосходила по массе тела рыб, питавшихся замороженным кормом. Длина тела последних отставала на 35,6%.

Таблица 6 - Продуктивные показатели личинок радужной форели без желточного мешка (n=15)

Признак	Возраст рыб, сутки							
	41		50		60		в среднем	
	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %	M±m min-max	Cv, %
комбикорм								
Живая масса, мг	231,6±8,32* 196,0 – 280,7	13,9	282,4±8,49* 216,6 – 341,6	11,6	551,9±19,84* 418,0 – 700,4	13,9	355,3±22,32 196,0 – 700,4	42,1
L по Смитту, мм	22,6±0,25 25,0 – 28,0	3,7	28,7±0,35* 27,0 – 30,5	4,7	35,4±0,37* 32,0 – 37,0	4,0	30,3±0,59 25,0 – 37,0	13,1
замороженный корм								
Живая масса, мг	78,2±1,01 73,6 – 87,3	5,0	97,0±1,20 88,7 – 107,4	4,8	147,1±2,16 134,0 – 162,5	5,7	107,4±4,42 73,6 – 162,5	27,6
L по Смитту, мм	22,3±0,09 21,7 – 22,8	1,6	22,6±0,10 21,9 – 23,0	1,6	22,8±0,17 21,1 – 23,2	2,8	22,6±0,08 21,1 – 23,2	2,3

Относительные продуктивные показатели тела молоди радужной форели в первые две недели после выклева изменялись достаточно интенсивно. Главным образом, это касается большого и малого диаметров желточного мешка, которые уменьшались в связи с его резорбцией (Рисунок 7). Также в течение первых 10 суток происходило небольшое увеличение относительной длины головы и хвостового стебля.

В период с 20 по 34 сутки (с начала кормления до полной резорбции желточного мешка) такие относительные показатели как малая высота тела, длина головы и хвостового стебля, малый диаметр желточного мешка у обеих групп рыб изменялись схожим образом (Рисунок 8). Относительная большая высота тела у форели, питавшейся комбикормом, после 29 суток заметно увеличилась, а у рыб из другой группы рост данного показателя был незначительным. Большой диаметр желточного мешка у форели, получавшей комбикорм, также резко уменьшился после 29 суток, а у питавшихся замороженным кормом рыб, напротив, произошло некоторое его увеличение. После завершения резорбции желточного мешка у обеих групп относительные продуктивные показатели изменялись слабо (Рисунок 9).

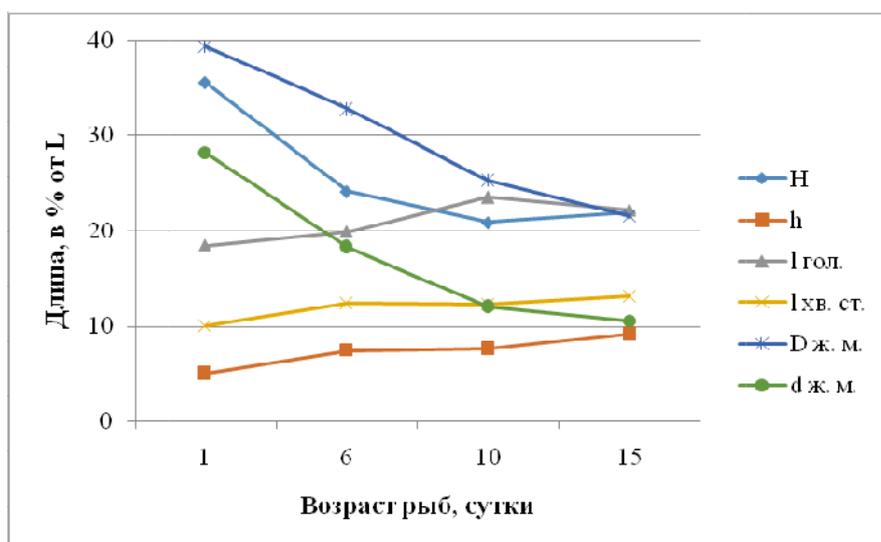


Рисунок 7 – Относительные морфометрические показатели предличинок радужной форели.

H – большая высота тела, h – малая высота тела, l гол. – длина головы, l хв. ст. – длина хвостового стебля, D ж. м. – большой диаметр желточного мешка, d ж. м. – малый диаметр желточного мешка.

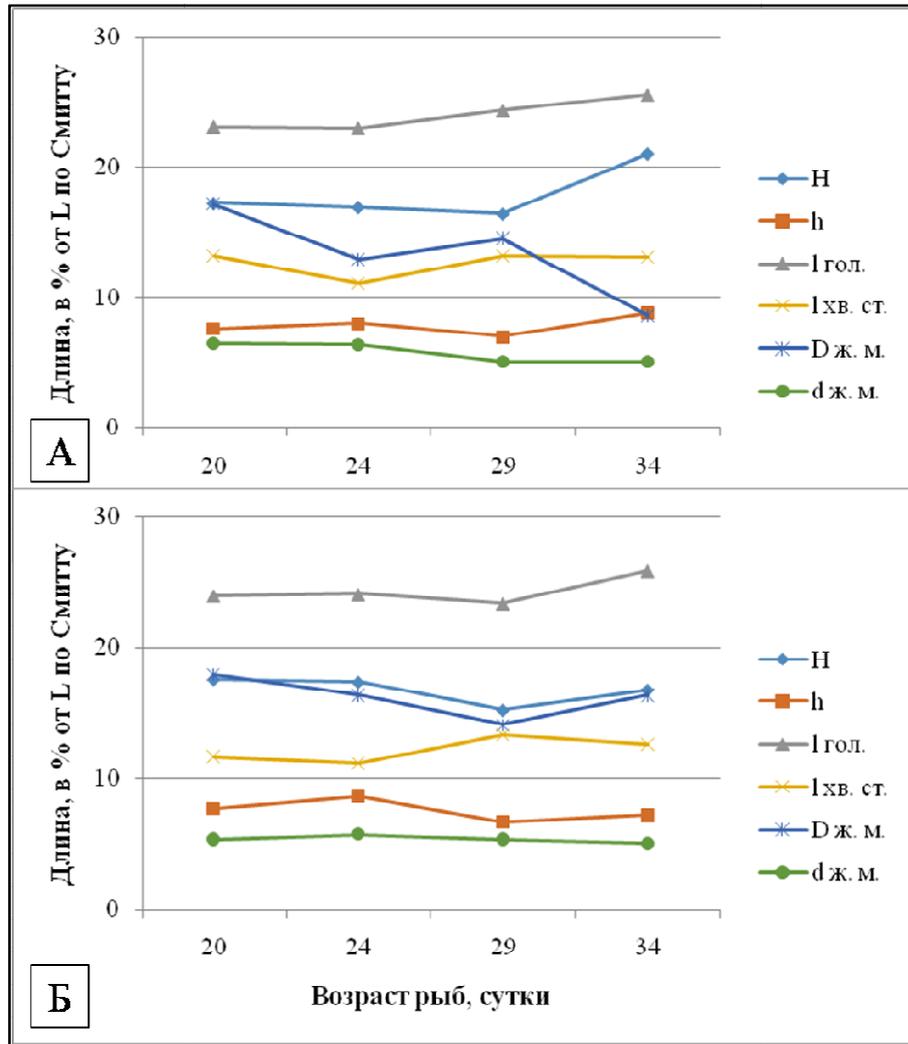


Рисунок 8 – Относительные морфометрические показатели личинок радужной форели с желточным мешком. А – питание комбикормом, Б – питание замороженным кормом. Н – большая высота тела, h – малая высота тела, l гол. – длина головы, l хв. ст. – длина хвостового стебля, D ж. м. – большой диаметр желточного мешка, d ж. м. – малый диаметр желточного мешка.

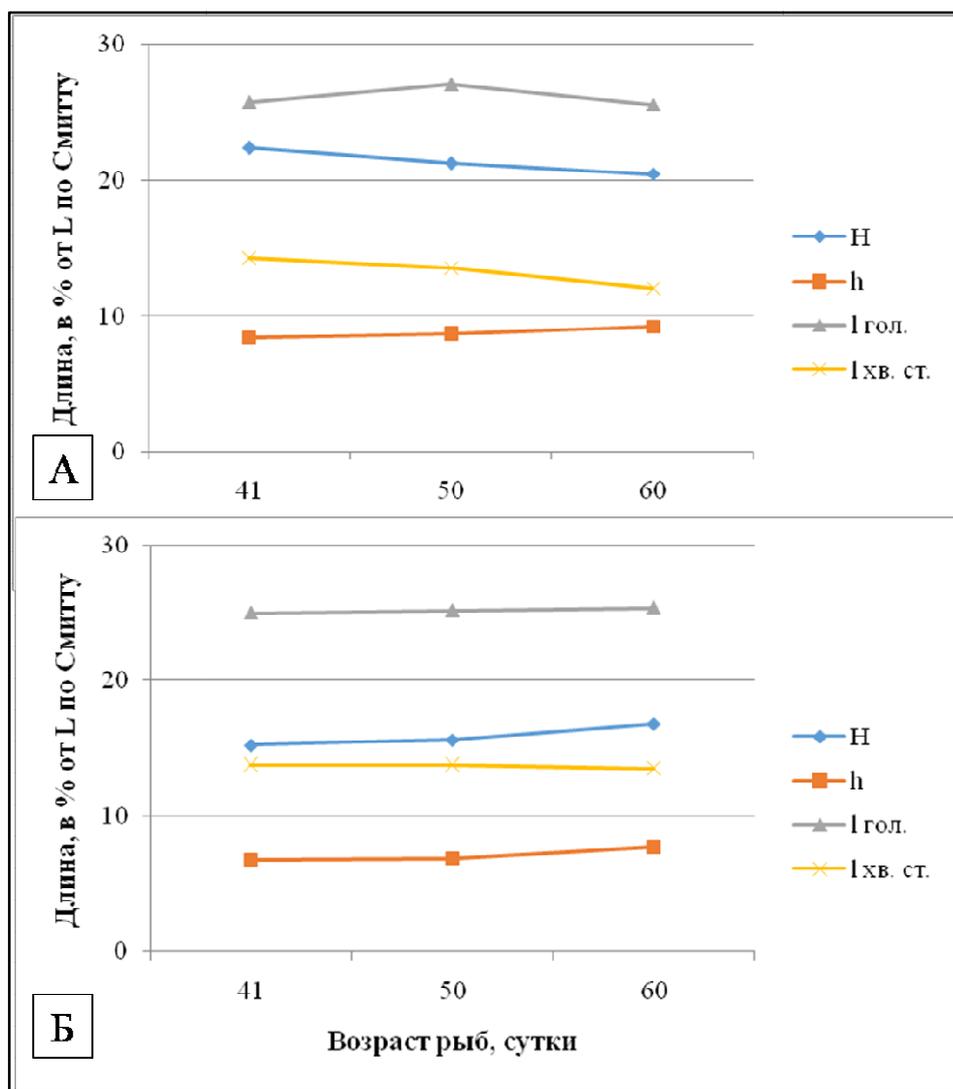


Рисунок 9 – Относительные морфометрические показатели личинок радужной форели без желточного мешка. А – питание комбикормом, Б – питание замороженным кормом. Н – большая высота тела, h – малая высота тела, l гол. – длина головы, l хв. ст. – длина хвостового стебля, D ж. м. – большой диаметр желточного мешка, d ж. м. – малый диаметр желточного мешка.

Таким образом, можно отметить, что у рыб, потреблявших замороженный корм, начиная с возраста около 30 – 34 суток наблюдалось некоторое отставание в изменениях внешнего вида, характерных для ранних этапов онтогенеза радужной форели, по сравнению с группой, питавшейся комбикормом. Данное отставание можно оценить примерно в 15 – 20 суток, что для молоди рыб существенно.

За период наблюдений после начала кормления абсолютный и среднесуточный прирост живой массы рыб, питавшихся комбикормом, превысил данные показатели форели, потреблявшей замороженные корма, в 6,8 и 7,0 раз соответственно, а относительный прирост массы рыб, которых кормили комбикормом, был на 89,1% больше.

После начала кормления рыбы, питавшиеся замороженным кормом, набрали массу быстрее, что, вероятно, связано с высоким пищевым интересом, которого рыбы из другой группы изначально к комбикорму не проявляли. В течение последующих 10 суток рост особей в обеих группах происходил практически параллельно, их масса была схожей, а длина различалась незначительно. Однако в возрасте 34 суток наблюдалось существенное опережение по массе и длине тела у рыб, получавших комбикорм. Желточный мешок у них также резорбировался быстрее.

За весь период наблюдений (с момента начала кормления) масса и длина тела рыб, питавшихся комбикормом, увеличилась в 7 и 2 раза соответственно, а у рыб, которых кормили замороженной пищей, данные показатели выросли лишь в 2 и 1,2 раза соответственно. Такие различия в интенсивности роста рыб из двух групп, вероятно, объясняются более высокой концентрацией питательных веществ в гранулах комбикорма по сравнению с замороженными гидробионтами. Таким образом, до момента насыщения, рыбы, потребляющие промышленный стартовый комбикорм, получают большее количество нутриентов за одно кормление, чем молодь, питающаяся замороженными кормами.

Динамика изменений относительных морфометрических показателей тела исследуемых рыб до начала кормления была, в первую очередь, связана с уменьшением объема желточного мешка и постепенным распрямлением головного конца тела рыб. В дальнейшем изменения были связаны с различиями в пропорциях у особей из двух групп. Форель, получавшая комбикорм, имела более высокую упитанность, что выражалось в увеличении относительной наибольшей высоты тела. Рыбы, питавшиеся замороженным кормом, на протяжении всего периода наблюдений оставались «тощими», но остальные относительные

показатели, помимо большой высоты тела, менялись у них аналогичным другой группе образом.

3.1.3.Нарушения развития молоди рыб в раннем постнатальном онтогенезе

На начальных этапах развития исследуемых рыб наблюдались различные онтогенетические аномалии, приводящие к их гибели. Наибольшее количество таких нарушений отмечалось в период выклева. В первую очередь, среди аномалий на данном этапе наблюдалось такое явление как неправильный (или неполный) выход из оболочек икринки. В норме первоначально выклевывается хвост предличинки, а затем остальные части тела. Если же выклев происходит головой или желточным мешком «вперед», велика вероятность гибели особи вследствие травм и удушья оболочкой икринки (Рисунок 10: 1,2). В течение первых 4 суток после начала выклева именно на долю данной аномалии пришлось наибольшее количество погибших рыб (Таблица 7). Следует отметить, что при искусственном высвобождении из оболочек икры предличинки, которые не смогли самостоятельно выклюнуться, жили не более суток, при этом не двигаясь и не проявляя реакции на внешние раздражители.

Отмечались также аномалии развития у некоторых погибших в икре особей. У них были выявлены следующие нарушения: микрофтальм (уменьшенные размеры одного или обоих глаз), отсутствие одного или обоих глаз, ацефалия (уменьшенные размеры головы), уменьшенные размеры желточного мешка, укороченное тело, недоразвитие зародыша в целом. Кроме того, в начале выклева у предличинок, уже вышедших из икры, наблюдались такие нарушения как лордоз, кифоз (Рисунок 10: 4), резкие заломы хвостового или головного конца тела книзу или вбок (Рисунок 10: 5,6), спирально закрученное вокруг желточного мешка тело (Рисунок 10: 3), волнообразные искривления позвоночника (Рисунок 10: 7), а также микрофтальм.



Рисунок 10– Онтогенетические нарушения молоди радужной форели: 1 – выход их икринки вначале желточного мешка; 2 – выход из икринки вначале головного конца тела; 3 – спирально закрученное туловище; 4 – кифоз (седловидность); 5 – резкий залом хвоста вбок; 6 – резкие заломы головного и хвостового концов тела книзу; 7 – волнообразное искривление позвоночника.

Особь с искривлениями осевого скелета зачастую имели уменьшенный по сравнению с нормальными предличинками желточный мешок. В течение нескольких дней они могли жить, находясь в положении лёжа на боку и периодически совершая быстрые, резкие хаотичные движения всем телом, вращаясь вокруг одной точки. Вскоре такие предличинки погибали.

Несмотря на то, что молодь со значительными искривлениями позвоночника обнаруживались в течение более двух недель после начала выклева, с наступлением этапа смешанного питания они погибли, поскольку не могли полноценно и достаточно активно захватывать корм.

В течение первых двух недель постнатального онтогенеза большая часть погибших особей имела какие-либо аномалии в развитии (61,1%). Среди них в результате неправильного выклева погибло 28,0% предличинок, а 27,1% имели деформации осевого скелета. Количество невыклевшихся особей с явными эмбриональными аномалиями было не столь велико. Остальные погибшие

эмбрионы и предличинки видимых внешних онтогенетических нарушений не имели.

Таблица 7 - Встречаемость онтогенетических нарушений предличинок радужной форели, в % от суточного отхода

Сутки с начала выклева	Нарушения в развитии молоди			Погибшие особи без видимых аномалий
	аномалии выклева	деформации осевого скелета	летальные аномалии эмбрионального развития	
1	55,5	3,1	16,4	25,0
2	64,2	7,5	17,0	11,3
3	59,3	13,6	7,6	19,5
4	48,1	27,8	9,3	14,8
5	17,6	42,9	3,4	36,1
6	7,0	42,0	-	51,0
7	-	25,6	-	74,4
8	-	33,3	-	66,7
9	-	41,9	-	58,1
10	-	30,0	-	70,0
11	-	58,6	-	41,4
12	-	47,8	-	52,2
13	-	35,3	-	64,7
14	-	40,0	-	60,0

3.2. Оценка роста соматической мускулатуры молоди радужной форели

3.2.1. Гистологическая характеристика соматических структур молоди

Свободные эмбрионы радужной форели, только что вышедшие из оболочки, обладали хорошо различимыми на тотальном поперечном срезе белой эпаксиальной и гипаксиальной, а также красной мускулатурой (Рисунок 11). Эпаксиальную и гипаксиальную части глубокой латеральной мышцы разделяют между собой соединительнотканые горизонтальные септы, между которыми

расположен нотохорд, образованный клетками с большими вакуолями. Над нотохордом находится нервная трубка. Мускулатура спинного плавника развита слабо. Участки гипаксиальной белой мускулатуры лежат на желточном мешке, принимая его форму (Рисунок 11).

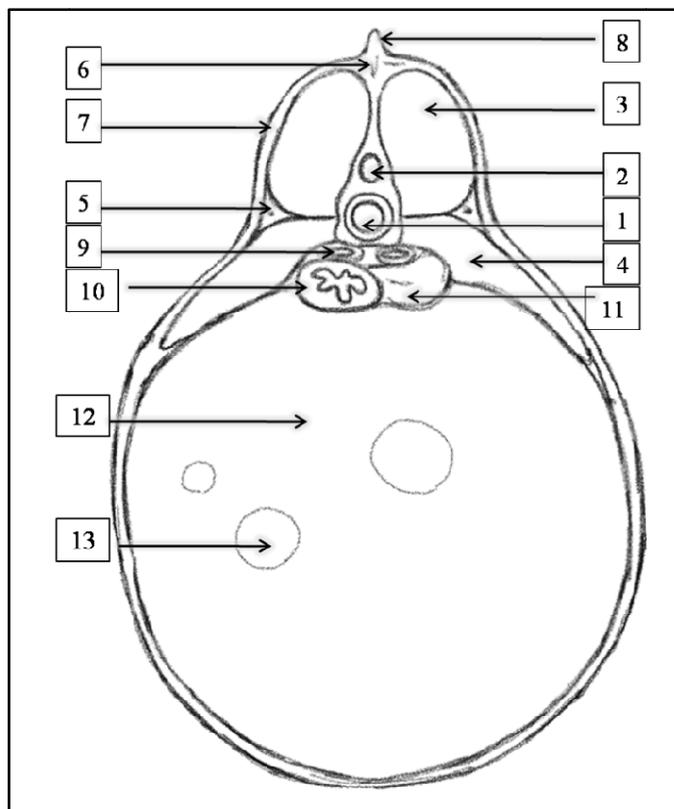


Рисунок 11 – Схема тотального среза предличинки радужной форели:
 1 – нотохорд; 2 – нервная трубка; 3 – эпаксиальная белая мускулатура; 4 – гипаксиальная белая мускулатура; 5 – красная мускулатура (поверхностная латеральная мышца) и блуждающий нерв; 6 – мускулатура спинного плавника; 7 – эпидермис; 8 – спинной плавник; 9 – почки; 10 – недифференцированная кишечная трубка; 11 – гепатопанкреас; 12 – желточный мешок; 13 – жировые капли.

В дальнейшем, по мере резорбции желточного мешка, происходило постепенное смыкание между собой вентральных концов гипаксиальной белой мускулатуры и формирование брюшной стенки.

Поперечный тотальный срез тела личинки радужной форели, по сравнению со свободным эмбрионом, имеет более правильные очертания и достаточно

округлую форму. Значительную долю среза занимает крупный, хорошо развитый желудок (Рисунок 12). Гепатопанкреас у личинок форели также достаточно велик, на рисунке 12 показана лишь небольшая его часть, однако на некоторых срезах можно увидеть значительно большую площадь, занимаемую данным органом. Гипаксиальная белая мускулатура в вентральной части среза формирует брюшную стенку. Видны хорошо развитые участки эпаксиальной мускулатуры, отделенной от гипаксиальной соединительнотканными горизонтальными септами.

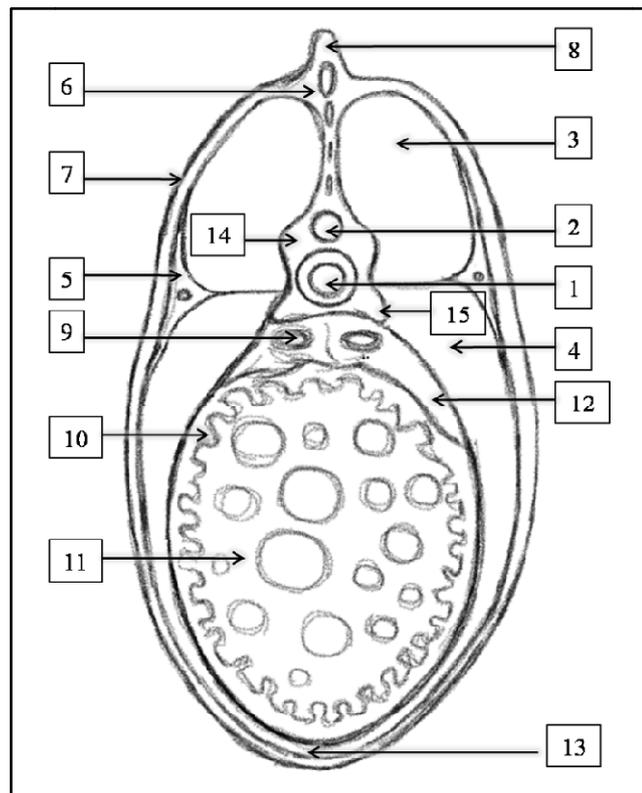


Рисунок 12 – Схема тотального среза личинки радужной форели:

1 – нотохорд; 2 – нервная трубка; 3 – эпаксиальная белая мускулатура; 4 – гипаксиальная белая мускулатура; 5 – красная мускулатура (поверхностная латеральная мышца) и блуждающий нерв; 6 – мускулатура спинного плавника; 7 – эпидермис; 8 – спинной плавник; 9 – почки; 10 – стенка желудка; 11 – химус; 12 – гепатопанкреас; 13 – брюшная стенка; 14 – дорсальная дуга позвонка; 15 – вентральная дуга позвонка.

Хорошо заметны также поверхностные латеральные мышцы с находящимися в их толще блуждающими нервами. Наблюдается разрастание соединительной ткани в области скелета спинного плавника.

В первые 10 суток после выклева белые волокна рыб имеют округлую форму и расположены неплотно друг к другу. Незначительное количество жира отмечено в поверхностной латеральной мышце и под кожей – точечно, в виде капель (Рисунок 13). Красная мускулатура выражена слабо и определяется не на всех срезах.

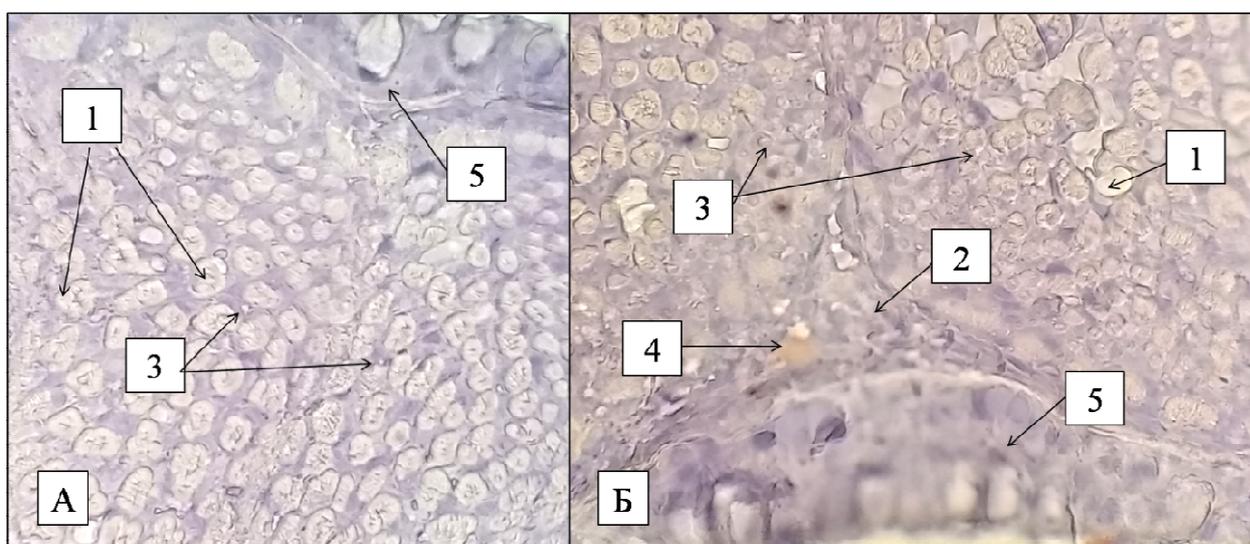


Рисунок 13 – Мускулатура рыб в 1 сутки после выклева. Глубокая (А) и поверхностная (Б) латеральные мышцы: 1 – белые волокна, 2 – красные волокна, 3 – молодые белые волокна, 4 – жировая ткань, 5 – эпителий. Увеличение 10х40.

В возрасте 15 суток белые волокна молоди имеют полигональную форму со скругленными углами. Волокна расположены плотно друг к другу. Красные волокна выражены хорошо, располагаются в поверхностной латеральной мышце и в виде тонкого тяжа – под кожей (Рисунок 14). В белой мускулатуре встречаются очень крупные волокна, мышечная ткань имеет мозаичность. Включения жировой ткани отмечены не только под кожей и в области поверхностной латеральной мышцы, но и между белыми волокнами.

После начала кормления (в 20 суток) у рыб, питавшихся комбикормом, белые волокна угловатой полигональной формы, плотно расположенные друг к

другу. Небольшое количество жировой ткани наблюдается под кожей в виде вкраплений. Рыбы, получавшие замороженный корм, обладают белыми волокнами округлой формы, а жировой ткани у них присутствует больше – в белой и красной мускулатуре, а также под кожей.

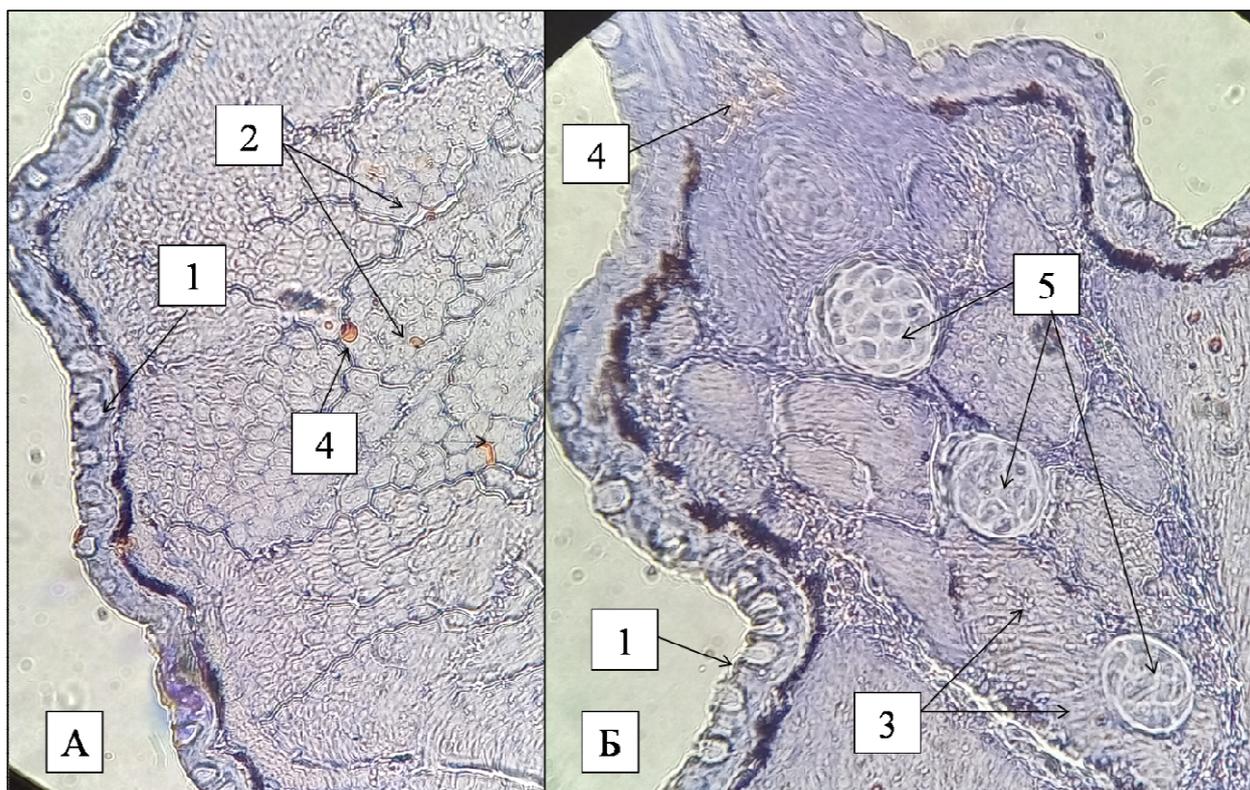


Рисунок 14 – Мускулатура рыб в возрасте 15 суток после выклева. Глубокая латеральная мышца (А) и мускулатура спинного плавника (Б): 1 – эпителий, 2 – белые волокна, 3 – красные волокна, 4 – вкрапления жира, 5 – хрящевый скелет спинного плавника. Увеличение 10х40.

В возрасте 24 суток группа рыб, питавшихся комбикормом, характеризуется белыми волокнами полигональной формы, среди которых присутствуют как угловатые, так и скругленные волокна. Волокна расположены плотно друг к другу, их размеры сходны, поэтому мозаичность практически отсутствует. Жировой ткани у рыб данной группы очень мало. У рыб, потреблявших замороженный корм, в мускулатуре жира отмечено несколько больше. Белые и красные волокна у них округлой формы.

В месячном возрасте форма белых волокон рыб, питавшихся комбикормом, разнообразна – имеются и угловатые, и округлые волокна. Жировой ткани очень мало (Рисунок 15 А). Группа рыб, получавших замороженный корм, обладает округлыми волокнами и небольшим количеством жировой ткани, сосредоточенной в основном под кожей (Рисунок 15 Б). Аналогичная картина наблюдается и в возрасте 34 суток.

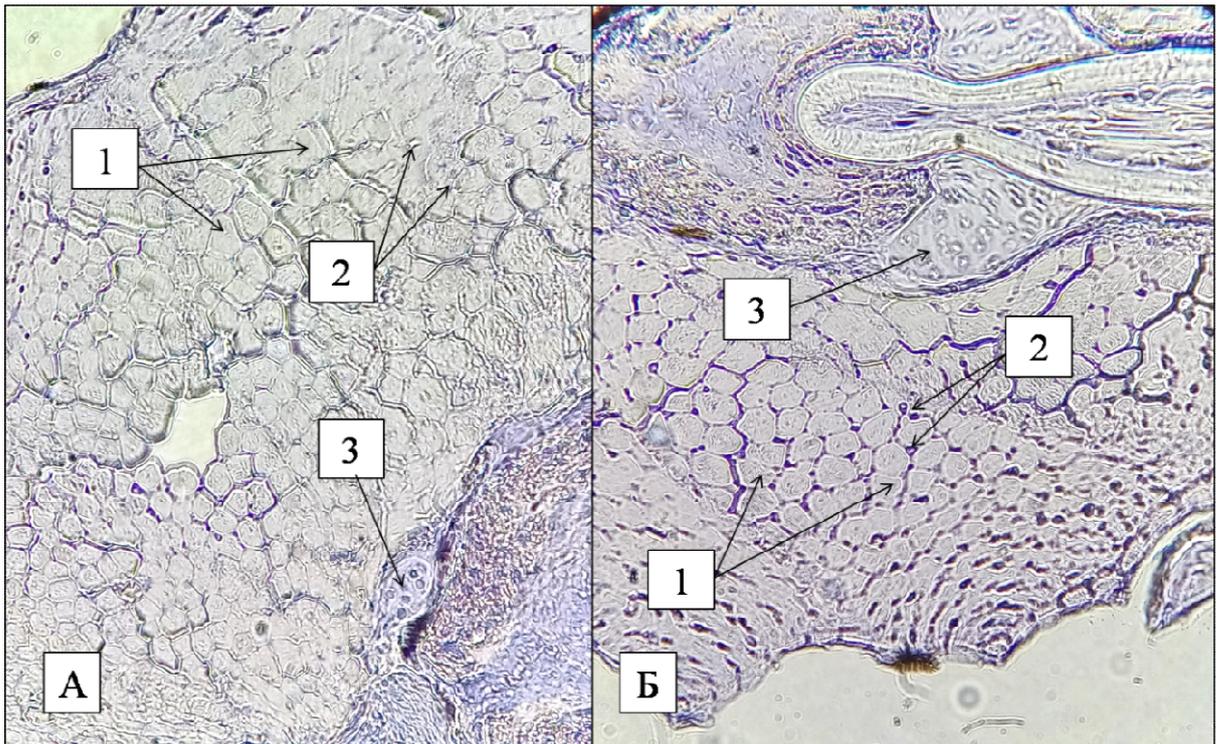


Рисунок 15 – Белая мускулатура рыб в возрасте 29 суток. Глубокая латеральная мышца рыбы, питавшейся комбикормом (А) и замороженным кормом (Б): 1 – белые волокна, 2 – молодые белые волокна, 3 – хрящевая ткань дуг позвонков.

Увеличение 10x40.

В возрасте 41 суток у рыб, питавшихся комбикормом, наблюдается активное жиронакопление под кожей и в толще красной мускулатуры (Рисунок 16). Белые волокна в основном округлой формы. У рыб другой группы жира мало, он сосредоточен под кожей и в области поверхностной латеральной мышцы.

В 50 суток мускулатура рыб, потреблявших комбикорм, характеризуется значительным количеством жировой ткани. Она локализована в красных мышцах,

вокруг хрящевых образований скелета плавников и дуг позвонков, а также – под кожей. Среди белых волокон выражена мозаичность за счет активной гиперплазии. Мускулатура рыб, питавшихся замороженным кормом, содержит намного меньше жира, который располагается в поверхностных латеральных мышцах.

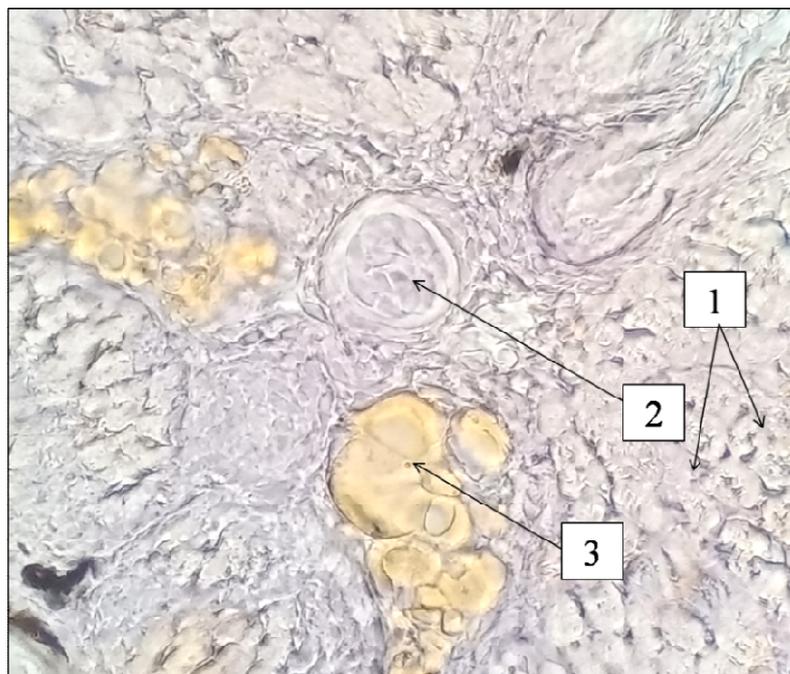


Рисунок 16 – Накопление жировой ткани вокруг скелетных структур спинного плавника у форели в возрасте 41 суток: 1 – красные мышечные волокна, 2 – радиалия спинного плавника, 3 – жировая ткань. Увеличение 10x40.

В возрасте 60 суток рыбы из группы, получавшей комбикорм, имеют значительное количество жировой ткани в мышцах, особенно – среди красных волокон, расположенных вокруг скелетных структур (Рисунок 17). В группе, потреблявшей замороженный корм, у рыб жировая ткань заметна практически только под кожей. В белой мускулатуре она находится в виде небольших вкраплений (Рисунок 18).

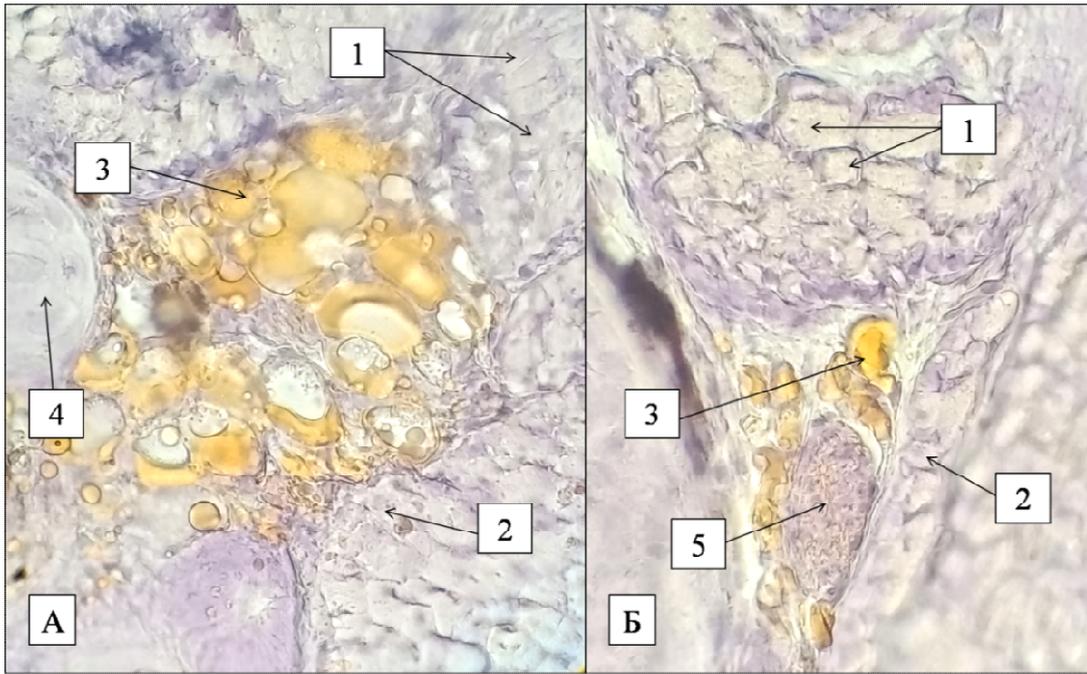


Рисунок 17 – Накопление жира у форели, питавшейся комбикормом, в возрасте 60 суток. Жировая ткань в мускулатуре спинного плавника (А) и поверхностной латеральной мышце (Б): 1 – белые волокна, 2 – красные волокна, 3 – жировая ткань, 4 – радиалия спинного плавника, 5 – блуждающий нерв. Увеличение 10x40.

В обеих группах белая мускулатура состоит из округлых волокон различных диаметров (Рисунок 19), мозаичность наблюдается и в красной мускулатуре.

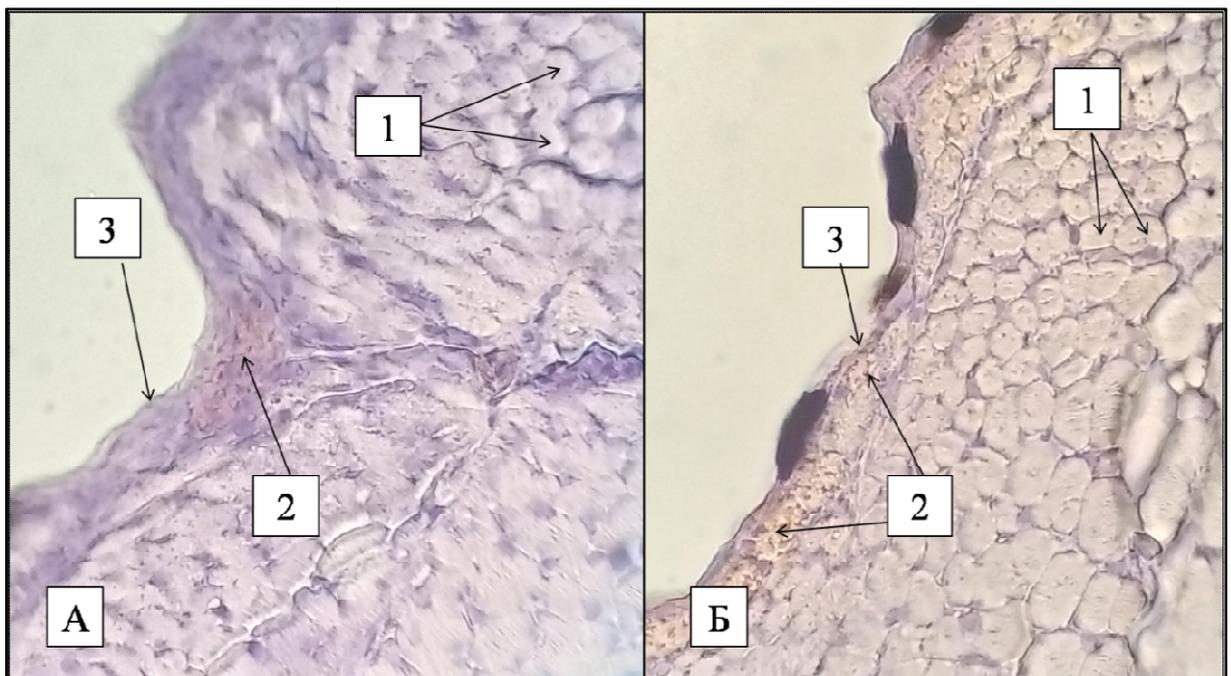


Рисунок 18 – Накопление жира у форели, питавшейся замороженным кормом, в возрасте 60 суток. Жировая ткань в поверхностной латеральной мышце (А) и под кожей (Б): 1 – белые волокна, 2 – жировая ткань, 3 – эпителий. Увеличение 10x40.

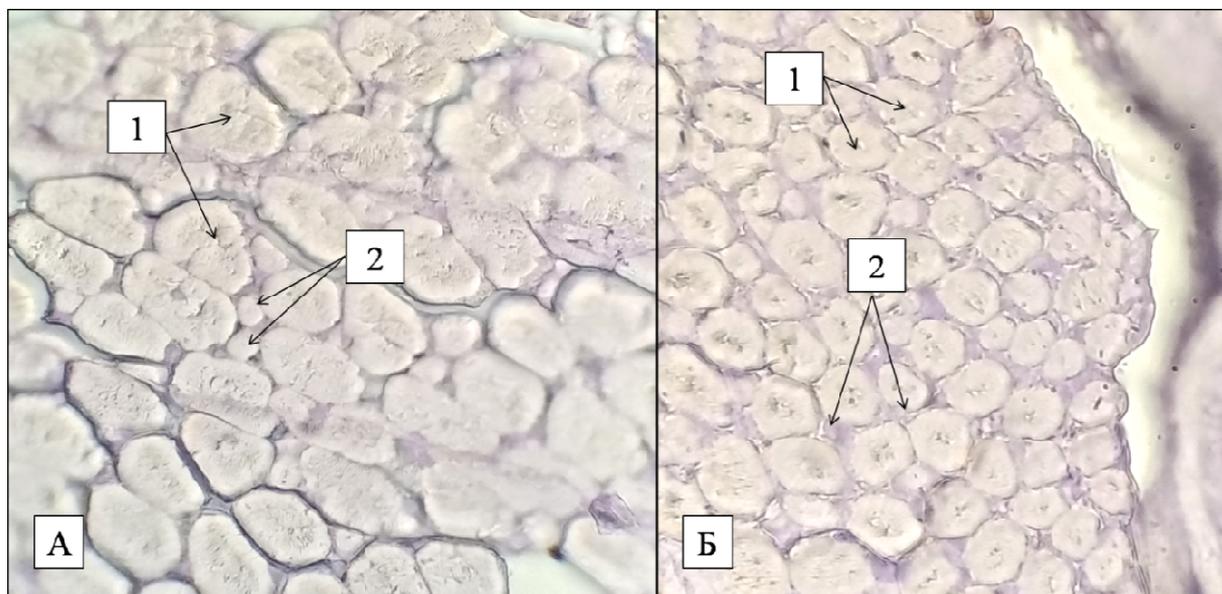


Рисунок 19 – Белая мускулатура рыб в возрасте 60 суток. Глубокая латеральная мышца рыбы, питавшейся комбикормом (А) и замороженным кормом (Б): 1 – белые волокна, 2 – молодые белые волокна. Увеличение 10x40.

3.2.2. Характеристика развития мускулатуры форели

В первые две недели после выклева морфометрические показатели мышечной ткани рыб претерпели значительные изменения, причем наиболее интенсивный их рост пришелся на период с 10 до 15 суток. С момента выклева до 10 суток существенного роста среднего диаметра мышечных волокон не происходило, однако в последующие 5 дней диаметр белых и красных волокон возрос на 58,3 и 48,1% соответственно (Таблица 8). При этом интенсивность гиперплазии с 6 по 10 сутки снижалась, а к 15 суткам возросла на 10%.

В возрасте 20 суток, после начала кормления молоди, средний диаметр белых мышечных волокон у обеих групп рыб был схожим, однако средний диаметр красных волокон у форели, получавшей комбикорм, был больше на 13%.

По интенсивности гиперплазии данная группа отставала от той, которая питалась замороженными кормами, на 4% (Таблица 8).

В возрасте 24 суток мускулатура форели, потреблявшей комбикорм, характеризовалась некоторым уменьшением диаметра белых волокон, а диаметр красных волокон оставался на прежнем уровне. У рыб, получавших замороженный корм, напротив, наблюдался рост диаметров волокон обоих типов. Интенсивность гиперплазии белой мускулатуры также возросла и по-прежнему превышала таковую у другой группы.

К месячному возрасту все морфометрические показатели мышечной ткани рыб, питавшихся комбикормом, увеличились. Диаметр белых и красных волокон возрос на 27,9 и 10,6% соответственно, а интенсивность гиперплазии белых волокон – на 11%.

У молоди, получавшей замороженный корм, значительные изменения произошли в отношении среднего диаметра красных волокон – он возрос на 25%. По данному показателю эта группа опережала другую, однако отставала по остальным показателям (Таблица 8).

К 34 суткам значимых изменений морфометрических показателей у рыб, питавшихся комбикормом, не произошло. У молоди, получавшей замороженный корм, отмечается незначительное увеличение среднего диаметра белых волокон (на 1 мкм) и снижение интенсивности гиперплазии (на 1%). Диаметр красных волокон не изменился.

В возрасте 41 суток у форели, питавшейся комбикормом, наблюдалось увеличение диаметров белых и красных волокон на 7,9 и 14,8% соответственно. Интенсивность гиперплазии незначительно снизилась. У рыб, которых кормили замороженным кормом, наблюдалось уменьшение диаметра белых и красных волокон на 6,9 и 15,0% соответственно. Снизилась у этой группы и интенсивность гиперплазии белых волокон (Таблица 8).

Таблица 8 - Морфометрическая характеристика мускулатуры рыб

Возраст рыб, сутки		Средний диаметр белых волокон, мкм		Средний диаметр красных волокон, мкм		% молодых белых волокон от общего количества (интенсивность гиперплазии)	
		M±m min - max	CV, %	M±m min - max	CV, %	M±m min - max	CV, %
Эндогенное питание	1	8,9±0,22 3,4 – 18,9	30,5	2,4±0,16 0,8 – 5,0	46,0	35,3±1,42 20,0 – 52,0	22,0
	6	8,8±0,20 3,4 – 16,0	28,4	2,5±0,18 0,9 – 5,0	51,5	37,9±1,16 25,0 – 50,0	16,8
	10	8,4±0,22 3,4 – 14,3	31,5	2,7±0,21 0,8 – 5,5	53,6	30,2±1,47 18,2 – 48,3	26,6
	15	13,3±0,37 5,5 – 25,2	33,9	4,0±0,16 2,1 – 6,3	28,0	40,5±1,31 26,7 – 55,0	17,7
Комбикорм	20	12,5±0,26 5,5 – 21,0	25,2	4,5±0,21* 2,1 – 7,1	32,5	28,7±1,08* 17,6 – 40,0	20,7
	24	11,1±0,20* 6,7 – 16,8	21,6	4,7±0,16 2,9 – 7,1	24,1	30,0±1,08* 18,2 – 41,2	19,6
	29	14,2±0,30 7,1 – 21,8	25,5	5,2±0,24* 2,5 – 8,4	32,7	40,9±1,10 26,7 – 53,3	14,8
	34	14,3±0,29 7,6 – 22,3	25,0	5,4±0,28 2,5 – 9,2	36,4	38,9±1,24 28,6 – 50,0	17,5
	41	15,4±0,26* 8,4 – 23,1	20,8	6,2±0,26* 3,8 – 9,2	30,1	36,2±1,22 25,0 – 50,0	18,4
	50	16,6±0,38* 8,0 – 25,6	27,8	6,7±0,36 3,4 – 10,9	37,5	44,6±1,02* 33,3 – 54,5	12,6
Замороженные корма	60	17,0±0,37* 8,0 – 26,0	26,6	6,6±0,25* 3,8 – 10,5	27,3	47,3±1,16* 36,4 – 61,5	13,5
	20	12,3±0,35 5,5 – 23,9	35,1	3,9±0,13 2,1 – 6,3	24,6	32,6±1,25 22,2 – 46,7	21,0
	24	13,5±0,23 8,4 – 21,0	20,6	4,8±0,19 2,5 – 7,6	28,0	38,8±1,44 25,0 – 58,3	20,4
	29	13,8±0,27 8,0 – 21,0	23,5	6,0±0,24 3,4 – 8,8	28,4	37,9±1,25 26,7 – 50,0	18,0
	34	14,7±0,27 8,4 – 21,8	22,8	6,0±0,26 3,4 – 8,8	31,0	35,4±1,34 23,1 – 53,8	20,7
	41	13,7±0,24 7,1 – 20,6	21,2	5,1±0,24 2,9 – 9,2	33,8	34,7±1,36 21,4 – 46,7	21,5
	50	11,9±0,21 7,6 – 19,3	21,6	6,0±0,29 2,5 – 9,2	34,4	29,6±0,95 20,0 – 37,5	17,5
60	14,7±0,28 7,6 – 23,1	23,0	5,5±0,24 2,9 – 8,4	30,1	36,1±1,08 25,0 – 46,2	16,4	

* - Здесь и в других таблицах 9 - 11: разность между группами достоверна при $P \leq 0,05$.

Продолжался рост морфометрических показателей мускулатуры рыб, потреблявших комбикорм, и в возрасте 50 суток. Диаметр белых волокон возрос

на 7,8%, красных – на 8,0%, а интенсивность гиперплазии выросла на 8,4%. У рыб, получавших замороженный корм, напротив, отмечалось снижение интенсивности образования новых белых волокон (на 5%), а средний диаметр зрелых белых волокон уменьшился на 13,2%. Диаметр красных мышечных волокон увеличился на 17,6%, вернувшись к значению, наблюдавшемуся в возрасте 34 суток.

К двум месяцам жизни у рыб, питавшихся комбикормом, существенных изменений диаметров белых и красных волокон не наблюдалось, а интенсивность гиперплазии возросла на 3,3%, достигнув максимального значения за весь период наблюдений. У рыб, получавших замороженный корм, существенно увеличился диаметр белых волокон (на 23,5%), а диаметр красных волокон снизился на 8,4%. Интенсивность гиперплазии возросла на 6,5%.

За весь период наблюдений средний диаметр белых волокон рыб, которых кормили комбикормом, возрос практически в 2 раза по сравнению со значением при выклеве. Диаметр красных волокон увеличился практически в 3 раза. Интенсивность гиперплазии волнообразно изменялась в течение всего периода, но в последние 10 дней значительно увеличилась.

Белые волокна форели, питавшейся замороженным кормом, за весь период увеличились в диаметре на 65,2%, красные – в 2,3 раза. Интенсивность гиперплазии у этих рыб за два месяца наблюдений не превысила в среднем 38,8%.

3.2.3. Распределение диаметров белых и красных мышечных волокон рыб

В первые 10 дней после выклева основным модальным классом среди белых мышечных волокон у предличинки были волокна диаметром 5 – 10 мкм. При этом количество более мелких волокон (3 – 5 мкм) с 1 по 10 сутки возрастало. Промежуточное положение по своему количеству занимали волокна диаметром 10 – 15 мкм, а крупных, превышающих 20 мкм, присутствовало незначительное количество (Рисунок 20).

К 15 суткам основной модальный класс сместился в сторону волокон диаметром 10 – 15 мкм. Несколько меньшая доля пришлась на волокна диаметром 5 – 10 мкм и 15 – 20 мкм. Самых крупных волокон у форели в этом возрасте отмечалось достаточно много (11,3%).

У рыб, питавшихся комбикормом, в возрасте 20 и 24 суток преобладали белые волокна диаметром 10 – 15 мкм. Второе место по количеству занимали мелкие волокна. В 29 и 34 суток основную массу составляли по-прежнему волокна диаметром 10 – 15 мкм, однако значительно возросло количество более крупных волокон, а число мелких – снизилось. На долю самых крупных волокон приходилось около 10% (Рисунок 21 А).

К 41 суткам основным модальным классом стали волокна диаметром 15 – 20 мкм, незначительно превысив число более мелких. При этом увеличилось количество волокон диаметром 5 – 10 мкм (до 5,3%).

В возрасте 50 суток у молоди, потреблявшей комбикорм, резко возросла доля очень крупных белых волокон (28,7%), а к двухмесячному возрасту их количество достигло 30%. При этом в возрасте 60 суток у этих рыб не выделяется какой-либо основной модальный класс, поскольку примерно равные доли приходятся на три группы диаметров волокон (10 – 15; 15 – 20 и 20 – 25 мкм). Количество мелких волокон составляло 6% (Рисунок 21 А).

После начала кормления (20 суток) у рыб, питавшихся замороженным кормом, в отличие от другой группы, однородности диаметров белых мышечных волокон отмечено не было. Основное количество приходилось на волокна диаметром 5 – 10 и 10 – 15 мкм. Волокон более крупного диаметра было несколько меньше, а на долю самых крупных приходилось 7,3%, что значительно выше, чем у рыб, питавшихся комбикормом, в том же возрасте.

Однако с возраста 24 суток и до завершения опыта основным модальным классом оставались волокна диаметром 10 – 15 мкм. До 41 суток на втором месте по количеству оказывались более крупные волокна (15 – 20 мкм), число самых мелких и самых крупных незначительно колебалось, оставаясь небольшим (Рисунок 21 Б).

В возрасте 50 суток количество волокон диаметром 10 – 15 мкм превышало 70%, а доля самых мелких волокон значительно выросла (до 18%). Самых крупных волокон отмечено практически не было. К двухмесячному возрасту число последних увеличилось, но было в 3 раза меньшим, чем у другой группы. Менее 30% составляли волокна диаметром 15 – 20 мкм, основной модальный класс оставался прежним (Рисунок 21 Б).

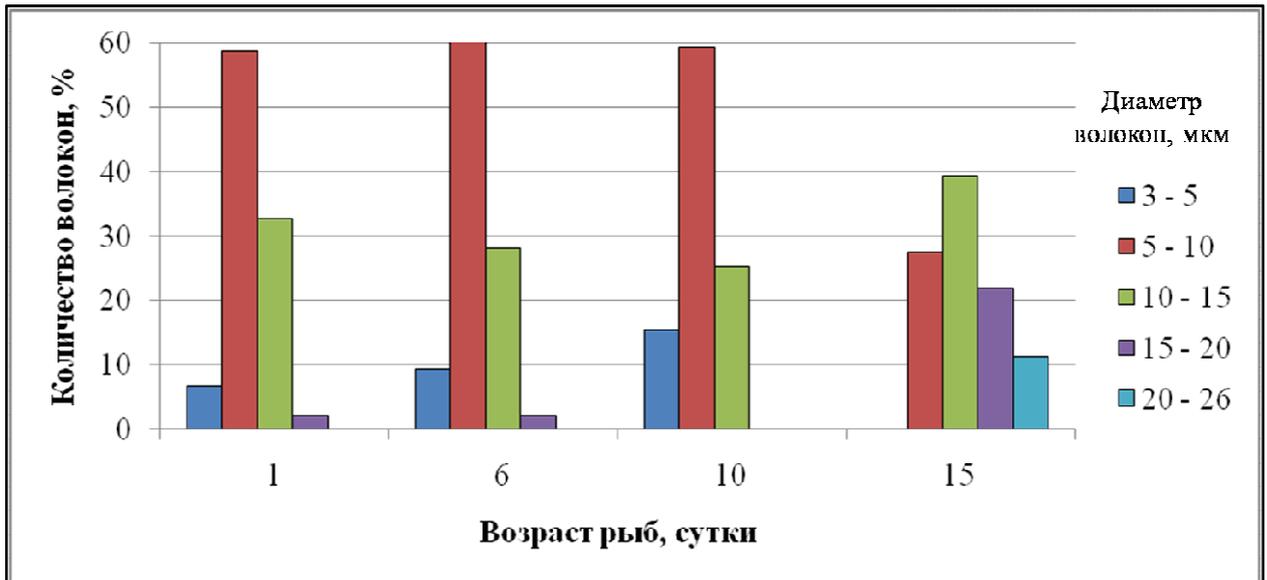


Рисунок 20. – Распределение диаметров белых волокон форели на этапе эндогенного питания

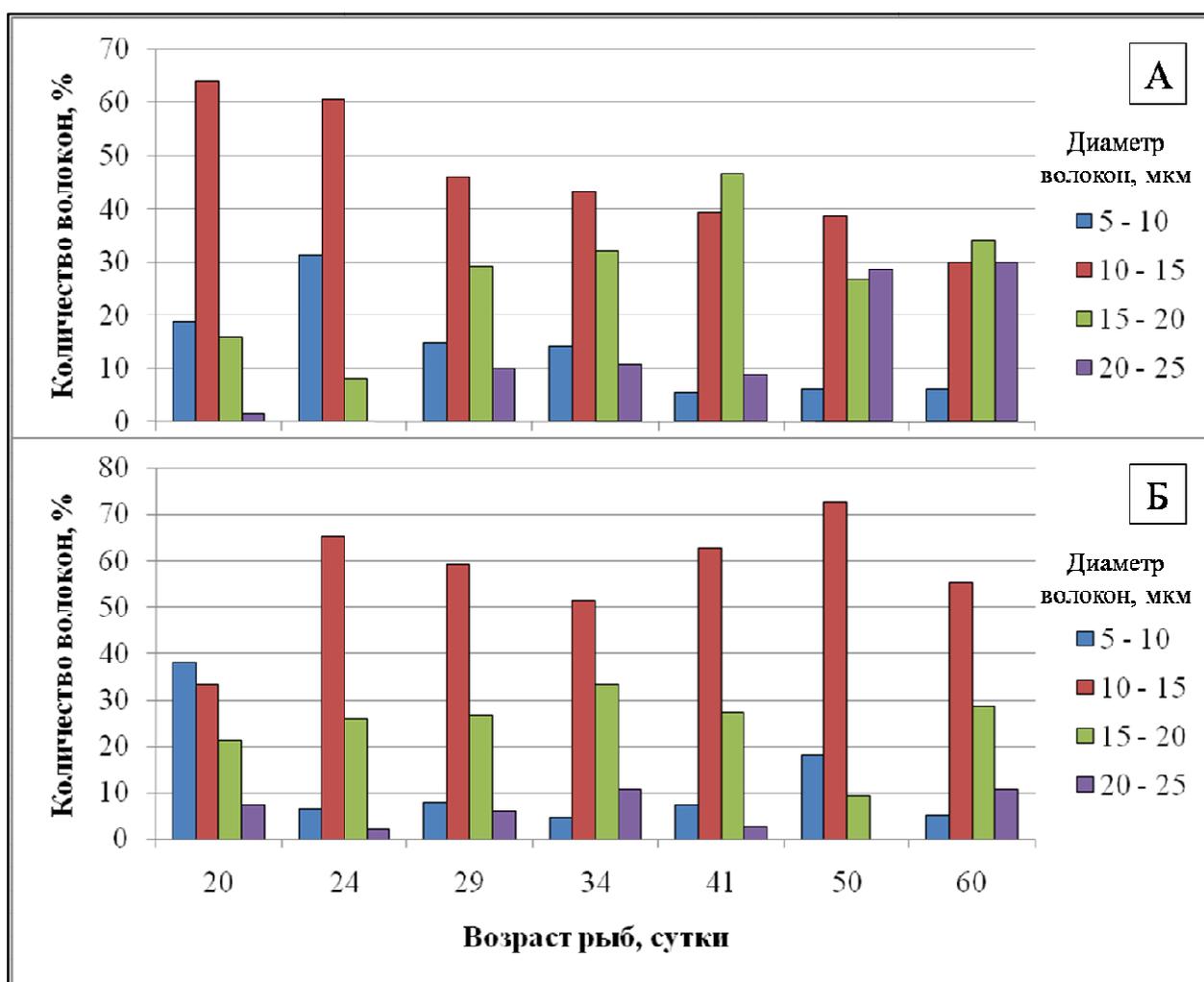


Рисунок 21. – Распределение диаметров белых волокон рыб, питавшихся комбикормом (А) и замороженным кормом (Б).

В первые сутки после выклева у рыб основная доля красных мышечных волокон приходилась на волокна диаметром 2 – 4 мкм (54%). К 6 суткам их количество практически сравнялось с волокнами более мелкого диаметра (0,5 – 2,0 мкм). В возрасте 10 суток мелких волокон насчитывалось более 40%, но к 15 суткам они практически не обнаруживались (Рисунок 22).

Основной модальный класс в двухнедельном возрасте составляли красные волокна диаметром 2 – 4 и 4 – 6 мкм, с незначительным преобладанием последних. Появились и более крупные волокна, составив 4% от общего числа (Рисунок 22).

После начала кормления (в возрасте 20 суток) у молоди, питавшейся комбикормом, основную массу красных мышечных волокон составляли волокна

диаметром 2 – 4 и 4 – 6 мкм. На долю более крупных (6 – 8 мкм) волокон приходилось 22%.

В возрасте 24 суток основной модальный класс составляли волокна диаметром 4 – 6 мкм (более 50%), а к месячному возрасту их количество снизилось, сравнявшись с числом волокон толщиной 6 – 8 мкм. Также к 29 суткам в красной мускулатуре молоди, потреблявшей комбикорм, появились более крупные волокна (8 – 10 мкм) в небольшом количестве (6%). В дальнейшем число таких волокон росло, и к 34 дню жизни рыб достигло 14%, а к 41 дню – 20% при сохранении количества волокон диаметром 4 – 6 и 6 – 8 мкм (Рисунок 23 А).

В возрасте 50 суток наблюдалось большое разнообразие диаметров красных волокон. Помимо вышеперечисленных интервалов, в мускулатуре присутствовало значительное количество очень крупных волокон (10 – 12 мкм). К двум месяцам жизни их доля снизилась за счет существенного увеличения числа волокон диаметром 6 – 8 мкм (Рисунок 23 А).

У рыб, потреблявших замороженный корм, в возрасте 20 суток красные волокна обладали высокой степенью однородности диаметров. Всю массу волокон практически полностью составляли волокна двух размерных групп – 2 – 4 и 4 – 6 мкм. В значительном количестве присутствовали волокна диаметром 6 – 8 мкм (Рисунок 23 Б). В дальнейшем число этих волокон резко возросло, к месячному возрасту достигнув 36%. Кроме того, были отмечены в большом количестве и крупные волокна (8 – 10 мкм).

К 41 суткам произошло увеличение числа мелких волокон (4 – 6 мкм), которые составили выраженное большинство (54%). В возрасте 50 суток у рыб, потреблявших замороженный корм, наблюдалось наибольшее за весь период наблюдений (22%) количество волокон диаметром 8 – 10 мкм, которое к двум месяцам жизни снизилось до 8%. Основным модальным классом в возрасте 60 суток являлись красные волокна диаметром 4 – 6 мкм.

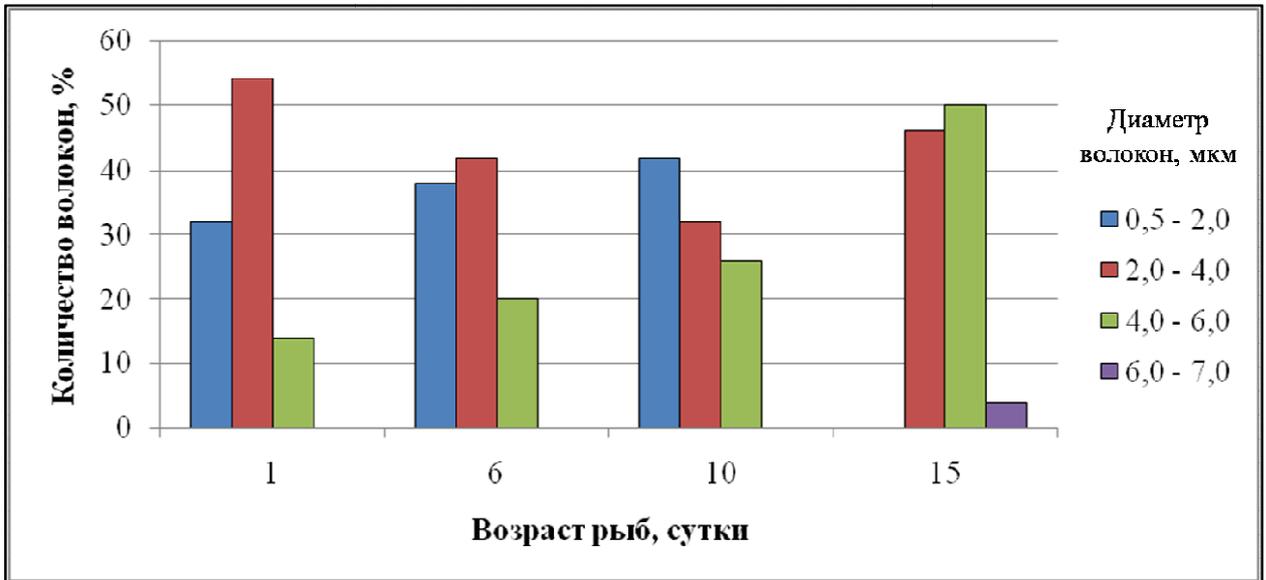


Рисунок 22. – Распределение диаметров красных волокон рыб на этапе эндогенного питания

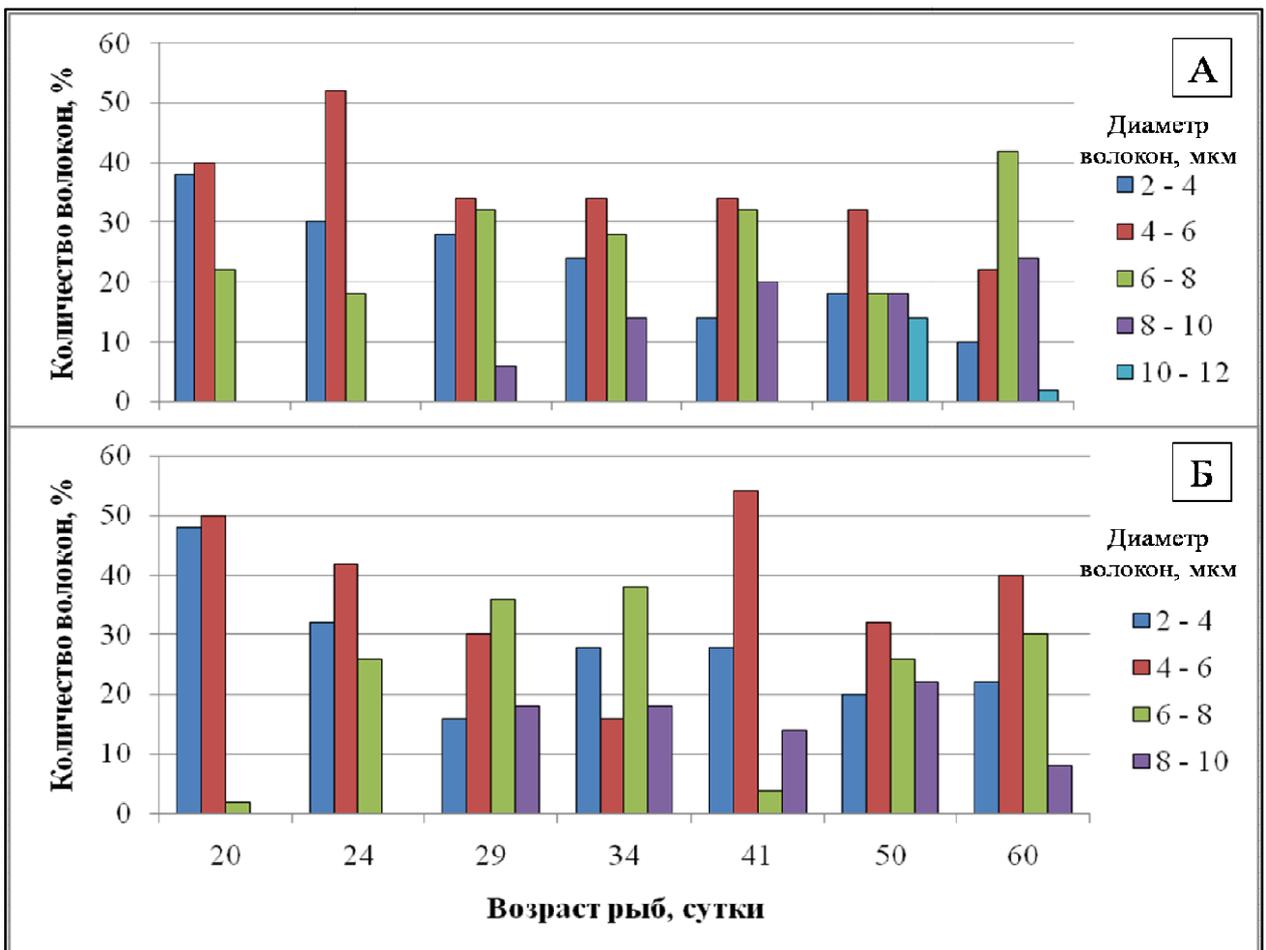


Рисунок 23. – Распределение диаметров красных волокон рыб, питавшихся комбикормом (А) и замороженным кормом (Б).

3.2.4. Соотношение различных типов тканей в белой мускулатуре рыб

При выклеве предличинки форели обладали невысокой плотностью белой мускулатуры. Жировой ткани на срезах отмечено практически не было. Лишь к 15 суткам жир на гистосрезах был выявлен, причем его содержание являлось достаточно высоким (4,2%) (Таблица 9).

После начала кормления у рыб обеих групп отмечалось схожее содержание мышечной ткани, но жировой ткани было больше у рыб, получавших замороженный корм (на 66,7%).

В возрасте 24 суток у форели, получавшей комбикорм, содержание мышечной ткани было больше, чем у другой группы на 5%, но жировой – меньше почти в 2 раза. В дальнейшем содержание мышечной ткани у рыб, получавших комбикорм, снижалось, как и доля жировой ткани, и в месячном возрасте эти показатели также были ниже, чем у молоди, которую кормили замороженным кормом (на 11,8% и в 2,5 раза соответственно).

Содержание мышечной ткани у обеих групп стало одинаковым к 34 суткам. При этом жировой ткани по-прежнему обнаруживалось больше у рыб, получавших замороженный корм (в 2,5 раза). Однако к 41 суткам у форели, питавшейся комбикормом, резко возросло количество жировой ткани, и по данному показателю две группы стали идентичными. Тем не менее, у форели, которую кормили замороженным кормом, снизилось содержание мышечной ткани, и по этому показателю она отстала от другой группы на 7,9% (Таблица 9).

В возрасте 50 суток содержание мышечной ткани у особей обеих групп оставалось на прежнем уровне, однако содержание жира у рыб, питавшихся замороженным кормом, значительно снизилось (на 83,8%) и стало уступать таковому у другой группы в 2 раза.

К двухмесячному возрасту содержание жировой ткани у рыб, получавших комбикорм, достигло максимального среднего значения за весь период наблюдений и существенно превысило данный показатель у другой группы (в 2,8

раза). Содержание мышечной ткани, напротив, снизилось, что объясняется увеличением доли жира (Таблица 9).

Таблица 9 - Соотношение различных типов тканей в мускулатуре рыб, %

Возраст рыб, сутки		Ткань					
		мышечная		соединительная		жировая	
		M±m min - max	CV, %	M±m min - max	CV, %	M±m min - max	CV, %
Эндогенное питание	1	76,5±0,96 75,0 – 78,3	2,2	23,5±0,96 21,7 – 25,0	7,1	-	-
	6	73,5±1,34 70,8 – 75,0	3,2	26,5±1,34 25,0 – 29,2	8,7	-	-
	10	77,2±0,62 76,3 – 78,4	1,4	22,8±0,62 21,6 – 23,7	4,7	-	-
	15	78,1±0,12 77,9 – 78,3	0,3	17,7±0,58 16,7 – 18,7	5,6	4,2±0,49 3,3 – 5,0	20,3
Комбикорм	20	82,0±0,72 80,6 – 83,0	1,5	16,2±0,84 15,2 – 17,9	9,0	1,8±0,15* 1,5 – 2,0	14,2
	24	81,3±0,51* 80,6 – 82,3	1,1	17,2±0,47 16,3 – 17,7	4,7	1,5±0,12* 1,3 – 1,7	14,2
	29	73,5±1,17* 71,2 – 75,0	2,8	25,7±1,23* 24,2 – 28,1	8,3	0,8±0,09* 0,7 – 1,0	18,3
	34	76,5±0,96 75,0 – 78,3	2,2	21,6±0,90* 20,0 – 23,1	7,2	1,9±0,09* 1,7 – 2,0	8,2
	41	84,7±0,32* 84,2 – 85,3	0,7	8,9±0,53* 8,4 – 10,0	10,3	6,4±0,35 5,8 – 7,0	9,5
	50	85,3±1,53* 82,6 – 87,9	3,1	7,9±1,27* 5,7 – 10,1	27,8	6,8±0,27* 6,4 – 7,3	7,0
Замороженные корма	20	78,1±0,69* 76,9 – 79,3	1,5	14,8±0,76* 13,4 – 16,0	8,9	7,1±0,12* 6,9 – 7,3	2,8
	20	81,9±0,64 80,6 – 82,6	1,3	15,1±0,53 14,6 – 16,2	6,1	3,0±0,12 2,8 – 3,2	6,7
	24	77,4±1,81 75,2 – 81,0	4,1	19,4±1,66 16,1 – 21,3	14,8	3,2±0,17 2,9 – 3,5	9,4
	29	82,2±1,22 80,0 – 84,2	2,6	15,8±1,11 14,0 – 17,8	12,1	2,0±0,12 1,8 – 2,2	10,0
	34	76,5±0,67 75,4 – 77,7	1,5	18,7±0,73 17,3 – 19,7	6,8	4,8±0,15 4,5 – 5,0	5,0
	41	78,5±1,45 75,6 – 80,0	3,2	16,6±1,52 14,9 – 19,6	27,8	6,8±0,27 4,8 – 5,2	4,7
	50	77,6±1,15 76,3 – 79,9	2,6	18,7±1,05 16,6 – 20,0	9,7	3,7±0,15 3,5 – 4,5	6,7
60	85,8±1,22 84,2 – 88,2	2,5	11,7±0,94 9,8 – 12,8	14,0	2,5±0,29 2,0 – 3,0	19,9	

Содержание жировой ткани у рыб группы, потреблявшей комбикорм, за весь период наблюдений возросло по сравнению с этим показателем до начала кормления, а у другой группы, напротив, снизилось.

Таким образом, к концу наблюдений рыбы, питавшиеся комбикормом, превосходили молодь, получавшую замороженный корм, по всем изученным морфометрическим показателям соматической мускулатуры. Средний диаметр белых и красных мышечных волокон оказался больше на 16 и 20% соответственно. Интенсивность гиперплазии белой мускулатуры форели, получавшей комбикорм, была выше на 11,2%.

У рыб, питавшихся комбикормом, на протяжении всего опыта процесс гипертрофии белых мышечных волокон происходил интенсивнее, чем у молоди, получавшей замороженный корм. В последние 10 дней наблюдений количество крупных волокон (20 – 25 мкм) у форели, которую кормили комбикормом, значительно превышало их число у другой группы. Несмотря на достаточно активную гиперплазию белых волокон у рыб, потреблявших замороженный корм, гипертрофия у них происходила очень медленно, что объясняет обилие волокон небольшого диаметра.

Рост красных мышечных волокон в диаметре происходил более интенсивно у рыб, питавшихся замороженным кормом, до возраста 29 суток, а в дальнейшем ситуация изменилась на противоположную. Вторым месяцем опыта характеризовался интенсивным ростом медленных волокон у молоди, которую кормили комбикормом. В последние 10 дней наблюдений у рыб этой группы были отмечены очень крупные волокна (10 - 12 мкм), которых у молоди, получавшей замороженный корм, не обнаруживалось. Различия между группами к концу наблюдений также состояли в основном модальном классе диаметров волокон, и у рыб, питавшихся комбикормом, его составляли более крупные волокна по сравнению с другой группой.

Накопление жировой ткани в соматических структурах тела наиболее интенсивно происходило до 34 суток у молоди, питавшейся замороженным кормом, затем данный показатель сравнялся у обеих групп (к 41 суткам), а в дальнейшем жиронакопление было интенсивнее, напротив, у рыб, получавших комбикорм.

3.3. Морфометрические показатели органов желудочно-кишечного тракта молоди форели

В возрасте 50 и 60 суток рыбы из обеих исследуемых групп обладали хорошо сформированным V-образным желудком, занимающим значительную часть полости тела. В передней части, покрывая желудок спереди и справа, располагалась крупная печень. У основания кишечника присутствовали пилорические придатки небольшой длины. Сам кишечник представлял собой относительно короткую тонкую трубку с одним слабым изгибом в её начальном участке.

Вокруг пищеварительных органов рыб, питавшихся комбикормом (в особенности – около печени), располагалось небольшое количество висцерального жира, которого у молоди, потреблявшей замороженный корм, практически не наблюдалось.

В возрасте 50 суток после выклева относительная масса органов пищеварительного тракта (печени, желудка и кишечника) рыб, питавшихся замороженным кормом, была меньше, чем у особей из другой группы, на 27,2% (Таблица 10). Меньшая относительная длина кишечника также отмечалась у форели, получавшей замороженный корм (на 25,8%). Однако в двухмесячном возрасте достоверных различий по данным показателям у двух исследуемых групп не наблюдалось.

Таблица 10 - Органы пищеварительного тракта радужной форели

Возраст рыб, сутки	Вид корма	Желудочно-кишечный тракт, в % от массы тела		Длина кишечника, в % от длины тела по Смитту	
		M±m min - max	CV,%	M±m min - max	CV,%
50	комбикорм	10,3±0,94 8,5 – 12,7	20,5	22,5±1,10 20,0 – 25,5	10,9
	замороженный корм	7,5±0,46* 5,7 – 8,3	13,7	16,7±0,95* 13,5 – 19,2	12,7
60	комбикорм	8,9±0,65 7,9 – 11,4	16,3	21,6±1,08 19,6 – 25,5	11,2
	замороженный корм	8,2±0,53 6,3 – 14,6	14,6	20,9±1,11 18,8 – 24,9	11,9

На тотальных поперечных срезах кишки радужной форели в возрасте 50 и 60 суток с момента выклева видны два слоя мышечной оболочки стенки кишки (наружный – продольный и внутренний – циркулярный), состоящие из гладкой мышечной ткани (Рисунок 24 А).

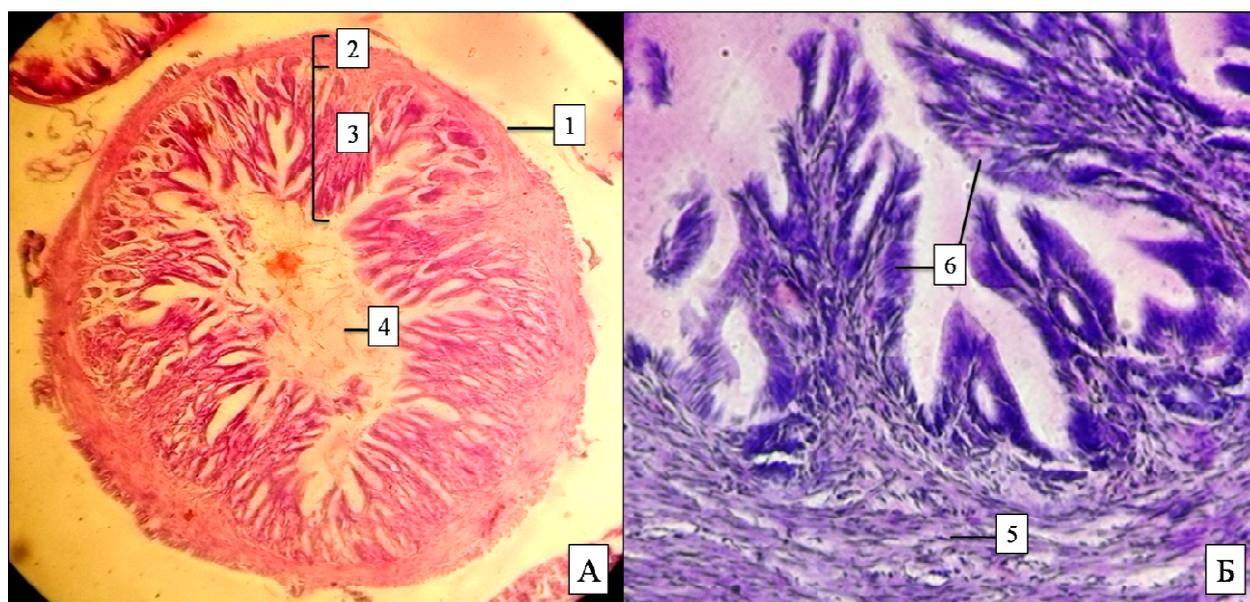


Рисунок 24 – Поперечный срез кишки молоди радужной форели в возрасте 60 суток при малом (А) и большом (Б) увеличении: 1 – серозная оболочка; 2 – наружный (продольный) слой мышечной оболочки; 3 – внутренний (циркулярный) слой мышечной оболочки; 4 – просвет кишки с химусом; 5 – гладкие миоциты мышечной оболочки; 6 – однослойный каёмчатый эпителий слизистой оболочки. Увеличение 10x10 (А) и 10x40 (Б).

Слизистая оболочка и ее собственная пластинка образуют многочисленные складки, выстланные однослойным каемчатым эпителием (Рисунок 24 А, Б), содержащим, помимо реснитчатых клеток, значительное количество бокаловидных. Подслизистая основа выражена слабо, практически сразу переходя в мышечную оболочку. Снаружи находится тонкая серозная оболочка, на некоторых препаратах утраченная.

Характер складок слизистой оболочки у рыб различных возрастов отличается. Так, в возрасте 50 суток складки в кишках форели из обеих групп имели вид простых неразветвленных конических или цилиндрических вытянутых образований (Рисунок 25 А, Б). В двухмесячном возрасте складки обладали сложной формой, «ветвились», формируя обширную поверхность всасывания (Рисунок 25 В, Г).

У исследуемых групп молоди форели отмечались различия в толщине оболочек стенки кишки. В возрасте 50 суток у рыб, потреблявших комбикорм, высота складок слизистой оболочки была больше, чем у молоди другой группы, на 26,2%. Существенные различия наблюдались в толщине мышечной оболочки. Ее внутренний слой в 3 раза превосходил вторую группу, а наружный – в 2 раза (Таблица 11).

В двухмесячном возрасте высота складок слизистой оболочки, напротив, оказалась больше у молоди, потреблявшей замороженный корм (на 32,7%). Толщина кольцевого и продольного слоев мышечной оболочки была выше у рыб, питавшихся комбикормом (в 3 и 1,4 раза соответственно) (Таблица 11).

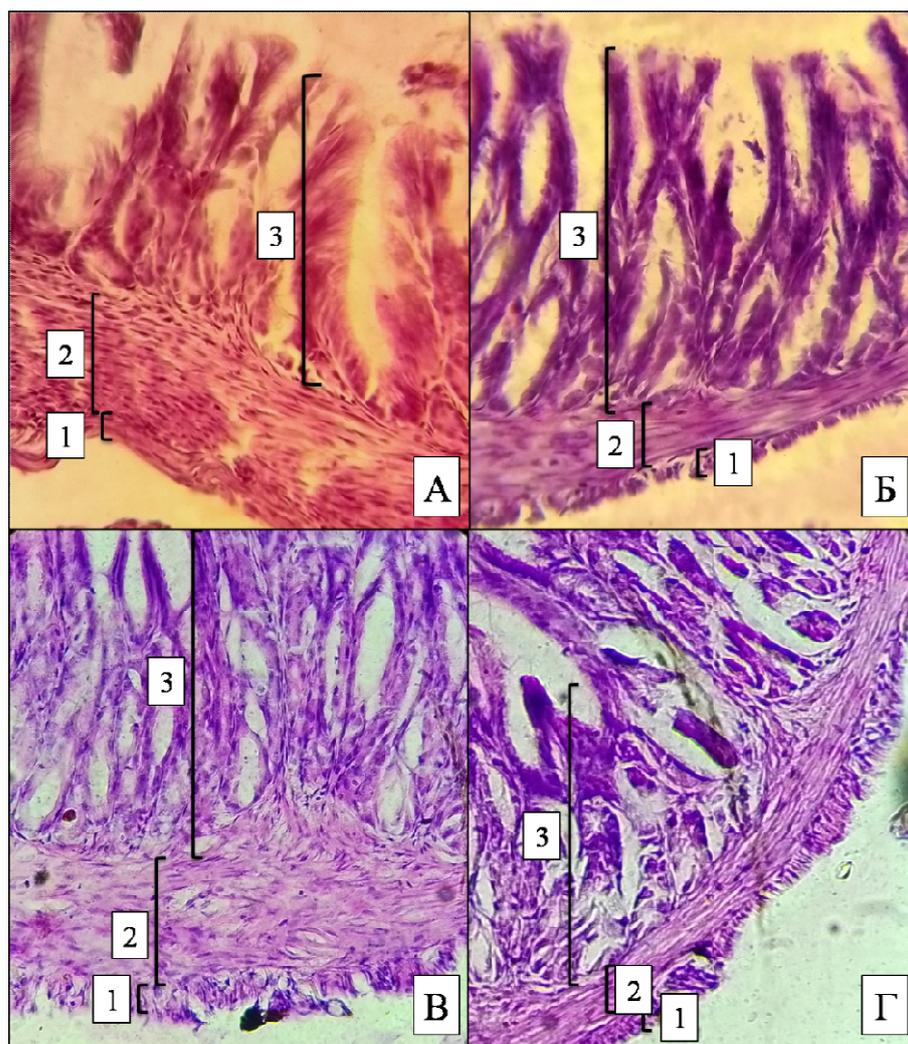


Рисунок 25 – Стенка кишки молоди радужной форели: А – питание комбикормом (возраст – 50 суток); Б – питание замороженным кормом (возраст – 50 суток); В – питание комбикормом (возраст – 60 суток); Г - питание замороженным кормом (возраст – 60 суток); 1 – наружный слой мышечной оболочки; 2 – внутренний слой мышечной оболочки; 3 – слизистая оболочка (её складки). Увеличение 10x40.

Таблица 11 - Морфометрические показатели стенки тонкой кишки молоди радужной форели, мкм

Вид корма	Возраст рыб, сутки	Высота складок слизистой оболочки		Толщина внутреннего (кольцевого) слоя мышечной оболочки		Толщина наружного (продольного) слоя мышечной оболочки	
		M±m min - max	CV, %	M±m min - max	CV, %	M±m min - max	CV, %
Комбикорм	50	288,0±5,64* 192,0 – 432,0	18,6	79,9±1,46* 56,0 – 108,0	17,4	23,1±0,82* 9,6 – 40,0	33,8
	60	157,3±3,52* 100,0 – 232,0	21,2	83,5±2,09* 40,0 – 116,0	23,8	15,0±0,66* 6,0 – 28,0	41,7
Замороженный корм	50	212,7±5,42 112,0 – 308,0	24,2	27,0±0,64 14,0 – 40,0	22,6	10,5±0,39 4,8 – 20,4	34,7
	60	208,8±2,27 160,0 – 248,0	10,3	29,4±0,81 16,0 – 44,0	26,1	11,0±0,39 4,8 – 18,0	33,4

Кроме того, у форели в 50 и 60 суток после выклева присутствовали пилорические придатки в количестве нескольких десятков. В свою очередь, они обладали теми же оболочками, что и стенка кишки. Однако мышечная оболочка пилорических придатков развита слабо, а слизистая оболочка характеризовалась немногочисленными ($5,7 \pm 0,26$) мощными складками, с расположенными на их поверхности, помимо реснитчатых, крупными бокаловидными клетками (Рисунок 26).

Средний диаметр пилорических придатков форели, питавшейся комбикормом, в возрасте 50 и 60 суток составлял $206,7 \pm 8,0$ и $237,9 \pm 13,4$ мкм соответственно. У молоди, получавшей замороженный корм, данный показатель в 50 и 60 суток имел значения $210,1 \pm 12,1$ и $228,5 \pm 8,2$ мкм соответственно. Между одновозрастными рыбами разных групп различий по диаметру пилорических придатков не выявлено.

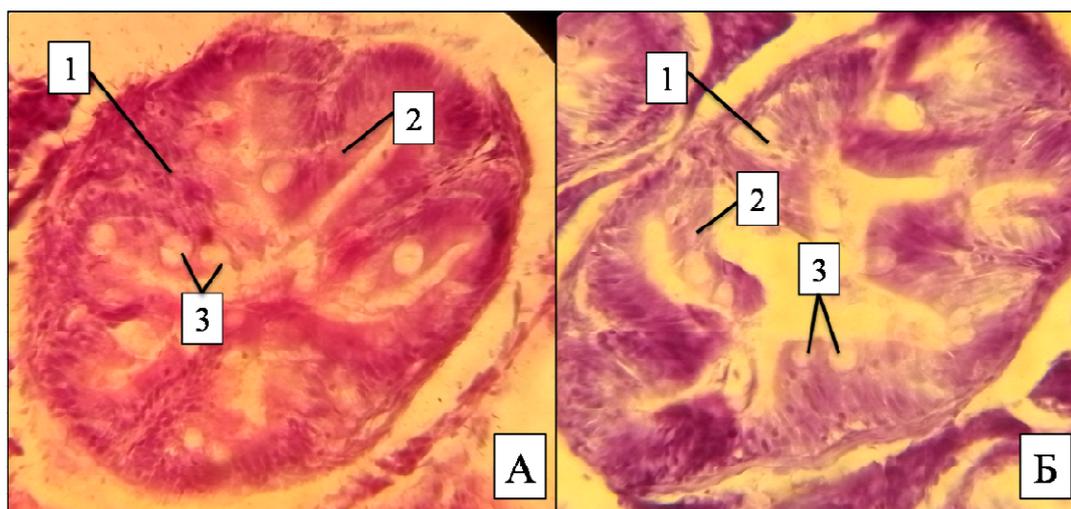


Рисунок 26 – Поперечный срез пилорических придатков двухмесячной радужной форели, питавшейся комбикормом (А) и замороженным кормом (Б): 1 – складка слизистой оболочки; 2 – каёмчатый эителий слизистой оболочки; 3 – бокаловидные клетки. Увеличение 10x40.

На гистологических срезах печени радужной форели из обеих исследуемых групп в возрасте 50 и 60 суток видны мелкие гепатоциты, имеющие зернистый вид (Рисунок 27). Печень выглядит ажурной в связи с наличием большого количества жировых включений, что является вариантом нормы для молоди, находящейся на этапе личинки и сравнительно недавно перешедшей на полностью экзогенное питание. В толще органа заметны многочисленные кровеносные сосуды различных размеров (Рисунок 27 Б, Г). При этом визуальных отличий между печенью рыб из разных групп не наблюдается.

У нескольких особей из группы, потреблявшей комбикорм, выявлены патологические процессы в печени (Рисунок 28). Архитектоника органа нарушена, наблюдается значительная инфильтрация лейкоцитов в окружающую кровеносные сосуды ткань.

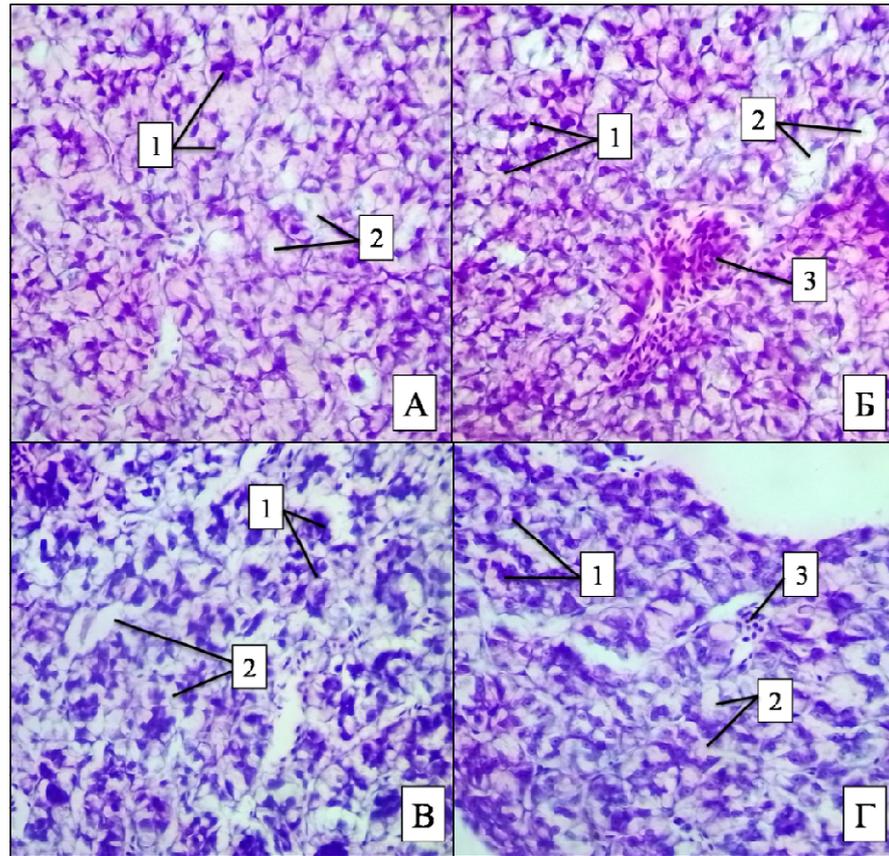


Рисунок 27 – Печень радужной форели: А – питание комбикормом (возраст – 50 суток); Б – питание замороженным кормом (возраст – 50 суток); В – питание комбикормом (возраст – 60 суток); Г - питание замороженным кормом (возраст – 60 суток); 1 – гепатоциты; 2 жирные включения; 3 – кровеносный сосуд.

Увеличение 10x40.

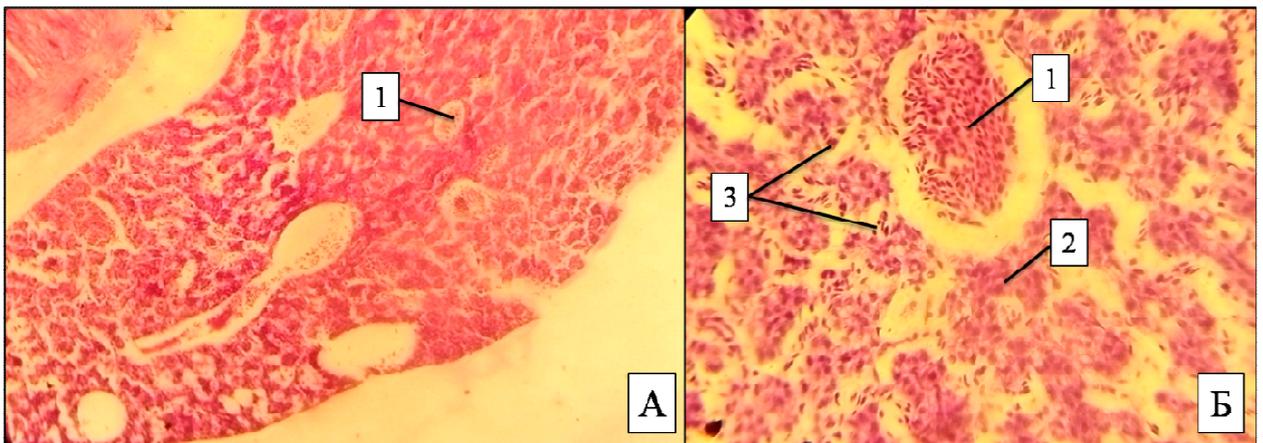


Рисунок 28 – Патологические изменения в печени радужной форели (питание комбикормом, возраст – 60 суток): А – тотальный срез; Б – ткань вокруг кровеносного сосуда; 1 – кровеносный сосуд; 2 – гепатоциты; 3 – инфильтрация печеночной ткани лейкоцитами. Увеличение 10x10 (А) и 10x40 (Б).

Относительная масса органов желудочно-кишечного тракта и длина кишечника были в возрасте 50 суток выше у форели, питавшейся комбикормом, что свидетельствует о более интенсивном развитии этих органов по сравнению с рыбами из другой группы. В двухмесячном возрасте группы по данным показателям не различались.

Стенка кишечника рыб из двух исследуемых групп отличалась по толщине оболочек. Мощное развитие мышечной оболочки кишки у молоди, потреблявшей комбикорм, связано с тем, что кормовые гранулы плотнее по сравнению с замороженными кормами.

У рыб, питавшихся замороженным кормом, в двухмесячном возрасте, при относительно тонкой мышечной оболочке кишечника отмечалась большая, чем у форели, потреблявшей комбикорм, высота складок слизистой оболочки, что, возможно, связано с более высокой скоростью прохождения химуса по пищеварительному тракту и необходимостью увеличения всасывающей поверхности кишечного эпителия.

Также для оценки морфометрических характеристик клеток крови исследуемой молоди при завершении опыта выполнялись мазки крови личинок из обеих групп. Ввиду малого объема крови у каждой отдельно взятой особи, иные гематологические методы исследований, помимо анализа с помощью световой микроскопии, не применялись.

Поскольку рыбам свойственно интраваскулярное кроветворение, на мазках крови радужной форели из двух исследуемых групп в двухмесячном возрасте присутствуют эритроциты на различных стадиях созревания (Рисунок 29). Зрелые клетки имеют удлиненную овальную или веретеновидную форму и удлиненные ядра, окрашенные темно-фиолетовым цветом.

Незрелые эритроциты обладают относительно крупными ядрами, которые окрашиваются менее интенсивно по сравнению с ядрами зрелых клеток. Красные кровяные клетки на более ранних этапах созревания («бластные» формы) имеют круглую форму и круглое, достаточно крупное ядро, занимающее большую часть клетки.

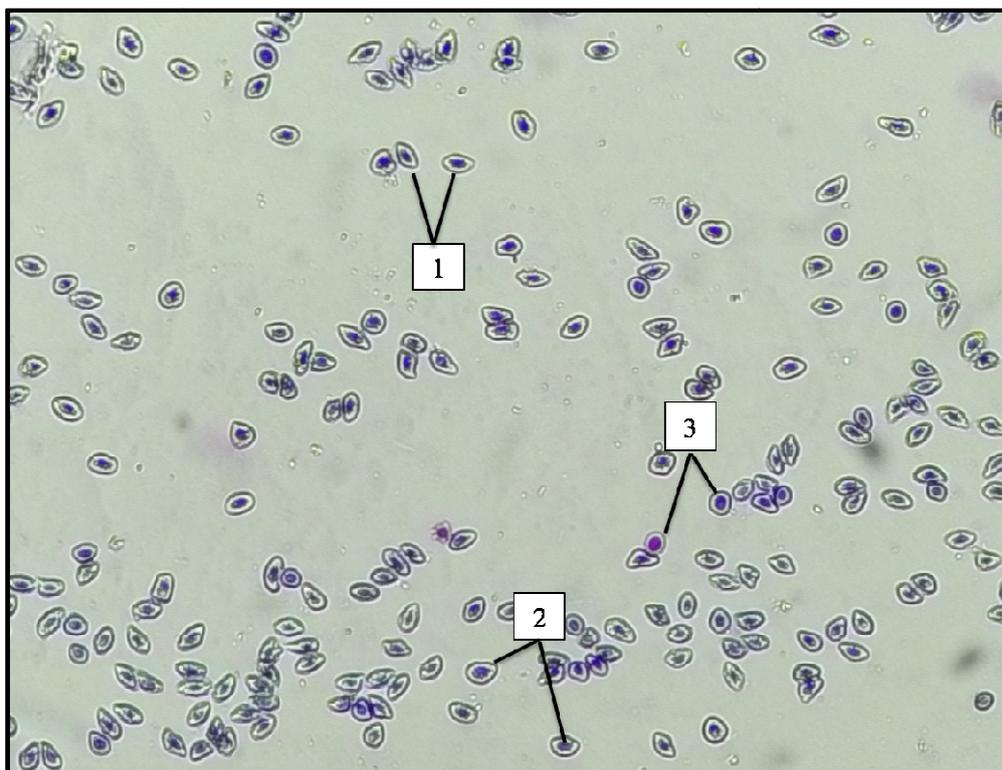


Рисунок 29 – Мазок крови радужной форели в возрасте двух месяцев (питание комбикормом): 1 – зрелые эритроциты; 2 – незрелые эритроциты; 3 – наиболее молодые эритроциты. Увеличение 10x40.

Средний диаметр зрелых эритроцитов составил у рыб, потреблявших комбикорм $9,4 \pm 0,18$ мкм, а у молоди, питавшейся замороженным кормом – $9,7 \pm 0,19$ мкм (при $n=50$). При этом достоверных различий между группами по данному показателю не выявлено.

3.4. Поведенческие особенности

Этологическая характеристика молоди радужной форели включает в себя совокупность отдельных локомоций и их сочетаний, результатом которых является то или иное поведение. Наиболее значимым на ранних этапах развития рыб является процесс становления пищедобывающего поведения, которое в дальнейшем позволит обеспечить выживание, гармоничное развитие, рост и

формирование продуктивных качеств особей. В свою очередь, типы поведенческих реакций по мере роста и развития предличинки рыб усложняются, становясь все более специфическими для определенных ситуаций, в которых оказывается особь.

На начальных этапах онтогенеза поведение рыбы, на первый взгляд кажущееся достаточно примитивным, тем не менее, может слагаться из множества разнообразных локомоций. С целью удобства ведения протоколов наблюдений, а также для большей лаконичности описания, мы выделили ряд основных типов локомоций, отмечавшихся у исследуемой молоди форели (Таблица 12). Некоторые из них (к примеру, локомоции пищевого поведения), объединены в одну группу.

Таблица 12 - Виды двигательной активности у молоди рыб

№ п/п	Название движений	Описание	Для какого этапа развития характерно
1	Медленные волнообразные движения туловищем (червеобразные движения)	Задействуется туловище по всей его длине. Рыба лежит на боку и пытается как бы опереться на хвост и принять вертикальное положение. Такое поведение на ранних стадиях постэмбрионального развития свидетельствует о дискомфорте, испытываемом особью (яркое освещение, механические раздражители)	Предличиночный (до начала стадии роения)
2	Короткие «броски»	Интенсивные волнообразные движения всем туловищем, приводящие к перемещению особи на небольшое (видоспецифично) расстояние параллельно поверхности дна, на незначительном расстоянии от него. Во время «броска» тело рыбы принимает нормальное положение, но после завершения движения она вновь ложится на бок. Это поведение характерно для «подныривания» под соседних особей при роении.	Предличиночный (стадия роения)

Продолжение таблицы 12			
№ п/п	Название движений	Описание	Для какого этапа развития характерно
3	Длинные «броски»	Аналогичны по механике исполнения коротким «броскам», но осуществляются с большей интенсивностью колебаний туловища, что приводит к перемещению на более значимые расстояния. Длинные «броски», как правило, появляются в поведенческом репертуаре позже, чем короткие, в то время, когда у рыб формируется способность поддерживать положение тела с помощью грудных плавников. Поэтому после завершения «броска» рыба не ложится на бок, а находится на дне в нормальном положении, но опираясь на желточный мешок и хвост.	Предличиночный (завершение этапа)
4	«Свечки»	Движения, сопутствующие скорому поднятию на плав. Находясь в положении лежа на дне, опершись на желточный мешок и хвост, рыба делает интенсивное движение хвостом, отталкиваясь им от субстрата. В течение некоторого времени она находится в вертикальном положении на определенном расстоянии от дна, затем, практически не изменяя угла наклона тела, снова опускается на субстрат. Стоит отметить, что, в отличие от других, более ранних видов движений, при «свечках» рыбы задействуют по большей части именно хвост, а не все туловище. Рыба держится в толще воды столько времени, сколько позволяет степень развитости белой мускулатуры тела (до ее утомления). В определенный момент «свечки» становятся все более продолжительными, и рыба получает возможность добраться до поверхности воды, чтобы наполнить плавательный пузырь воздухом и обрести плавучесть. Таким образом, «свечки» можно рассматривать как тренировку свободных эмбрионов перед поднятием на плав и переходом на этап личинки.	Предличиночный (момент перехода на этап личинки, поднятие на плав)
5	Поддерживающие локомоции	Осуществляются с помощью плавников и хвостового стебля (преимущественно – красной мускулатуры). Необходимы для поддержания стабильного положения тела в толще воды и сопротивления течению.	После поднятия на плав – для всех этапов развития

Продолжение таблицы 12			
№ п/п	Название движений	Описание	Для какого этапа развития характерно
6	Плавание	Перемещения в толще воды.	После поднятия на плав – для всех этапов развития
7	Рывки	Необходимы для нападения на других особей или захвата корма. Находясь в одной точке или в движении, рыба совершает резкий рывок с помощью интенсивных движений хвостом. Особь может совершить рывок для нападения или захвата пищи (с открыванием рта) или при испуге и попытке уклониться от опасности (рот закрыт).	Предличиночный и личиночный (после начала активного экзогенного питания)
8	Локомоции пищевого поведения	Трофические петли, следование за опускающимся на дно кормом, раскапывание осадка на дне в поисках частиц корма.	Предличиночный и личиночный (после начала активного экзогенного питания)
9	Отдых	Для предличинок – положение лежа на субстрате (на боку или вертикально, опершись на хвост и желточный мешок), для личинок и мальков – на дне или в толще воды, но в одной точке	Все этапы

В течение первых двух суток после выхода из оболочки икры выклюнувшиеся предличинки лежали на дне лотка практически неподвижно, на боку. Время от времени совершали быстрые перемещения (на 5 – 7 см) в прямом направлении, за счет интенсивных колебательных движений туловища. По окончании перемещения предличинки зарывались под других особей (Таблица 13).

На внешние раздражители рыбы реагировали активными червеобразными движениями туловища. Грудные плавники двигались, обеспечивая аэрацию жабр. По окончании массового выклева общая двигательная активность рыб снизилась. Практически не наблюдалось перемещений особей, они лежали на боку или на желточном мешке, периодически совершая быстрые колебательные движения всем туловищем. Вероятно, снижение активности связано с привыканием рыб к новым условиям окружающей среды и манипуляциям с ними

в процессе ухода. Также активность рыб снизилась после удаления из лотка пустых оболочек икринок, которые затрудняли предличинкам дыхание.

На шестые сутки с момента выклева многие особи пытались принять нормальное положение тела, опираясь на желточный мешок. При этом они из положения лежа на боку начинали совершать интенсивные колебания хвостом, приподнимались, некоторое время сохраняли прямое положение, опираясь на желточный мешок, через несколько секунд вновь ложились на бок.

Общей неподвижности, как в первые дни после выклева, уже не было. Рыбы часто совершали короткие перемещения, отталкиваясь хвостом от дна. Все особи активно двигались, но часто делали передышки, ложась на дно, а затем снова начинали движение. Хорошо заметны были движения грудных плавников и нижней челюсти. Также отмечались единичные «свечки» - вертикальные движения рыб в попытках подняться к поверхности воды (Таблица 13).

В возрасте 10 суток с момента выклева предличинки были пересажены из инкубационных лотков в емкости, где проводилось их дальнейшее выращивание. Через некоторое время после пересадки наблюдалось роение, единичные особи совершали короткие и длинные «броски» вперед и вверх, делали «свечки». До поверхности воды рыбы еще не поднимались, максимальная высота от дна, на которую они способны были подняться – 10 – 15 см.

Спустя 3 дня после перемещения предличинок в новые емкости продолжалось интенсивное роение. Рыбы располагались в углах аквариума, лежа на дне в форме небольших концентрических кругов. Особи делали «свечки» и пытались держаться против течения воды около дна емкости.

В возрасте 15 суток с момента выклева началось постепенное поднятие на плав, на корм рыбы пока что не реагировали. Некоторые особи держались в толще воды несколько секунд, располагаясь против течения, затем опускаются на дно. Заметны были интенсивные движения жаберных крышек и грудных плавников, а также – колебания хвоста.

Первые проявления пищевого интереса стали заметны на 17-й день после выклева. На комбикорм реагировали единичные особи. Находясь на дне, они

захватывали гранулы, но затем, как правило, выплевывали. В толще воды на корм не реагировали. Рыбы, которых кормили замороженным кормом, реагировали на него. Они делали небольшие рывки (с расстояния до корма около 5 – 6 см), находясь на небольшом расстоянии от дна. Особи реагировали на корм, находящийся как на поверхности воды, так и в ее толще.

В возрасте 20 суток большая часть рыб из группы, питавшейся комбикормом, находилась на дне, хотя поднятие на плав произошло у всех. Комбикорм особи потребляли со дна, пока он находился в толще воды – почти не реагировали. Большинство рыб, потреблявших замороженный корм, находилось у поверхности воды, среднее количество – в толще, незначительное – на дне емкости. На замороженный корм рыбы реагировали сразу, захватывая его в толще воды и на поверхности.

Предличинки форели, питавшиеся комбикормом, в возрасте 24 суток после выклева равномерно распределялись в толще воды. Особи теперь захватывали корм не только со дна, но и с поверхности и из толщи воды. Захват корма происходил путем совершения быстрых бросков вперед. Распределение рыб из другой группы в толще воды также было равномерным. Захват корма происходил при совершении быстрых бросков вперед. Рыбы потребляли корм преимущественно из толщи воды.

В месячном возрасте особи, которых кормили комбикормом, захватывали корм в основном с поверхности воды и со дна, в то время как форель, питавшаяся замороженным кормом, осуществляла захват корма в толще воды. Пищедобывающая активность в данный период заметно возросла. Рыбы пытались захватывать не только корм, но и мелкие частицы, фекалии, которые сразу выплевывали. Взаимодействий между особями пока что почти не наблюдалось, все рыбы плавали по отдельности, не задевая друг друга. При кормлении (крайне редко) замечались попытки отобрать корм у другой особи, но они моментально прекращались – рыба переключалась на другой кусок корма.

На протяжении последующих четырех суток рыбы в обеих группах активно питались. Взаимодействий между особями практически не наблюдалось. Однако в

возрасте 41 суток отмечались первые активные взаимодействия между особями в группе, получавшей комбикорм: попытки схватить, территориальное поведение (одна рыба прогоняла другую из той области, в которой находилась) (Таблица 13). Также была заметна реакция рыб, находящихся в одной емкости, на особей из соседней. Они слегка ударялись о стекло, пытаясь подплыть к другим рыбам. Поведение рыб из другой группы являлось аналогичным таковому в возрасте 29 суток.

В возрасте 50 суток наблюдались агрессивные взаимодействия между особями, получавшими комбикорм – рыбы хватали друг друга за хвост, заметны были проявления конкуренции за пространство и пищу. Взаимодействия между предличинками из второй группы в этот период являлись слабовыраженными и в основном касались пищевого поведения. При попытке отобрать корм у соседней особи, рыба сразу отвлекалась на другие кусочки, теряя интерес к взаимодействию. Агрессии между рыбами не отмечалось.

Таблица 13 - Продолжительность различных локомоций, в % от времени наблюдения*

Тип движений	Возраст рыб, сут.										
	1-3	6	10	15	20	24	29	34	41	50	55
Медленные волнообразные движения туловищем (червеобразные движения)	15,2	37,3	47,6	13,6	-	-	-	-	-	-	-
Отдых	73,4	29,0	43,5	9,6	<u>48,4</u> 11,3	<u>21,7</u> 15,8	<u>15,2</u> 16,0	<u>11,8</u> 19,7	<u>14,6</u> 20,2	<u>15,2</u> 21,7	<u>16,7</u> 19,8
Короткие «броски»	11,4	32,0	4,5	11,3	-	-	-	-	-	-	-
Длинные «броски»	-	-	2,3	15,2	<u>7,2</u> -	-	-	-	-	-	-
«Свечки»	-	1,7	2,1	47,2	-	-	-	-	-	-	-
Поддерживающие локомоции	-	-	-	3,1	<u>9,1</u> 22,6	<u>17,7</u> 24,1	<u>9,7</u> 14,4	<u>10,5</u> 14,0	<u>15,3</u> 16,9	<u>9,7</u> 15,4	<u>6,2</u> 19,5
Плавание	-	-	-	-	<u>7,4</u> 12,8	<u>11,0</u> 14,2	<u>15,6</u> 18,5	<u>16,4</u> 15,1	<u>15,1</u> 24,0	<u>20,2</u> 22,1	<u>31,6</u> 24,0

Продолжение таблицы 13											
Тип движений	Возраст рыб, сут.										
	1 -3	6	10	15	20	24	29	34	41	50	55
Рывки	-	-	-	-	<u>19,6</u> 17,1	<u>28,2</u> 18,8	<u>24,4</u> 11,7	<u>24,5</u> 20,0	<u>34,2</u> 28,6	<u>30,5</u> 24,9	<u>15,0</u> 21,8
Локомоции пищевого поведения	-	-	-	-	<u>8,3</u> 36,2	<u>21,4</u> 27,1	<u>35,1</u> 39,4	<u>36,8</u> 31,2	<u>18,2</u> 10,3	<u>8,0</u> 12,0	<u>12,4</u> 7,6
Локомоции, связанные с взаимодействием между особями	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>2,6</u> -	<u>16,4</u> 3,9	<u>18,1</u> 7,3

*- над чертой – группа, питающаяся комбикормом, под чертой – замороженным кормом

В двухмесячном возрасте форель, потреблявшая комбикорм, вела себя очень активно. По мере роста в поведении рыб увеличивалась доля актов агрессии по отношению к другим особям. При этом молодь спокойно реагировала на манипуляции, связанные с уходом за ней и подплывала к внешней стенке емкости, когда приходило время кормления. Существенных изменений в поведении предличинки, питавшейся замороженными кормами, по сравнению с предыдущими десятью днями наблюдений не отмечалось.

3.5. Экономическая эффективность производства посадочного материала радужной форели

3.5.1. Расход кормов для молоди форели и их стоимость

Цена кормов, используемых в ходе опыта, на момент их приобретения составляла: комбикорм Le Goussant Neo Supra-S AL1 (0,4 – 0,7 мм) – 315 руб./кг; циклоп – 400 руб./кг; дафния – 400 руб./кг; артемия – 500 руб./кг.

Расход кормов и их стоимость в соответствии с применяемой в опыте схемой кормления представлены в таблице 14.

Таблица 14 - Расчет стоимости использованных кормов

Период	Комбикорм		Замороженные корма					
			циклоп		дафния		артемия	
	масса, г	стоим., руб.	масса, г	стоим., руб.	масса, г	стоим., руб.	масса, г	стоим., руб.
13 – 26 июля	126	39,7	126	50,4	-	-	-	-
27 июля – 15 августа	360	113,4	180	72,0	180	72,0	-	-
16 августа – 03 сентября	456	143,6	152	60,8	152	60,8	152	76
Итого:	942	296,7	458	183,2	332	132,8	152	76
			Итого замороженные корма: масса – 942 г, стоимость – 392 руб.					

3.5.2. Расходы на воду и электроэнергию в проведенном опыте

Совокупный полезный объем установки замкнутого водообмена, в которой содержались обе исследуемые группы, составил 300 л. При замене 2/3 воды в установке от всего объема дважды в неделю, ежемесячно расходовалось 1600 л воды. По состоянию на июнь 2022 года стоимость 1 м³ холодной воды составляла 36,55 руб. (данные взяты с официального сайта АО «Мосводоканал»). Таким образом, за два месяца опыта на обеспечение необходимого водообмена в установке было израсходовано 3200 л холодной воды общей стоимостью 116,96 руб.

Расход электроэнергии представлен в таблице 15. При расходе 12,5 кВт электроэнергии в сутки, за весь период проведения опыта было израсходовано на обеспечение работы установки 773,3 кВт. Стоимость одного кВт/ч энергии по

состоянию на июнь 2022 г. составила 6,17 руб. (информация с сайта ООО «Платформа»). Таким образом, на электроэнергию потрачено 4771,2 руб.

Таблица 15 - Расход электроэнергии оборудованием, используемым в ходе опыта

Оборудование	Кол-во, шт.	Мощность, Вт	Время работы, ч/сут.	Расход энергии, Вт/сут.
Светильники аквариумные	2	8	10	160
Холодильник проточный	1	1600	6	9600
Внешний фильтр	6	8	24	1152
Насос подъемный	1	55	24	1320
Компрессор	1	5	24	240
Итого суточный расход:				12472

3.5.3. Расходы на оплату труда

По данным сайта «Консультант Плюс», с 1 июня 2022 г. в Москве МРОТ составлял 23508 руб./мес. При сорокачасовой рабочей неделе оплата часа работы сотрудника равна 146,9 руб. В период проведения опыта сотрудниками аквариальной лаборатории и автором осуществлялись следующие основные виды работ: кормление рыбы и подмена воды, совмещенная с очисткой ёмкостей от загрязнений. Временные затраты на данные виды деятельности представлены в таблице 16.

Таким образом, сотрудниками на работу с рыбой, питавшейся комбикормом, за время проведения опыта затрачено 106 часов, а на работу с молодь, потреблявшей замороженный корм – 188 часов. Более высокие трудозатраты на кормление рыб замороженными кормами связаны с необходимостью предварительной их подготовки.

Расходы на оплату труда за период проведения опыта составили для группы, питавшейся комбикормом, 15571,4 руб., для рыб, потреблявших замороженный корм – 27617,2 руб.

Таблица 16. Трудозатраты при работе с молодь радужной форели в проведенном опыте

Вид работ	Затраты времени, ч	Кол-во проведенных работ, ед./мес.	Затраченное время, ч/мес.
Подмена воды	1	8	8
Кормление комбикормом	1/4	180	45
Кормление замороженными кормами	1/2	180	90

3.5.4. Расчет рентабельности производства посадочного материала радужной форели

В проведенном опыте использовалось небольшое количество рыбы, недостаточное для реализации хозяйствам, занимающимся выращиванием товарной рыбы. Однако, с учетом выживаемости рыб в двух исследуемых группах, а также затрат кормов на единицу продукции, можно рассчитать теоретическую прибыль при продаже выращенной рыбы и рентабельность производства посадочного материала.

Рассчитывалась экономическая эффективность от использования двух видов кормов при производстве 150000 личинок радужной форели средней живой массой 0,2 – 0,5 г. Данное количество молоди требуется для выращивания 10 т товарной форели (при выходе 70%) (Булли А.Ф., 2019). Информацию о стоимости молоди рыб на различных этапах развития для расчетов брали на сайте «Племзавод Адлер». Поскольку на данном сайте указана только стоимость оплодотворенной икры (2917 руб./тыс. шт.) и стоимость молоди навеской 1 – 3 г

(8280 руб./кг), для простоты расчетов было взято среднее значение для рыб навеской до 0,5 г. Стоимость одной особи массой до 0,5 г, таким образом, равна 6 руб.

Сохранность молоди в группе, которую кормили комбикормом, составила 92,6%, а в группе, питавшейся замороженными кормами – 87,5%. Особи, которых фиксировали для проведения исследований, не учитывались. Среднее поголовье рыб, питавшихся комбикормом, в проведенном опыте составило 323,5 гол. На их подращивание израсходовано 942 г стартового комбикорма стоимостью 296,7 руб. Средний расход на голову за период составил 0,9 руб. Среднее поголовье рыб, питавшихся замороженным кормом, составило 315 гол. На их подращивание потребовалось 942 г замороженных кормов стоимостью 392 руб. Средний расход на голову за период – 1,2 руб.

Расчет соотношения долей затрат на электроэнергию, водоснабжение, отопление и прочие расходы (кроме расходов на приобретение оплодотворенной икры, корма и оплату труда работников) производился на основе данных, полученных при выращивании посадочного материала форели, приведенных в работе К.А. Молчановой и Т.М. Кураповой (2016). Данные представлены в таблице 17.

Таблица 17 - Экономическая эффективность использования при производстве посадочного материала радужной форели стартового корма Le Goussant Neo Supra-S AL-1 и замороженных кормов

Показатель	Вид корма	
	комбикорм	замороженные корма
Выращено личинок, тыс. гол.	150	150
Ихтиомасса в начале подращивания, кг	12,7	13,4
Ихтиомасса в конце подращивания, кг	82,9	22,1
Общий прирост, кг	70,2	8,7
Расходы на приобретение оплодотворенной икры, тыс. руб.	469,8	497,1
Затраты корма на 1 кг прироста, кг	6,4	55,4
Стоимость скормленного корма, тыс. руб.	140,2	192,8
Затраты на оплату труда, тыс. руб.	47,0	47,0
Прочие расходы, тыс. руб.	56,1	56,1
Выручка от проданной рыбы, тыс. руб.	900,0	900,0
Себестоимость рыбы, тыс. руб.	713,1	793,1
Прибыль от продажи рыбы, тыс. руб.	186,9	106,9
Уровень рентабельности производства посадочного материала, %	26,2	13,5

Уровень рентабельности производства посадочного материала радужной форели с использованием комбикорма Le Goussant Neo Supra-S AL-1 на 12,7% выше, чем в случае применения в качестве стартовых замороженных кормов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексные исследования по изучению влияния, оказываемого стартовым комбикормом Le Gouessant Neo Supra-S AL1 и замороженными кормами для рыб, на рост, продуктивные показатели, формирование соматической мускулатуры и этологические особенности молоди радужной форели, позволили сделать следующие выводы:

1. В результате проведенных исследований выявлено, что при подращивании молоди радужной форели до поздних личиночных стадий применение стартового комбикорма Le Gouessant Neo Supra-S AL1 оказывает лучшее влияние на рост рыб и их продуктивные показатели по сравнению с использованием замороженных кормов.

2. После начала кормления абсолютный и среднесуточный прирост живой массы рыб, питавшихся комбикормом, превысил данные показатели форели, потреблявшей замороженные корма, в 6,8 и 7,0 раз соответственно, а относительный прирост массы рыб, которых кормили комбикормом, больше на 89,1%. Длина тела рыб, потреблявших комбикорм, увеличилась в 2 раза, а у молоди, питавшейся замороженным кормом – в 1,2 раза.

3. Процессы роста волокон белой и красной мускулатуры в толщину протекали интенсивнее у форели, питавшейся комбикормом. В двухмесячном возрасте средний диаметр белых и красных мышечных волокон рыб, получавших комбикорм, превышал данные показатели у молоди, которую кормили замороженными кормами, на 13,5 и 16,7% соответственно. Интенсивность гиперпластического роста белой мускулатуры форели из обеих исследуемых групп, в среднем за период наблюдений, являлась сопоставимой. В конце опыта молодых белых волокон в мускулатуре молоди, питавшейся комбикормом, содержалось на 11,2% больше, чем у рыб, потреблявших замороженный корм.

4. Содержание жировой ткани в белой соматической мускулатуре рыб, питавшихся комбикормом, на момент завершения опыта было на 4,6% выше по сравнению с форелью, потреблявшей замороженные корма.

5. В результате оценки морфометрических показателей стенки кишечника форели в двухмесячном возрасте выявлено, что средняя высота складок слизистой оболочки у молоди, потреблявшей замороженный корм, на 32,7% больше, чем у рыб, питавшихся комбикормом. При этом толщина кольцевого и продольного слоёв мышечной оболочки у особей, питавшихся комбикормом, превосходила таковую у форели, получавшей замороженные корма, в 3 и 1,4 раза соответственно.

6. Более раннее формирование пищевого поведения (в возрасте 17 суток с момента выклева) отмечалось у рыб, питавшихся замороженным кормом, в то время как активная реакция на комбикорм наблюдалась у молоди лишь в возрасте 24 суток. Форель из группы, получавшей комбикорм, на протяжении всего опыта обладала существенно более выраженным поведением, направленным на взаимодействие с другими особями. В частности, такое поведение проявлялось в агрессии.

7. Уровень рентабельности производства посадочного материала радужной форели с использованием комбикорма Le Gouessant Neo Supra-S AL1 на 12,7% выше, чем в случае применения замороженных кормов.

РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ

С целью организации более быстрого и приближенного к условиям естественной среды перехода предличинок радужной форели на смешанное питание рекомендуется использовать замороженные корма (циклоп, дафния, артемия) на протяжении первой недели начала питания. Для дальнейшего выращивания молоди рыб целесообразным является применение промышленного стартового комбикорма.

ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

Считаем целесообразным провести дальнейшие исследования, направленные на установление влияния живых кормов в качестве стартового рациона молоди радужной форели на рост рыб, формирование их соматической мускулатуры, органов пищеварительного тракта и поведенческие особенности. Также актуальным является проведение более длительных опытов для оценки влияния стартовых кормов на качество товарной форели.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абдурахманов, Г.М. Морфофизиологические особенности пищеварительной системы некоторых видов лососевых рыб / Г.М. Абдурахманов, И.В. Волкова, Т.С. Ершова и др. // Прикаспийский ин-т биолог. ресурсов ДНЦ РАН. – М.: Наука. – 2006. – 216 с.
2. Айткалиева, А.А. Сравнительная оценка морфофункционального состояния рыбопосадочного материала и товарной радужной форели при использовании кормов с добавлением препарата пробиотического действия / А. А. Айткалиева, Ш.А. Альпеисов, А.С. Ибажанова // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. – № 1. - 2020. – С. 131-137.
3. Аппельт, Г. Введение в методы микроскопического исследования/ Г. Аппельт // М.:МЕДГИЗ. – 1959.
4. Аринжанов, А.Е. Современное состояние форелеводства в России/ А.Е. Аринжанов, Е.Е. Сережина// Мат. Всеросс. Научно-пр. конф. Оренбургского ГУ. – 2017. – С. 1500 – 1504.
5. Архипов, Л.О. Сравнительный анализ показателей качества охлажденного и подмороженного филе радужной форели при хранении/ Л.О. Архипов, Е.Н. Харенко, А.С. Семушкина, А.С. Куприй// Сборн. мат. конф. «Инновационные технологии обработки и хранения с/х сырья и пищевых прод. – 2020. – С. 32 – 39.
6. Базутко, Н.П. Соотношение тканей в мышцах радужной форели при скормливании комбикормов, обогащенных селеном/ Н.П. Базутко, Л.Н. Гамко, В.Н. Минченко, Ю.В. Овсеенко// Сборн. трудов конф. «Актуальные проблемы иннов. разв. жив-ва». – 2019. – С. 384 – 388.
7. Байдаров, И.В. Оценка икры ручьевого гольца *Salvelinus fontinalis*, выращенного в искусственных условиях / И.В. Байдаров // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел: Мат. всероссийской научно-практ. конф. –

Мурманск: Всероссийский научно-исслед. институт рыбного хозяйства и океанографии. – 2023. – С. 25 – 28.

8. Бакулина, Э.Д. Объекты биологии развития / Э.Д. Бакулина, В.С. Баранов, Л.В. Белоусов, Н.П. Бордзиловская и др. // Объекты биологии развития (под ред. Т.А. Детлаф). – «Наука». – Москва. – 1975. – 579 с.

9. Барулин, Н.В. Рекомендации по выращиванию рыбопосадочного материала радужной форели в рыбоводных индустриальных комплексах/ Н.В. Барулин, М.С. Лиман, Е.Г. Новикова // 2016. – 180 с.

10. Баштовой, А.Н. Сравнительная оценка стартовых традиционных и ферментированных комбикормов для молоди тихоокеанских лососей / А.Н. Баштовой, А.П. Ярочкин, В.Н. Валова, Г.Н. Тимчишина, К.Г. Павел, Е.В. Якуш, А.М. Павловский // Известия ТИНРО. – Т. 191. – 2017. – С. 223 – 234.

11. Борисовская, А.А. Биотехнология выращивания молоди радужной форели (*Salmo gairdneri* Richds, 1836) / А.А. Борисовская // Актуальные вопросы современной науки. - №43. – 2015. – С. 6 – 13.

12. Будаев, С.В. Индивидуальные различия поведения рыб / С.В. Будаев // Автореф. дисс. на соиск. уч. степени к.б.н. – 03.00.10 – Ихтиология. – Москва. – 2000. – 24 с.

13. Булли, А.Ф. Индустриальное рыбоводство: Практикум к практическим занятиям, по самостоятельной работе и выполнению контрольной работы для студентов направления подготовки 35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура очной и заочной форм обучения/ А.Ф. Булли // ФГБОУ ВО «КГМТУ». – 2021. – 73.

14. Васильев, А.А. Перспективы использования личинок мух в кормлении рыб / А.А. Васильев, М.Ю. Кузнецов, Д.Н. Серебрянский // Рыбное хозяйство. - №3. – 2017. – С. 95 – 99.

15. Васнецов, В.В. Этапы развития костистых рыб/ В.В. Васнецов // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.: АН СССР. – 1953. – С. 207 – 217.

16. Васнецов, В.В. Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития / В.В. Васнецов // Акад. наук

СССР. Лаборатория экол. морфологии Ин-та эволюц. морфологии им. А. Н. Северцова. - Москва; Ленинград: Изд-во и 2-я тип. Изд-ва Акад. наук СССР. – Москва. – 1948. - 264 с.

17. Веригина, И.А. Эколого-морфологические особенности пищеварительной системы костистых рыб / И.А. Веригина, И.М. Жолдасова // Ташкент, Изд-во «Фан» Уз ССР. – 1982. – 154 с.

18. Волкова, И.В. Морфофизиологические особенности формирования пищеварительной функции у некоторых видов рыб семейств лососевых и карповых / И.В. Волкова // Вестник АГТУ. - №3(32). – 2006. – С. 106 – 111.

19. Воскобойникова, О.С. Развитие скелета в раннем онтогенезе бельдюги европейской *Zoarcetes Viviparus (Zoarcidae)* / О.С. Воскобойникова, Д.Л. Лайус // Вопросы ихтиологии. – Т.43. - №5. – 2003. – С. 671 – 685.

20. Выскребенцев, Б.В. Некоторые особенности оборонительного поведения и групповых отношений рыб различных экологических групп/ Б.В. Выскребенцев // Дисс. канд. биол. наук. – М.: ВНИРО. – 1978. – 145 с.

21. Гаврюсева, Т.В. Влияние абиотических и биотических факторов на состояние здоровья молоди тихоокеанских лососей в ранний пресноводный период / Т.В. Гаврюсева // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – № 14.– 2009. – С. 84-99.

22. Гапонов, Н.В. Влияние люпина белого на биохимические показатели крови радужной форели / Н. В. Гапонов // Ветеринария. – № 2. – 2023. – С. 46-52.

23. Гапонов, Н.В. Биометрические и гистопатологические показатели радужной форели при снижении содержания животного протеина в рационе / Н. В. Гапонов, Е. В. Шмат, М. А. Амироков // Инновации и продовольственная безопасность. – № 4(46). – 2024.– С. 74-81.

24. Голод, В.М. Биологические основы селекции радужной форели по теплоустойчивости / В.М. Голод // Автореф. дисс. к.б.н. 03.00.10 – 1992. – 19 с.

25. Грикшас, С.А. Технология производства копченой форели с использованием комплексной пищевой добавки/ С.А. Грикшас, Ю.И. Есавкин, Д.Г. Тренинская // Доклады ТСХА. – 2019. – С. 534 – 536.

26. Гринберг, Е.В. О подъеме на плав и переводе на внешнее питание личинок кеты (*Oncorhynchus keta*) в условиях лососевых рыбоводных заводов Сахалинской области / Е.В. Гринберг, А.В. Литвиненко // Матер. VII Междунар. Балтийского морского форума. – 2019. – С. 10 – 18.

27. Грищенко, Л.И. Болезни рыб и основы рыбоводства / Л.И. Грищенко, М.Ш. Акбаев, Г.В. Васильков // М.: Колос. – 1999. – 456 с.

28. Гук, Е.С. Влияние хлористого натрия на эффективность доинкубации икры радужной форели в установке замкнутого водоснабжения/ Е.С. Гук, Н.В. Барулин // Зоотехническая наука Беларуси. – 2019. – Т. 54. - №1. – С. 80 – 89.

29. Дементьева, М.А. Анатомо-гистологические особенности пищеварительного тракта радужно форели (*Salmo irideus* Gibbons) на ранних этапах онтогенеза / М.А. Дементьева // Изв. ГосНИОРХ. – Т.22. – 1976. – С. 876 – 884.

30. Дзержинский, Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных: учебник для студентов вузов / Ф.Я. Дзержинский // М.: Аспект Пресс. – 2005. – 304 с.

31. Европейцева, Н.В. Об этапах индивидуального развития молоди атлантического лосося / Н.В. Европейцева // Вестник ЛГУ. - №15. – 1960.

32. Ершова, Т.С. Особенности становления пищеварительной функции у некоторых видов рыб семейства Лососевых на личиночном этапе развития / Т.С. Ершова, И.В. Волкова, В.Ф. Зайцев // Онтогенез. – 2004. – Т. 35. - №4. – С. 291 – 296.

33. Есавкин, Ю.И. Технология производства радужной форели при использовании различных способов и источников водообеспечения / Ю.И. Есавкин// Доклады ТСХА. – 2010. – С. 863 – 867.

34. Есавкин, Ю.И. Морфометрические показатели радужной форели при использовании пробиотической кормовой добавки «Энзимспорин» / Ю.И. Есавкин, А.В. Жигин, А.А. Максименкова, С.А. Грикшас, А.Д. Павлов// Главный зоотехник. – 2020. - №5. – С. 54 – 64.

35. Есин, Е.В.(а). Обзор токсичности основных элементов-загрязнителей лососевых нерестовых рек Камчатки / Е. В. Есин // Известия ТИНРО. – Т. 180. – 2015.– С. 210-225.
36. Есин, Е. В.(б). Нарушения развития у лососевых рыб (*Salmonidae*) в условиях масштабного вулканического загрязнения мест воспроизводства (на примере камчатской мальмы *Salvelinus malma*) / Е. В. Есин // Онтогенез. – 2015. – Т. 46, № 2. – С. 114 - 125.
37. Ефанов, В. Н. Экологические особенности и оптимизация условий искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей на современных рыбоводных заводах Сахалинской области/ В. Н. Ефанов, А. В. Бойко// Южно-Сахалинск. – СахГУ. – 2014. – 63 с.
38. Зданович, В.В. Поведение молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в термоградиентном пространстве / В.В. Зданович // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел: Мат. всероссийской научно-практ. конф. – Мурманск: Всероссийский научно-исслед. институт рыбного хозяйства и океанографии. – 2023. – С. 132 – 137.
39. Зинченко, А.А, Предпосылки для селекции двухгодовалых самок радужной форели, по срокам и кратности созревания, при выращивании в установках замкнутого водоснабжения / А.А. Зинченко, Н.И. Шиндавина, В.С. Ежков // Рыбное хозяйство. - №6. – 2023. – С. 135 – 140.
40. Итоги деятельности Федерального Агентства по рыболовству в 2019 году и задачи на 2020 год. – 2020.
41. Итоги деятельности Федерального Агентства по рыболовству в 2023 году и задачи на 2024 год. – 2024.
42. Камилов, Б. Г. Разведение форели в условиях Узбекистана/ Б. Г. Камилов, И.И. Халилов// Ташкент: 2004. – 96 с.
43. Карпенко, В.И. Кормовая база и питание молоди некоторых рыб в низовье р. Коль / В.И. Крапенко, Д.П. Погорелова // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – Вып. 43. – 2016. – С. 24 – 40.

44. Киблер, Н.А. Влияет ли предсердная электрическая стимуляция на последовательность деполяризации желудочка сердца радужной форели *Oncorhynchus mykiss*/ Н.А. Киблер, В.П. Нужный, С.Н. Харин, Д.Н. Шмаков// Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2020. – Т.56. - №1. – С. 42 – 47.

45. Килякова, Ю.В. Влияние фитобиотических кормовых добавок на рост и морфобиохимические показатели крови рыб / Ю.В. Килякова, Е. П. Мирошникова, А. Е. Аринжанов, М. С. Аринжанова // Животноводство и кормопроизводство. – Т. 105, № 3. – 2022. –С. 115-125.

46. Кошак, Ж.В. Сухое молоко – альтернатива протеину животного происхождения в комбикормах для радужной форели / Ж.В. Кошак, Л.В. Рукшан, А.Э. Кошак // Пищевая промышленность: наука и технологии. – Т.13. - №4(50). – 2020. – С. 80 – 88.

47. Кошак, Ж.В. Влияние минерального сырья на переваримость протеина и структурно-механические свойства комбикормов для форели / Ж.В. Кошак, Е.Е. Рыбкина, И.М. Рыбаков // Пищевая промышленность: наука и технологии. – Т. 16. - №4(62). – 2023. – С. 35 – 43.

48. Кудрявцев, В.И. О проблеме использования акустических полей для управления поведением рыб и других водных животных/ В.И. Кудрявцев// Известия Южного Федерального университета. – 2002. – С. 131 – 134.

49. Кучко, Т.Ю. Садковое форелеводство республики Карелия: современная ситуация и перспективы развития / Т.Ю. Кучко, Н.В. Ильмаст // Главный зоотехник. - №11. – 2016. – С. 53 – 57.

50. Лакин, Г.Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биологич. спец. вузов. – 3-е изд., перераб. и доп. / Г.Ф. Лакин // М.: Высш. школа. – 1980. – 293 с.

51. Ланге, Н.О. Методика исследования морфологических особенностей развития рыб в зародышевый, личиночный и мальковый периоды / Н.О. Ланге, Е.Н. Дмитриева, Е.Н. Смирнова, М. Пеняз // Сб. Типовые методики исслед. прод. видов рыб в пределах их ареалов. Изд. «Минтис». – Вильнюс. – 1974.

52. Лапшин, О.М. Особенности поведения промысловых рыб в зоне действия учетного ставного невода/ О.М. Лапшин, Ю.В. Герасимов// Известия ТИНРО. – 2008. – Т. 155. – С. 300 – 311.

53. Малахов, Я. Вернется ли в Россию «Рыбный день?» Исследование маркетингового агентства Mega Research / Я. Малахов // Российский продовольственный рынок. - №1. – 2024. <https://foodmarket.spb.ru/archive/2024/222980/222991/>.

54. Мамонтов, И.Ю. Российское форелеводство и перспективы развития / Ю.И. Мамонтов // Наука без границ. - №1(53). – 2021. – С. 55 – 59.

55. Марченко, А. П. Влияние трематодозов на гематологические показатели крови рыбы / А.П. Марченко, А.А. Миронова, А.Н. Тазаян // Вестник Донского государственного аграрного университета. – № 1-1(39). – 2021.– С. 10-14.

56. Маслбойщикова, В. В. Продуктивные качества производителей двух форм форели и их потомства, выращенных на теплых сбросных водах АЭС/ В. В. Маслбойщикова // Дисс. на соиск. уч. степени к.с-х.н. – 06.04.01 – Рыбное хоз-во и аквакультура. – 2016. – 160 с.

57. Матвеева, М.В. Оценка качества эякулята производителей форели радужной *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* в условиях аквафермы/ М.В. Матвеева, В.С. Анохина// Мат. конф. «Совр. эколого-биол. и хим. иссл., техника и технол. пр-в». – 2018. – С. 56 – 60.

58. Матросова, С.В. Эффективность выращивания радужной форели в условиях садкового хозяйства/ С.В. Матросова, Н.В. Ильмаст, М.Э. Хуобонен, М.С. Бомбина// Ученые записки Петр.Г.У. – 2015. – С. 42 – 45.

59. Матросова, С.В. Оценка эффективности кормления радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*) диетой на основе личинки черной львинки / С.В. Матросова, С.Н. Лябзина, В.В. Горбач, Ю.Н. Ильмаст // Известия КГТУ. - №71. – 2023. – С. 11 – 23.

60. Мезенова, О.Я. Оценка протеинового потенциала перспективных сырьевых источников для кормовых целей / О.Я. Мезенова, С.В. Агафонова, Н.Ю.

Романенко, Н.С. Калинина, В.В. Волков // Научные труды Дальрыбвтуза. – Т.68. – №2. – 2024. – С. 61 – 72.

61. Микодина, Е.В. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы / Е.В. Микодина, М.А. Седова, Д.А. Чмилевский, А.Е. Микулин, С.В. Пьянова, О.Г. Полуэктова // М.: Изд-во ВНИРО. – 2009. – 112 с.

62. Мирошниченко, Д. А. Опыт выращивания радужной форели в условиях высокогорья Южного Вьетнама: показатели роста и химический состав скелетных мышц/ Д. А. Мирошниченко, Е. А. Флерова// Труды ВНИРО. – Т.170. – 2018. – С. 116 – 123.

63. Молчанова, К.А. Возможности раскрытия ростовой потенции у радужной форели в УЗВ и открытых рыбоводных системах/ К.А. Молчанова, Е.И. Хрусталева, Т.М. Курапова// Техн. пищ. и перераб. пром. АПК. – 2016. – С. 43 – 47.

64. Молчанова, К.А. Оценка экономической эффективности различных технологий выращивания форели и других объектов индустриального рыбоводства / К.А. Молчанова, Т.М. Курапова // Мат. Всерос. конф. "Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования". – 2016. - С. 728–731.

65. Москаленко, С.П. Целесообразность использования продуктов переработки ракообразных в составе комбикормов для радужной форели / С.П. Москаленко, Д.С. Васильев //Аграрный научный журнал. - №2. – 2020. – С. 55 – 60.

66. Мусина, А. И. Выращивание молоди радужной форели при различной плотности посадки и влияние ее на рост и развитие/ А. И. Мусина, С. Б. Ганиев// Матер. межд. студ. научн. конф. Студ. научн. форум. – 2017. – 3 с.

67. Никифоров, А.И. Ранние этапы формирования осевой мускулатуры молоди русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii Brandt, 1833*) / А.И. Никифоров, Г.А. Шишанов, А.С. Елизарова // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – Т. 17. - № 6(209). –2023. – С. 379 – 388.

68. Никифоров, А.И. Морфология скелетной мускулатуры некоторых гибридных форм осетровых / А. И. Никифоров, А.В. Новосадова //

Инновационные подходы в ветеринарии, биологии и экологии. Мат. междунаучно-практической конференции, посвященной 80-летию УГАВМ. – 2009. – С. 107 – 108.

69. Овчинникова, С.И. Морфологические исследования радужной форели морской и пресноводной, культивируемой в условиях искусственного воспроизводства / С.И. Овчинникова, О.В. Михнюк, Л.И. Тимакова // Вестник МГТУ. – Т.2. – С. 1 – 6.

70. Оразова, С.Б. Сравнительный биохимический анализ органов молоди некоторых лососевых рыб при различных условиях выращивания/ С.Б. Оразова, Б.К. Кайран, С.М. Шалгимбаева, К.Б. Исбеков, Г.Б. Джумаханова, Г.Р. Сармолдаева// Физиология и биохимия гидробионтов. - №4. – 2016. – С. 99 – 107.

71. Орлов, А.В. Формирование адаптивного поведения у молоди лососевых рыб при искусственном разведении / А.В. Орлов // Автореф. дисс. на соиск. уч. степени к.б.н. – 03.00.16 – Экология. – Борок. – 2007. – 26 с.

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

73. Панов, В. П. Нарушения в развитии у американского гольца (*Salvelinus fontinalis*) и ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario*) в раннем постнатальном онтогенезе / В. П. Панов, С. С. Фалий // Труды Федерального центра охраны здоровья животных. – 2017. – Т. 15. – С. 229-237.

74. Панов, В.П. Рост и развитие мышц американского гольца в различные периоды онтогенеза/ В.П. Панов, С.С. Фалий, Ю.И. Есавкин, А.В. Жигин// Труды ВНИРО. – Т. 171. – 2018. – С. 106 – 115.

75. Панов, В.П. Морфогенез структур тела ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario*) и американского гольца (*Salvelinus fontinalis*) на ранних стадиях постнатального развития / В.П. Панов, С.С. Фалий, И.В. Байдаров, Ю.И. Есавкин, А.В. Золотова // Известия ТСХА. – №1. – 2020. – С. 61 – 75.

76. Панов, В.П. Этологические особенности при формировании аппарата движения костистых рыб (на примере радужной форели *Oncorhynchus mykiss*

Walbaum) / В.П. Панов, С.С. Сафонова, И.В. Байдаров // Известия РАН. Серия биологическая. – №5, 2022. – С. 495 – 508.

77. Пичугин, М.Ю. Особенности личиночного периода развития холодноводной озерно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из озера Лама (п-ов Тыймыр) / М.Ю. Пичугин, Ю.В. Чеботарева // Вопросы ихтиологии. – Т.51. - №2. – 2011. – С. 260 – 274.

78. 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 / М.Ю. Пичугин // Вопросы ихтиологии. – Т. 55. - №4. – 2015. – С. 435 – 452.

79. Полистовская, П.А. Санитарно-микробиологическое состояние вод малых водоемов Ленинградской области/ П.А. Полистовская, К.П. Кинаревская, А.А. Бахта, А.Б. Балыкина, П.Д. Бохан// Бактериология. – Т.3 (№1). – 2018. – С. 33 – 35.

80. Пономарева, Е.Н. Особенности развития пищеварительной системы лососевидных рыб в раннем онтогенезе / Е.Н. Пономарева // Вестник АГТУ. – 2005. - №3 (26). – С. 133 – 137.

81. Попов, С.В. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе/ С.В. Попов, О.Г. Ильченко//М.: 1990. – 40 с.

82. Портная, Т.В. *Artemia salina* в стартовом кормлении рыбопосадочного материала радужной форели / Т.В. Портная, Е.В. Овсянкина, В.А. Прокопчик // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. - №22-2. – 2019. – С. 77 – 84.

83. Правдин, И.Ф. Методы исследования миграций рыб/ И.Ф. Правдин// Труды Карельского филиала АН СССР. – 1962. – Вып. 33. – С. 82 – 89.

84. Ранделин, Д.А. Показатели роста и развития радужной форели при скармливании кормовой добавки "Бета-Флора" / Д. А. Ранделин, В. Н. Агапова, Ю. В. Кравченко, С. Ю. Агапов // Известия Нижневолжского

агроуниверситетского комплекса: Наука и высшее профессиональное образование. – № 2(66). - 2022. – С. 230-238.

85. Расс, Т.С. Ступени онтогенеза костистых рыб (*Teleostei*) / Т.С. Расс // Зоол. журн. – Т.25(2). – 1946. – С. 137 – 148.

86. Решетников, Ю.С. Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 1/ Ю.С. Решетникова // М.: Наука. – 2003. – 379 с.

87. Решетникова, О.В. Особенности выращивания форели / О.В. Решетникова, Т.С. Осипова // IX Лужские научные чтения. Современное научное знание: теория и практика: Матер. междунар. научн. конф. – Санкт-Петербург: Ленинградский госуд. университет имени А.С. Пушкина. – 2021. – С. 43 – 46.

88. Рой, И.В. Исследования поведения рыб в зоне действия уреза снюрревода в модельных условиях / И.В. Рой, О.М. Лапшин, Ю.В. Герасимов// Иссл. водн. биол. рес. Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – 2015. – Вып. 38. – С. 96 – 105.

89. Ромейс, Б. Микроскопическая техника / Б. Ромейс // М.: Изд-во иностранной литературы. – 1954. – 718 с.

90. Роскин, Г.И. Микроскопическая техника/ Г.И. Роскин, Л.Б. Левинсон // М. Советская наука. – 1957. – 469 с.

91. Рудакова, С.Л. Оценка безопасности и эффективности обработки икры радужной форели (*Oncorhynchus mykiss (Salmoniformes)*) йодином против вирусов / С.Л. Рудакова, Н.В. Дыкина, Ю.П. Щелкунова, Ю.А. Новоселова, С.А. Рекордатова, И.Ю. Кропачева // Вопросы рыболовства. – Т. 24. - №4. – 2023. – С. 108 – 118.

92. Руднева, И.И. Действие бурового раствора на эмбрионы и предличинок русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* / И.И. Руднева, В.Г. Шайда, М.В. Медянкина // Экосистемы. – №37. – 2024. – С. 73 – 81.

93. Рыжков, Л. П. Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб/ Л. П. Рыжков// Петрозаводск. – «Карелия». – 1976. – 288 с.

94. Сафонова, С.С. Рост и этологические особенности молоди радужной форели (*Parasalmo Mykiss, Walbaum*) в зависимости от типа корма / С.С. Сафонова, В.П. Панов, И.В. Байдаров // Известия ТСХА. – 2024. - Вып. 3. - С. 122 – 134.

95. Сафонова, С.С. Формирование белой мускулатуры личинок радужной форели (*Parasalmo mykiss, Walbaum*) в зависимости от типа корма / С.С. Сафонова // Мат. Междунар. научн. конф. молодых учёных и специалистов, посвящённой 150-летию со дня рождения А.Я. Миловича: Сборник статей, Москва, 03–05 июня 2024 года. – Москва: Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, 2024. – С. 171-177.

96. Сафонова, С.С. Формирование соматической мускулатуры молоди радужной форели (*Parasalmo mykiss, Walbaum*) при использовании двух видов кормов / С.С. Сафонова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2025. – № 2(112). – С. 244-249.

97. Сафронов, Д.И. Влияние плотности посадки на биохимические показатели крови карпа (*Cyprinus Carpio*) / Д.И. Сафронов, Т.Г. Крылова, Г.С. Крылов, П.В. Докучаев // Актуальные вопросы сельскохозяйственной биологии. – № 4(22). –2021. –С. 76-80.

98. Сижажев, В. В. Современное состояние, аспекты биотехнологии и перспективы развития форелеводства в Кабардино-Балкарии/ В. В. Сижажев// Дисс. на соиск. уч. степени к.с-х.н. – 2002. – 155 с.

99. Соин, С.Г. О типах развития лососевидных рыб и их таксонометрическом значении/ С.Г. Соин // Вопросы ихтиологии. – 1980. – Т. 20, вып. 1. – С. 65 – 72.

100. Соколов, А.В. Пищевая и биологическая ценность второстепенных частей радужной форели, выращенной в аквакультуре / А.В. Соколов // Технологии пищевой и перерабатывающей промышленности АПК – продукты здорового питания. - №1. – 2021. – С. 105 – 111.

101. Суппес, Н.Е. Влияние хозяйственной деятельности на экологическое состояние водоемов города Ишима/ Н.Е. Суппес// Самарский научный вестник. - №3(24). – 2018. – С. 98 – 103.

102. Темишев, Н.М. Опыт проведения зимовки сеголеток радужной форели в различных условиях/ Н.М. Темишев, К.К. Кайруллаев// Молодой ученый. – 2017. - №13(147). – С. 189 – 193.

103. Титов, С.В. Пособие по анатомии позвоночных животных: учебное пособие / С.В. Титов, Д.Г. Смирнов, Н.М. Курмаева // Пенза: Изд-во ПГПУ им. В.Г. Белинского. – 2011. – 79 с.

104. Тригуб, А.Г. Воздействие разных концентраций сульфата калия на молодь *Danio rerio*/ А.Г. Тригуб, С.С. Фалий, М.В. Медянкина, Т.В. Дрозденко // Рыбоводство и рыбное хозяйство. –Т. 17. - № 7(210). – 2023.– С. 479-489.

105. Трифонова, А. Н. Критические периоды развития морфогенеза и их биологическое обоснование/ А. Н. Трифонова// Усп. совр. биол. – Т. 56. – Вып. 3(6). – 1963.

106. Туркулова, В.Н. Технологические и экономические аспекты товарного выращивания радужной форели в садках и установках замкнутого водоснабжения в морской воде / В.Н. Туркулова, Н.А. Логунова, Т.О. Глечикова // Теория и практика финансово-хозяйственной деятельности предприятий различных отраслей. Мат. Междун. научно-практ. конф. – Керчь. – 2024. – С. 438 – 442.

107. Ухов, А.Н. Инкубация икры радужной форели в условиях УЗВ / А.Н. Ухов, А.И. Литвиненко // Вестник рыбохозяйственной науки. – Т.7. - №4(28). – 2020. – С. 76 – 84.

108. Фалий, С.С. Рост и развитие скелетной мускулатуры у молоди ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario*) и американского гольца (*Salvelinus fontinalis*) в предличиночный период/ С.С. Фалий, В.П. Панов// Мат. конф. Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. – 2019. – С. 476 – 481.

109. Чебанова, В.В. Продукция массовых видов зообентоса в кл. Карымайском (Камчатка) и степень ее использования молодью лососей / В.В.

Чебанова // Тез. докл. XIV Тихоокеанского научного конгресса. – 1979. – С. 25 – 27.

110. Чегодаева, Е.А. Развитие пигментации и скелета в онтогенезе бельдюги Федорова *Zoarcis Fedorovi* (*Zoarcidae*, *Perciformes*) из Охотского моря / Е.А. Чегодаева, О.С. Воскобойникова // Вопросы ихтиологии. – Т. 50. - №3. – 2010. – С. 335 – 348

111. Чекун, Е.П. Исследование эффекта гетерозиса у сеголетков межпородных реципрокных кроссов янтарной и радужной форели/ Е.П. Чекун, Е.В. Таразевич// Ученые записки УО Витебская ордена знака почета ГАВМ. – 2020. - №3. – С. 98 – 104.

112. Шевченко, Д.Г. Эффективность продуктов глубокой переработки крабов в составе комбикормов для молоди радужной форели / Д.Г. Шевченко // Дисс. на соиск. уч. степени к.б.н. – 03.02.06 Ихтиология. – Москва. – 2005. – 110 с.

113. Шеховцов, Д.С. Эффективность выращивания радужной форели при включении в корма комплекса абиопептида и кобальта/ Д.С. Шеховцов, Ю.И. Есавкин, С.А. Грикшас, Е.В. Казакова// Аграрная наука. – 2019. - №2. – С. 39 – 41.

114. Яблоков, Н. О. Аномалии развития скелета у молоди сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) из р. Мана (система Среднего Енисея) при искусственном и естественном воспроизводстве / Н. О. Яблоков // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2017. – Т. 10, № 3. – С. 343-357.

115. Якубовски, М. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *intoto*/ М. Якубовски// Зоол. журн. – 1970. – Т. XLIX. – вып. 9. – С. 1398 – 1402.

116. Яржомбек, А.А. Образ жизни и поведение промысловых рыб / А.А. Яржомбек // М.: Изд-во ВНИРО. – 2016. – 200 с.

117. Яржомбек, А.А. Клеточный рост мускулатуры карпа (краткое сообщение) / А.А. Яржомбек, Е.И. Шило // Труды ВНИРО. – Т. 166. – 2017. – С. 81 – 84.

118. Alami-Durante, H. Growth and multiplication of white skeletal muscle fibres in carp larvae in relation to somatic growth rate/ H. Alami-Durante, B. Fauconneau, M. Rouel, A. M. Escaffre, P. Bergot// *J. Fish Biol.*, - 1997. - Vol.50. - P. 1285–1302.
119. Applebaum, S.L. The digestive protease, chymotrypsin, as an indicator of nutritional condition in larval red drum (*Sciaenops ocellatus*)/ S.L. Applebaum, G.J. Holt// *Marine Biology*. – V. 142. – 2003. – Pp. 1159–1167.
120. Asgari, R. Ontogeny of the digestive enzyme activities in hatchery produced Beluga (*Huso huso*)/ R. Asgari, G. Rafiee, S.I. Eagderi, F. Noori, N. Agh, H. Poorbagher, E. Gisbert// *Aquaculture*. – V. 416–417. - 2013. - Pp. 33–40.
121. Bachman, R. Diel locomotor activity of wild brown trout (*Salmo trutta* L.) in an electronic shuttle-box/ R. Bachman, W. Reynolds, M. Casterlin// *Hydrobiologia*. - 1979. - V.66. - N.1. - P. 46-47.
122. Balon, E.K. Über die Entwicklungsstufen des Lebens der Fische und ihre terminologie/ E.K. Balon// *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, Band 164. – Heft 3 – 4. – 1960.
123. Blaxter, K. L. The assessment of a crop husbandry technique in terms of animal production / K. L. Blaxter, R. S. Wilson // *Animal production*. –1963. –V.5. – P.27-42.
124. Brockmark, S. Effects of Rearing Density and Structural Complexity on the Pre- and Postrelease Performance of Atlantic Salmon/ S. Brockmark, L. Neregård, T. Bohlin, B.T. Björnsson, J.I. Johnsson// *Transactions of the American Fisheries Society*. - 2007. – V.136. – P. 1453-1462.
125. Brydges, N.M. Does Environmental Enrichment affect the Behaviour of Fish Commonly Used in Laboratory Work? /N.M. Brydges, V.A. Braithwaite// *Applied Animal Behaviour Science*. - 2009. – V. 118. – P.137 - 143.
126. Carpene, E. Increase in muscle fibres in the lateralis muscle (white portion of Mugilidae) (Pisces, Teleostei)/ E. Carpene, A. Veggetti // *Experientia*, 1981. - Vol.37. - P. 191–193.
127. Charge, S.B. Cellular and molecular regulation of muscle regeneration/ S.B. Charge, M.A. Rudnicki // *Physiol. Rev.* – 2004. - Vol. 84. – P. 209 – 238.

128. Chen, B. N. Ontogenetic development of the digestive system in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* larvae/ B.N. Chen, J.G. Qin, M.S. Kumar, W. Hutchinson, S. Clarke// *Aquaculture*. – V. 256(1-4). – 2006. – Pp. 489–501.
129. Dill, L. Development of behavior in alevins of atlantic salmon, *Salmo salar*, and rainbow trout *Salmo gairdneri*/ L. Dill // *Animal Behav.* - 1977. - V. 25. - N. 1. - P.116-121.
130. EI-Fiky, N. Differentiation of swimming muscles and gills, and development of anaerobic power in the larvae of cyprinid fish (*Pisces, Teleostei*)/ N. EI-Fiky, S. Hinterleitner, W. Wieser // *Zoomorphology*, - 1987. - Vol.107. - P. 126–132.
131. Estêvão, M.D. Cellular morphology and markers of cartilage and bone in the marine teleost *Sparus auratus*/ M.D. Estêvão, N. Silva, B. Redruello, R. Costa, S. Gregório, A.V. Canário, D.M. Power// *Cell Tissue Res.* –V. 343(3). - 2011. – Pp. 619-635.
132. Galloway, T.F. Muscle growth in yolk-sac larvae of the Atlantic halibut as influenced by temperature in the egg and yolk-sac stage/ T.F. Galloway, E. KjØrsvik, H. Kryvi// *J. Fish. Biol.* – 55. – 1999. – P. 26 – 43.
133. Gibson, S. Temperature and development in larvae of the turbot *Scophthalmus maximus*/ S. Gibson, I.A. Johnston// *Mar. Biol.* – 124. – 1995. – P. 17 – 25.
134. Govoni, J.J. The physiology of digestion in fish larvae/J.J. Govoni et al.// *Environ. Biol. Fish.* – V. 16. - №1/3. – 1986. - Pp. 59 – 77.
135. Hachero-Cruzado, I. Larval organogenesis of flatfish brill *Scophthalmus rhombus* L: Histological and histochemical aspects/ I. Hachero-Cruzado, J.B. Ortiz-Delgado, B. Borrega, M. Herrera, J.I. Navas, C. Sarasquete// *Aquaculture*. –V. 286. - 2009. – Pp. 138–149.
136. Henneman, E. Functionalsignificanceofcellsizeinspinalmotoneurons / E. Henneman, G. Somjen, D. O. J. Carpenter// *Neurophysiol.* - 1965. – V. 28. - P. 560-580.
137. Higgins, P J. The histochemistry of muscle in juvenile atlantic salmon, *Salmo salar* L./ P J. Higgins// *J. Fish Biol.*, - 1990. - Vol.37. - P. 521–529.

138. Hodson, P.V. The effect of time from hatch on the yolk conversion efficiency of rainbow trout, *Salmo gairdneri*/ P.V. Hodson, B.R. Blunt// J. Fish Biol. – 1986. – V.29. – P. 37 – 46.
139. Holliday, F. Activity level of trout (*Salmo trutta*) in Airthrey Loch, Stirling and Loch Levon/ F. Holliday, P. Tytler, A. Young // Proc. Roy. Soc. Edinburg. - 1974. - B. 74.- N. 1. - P. 315-331.
140. Johnston, I.A. Muscle structure and differentiation in pelagic and demersal stages of the Antarctic teleost *Notothenia neglecta*/ I.A. Johnston, J.P. Camm // Mar. Biol., - 1987. - Vol. 94. - P. 183–190.
141. Jones, S. On the terminology for phases and stages in the life history of teleostean fishes/ S.Jones// Proc. Zool. Soc. – 20. - №1. – 1967.
142. Koumans, J.T.M. Myosatellite cells of *Cyprinus carpio* (Teleostei) in vitro: isolation, recognition and differentiation/ J.T.M. Koumans, H.A. Akster, G.J. Dulos, J.W.M. Osse // Cell Tis. Res. – 1990. – P. 173 – 181.
143. Krebs, E. Suspended Arrays Improve Rainbow Trout Growth During Hatchery Rearing in Circular Tanks/ E. Krebs, N. Huysman, J.M. Voorhees, M.E. Barnes// International Journal of Aquaculture and Fishery Science. – 2018. – V.4. – P. 27 - 30.
144. Marí-Beffa, M.Zebrafish fins as a model system for skeletal human studies/ M.Mari-Beffa, J.A. Santamaría, C. Murciano, L. Santos-Ruiz, J.A.Andrades, E.Guerado, J. Becerra// Sci World J. – V. 7. – 2007. - Pp. 1114–1127.
145. McLean, D. L. A topographic map of recruitment in spinal cord/ D. L. McLean, J. Fan, S.-I. Higashijima, M. E. Hale, J. R. Fetcho// Nature. - 2007. – V. 446, P. 71 – 75.
146. Näslund, J. Environmental Enrichment for Fish in Captive Environments: Effects of Physical Structures and Substrates/ J. Näslund, J.I. Johnsson // FishandFisheries. – 2016. – V. 17. – P. 1 – 30.
147. Nathanailides, C. Influence of pre-hatch temperature on the development of muscle cellularity in post-hatch Atlantic salmon (*Salmo salar*)/ C. Nathanailides, O.

Lopez-Albors, N. C. Stickland// Can. J. Fish Aquat. Sci., - 1995. - Vol. 52. - P. 675–680.

148. Nguyen, V.T. Effect of zinc and manganese supplementation in artemia on growth and vertebral deformity in red sea bream (*Pagrus major*) larvae/ V.T. Nguyen, S. Saton, Y. Haga, H. Fushimi, T. Kotani// Aquaculture. – V.285. – 2008. – Pp. 184 – 192.

149. Osse, J. W. M. Size of flatfish larvae at transformation, functional demands and historical constraints/ J. W. M. Osse, J. G. M. Van den Boogaart// J. Sea Res. – 1997. – V.37. – P. 229-239.

150. Pottin, K. Conservation, development, and function of a cement gland-like structure in the fish/ K. Pottin, C. Hyacinthe, S. Rétaux// *Astyanax mexicanus*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2010. – V. 107. - P. 17256-17261.

151. Quirós Orlich, J.R. The proteolytic digestive activity and growth during ontogeny of *Parachromis dovii* larvae (*Pisces: Cichlidae*) using two feeding protocols/ J.R. Quirós Orlich, S.Valverde Chavarría, J.B. Ulloa Rojas// Fish Physiol Biochem. - V.40(4). - 2014– Pp. 1253 – 1261.

152. Ramirez-Zarzosa, G. The larval development of lateral musculature in gilthead sea bream *Sparus aurata* and sea bass *Dicentrarchus labrax*/ G. Ramirez-Zarzosa, F. GiP, R. Latorre, A. Ortega, A. Garcia-Alcarfiz, E. Abellfin, J.M. Vfizquez, O. Lopez-Albors, A. Arencibia, E. Moreno// Cell Tissue Res., 1995. - Vol. 280. - P. 217–224.

153. Ramirez-Zarzos, G. The post-larval development of lateral musculature in gilthead sea bream *Sparus aurata* (L.) and sea bass *Dicentrarchus labran* (L.)/ G. Ramirez-Zarzos, F. Gil, J. M. Vazquez, A. Arencibia, R. Latorre, O. Lopez-Albors, A. Ortega, F. Moreno // Anat. Histol. Embryol.,1998. Vol. 27. P. 21–29.

154. Rathore, S.S. Fish larval nutrition: A review on new developments/ S.S. Rathore, S.I. Yusufzai, N.N. Katira, K. Jaiswal// The International Jour. of Engineering and Science. – V. 5. – I.9. – 2016. - Pp. – 40 – 47.

155. Rescan, P.Y. Muscle growth patterns and regulation during fish ontogeny/ P.Y. Rescan// General and comparative endocr. – 142. – 2005. – P. 111 – 116.

156. Roberts, S. Deep sea corals: out of the sight, but no longer out of mind/ S. Roberts, M. Hirshfeld// *Front. Ecol. Environ.*- 2004. - V. 2. - N. 3. - P. 123-130.
157. Rønnestad, I. Feeding behaviour and digestive physiology in larval fish: Current knowledge, and gaps and bottlenecks in research/ I. Rønnestad, M. Yufera, B. Ueberschär, L. Ribeiro// *Reviews in Aquaculture.* –V.5. - Suppl. 1. – 2013. – Pp. S59–S98.
158. Rowlerson, A. Comparative study in myosins present in the lateral muscle in some fish; species variations in myosin isoforms and their distribution in red, pink and white muscle/ A. Rowlerson, P. A. Scapolo, F. Mascarello, E. Carpene, A. Veggetti // *J. Muscle Res. Cell. Mot.*, 1985. - Vol. 6. - P. 601–640.
159. Rowlerson, A. Differentiation and growth of muscle in the fish *Sparus aurata* (L.): Hyperplastic and hypertrophic growth of lateral muscle from hatching to adult/ A. Rowlerson, F. Mascarello, G. Radaelli, A. Veggetti// *J. Muscle Res. Cell. Motil.* – 16(3). – 1995. – P. 223 – 236.
160. Rowlerson, A. Cellular mechanisms of post-embryonic muscle growth in aquaculture species/ A. Rowlerson, A. Veggetti//*Fish Physiol.* – V.8. – 2001. – P. 103 – 140.
161. Sire, M.F. New views on intestinal absorption of lipids in teleostean fishes – an ultrastructural and biochemical study in the rainbow trout/ M.F. Sire, C. Lutton, J.M. Vernier// *Jour. of Lipid research.* – V. 22. – 1981. – Pp. 81 – 94.
162. Stankovic, D. Rainbow trout in Europe: introduction, naturalization, and impacts/ D. Stankovic, C. Alain, A. Snoj// *Rew. in Fisheries Sci. and Aquaculture.* – V. 23(1). – 2015. – P. 39 – 71.
163. Tatsumi, R. Satellite cell activation in stretched skeletal muscle and the role of nitric oxide and hepatocyte growth/ R. Tatsumi, X. Liu, A. Pulido, M. Morales, T. Sakata, S. Dial, A. Hattori, Y. Ikeuchi, R.E. Allen // *Am. J. Physiol.* - 2006. - Vol. 290(6). - P 1487-1494.
164. Terletskiy, V.P. Rainbow trout: biotechnological and genetic aspects of farming and breeding. Review article/ V.P.Terletskiy, V.I. Tyshchenko// *Jour. of Agriculture and Env.* – №3(19). – 2021. –P. 1 – 6.

165. Tocher, D.R. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish/ D.R. Tocher, E.A. Bendiksen, P.J. Campbell, J.G. Bell// Aquaculture. – V.280. – 2008. – Pp. 21 – 34.

166. Veggetti, A. Posthatching development of the gut and lateral muscle in the sole, *Solea Solea* (L.)/ A. Veggetti, I.A. Rowlerson, G. Radaelli, S. Arrighi, C. Domeneghini// J. Fish. Biol. – 55. – 1999. – P. 44 – 65.

167. Vernier, J.M. Table chronologique du developpement embryonnaire de la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri*. Rich., 1836/ J.M. Vernier// Ann. embryo. et morphogenese. – V.2. – 1969. - Pp. – 495 – 520.

168. Voesenek, C. J. Biomechanics of swimming in developing larval fish/ C. J. Voesenek, F.T. Muijres, J.L. van Leeuwen// J. of Exp. Biol. – 2018. – V.221. – P. 1 – 14.

169. Voorhees, J. M. Use of Exercise and Structure during Rainbow Trout Rearing/ J. M. Voorhees, N. Huysman, E. Krebs, M.E. Barnes// Open Journal of Applied Sciences. – 2020. – V. 10. – P. 258 – 269.

170. Weatherley, A. H. Growth dynamics of white myotomal muscle fibres in the bluntnose minnow, *Pimephales notutus* Ratinisque, and comparison with rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson/ A. H. Weatherley, H. S. Gill, // J. Fish Biol., - 1984. - Vol.25. - P. 13–24.

171. White, S. C. Addition of Vertical Enrichment Structures Does Not Improve Growth of Three Salmonid Species during Hatchery Rearing/ S.C. White, M.E. Barnes, E. Krebs, N. Huysman, J.M. Voorhees// Journal of Marine Biology and Aquaculture. – 2018. – V. 4. – P. 48 - 52.