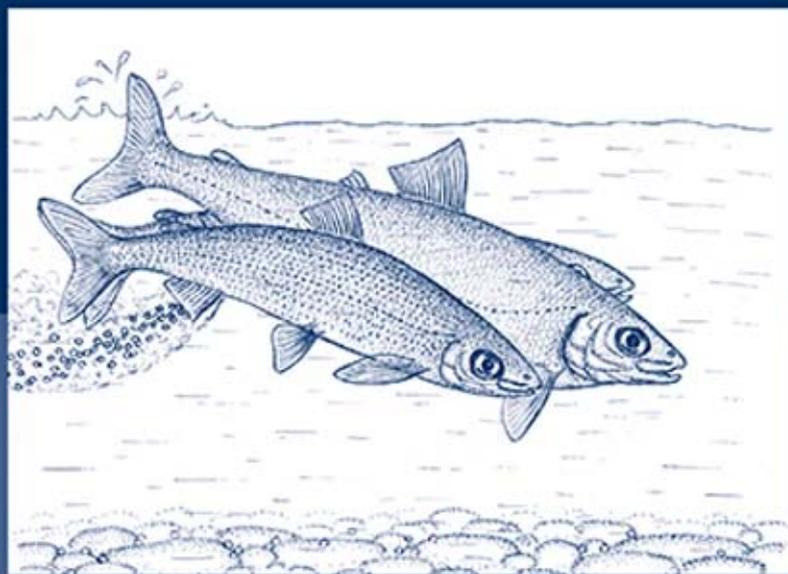


Ж.А. Черняев

# ВОСПРОИЗВОДСТВО СИГОВЫХ РЫБ

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ



Москва ♦ 2017

Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова  
Российской академии наук

Ж. А. ЧЕРНЯЕВ

# **ВОСПРОИЗВОДСТВО СИГОВЫХ РЫБ**

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

Товарищество научных изданий КМК

Москва 2017

**Черняев Ж. А.**

Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. — 329 с.: ил. — ISBN 978-5-6040117-5-1.

Предлагаемая специалистам-ихтиологам и рыбоведам-сиговедам книга является подведением итогов и обобщением как теоретических, так и практических знаний об особенностях размножения и развития сиговых рыб. Сделана попытка объяснения и систематизации приобретенных в ходе эволюции сиговых рыб физиологических механизмов, свойств и приспособлений, позволяющих этой уникальной группе рыб, освоившей суровые регионы Арктики, Субарктики и умеренной климатической зоны, не только существовать, но и процветать в столь своеобразной стихии холода. Показана возможность успешного развития икры омуля, будучи инкапсулированной в лёд, на промерзающих нерестилищах Байкала (криофилия). Приведены сведения о воздействии антропогенных факторов (загрязнение водоёмов нефтепродуктами, солями металлов и хлорорганическими соединениями) на жизнеспособность и состав ихтиофауны. Подробно рассматриваются практические аспекты сиговодства на примере Большереченского омулевого рыбоводного завода.

Studies of reproduction and embryonic development in six species of coregonid fishes have revealed the ability of their fertilized eggs to develop normally while being embedded in the ice of a spawning water body (optionally). Such ability is facilitated by the extremely low respiratory activity of embryos at early stages of embryogenesis (from the stage of fission to the stage of organogenesis). The low level of oxygen consumption and carbon dioxide emission is an adaptation to the low diffusion gas permeability of the ice. The main factor controlling the rate of coregonids embryogenesis is not temperature but the intensity and periodicity of insolation, without sunlight normal development is not possible. The pigment hemoproteid cytochrome  $\beta_{560}$ , which has been discovered in the coregonids oocyte yolk, is treated as a biochemical marker for eggs of the Coregonid family.

Рецензенты:

Строганов А.Н., д.б.н., биологический факультет МГУ  
Мухачев И.С., д.б.н., биологический факультет ТГУ

Редактор:

Посувалюк С.Н.

ISBN 978-5-6040117-5-1

© Ж.А. Черняев, 2017.  
© Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2017.  
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2017.

*Посвящается светлой памяти моего учителя  
Георгия Васильевича Никольского и коллег — друзей,  
талантливых учёных Александра Евгеньевича  
Микулина и Бориса Михайловича Медникова*



# ВВЕДЕНИЕ

## Историческая справка

В 1651 году высадившееся в устье реки Прорвы русское посольство отца Петра I — царя Алексея Михайловича к Монгольскому Хану подверглось нападению бурят Кударинского аймака и было частично перебито, погиб сам посол Е. Заболоцкий и его сын (Тиваненко, 1989). В память этого события в 1681–1682 годах послушниками Даурской духовной миссии старцами Феодосием и Макарием был основан Посольский Спасо-Преображенский мужской монастырь. Он до сих пор возвышается белокаменный на берегу, отражаясь в водах Посольского сора (залива) Байкала.

Сведениями о сиговых рыбах Сибири мы располагаем, начиная с середины XVII века. Так, возвращаясь, из ссылки в Пустозерский острог Забайкалья (Даурия) в июле 1662 г., не принявший церковную реформу Московского патриарха Никона (1653–1654 гг.), возглавивший «Раскол» старообрядцев Русской Православной Церкви, протопоп Аввакум (Иванович), «лодку починяя и паруса скропав, через море пошли...». Далее он отмечал в своем «Житии», что «рыба в нем (Байкале) — осетры и таймени, стерляди и омули, и сиги, и прочих родов много. Вода пресная, а нерпы великие в нем, во океане море большим, живучи на Мезени (Белое Море — *примечание автора*), таких не видал. А рыбы зело густо в нем ...» (Аввакум, 1861; Арсеньев, 1882, цитировано по Кожову, 1962; Галазию, 1988).

В 1675 г. Байкал переплывает другой российский посол царя Алексея Михайловича (1629–1676) к китайскому богдыхану — Николай Гаврилович Спафарий (Милеску). Он дает первое научное и довольно точное географическое описание сибирского моря-озера, особенности ледового покрова, чистоту вод, сведения о главных промысловых рыбах, о составе и особенностях древостоя (сосне сибирской — кедре), а также об охоте и рыбном промысле местных жителей — тунгусов и бурят. Естествоиспытатель Д.Г. Мессершмидт был первым ученым основанной Петром I в 1724 г. Российской Академии наук, давшим в 1724 г. описание озера и составившим его карту. В 1735–36 гг. академики Г.Ф. Миллер и И.Г. Гмелин занимались исследованиями Байкала и Забайкалья (Тиваненко, 1989).

В семидесятых годах XVIII столетия в Сибири работала экспедиция академика П.С. Палласа. Отряд экспедиции под руководством И.Г. Георги на лодке объехал почти весь периметр Байкала. Именно И.Г. Георги (1775) дал байкальскому омулю название «странствующий сиг» (*Coregonus migratorius* Georg). В 1778 г. П.С. Паллас описал замечательную байкальскую рыбку — голомянку (*Comephorus*) и несколько видов ракообразных (Gammaridae).

Сосланный после польского восстания в 1865 г. в село Култук в Южной оконечности Байкала адъюнкт кафедры зоологии Варшавского университета Бенедикт Дыбовский вместе со своим ссыльным коллегой Виктором Годлевским впервые провели траления дна озера со льда по «становым щелям» — термическим швам ледяного покрова озера. Траления, с применением конной тяги, были выполнены от пос. Култук и вплоть до Селенгинского мелководья, что составило примерно 250 км вдоль юго-восточного побережья озера. Исследования выявили изумительное обилие видов гаммарид, моллюсков, червей и других групп животных. Результатом обработки ихтиологической составляющей коллекции стала крупная научная публикация на немецком языке «Рыбы системы озера Байкал» (1874), в которой Б. Дыбовский дал описание 21 вида рыб, определив 6 новых видов «бычков» (по современной систематике — байкальских широколобок)

и байкальские разновидности хариуса и сига. Изучая голомянок, он также обнаружил их размножение путем живорождения (Кожов, 1962).

В 1900 году профессор Харьковского университета А. А. Коротнев, исследуя по заказу рыбопромышленников причины резкого сокращения рыбных запасов Байкала, установил, что падение уловов омуля вызвано переловом идущих на нерест производителей. В то время лов омуля происходил в реке Селенге (и других крупных притоках Байкала) закидными неводами. Ватаги (бригады) рыбаков, во главе которых стоял опытный рыбак — «башлык», на монастырских тонях поочередно делали заметы. Тоневые участки арендовались прасолами (крупными рыбопромышленниками) у монастырей, духовенству которых рыба нужна была не только в постные дни. Уловы омуля четко фиксировались в хозяйственных книгах Посольского монастыря, его архивами и воспользовался А. А. Коротнев. Таким образом была использована достоверная статистика промысловой обстановки на реке Селенге (основном притоке Байкала) и других важных притоках, начиная с царствования Алексея Михайловича, т. е. динамика уловов как минимум за двухсотлетний срок!

В те ветхозаветные времена старшевозрастные, крупные производители омуля весом в несколько килограммов (их называли «харталагои» — «черноголовые») поднимались в августе по Селенге и ее притокам в самые верховья реки. Следом шли косяки средневозрастных, более мелких производителей, которые в настоящее время попадаются крайне редко. Современный промысел базируется на короткоцикловых, скороспелых, как правило, первого или в лучшем случае второго срока созревания производителей, дающих наименее генетически совершенное потомство (Владимиров, 1975, Жукинский, 1986, Анохина, 1967; Кирпичников, 1979; Фёдорова, 1982; Кошелев, 1984, Васильев, 1985). Чрезмерный многовековой промысел нерестовых косяков омуля и сигов внес существенные поправки в поведенческие и линейно-возрастные особенности производителей сиговых рыб в преднерестовый и нерестовые периоды. Тем не менее, условия нереста и поведение самцов и самок, несмотря на резко ухудшившееся качество воды в реках по причине техногенного загрязнения их протокками (особенно ниже г. Улан-Удэ), в значительной степени не изменились.

## **Задача исследований**

Рыбы семейства Сиговых (Coregonidae) часто являются доминантными видами в пресноводных экосистемах северных регионов Евро-Азиатского и Северо-Американского материков (Решетников, 2007, 2010) и служат важным пищевым продуктом местного населения, особенно для коренных народов Севера. По расчетам Международного центра Арктики и Антарктики (Франция), среднее годовое потребление жителями Севера составляет не менее 100 кг рыбы морского и пресноводного происхождения на человека (с учетом корма для ездовых собак), наряду с такими источниками белка как мясо кита, нерпы, моржа и северного оленя (Malaurie, 1965). Относясь к ценным промысловым видам рыб (общий учтенный улов на 2003 год составил в Северном полушарии 40–60 тыс. тонн), сиговые рыбы являются серьезным источником питания населения России, которое потребляет 40–50% от общемирового улова сигов (Мухачев, 2003).

Сиговые рыбы населяют преимущественно арктические и субарктические водоемы Европы, Азии и Северной Америки (хотя некоторые виды из них распространены и южнее). Эти территории, в пределах которых находятся, главным образом, ареалы сиговых рыб, не обладая высокой плотностью населения, тем не менее, испытывают значи-

тельное техногенное воздействие при разработке полезных ископаемых и «освоении» природных ресурсов (Русанов, 1990; Госькова, 2009; Селюков, 2010; Исаков, Селюков, 2010). Экологические катастрофы как техногенного характера, так и вследствие климатических сдвигов (Афанасьев, 1967, 1975), разразившиеся в бассейнах Каспийского (Ходаревская и др., 2007), Аральского, Балтийского морей, к сожалению, не обошли стороной и водоемы Севера (Моисеенко, Лукин и др., 2002; Рубан, 1999), которые особенно чувствительны к средоразрушающим воздействиям, и требуется много времени, чтобы экосистемы вернулись в свое исходное состояние. Высокие темпы деградации биосферы под воздействием антропогенных факторов являются одной из реальностей современной эпохи. Большие изменения в северных экосистемах отмечены для многих северных рек (Лена, Яна, Хрома, Ангара с Енисеем, Обь с Иртышом и др.) (Рубан, 1999), для ряда крупных озер, расположенных в зоне металлургических предприятий (район Норильска, Мурманская область и др.) (Решетников, 1979, 1995; Кашулин, Лукин, Амундсен, 1999; Савваитова и др., 2000; Моисеенко и др., 2002; Кашулин, 1994). Из всех рыб сиговые и лососевые с их осенним икрометанием и длительным зимним периодом развития оказываются в крайне угнетенном состоянии из-за заиливания нерестилищ и дефицита кислорода в придонных слоях вод, омывающих покрытое нефтяными фракциями дно русел рек нефте- и газодобывающих регионов Арктики и Субарктики. В некоторых европейских озерах в период сильного эвтрофирования гибель икры ряпушки и сига на нерестилищах достигала 90–100% (Zuromska, 1982). Загрязнение воды приводит к резким морфологическим аномалиям, в том числе и в системе воспроизводства сиговых рыб (асимметрия гонад, появление в них перетяжек, блокировка процессов оогенеза, гермафродитизм и появление карликовых форм) (Чеботарева и др., 1997; Решетников и др., 1999, 2000; Акимова и др., 2000).

Наблюдаемые резкие изменения в экосистемах ставят со всей неотложностью вопросы о преодолении причин, порождающих эти явления, путем снижения антропогенных нагрузок, с одной стороны, и выполнения компенсационных мероприятий по улучшению экологической обстановки в этих бассейнах. Одним из таких мероприятий является искусственное воспроизводство — аквакультура — ценных промысловых и занесённых в «Красную книгу» видов рыб. В мировом рыбном хозяйстве аквакультура считается одним из факторов насыщения внутреннего продовольственного рынка. За последние десять лет морская аквакультура во всем мире выросла в размерах более чем в два раза и в настоящее время, по данным Организации ООН по вопросам продовольствия и сельского хозяйства (ФАО), ее доля в мировых поставках рыбы составляет более 30%. Лосось, сибирский осётр, камбала, креветки и мидии, выращенные в «аквакультурных» хозяйствах, сейчас на большинстве рынков дешевле тех же видов, выловленных в природных условиях.

Как показывает анализ истории рыборазведения (Скаткин, 1962; Козлов, 2002), усилия рыбоводов, как правило, концентрируются на видах рыб, толерантных к условиям содержания в ограниченных пространствах, т.е. выдерживающих достаточно низкий уровень кислорода в воде, высокую степень загрязнений из-за скученности выращиваемых рыб и невысокое пищевое разнообразие. Тем не менее, морская аквакультура семги и форелей, практикуемая в широких масштабах в любых подходящих прибрежных акваториях нашей планеты, и промышленное разведение пресноводных форм форели в самой Франции являются яркими примерами успешного продвижения и внедрения в практику фундаментальных разработок Главного инженера водных и лесных ресурсов Франции — Ришара Вибера и его коллег, осуществленных в Институте агрономических исследований Франции (I.N.R.A.) (Черняев, 1990).

В России широко развито искусственное воспроизводство сиговых рыб и их товарное выращивание в природных условиях (Черняев, 1980; 2008; 2010; Решетников, Мухачев, 1989; Козлов, 2002; Мухачев, 2003). Однако, комплексные мероприятия по воспроизводству интересующих нас видов рыб могут дать положительный эффект лишь в том случае, если реализуемые проекты строительства рыбоводных предприятий, внедряемые новые инкубационные установки и устройства, применяемые биотехнические приемы, а также рыбомелиоративные работы будут основаны на фундаментальных исследованиях эколого-биологических особенностей разводимых видов рыб. На современном этапе исследований в области размножения сиговых рыб весьма актуальной является необходимость обобщения всех имеющихся данных на единой методической основе. Детально биотехнике разведения сиговых рыб посвящена глава 13. Практические аспекты сиговодства.

И сиги, и омули, обладая обширными ареалами и наличием множества экологических форм, являются объектами интенсивного разведения. Это позволяет использовать их в качестве удобных моделей при решении ряда теоретических вопросов биологии, а также для совершенствования биотехники искусственного воспроизводства и разработки практических мер по их промыслу и товарному выращиванию (Черняев, 2008, 2010).

Основная задача наших многолетних исследований состояла в определении степени влияния природных и антропогенных факторов среды обитания сиговых рыб на их размножение, существование и эмбриональное развитие на ранних этапах морфогенеза. Научным фундаментом настоящей сводки послужило созданное С.Г. Крыжановским, В.В. Васнецовым, Г.В. Никольским и их сподвижниками ставшее уже классическим «эколого-морфологическое» направление комплексного подхода к изучению размножения и развития рыб (Васнецов, 1946, 1953; Крыжановский, 1948, 1949, 1950; Крыжановский, Дислер, Смирнова, 1953; Соин, 1968; Смирнов, 1975; Макеева, 1992 и др.).

## **Объекты исследований. Материал и методики его обработки**

Исследования эмбрионального развития сига-лудоги, черного байкальского хариуса и пелагофильных рыб реки Амур, начатые автором на кафедре ихтиологии Биолого-почвенного факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова еще в студенческие годы (1953–1958 гг.), были продолжены в Лаборатории ихтиологии Байкальской лимнологической станции Восточно-Сибирского филиала Сибирского отделения АН СССР, а затем в Лимнологическом институте СО АН СССР (1958–1971 гг.) в поселке Лиственничном на берегу Байкала, у истока Ангары. С 1972 по 1992 год работа была возобновлена в Москве в Лаборатории сравнительной эмбриологии позвоночных, позже в Лаборатории общей экологии и биогеоценологии имени В.Н. Сукачева и, наконец, завершена в Лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР (ныне Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН). В основу этих исследований положен материал, который собирался с 1956 по 1978 г. на Большереченском, Сарминском, Бурдугузском, Бельском, Селенгинском и Баргузинском рыбоводных заводах «Байкалрыбвода», расположенных в пределах Бурятской АССР и Иркутской области, где основными объектами разведения были байкальский омуль *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776) и байкальский озерный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758). На Большереченском и Бурдугузском рыбоводных заводах проводилась также доинкубация икры пеляди *Coregonus peled* (Gmelin, 1789).

Икра сига из озера Севан в Армении собиралась и инкубировалась на Севанском и Карчахпюрском рыбоводных заводах Армении (1980–85) при содействии сотрудников

Севанской гидробиологической станции АН Армении. Материалы по акклиматизированным в озере Иссык-Куль севанскому сигу из озера Севан (*C. lavaretus* (L.) и байкальскому омулю (*C. autumnalis* Pallas) были получены автором (1981–82 гг.) при содействии сотрудников Среднеазиатской производственно-акклиматизационной станции (г. Фрунзе, ныне Бишкек) и научных сотрудников Института зоологии АН Киргизской ССР на Чолпон-Атинской биостанции, а также на временных пунктах по сбору икры сигов Каракольского рыбноводного завода, в пос. Кутурга (А.О. Конурбаев, М. Альпиев и В. Лысенко). Икру пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) получали (1982 г.) с озера Сон-Куль (Памир), белорыбицы *Stenodus leucichthys* (Güldenstädt, 1772) (1987–88 гг.) с плавучих рыбноводных предприятий (БОБР) в нижнем бьефе Волгоградской ГЭС. Икру чира *Coregonus nasus* (Pallas, 1776), муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) и пеляди привозили с Тобольского рыбноводного завода. Икру весенненерестующего баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* (Muchomediarov, 1948) собирали (1987 г.) на озерах Большое и Малое Капелючи (система р. Витим, приток р. Лены, Баунтовского района Бурятии) и исследовали совместно с сотрудниками Центрального производственно-акклиматизационного управления Главрыбвода Минрыбхоза СССР (ЦПАУ) и инспекторов «Байкалрыбвода» (Улан-Удэ). В 1987 г. икра европейской ряпушки (*Coregonus albula* Linnaeus, 1758) была собрана на Плещеевом озере в Переяславле-Залесском, а сибирской ряпушки (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) — в низовьях р. Лены и озер Таймырского полуострова.

Исследования по воздействию отрицательных температур на выживание развивающейся икры байкальского омуля проводились в 1970 г. в Лаборатории биоэнергетики Института физиологии АН СССР в г. Новосибирске под руководством В.А. Матюхина и В.В. Хаскина с применением настольных термоэлектрических холодильных установок — ТЛИМ.

Икру валька (*Prosopium cylindraceum* Pallas, 1784), собранную на притоках реки Чары (бассейн Алёкмы, впадающей в Лену), предоставили сотрудники Свердловского горного института под руководством В.В. Русанова. Образцы на биохимический анализ и спектроскопию икры сигов привозили коллеги из Карелии, Уральского научного центра РАН, Якутии (М.М. Тяптиргянов) и сотрудники ИЭМЭЖ АН СССР. Так, например, для выяснения наличия цитохрома в икре различных видов рыб сотрудник ИПЭЭ РАН Т.С. Зацепин доставил в Москву с низовой реки Енисей икру ленка (*Brachymistax lenok* Pallas, 1773), тайменя (*Hucho hucho* Pallas, 1773), хариуса (*Thymallus arcticus* Pallas, 1776), тугуна (*Coregonus tugun* Pallas, 1814), сига (*Coregonus lavaretus* s. L.) и муксуна (*Coregonus muksun* Pallas, 1814).

Инкубирование икры исследуемых видов рыб осуществлялось в Москве в Институте эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР и в аквариальной Центрального производственно-акклиматизационного управления «Главрыбвода» (ЦПАУ), при непосредственном участии М.Ю. Пичугина, в небольших инкубационных аппаратах Вейса при средней температуре воды 3°С (2,8–3,2°С) с применением замкнутой термостатирующей водоподготовительной установки японского производства «WS-300».

В 1980-е годы на базе аквариальных подразделений ИЭМЭЖ АН СССР, под руководством члена-корреспондента АН СССР Н.И. Пьявченко в Лаборатории общей экологии и биогеоценологии им. В.Н. Сукачева и ЦПАУ Главрыбвода МРХ СССР, проводилась инкубация икры сиговых рыб с целью определения степени воздействия токсикантов на оплодотворенную икру. Необходимо было выяснить возможность и вероятные последствия отъема воды из рек, впадающих в Белое и Баренцево моря, при переброске

речных стоков в бассейн Каспийского моря. Оказалось, что промстоки Сокольского целлюлозно-бумажного комбината, пройдя грубые фильтры очистки, сливаются в реку Пельшму, приток Сухоны, попадая далее в Северную Двину. Нашими исследованиями было установлено, что даже секундное соприкосновение развивающейся икры сиговых рыб с донными отложениями (содержавшими наряду с другими органическими соединениями метилмеркаптан) ниже по течению СЦБК вызывает полную гибель эмбрионов сиговых рыб. Эти исследования показали абсолютную невозможность отъема какой-либо части речного стока без риска токсикологической катастрофы — как по трассе перебраться в Волжский бассейн, так и ниже по течению Северной Двины.

В зимний сезон размножения сиговых рыб 1979–80 гг., по настоятельной рекомендации Ю.С. Решетникова, автор в лабораторных условиях провел исследования воздействия световой радиации различной интенсивности и периодичности на эмбриогенез байкальского омуля, севанского сига и переславской ряпушки. В результате был экспериментально выявлен факт изменения темпов эмбриогенеза сиговых рыб под воздействием света разной периодичности (Черняев, 1993; 2007).

В 1987 г. икра баунтовского сига была проинкубирована при постоянной температуре воды 3°C, с целью выявления особенностей морфогенеза этого удивительного вида с весенним нерестом, и сопоставления его по темпам развития с осенненерестующим сигом оз. Байкал (Черняев, 1973; Черняев, Пичугин, 1999). Анализ полученных результатов позволил приблизиться к решению одной из фундаментальных проблем эмбриологии: выявлению причинно-следственных связей, механизмов и мотиваций изменения темпов развития и проявления гетерохроний в раннем онтогенезе рыб.

Осенью 1987 и 1988 гг. на озере Иссык-Куль в Киргизии на биостанции Чолпон-Ата и Каракольском сиговом рыбозаводе были продолжены исследования, ранее проводившиеся безвременно погибшими коллегами А.Ф. Турдаковым и А.А. Никитиным. Были изучены особенности нереста сиговых рыб в солоноватых водах озера и возможности инкубации икры в столь специфических условиях.

Выполненные в 1980-е годы исследования икры сиговых рыб с помощью спектрофотометрии позволили выявить наличие в желтке икры и желточном мешке эмбриона ранее неизвестного водорастворимого пигмента — цитохрома b-типа, который впоследствии был идентифицирован как цитохром  $\beta_{560}$  — специфичный для икры исключительно представителей семейства сиговых (Coregonidae). Эта работа проводилась совместно с сотрудниками Института биохимии им. Баха, возглавляемого в то время В.Я. Быховским (Черняев, Арцатбанов, Микулин, Валюшок, 1988). Детальные сведения по цитохрому b-типа приведены в главе 11 — Пигменты.

Предлагаемая специалистам-ихтиологам книга является подведением итогов и обобщением как теоретических, так и практических знаний об особенностях размножения и развития сиговых рыб. В этой работе сделана попытка объяснения и систематизации приобретенных в ходе эволюции сиговых рыб физиологических механизмов, свойств и приспособлений, позволяющих этой уникальной группе рыб, освоившей суровые регионы Арктики, Субарктики и умеренной климатической зоны, не только существовать, но и процветать в столь своеобразной стихии холода.

## О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ РАНГЕ И ПРОИСХОЖДЕНИИ СИГОВЫХ РЫБ

### 1.1. Систематические признаки

Установившееся в настоящее время представление о сиговых рыбах как о самостоятельном семействе Сиговые (*Coregonidae*, Cope, 1872) в составе отряда Лососеобразных (*Salmoniformes*), сомнений почти не вызывает. В соответствии с современной трактовкой таксономии отряд Лососеобразных включает 3 семейства: Лососевые (*Salmonidae*), Сиговые (*Coregonidae*) и Хариусовые (*Thymallidae*) — 14 родов и около 80 видов. Именно по той причине, что из отряда Лососеобразных (*Salmoniformes*) выведены в подотряды Галаксиевые (*Galaxioidei*) и Аргентининовые (*Argentinoidei*) как рыбы, полностью обитающие в морской среде, подотряд Лососевидных (*Salmonoidei*) упразднен. В настоящее время Щукообразные (*Esociformes*) и Корюшкообразные (*Osmeriformes*) возведены в ранг подотрядов, и по сводке Дж.С. Нельсона (2006) в отряде Лососеобразных (*Salmoniformes*) остается только одно сем. Лососевых (*Salmonoidei*), а все остальные таксоны теперь выведены в ранг подотрядов: *Osmeroidei* — Корюшковидные и *Esocoidei* — Щуковидные (Решетников, 2002; 2010).

Последним решающим аргументом, обосновывающим выделение сиговых рыб (*Coregonidae*) в самостоятельное семейство, включающее 3 рода: вальки (*Prosopium* Milner, 1818), собственно сиги (*Coregonus* Linnaeus, 1758) и нельма (*Stenodus* Richardson, 1836), явилось обнаружение в водорастворимой части желтка икры всех исследованных видов сиговых рыб цитохрома  $b_{560}$  (Черняев и др., 1988; Валюшок, 1992; Tcherniaev and all, 1992). Этот гемопротейд оказался биохимическим маркером, присущим только яйцеклеткам сиговых рыб. (Детальный анализ этого фермента и его функциональных особенностей проведен в 11 главе настоящей книги).

Согласно представлениям М.В. Мины, Ю.С. Решетникова, Ю.Ю. Дгебуадзе (2006) и Ю.С. Решетникова (2007, 2010), семейство сиговых рыб включает 3 рода: Вальки, Сиги и Нельмы и насчитывает 29 видов, из которых 14 видов обитает только в водоёмах России. Среди них байкальский омуль (*Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776), пелядь (*C. peled* (Gmelin, 1789), муксун (*C. muksun* (Pallas, 1814), тугун (*C. tugun* (Pallas, 1814), сиг-хадары (*C. chadary* Dybowski, 1862), уссурийский сиг (*C. ussuriensis* Berg 1906) и 6 подвидов, из которых представляет особый интерес весеннерестующий баунтовский сиг (*C. lavaretus baunti* (Muchomedjarov, 1948) и нерестующая в весенне-летний период в водах Канады ряпушка Артеди (*C. artedii* Lesueur).

Среди сиговых имеются рыбы с конечным ртом, питающиеся в основном зоо- и ихтиопланктонном, а также доступными по размеру рыбами. К ним относятся: нельма и белорыбица *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772), европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758), сибирская ряпушка *C. sardinella* Valenciennes, 1848, омуль *C. autumnalis* (Pallas, 1776, пелядь *C. peled* (Gmelin, 1789), тугун *C. tugun* (Pallas, 1814), амурский сиг-хадары *C. chadary* (Dybowski, 1962), баунтовский сиг *C.l.baunti* (Muchomedjarov, 1948). Зообентосом питаются следующие виды сигов с нижним ртом: обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus lavaretus* (Linnaeus, 1758), сиг-пыжьян *C. l. pidschian* (Gmelin, 1799), чир *C. nasus* (Pallas, 1776), муксун *C. muksun* (Pallas, 1814), валец *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant, 1784), чудской сиг *C. lavaretus maraenoides* (Poljakow). Белорыбица

и нельма *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772) являются активными хищниками-ихтиофагами (Берг, 1940; Суворов, 1948; Никольский, 1971).

Одна из особенностей эмбрионально-личиночного развития сиговых рыб, отличающая их от остальных представителей отряда Лососеобразных (Salmonoidei), состоит в том, что соотношение размеров плазменного бугорка зародыша к объему желтка набухшей яйцеклетки находится в пределах  $1/8-1/4$ . Это соотношение обуславливает положение, по которому икра большинства видов сиговых рыб (сига, омуля, белорыбицы, ряпушки, пеляди, тугуна и др.) имеет мезоплазматический тип строения яйцеклетки (Вернидуб, 1951; Мешков, Лебедева, 1977; Богданов, 2006). И только у валька *Prosopium cylindraceum* (Pallas, 1784), муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) и чира *C. nasus* (Pallas, 1776) соотношение объемов плазменного бугорка и желтка икры находятся в пределах  $1/20-1/70$ . Зрелые яйцеклетки этих видов относятся к олигоплазматическому типу и их эмбриогенез проходит по хариусовому типу (Тугарина, Черняев, 1961; Соин, 1963, 1980, 1981; Peñáz, 1975; Черняев, 1990, 2001; Русанов и др. 2003). Как показали исследования Б. С. Матвеева (1940, 1959) метаморфоз личинок с незначительными запасами питательных веществ в желточном мешке, превращающий их в мальков, происходит в планктонном сообществе, уже после их вылупления и ската с нерестилищ. В отличие от хариусовых и лососевых, сиговые рыбы, ввиду ограниченных запасов желтка и жира в яйцеклетке, проходят личиночные этапы развития, только перейдя на экзогенное питание планктонными организмами.

Представители лососёвых, такие как: сёмга — *Salmo salar* L. 1758 (Городилов, 1983; Vernier, 1969), кета *Oncorhynchus keta*, Walbaum, 1792, (Дислер, 1953, Смирнов, 1975), голец *Salvelinus alpinus* L. 1758 (Павлов, 1989, 2007), таймень *Hucho hucho* (Pallas, 1773) (Peñáz, Prichoda, 1981) и ленок *Brachymistax lenok* (Pallas, 1773) (Смольянов, 1961), осуществляют превращение эмбрионов в личинок, проходя личиночные этапы развития внутри оболочек икры за счёт запасов желтка и жира желточного мешка (эндогенного питания). После вылупления из оболочек, на этапе свободного эмбриона внутри гнёзд или под гравийным укрытием дна водоёма, «свободные эмбрионы» (термин, предложенный С. Г. Крыжановским, 1950) активно избегают освещенных мест и «уползают» внутрь галечного укрытия, и выходят в водную среду уже на мальковых этапах развития, обладая положительным фототаксисом (Viber, 1954). Такой «мальковый» тип размножения сиговых рыб при достаточно низкой плодовитости самок и относительно крупной икре, позволяет поддерживать низкий уровень смертности личинок, как от хищников, так и от неблагоприятных факторов внешней среды (Balon, 1975, 1981, 1990).

Личиночное развитие хариусов (вероятно и ленков и тайменей) также происходит после вылупления эмбрионов из оболочек с ещё значительными запасами желтка, и не позволяет им свободно передвигаться в водной среде и охотиться на зоопланктонеров. Начальная часть их личиночных этапов развития проходит под укрытием гальки на дне речных и озерных нерестилищ, и молодое потомство хариуса переходит на питание зоопланктоном, скатившись в низовья рек, только после прохождения личиночного метаморфоза за счет значительных запасов желтка (Черняев, 2001). Соотношение размеров плазменного бугорка к объему желтка в икринках байкальской популяции хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) находится в пределах  $1/25$  и её можно отнести к олигоплазматическому типу (Тугарина, Черняев, 1961; Соин, 1963, Черняев, 2001). Это определение также относится и к икре европейского хариуса *T. thymallus* (Linnaeus, 1758) (Peñáz, 1975).

Существенное морфофизиологическое отличие икры сиговых рыб от остальных лососёвых состоит в том, что их эмбриональное развитие невозможно без светового воздей-

ствия, в то время как для остальных представителей лососёвых воздействие солнечного света губительно (Черняев, 1993, 2010). (Глава 9 — Воздействие света).

Трудности систематики ученые, исследующие представителей отряда Лососеобразных, видят в том, что по морфологическим признакам, являющимся основой систематических построений, существует возможность считать сиговых рыб промежуточной группой между лососёвыми (*Salmonidae*) и хариусовыми (*Thymallidae*) рыбами. Всё зависит от того, какую группу рыб принимать в качестве исходной. Однако имеется вполне обоснованное представление, допускающее другое толкование: не какая группа рыб от какой произошла, а параллельное, независимое становление таксона от общего предка, на что указывает мозаичное распределение прогрессивных и архаичных признаков у рыб семейств *Salmonidae*, *Coregonidae* и *Thymallidae*. Такое смешение в каждом рассматриваемом таксоне плезиоморфных (примитивных с точки зрения эволюционного процесса) и апоморфных (достаточно высоких уровней приспособленности к конкретным условиям обитания) признаков не позволяет ни одному из рассматриваемых семейств быть признанным в качестве исходного для двух других (Сычевская, 1976, 1988; Решетников, 1977, 1980, 1988, 2010; Медников, Решетников, Шубина, 1977).

## **1.2. Морфологические особенности строения яйцеклеток лососевидных рыб**

В настоящей книге суммированы исследования второй половины XX и начала XXI века, охватывающие круг вопросов, относящиеся к воспроизводству сиговых рыб и особенностям эмбриоадаптаций как морфологического, так и физиологического характера. Одной из целей настоящей главы стало выявление специфических признаков сиговых, рассматриваемых в сравнении с двумя другими семействами отряда Лососеобразных (*Salmoniformes*), а также с корюшками, представителями подотряда Корюшковидных (*Osmeroidi*). Приведенная ниже сравнительная таблица № 1 содержит данные о морфологических особенностях строения яиц лососевидных рыб, о биологических параметрах их размножения и развития. Она позволяет сопоставить признаки сходства и различия между сиговыми рыбами и остальными представителями отряда лососеобразных (*Salmoniformes*). Таблица составлена Ю.С. Решетниковым (1980) по материалам исследователей эмбрионально-личиночного развития лососевидных рыб (Соин, 1947, Европейцева, 1949; Крыжановский и др., 1951; Дислер, 1953; Смольянов, 1957; 1966; Тугарина, 1956; Унанян, Соин, 1963; Юхнева, 1963; Черняев, 1968, 1973, 2001; Павлов, 1989). Таблица дополнена данными из публикаций исследователей морфологических и экологических особенностей развития сиговых и других лососевидных рыб (Коровина, 1977; Лебедева, Мешков, 1973; 1977; Савваитова и др., 1973; Лебедева, 1974; Малышев, 1974; Смирнов, 1975; Мешков, Лебедева, 1977; Price, 1934, 1936).

В таблицу 1 включены данные по цитоморфологическим особенностям строения яйцеклеток рыб в период трофоплазматического роста (Иванков, Сергиенко, 1983; Иванков, 1985; 1987). В ней использованы результаты исследований морфологических и экологических особенностей эмбрионального развития этих таксонов (Мишарин, 1953; Дислер, 1957; Соин, 1980; Черняев, 1971, 1975, 1982, 2001). В ней приводятся эколого-физиологические специфические черты эмбрионального развития лососевидных рыб (Кузнецов, 1928; Юданов, 1939; Смирнов, 1947; Бирман, Леванидов, 1953; Любичкая, 1956; Васильев, 1959; Азбелов и др., 1962; Мунтян, 1963; Городилов, 1969; Богданов, 1983; Богданов и др., 1984; Павлов и др., 1989; Русанов и др., 2003).

**Таблица 1.**

Морфологические особенности строения яиц и эколого-биологические параметры размножения и развития лососевидных рыб.  
(по данным Ю.С. Решетникова, 1975, 1980; В.И. Иванкова, 1987)

№	Признаки	Лососевые	Хариусовые	Сиговые	Корюшковые
<i>Морфология ооцитов</i>					
1	Место появления вакуолей, фаза Д 1	По периферии	Вокруг ядра и по периферии	Вокруг ядра и по периферии	По периферии и вокруг ядра
2	Число слоев вакуолей в фазе Д 2 наружных внутренних	7–11 нет	2–4 3–4	1–3 6–14	1–2 в форме полумесяца
3	Диаметр вакуолей в фазе Д 3, мкм наружных внутренних	13–19 19–28	22–27 5–11	14–28 8–14	10–20 2–10
4	Диаметр липидных вакуолей в фазе Е1, мкм	18–51	5–14	8–18	5–10
5	Число вакуолей по наружной окружности ооцита (фазы Д 2-Е1)	108–226	108–120	80–120	38–42
<i>Нерест</i>					
6	Время нереста	Осень, весна	Весна	Осень, зима (весна)	Весна, лето
7	Температура воды во время нереста	1–14	3–15	0–7	1–14
8	Оптимальная температура развития	2–10	4–14	0,5–5	9–16
9	Концентрация кислорода, мг/л в местах нереста в процессе развития	10–12 2–3	10–12 10–12	5–13,3 4–8	8–12 8–12
<i>Икра</i>					
10	Тип икры	Олигоплазматическая	Олигоплазматическая	Олиго- и мезоплазматическая	Полиплазматическая
11	Диаметр, мм	4–9	3,3–4,4	1,6–4,0	0,75–1,11
12	Объем, мм <sup>3</sup>	33–382	8–22	4–33	0,22–0,71
13	Отношение плазменного бугорка к желтку	1/30–1/400	1/70	1/6–1/30	1/2–1/3

14	Относительная величина перивителлинового пространства	1,08	1,9–2,2	1,18–1,23	1,9–2,0
15	Способ защиты икры от выедания	Закапывание в грунт	Рассеивание среди камней	Инкрустирование оболочки песком, вмораживание в лёд	Малая заметность, высокая плодовитость
16	Экологическая группа	Литофильно-закапывающая	Литофильная разбрасывающая	Литофильно-псаммофильная, факультативно-пагофильная	Литофильная, Приклеивающаяся
<i>Эмбриогенез</i>					
17	Тип развития по С.Г. Соину (1980)	Лососево-Ленковый	Хариусовый	Сигово-хариусовый	Корюшко-аювовый
18	Инкубационный период в сутках	51–250	15–25	80–250	13–14
19	Доля обрастания желточного мешка к моменту появления краевого узелка	1/8	1/3	1/2–1/3	Более 1/3
20	Начало формирования эмбриона	1/3 обрастания желточного мешка	До замыкания желточной пробки	Замыкание желточной пробки	После замыкания желточной пробки
21	Сосудистая система желточного мешка	Вся поверхность желточного мешка за счет правой и левой желт. вен	2/3 за счет левой желточной вены	2/3 за счет левой желточной вены	Не развита
22	Пигментация икры	Каротиноиды и в желтке, и в жировых каплях	Каротиноиды и в желтке, и в жировых каплях	Каротиноиды в жировых каплях и в желтке, цитохром b-типа в желтке	Каротиноиды в жировой капле
23	Воздействие внешних факторов среды на эмбриогенез: — низких температур — действие света	Губительное действие температур ниже 3°С Свет вызывает гибель или задержку развития	Губительное действие температур ниже 3°С Свет вызывает гибель или задержку развития	Способны вмерзнуть в лед и развиваться Отсутствие света тормозит развитие особенно на поздних этапах	Губительное действие температур ниже 3°С Толерантность к световой радиации

<i>Личиночный период развития</i>					
24	Личинки в момент вылупления	Малоподвижны, тенелюбивы, с большим желточным мешком, проходят личиночные этапы развития в грунте за счет эндогенного питания	Сначала малоподвижны, тенелюбивы, желточный мешок составляет 1/2 от исходного, личин. этап развития за счет экзогенного питания	Подвижны, светолюбивы, желточный мешок небольшой, активно питаются внешним кормом	Подвижны, светолюбивы, желточный мешок небольшой, органогенез в период внешнего питания
25	Личинки	Донные, одиночные	Сначала донные, затем пелагические, стайные	Пелагические, стайные	Пелагические, стайные

Расшифровка фаз гаметогенеза (По В.И. Иванкову, 1987):

Д 1 — Начало вакуолизации цитоплазмы ооцита. По периферии образуются 2–3 ряда мелких вакуолей, содержащих полисахариды.

Д 2 — По периферии образуется зона из 3–4 рядов полисахаридных вакуолей, липидные вакуоли образуют 3–4 ряда вокруг ядра.

Д 3 — Образуется в цитоплазме ооцита 3 зоны: 1 зона — полисахаридных вакуолей. 2 зона — с рассредоточенными в цитоплазме отдельными вакуолями. 3 зона — вокруг ядра появляются вакуоли, содержащие жировые включения.

Е 1 — Появление первых гранул желтка между липидными вакуолями.

Е 2 — Гранулы желтка превращаются в желточные шары и заполняют почти весь объем ооцита. Происходит резкое увеличение липидных вакуолей (жировых капель) вокруг ядра.

Е 3 — Желток в виде шаровидных образований заполняет всё пространство ооцита, начинается слияние жировых капель.

Анализ таблицы 1 достаточно убедительно подтверждает принадлежность всех представителей сиговых рыб к сигово-хариусовому типу развития (Соин, 1976). Неоплодотворенная зрелая икра относящихся к этой группе рыб характеризуется размерами в пределах от 0,5 до 4 мм, олиго- и мезоплазматическим типом строения, после набухания имеет хорошо выраженное перивителлиновое пространство. Замыкание желточной пробки происходит после завершения процесса эпиболии перидермы по поверхности желтка, сравнительно задолго до начала этапа формирования замкнутой эмбриональной системы кровообращения. Во время развития эмбриона сиговой рыбы, как правило, на поверхности желточного мешка образуется сеть капилляров от левой печёночно-желточной вены, покрывающей 2/3 поверхности желточного мешка. В то же время у зародышей, развивающихся по лососёво-ленковому типу, вся поверхность желточного мешка покрывается кровеносными сосудами — капиллярами — как от правой, так и от левой печёночно-желточных вен. Только у представителей семейства сиговых рыб (*Coregonidae*) до появления системы эмбрионального кровообращения у правого кювьерового протока венозного синуса сердечной трубки, в месте впадения правой желточной вены образуется наполненный форменными элементами крови кроветворный мешочек (Черняев, 1964,

1968). Рыбы, относящиеся к вышеупомянутой группе размножения, разбрасывают свою икру по большой площади нерестилищ, не закапывая ее в грунт. Детальное описание крестворного мешочка приведено в главе 4.

Материалы таблицы в некоторой степени подтверждают точку зрения А. Е. Микулина (2003, 2010) о происхождении лососевидных от предков корюшковидных рыб. Эта гипотеза подкрепляется положением Е. Балона (Balon, 1990), что эволюция способов размножения происходила путём перехода от мелкой полиплазматической икры, разбрасываемой по поверхности нерестилищ и не охраняемой, ко всё более крупной олигоплазматической, закапываемой в грунт в виде гнёзд или кладок. При этом вырабатывались все более сложные приспособления к выживанию. Это осуществлялось за счёт развития зародышей (например, лососёвых) внутри оболочки икры до этапа «свободного эмбриона» и выклева со значительными запасами питательных веществ, что обеспечивало дальнейший метаморфоз эмбрионов до личиночного, а затем до малькового состояния. На этапах развития внутри галечных укрытий на первый план выходят адаптации, обеспечивающие дыхание зародышей в интерстициальной воде подруслового потока с низким содержанием кислорода (Крохин, 1966). Механизмы обеспечения газообмена зародышей сиговых рыб рассмотрены в главе 10. Дыхание.

Воспроизводительная способность вида (популяции) «сводится, в конечном счёте, к двум элементам — увеличению плодовитости и повышению жизнеспособности приплода» (Серебровский, 1973). Различие между сиговыми и лососёвыми рыбами проявляется в том, что при размножении они придерживаются двух различных стратегий развития, обусловленных как внешними факторами среды обитания, так и генетически закреплёнными морфологическими, физиологическими и биохимическими свойствами икры.

Для осуществления метаморфоза на личиночных этапах развития до этапа малька сиговым рыбам (и в меньшей степени хариусам) не достаёт энергетических запасов, заложенных материнским организмом в желтке икринки, и требуется дополнительное экзогенное поступление энергии (Матвеев, 1941, 1959; Balon, 1984, 1986; Строганов, 1987; Павлов, 1989). Так, по данным Е. Камлер (Kamler, 1992; 2002), содержание белков в процентном отношении к сухому весу икринки у лососёвой рыбы (кеты) составляет в среднем 68,4 (64,3–72,5)%. У сиговой рыбы (ряпушки) белки составляют только 51,2 (49,0–53,4)%. Жировые включения в икре кеты в среднем составляют 25,8%, у ряпушки колеблются от 16,8 до 28,4 (среднее 22,6)%. Количество углеводов, наоборот, у лососёвой рыбы составляет 3,5 (3,0–3,9)%, а у сиговой рыбы 4,25 (4,0–4,5)%. Оводнённость (процентное содержание воды в яйцеклетке) у лососёвой рыбы определена в 55–62%, а у сиговой — 70–80%. Зольный остаток у икры лососёвых находится в пределах 3,6–3,8%, а у сиговых 3,9–5,4%.

Таким образом, помимо генетически обусловленного типа развития, эмбрионально-личиночный морфогенез сиговых и лососёвых рыб происходит по разным сценариям, определяемым также различным количеством и составом запасов питательных веществ, переданных самками разных видов рыб через яйцеклетку будущему потомству. «Примитивный», личиночный тип развития характеризуется неохраняемостью потомства, ранним вылуплением зародыша из оболочки и переходом на внешнее питание на личиночных этапах метаморфоза. Тем не менее, он сопровождается значительными потерями от выедания личинок хищниками и находится под воздействием абиотических факторов среды обитания (бескормица, стрессовые гидроклиматические аномалии, загрязнения). Выживание обеспечивается максимально высокой плодовитостью и значительной растянутостью и одновременностью процесса вылупления за счёт разнокачественности и раз-

норазмерности яйцеклеток, что характерно для большинства видов сиговых (Мешков, Лебедева, 1977; 1984).

Другой путь развития — мальковый. При этом стратегия выживания состоит в том, чтобы пройти личиночные этапы внутри галечного укрытия (внутри оболочки икры или путём живорождения). В этом случае переход на экзогенное питание происходит вполне сформированными и достаточно крупными мальками, которых уже не могут беспрепятственно пожирать хищники, что и наблюдается у лососёвых, многих живородящих костистых и акулых рыб (Никольский, 1974).

По мнению чешского эмбриолога (ныне выдающегося ихтиолога -эмбриолога Канады) и последователя С.Г. Крыжановского Е.К. Балона (Balon, 1981, 1990), эволюция способов размножения зародилась у появившихся в конце Палеозойской эры панцирных (Arthrodira), хрящевых (Акантодии) и других пресноводных представителей класса рыб (Pisces). Этот процесс проходил от мелкой неохраняемой икры с личиночным типом развития к рыбам с крупной икрой, но с невысокой плодовитостью и мальковым типом размножения и начался в Нижнем Кембрии (с Силура — 430–310 млн. лет назад). Смена стратегии размножения сопровождалась увеличением размеров яйцеклеток, снижением плодовитости и сложным нерестовым поведением производителей, связанным с закапыванием кладки в грунт или созданием гнезда и его охраны, либо с переходом на живорождение (Крыжановский, 1950, Крыжановский, Смирнов, Соин, 1951; Васнецов, 1953).

Личинки сиговых способны переходить на активное питание практически сразу после вылупления и ската с нерестилищ, если встречаются после ската достаточно высокие концентрации зоопланктона. По данным В.Д. Богданова (2000), остаток запасов питательных веществ в желточном мешке личинок на этапе выклева обеспечивает их жизнедеятельность только в течение двух недель до перехода на внешнее питание, за счет которого и осуществляются личиночные этапы метаморфоза и превращение личинок в мальков. В особенностях морфогенетических преобразований от этапа к этапу на личиночных этапах развития и заключено основное различие между сиговыми и лососевыми рыбами (Матвеев, 1940, 1959; Крыжановский, 1950).

В отличие от остальных лососеобразных, икра которых развивается в грунте, а значит в темноте, темп эмбриогенеза сиговых рыб, развивающейся либо на поверхности нерестилищ, либо во льду внутри оболочки икры, в значительной степени зависит от интенсивности, периодичности и продолжительности воздействия солнечной радиации. Фотофилия зародышей сиговых рыб (Черняев, Довгий, 1969; Черняев, 1971, 1984, 1990, 1993, 2007), особенно на этапах органогенеза, по всей вероятности, связана с фотопериодизацией. Являясь постоянным и неизменным природным фактором (Чижевский, 1976), солнечный свет управляет темпом развития зародышей и определяет момент вылупления личинок сиговых рыб из оболочек в строго определенные сроки фенологической фазы — весны, наиболее благоприятные для их перехода на активное (экзогенное) питание (Черняев, 1973, 1982, 1984).

Такой жёсткой привязки к внешним факторам среды за счёт пластичности эмбриогенеза у зародышей лососёвых рыб не наблюдается. Молодь лососёвых рыб, проходит личиночные стадии и этапы развития под укрытием галечного грунта. После вылупления из оболочки икры она обладает отрицательным фототаксисом и рассредоточивается в гравии (Viber, 1954; 1961). При выходе из «бугров», куда производители «закопали» икру, мальки уже обладают достаточным набором физических, физиологических и поведенческих свойств для обеспечения выживания в водной среде. Будучи защищенными слоем гравия от выедания хищниками и губительного воздействия солнечного света, личинки лососевых, в отличие от личинок сиговых рыб, полностью

обеспечены энергетическими запасами желточного мешка необходимым набором аминокислот и жировых включений для осуществления метаморфоза до малькового состояния и перехода на экзогенное питание (Смирнов, 1975; Петренко, 1977; Павлов, 1989, 2007; Kamler, 1992).

Многим представителям арктической флоры и фауны свойственны определённые «пассивные» приспособления к существованию, размножению и развитию в условиях холодного климата, которыми оснащены и зародыши сиговых рыб. По определению Ю.И. Чернова (1984), они имеют «подчинённый» по отношению к внешним факторам тип развития, что также подтверждается французским экологом Франсуа Рамадом (Ramade, 1984).

Особенности эмбрионального и личиночного развития, связанные с понятием «пассивных форм адаптации», способствующие освоению арктических широт при длительном воздействии низких температур, как правило, связываются с примитивностью (плезиоморфностью) и архаичностью обладающих ими таксонов (Шмальгаузен, 1938; Никольский, 1980; Расс, 1982; Чернов, 1984; Северцов, 1987). Однако, учитывая относительно недавние сроки формирования семейства Coregonidae, термин «архаичность» не совсем уместен. В данном случае имеет место проявление стратегии «жизненных форм» (Свешников, 1982) через сохранение плезиоморфных признаков, позволяющих в условиях олиготрофии, населяемых сиговыми рыбами водоёмов, быть обеспеченными пищевыми ресурсами и иметь возможность размножаться при низких температурах. Этот способ существования и реализуется через личиночный тип развития, которому свойственны значительные потери от выедания хищниками икры и личинок, низкий темп роста, поздние сроки созревания производителей, пропуски нерестовых сезонов, и относительная длинноцикловость (продолжительность) существования особей сигов (Нейман, 1961; Решетников, 1984).

Анализ биоморфологических параметров, приведённых в таблице 1, по многим показателям сближает сиговых рыб и корюшек. Это наглядно проявляется так же при сравнении анатомического строения рыб, внешних морфологических признаков их яиц и внутреннего строения яйцеклеток (Коровина, Васильева, 1976, Коровина, 1980).

Анализируя таблицу 1, необходимо принять во внимание, что Корюшковидные (Osmeroidei) теперь в систематическом статусе возведены в ранг Подотряда Отряда Лососевидных (Salmoniformes), что поднимает их на ранг выше Сиговых (Coregonidae), Лососевых (Salmonidae) и Хариусовых (Thymallidae) рыб, сохранивших статус семейства.

Мы согласны с систематическим построением семейства Сиговых рыб (Coregonidae), предложенным Ю.С. Решетниковым и А.А. Лукиным (2006) и Ю.С. Решетниковым (2002, 2010), однако, с одной оговоркой. Наши исследования (Черняев, Пичугин, 1999) эмбрионально-личиночного развития баунтовского весенне-нерестующего сига (*Coregonus lavaretus baunti* Muchomedijarov, 1948) показали, что темпы его эмбриогенеза разительно отличаются от остальных осенне-нерестующих сиговых рыб, и данный сиг должен рассматриваться в ранге вида, т.к. его гибридизация с остальными видами сиговых рыб практически исключена.

Кроме того, необходимо принять во внимание, что в Канаде в провинции Квебек в Корочьем озере (Lac des Ecorces) существует популяция весенне-летне-нерестующей ряпушки Артеди (*Coregonus artedii* Lesueur), которая мечет икру с конца мая до середины июня (Henault, Fortin, 1989). Эмбриогенез её икры протекает за 72 суток при температуре воды 5,7–6,8°C на глубине 20 метров, и личинки вылупляются в августе при температуре воды у поверхности 24°C. Статус этого «сиско» представителя Североамериканской ихтиофауны (ряпушка Артеди), скорей всего, должен быть определен хотя бы на уровень подвида.

## Систематика сиговых рыб<sup>1</sup>

Класс Actinopterygii – Лучеперые рыбы

Отряд SALMONIFORMES Berg, 1940 – Лососеобразные

Семейство COREGONIDAE Cope, 1872 – Сиговые

Род *Coregonus* Lacépède, 1804 – Сиги

1. *C. albula* (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка
2. *C. alpina* (Koelz, 1924) – большеротая ряпушка
3. *C. artedii* Lesueur, 1818 – ряпушка Артеди (озёрная)
4. *C. autumnalis* (Pallas, 1776) – арктический омуль
5. *C. canadensis* Scott, 1967 – атлантический сиг
6. *C. chadary* Dybowski, 1862 – сиг-хадари
7. *C. clupeaformis* (Mitchill, 1818) – сельдевидный (американ. сиг)
8. *C. hoyi* (Gill, 1872) – зобатая ряпушка
9. *C. johanna*e (Wagner, 1910) – глубоководная ряпушка
10. *C. kiyi* (Koelz, 1921) – ряпушка-кийи
11. *C. laurettae* Bean, 1882 – берингивоморский омуль
12. *C. lavaretus baunti* (Anpilova) – баунтовский сиг
13. *C. lavaretus lavaretus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный сиг
14. *C. lavaretus migratorius* (Georgi, 1775) – байкальский омуль или сиг (спорный вид)
15. *C. muksun* (Pallas, 1814) – муксун
16. *C. nasus* (Pallas, 1776) – чир
17. *C. nigripinnis* (Gill, 1872) – чернопёрая ряпушка
18. *C. nipigon* (Koelz, 1925) – нипигонская ряпушка
19. *C. peled* (Gmelin, 1789) – пелядь
20. *C. reighardi* (Koelz, 1924) – коротконосная ряпушка
21. *C. sardinella* Valenciennes, 1848 – сибирская ряпушка
22. *C. tugin* (Pallas, 1814) – тугун
23. *C. ussuriensis* Berg, 1906 – уссурийский сиг
24. *C. zenithicus* (Jor. & Ever., 1909) – малоротая ряпушка

Род *Prosopim* Jordan, 1878 – Вальки

25. *P. abyssicola* (Snyder, 1919) – озерный (глубоководный) валёк
26. *P. coulteri* (Eig. & Eig., 1892) – карликовый валёк
27. *P. cylindraceum* (Pal., 1784) – (обыкновенный) валёк
28. *P. gemmiferum* (Snyder, 1919) – ряпушковидный валёк
29. *P. spilonotus* (Snyder, 1919) – бонневильский валёк
30. *P. williamsoni* (Girard, 1856) – горный валёк

Род *Stenodus* Richardson, 1836 – Нельмы

31. *S. leucichthys* (Güldenstadt, 1772) – нельма, белорыбица

По данному списку нет единого мнения. Если Ю.С. Решетников (2008) предлагает список из 29 видов сигов (30 – в случае если байкальский омуль выделяется в отдельный вид), то у И.А. Черешнева (1990) их на 2–3 больше, а у Н.Г. Богуцкой и А.М. Насеки (2004) только в России насчитывается 26 видов сигов (в пределах *C. lavaretus sensus Lato*).

<sup>1</sup> Источник: Пятиязычный словарь названий животных. Рыбы. 1989. Ред. Решетников Ю.С., Котляр А.Н., Расс Т.С., Шатуновский М.И. Москва: Русский язык. 736 с.

М.Коттела (Kottelat, 1997) только в Европе (без России) выделяет 5 видов ряпушек и 50 видов сигов. В последней сводке по рыбам Европы авторами обозначено 9 видов ряпушек и 44 вида сигов (в пределах *C. lavaretus sensus lato*) (Kottelat and Frehof, 2007).

На основании выдвинутой В.М. Коровиной (1980) и обоснованной А.Е. Микулиным (2003, 2010) гипотезы о происхождении всех представителей Отряда Лососеобразных (Salmoniformes) от предков Корюшковидных (Osmeroidei), поскольку Корюшковидные возведены в ранг Подотряда, то при построении системы рыб Класа Костные рыбы (Osteichthyes) необходимо позиционировать их перед Подотрядом Лососевидных (Salmonoidei).

### 1.3. Версии происхождения Лососевидных рыб

По поводу происхождения Лососевидных существует две взаимно противоположные точки зрения. По мнению одних авторов (Tchernavin, 1939; Суворов, 1948; Берг, 1948, 1961; Яковлев, 1961; Сычевская, 1988) проходные лососи имеют пресноводное происхождение, однако, А.Е. Микулин (2003, 2010) придерживается собственной, оригинальной доказательной концепции о «морском» происхождении лососей.

Проблемы происхождения, распределения и видообразования, а также мнения о «центрах происхождения», «центрах видообразования» и «центрах расселения» сиговых рыб рассматриваются в работах Ю.С. Решетникова (1980, 1983, 1995, 2000, 2007). Большинство современных видов сиговых сравнительно молоды, а их распространение связано главным образом с Четвертичным периодом, в частности с развитием озерно-речных систем в последнее оледенение и таянием ледников (от 10 000 до 25 000 лет назад). Получается, что современные виды сиговых проникли в водоемы Арктики сравнительно недавно, и из всех порядка 30 видов только 10 видов сиговых можно считать типично арктическими видами, 6 — аркто-бореальными, а ареалы 13 видов не достигают зоны Арктики (Решетников, 2002, 2007, 2010). На наш взгляд, отсутствие некоторых видов сиговых в Арктической зоне связано с фотофилией, т.е. облигатным воздействием солнечной радиации на их эмбриогенез. В высоких широтах Арктики длительное время в Полярную ночь в период эмбриогенеза сиговых рыб полностью отсутствует регулирующее темп развития солнечное сияние, что значительно ограничивает возможности питания (Нейман, 1961) и размножения сиговых рыб (Черняев, 1995, 2007).

Мнение о пресноводном происхождении Лососевидных основано, в числе прочих, на палеонтологическом материале. Находки ископаемых Лососевидных рыб, включая и сиговых, исключительно редки. Они начинают встречаться в отложениях озерно-речных ассоциаций горных водоёмов неогенового времени и именно в вулканогенных осадочных толщах нижнего эоцена межгорных впадин Западной Европы — в Богемии (Берг, 1948, 1961; Суворов, 1948, Никольский, 1953). Самые ранние ископаемые находки сиговых рыб датированы миоценом (25–9 млн. лет назад) и представлены современными родами *Stenodus* и *Prosopium*, что указывает на формирование этих родов в палеогене 60–25 млн. лет назад (Сычевская, 1976, 1979, 1988). Из этого следует, что в горных водоемах Голарктики в олигоцене уже существовало несколько родов, представляющих семейство сиговых рыб (Coregonidae).

По мнению Е.К. Сычевской (1979), многообразие видов рода *Coregonus* является более поздним производным семейства. Морфологическая и экологическая дивергенция связаны с проникновением предков современных видов сигов под «давлением» горнодолинных ледников в периоды похолоданий в низинные биотопы. Широкому расселению рыб в плио-плейстоцене (9–2 млн. лет назад (продолжительностью около 7 млн. лет) и в другие более близкие к нашему времени геологические эпохи, были связаны с отсут-

плением на север и наползанием на юг ледников. Пресноводные водоемы, образованные перед фронтальными моренами южной кромки ледяного панциря при трансгрессиях водных масс, вызвали формирование вдоль ледяного барьера мощных водотоков. Именно вдоль южной границы фронта этого покровного оледенения и проделали часть своих русел: Лена в верхнем и среднем течении: Вилюй, Нижняя Тунгуска, Верхняя Волга, Сухона, Вычегда и др. на Евразийском континенте и Соскачеван, Миннесота, Норт Платт и верховья Миссури на Северо-Американском континенте. Все эти водотоки в настоящее время обладают протяженными участками, текущими не с юга на север или в южном направлении, а с запада на восток или с востока на запад. Конкретизировать историю сиговых рыб помогут только новые палеонтологические находки, на которые мало надежды, т.к. ранняя эволюция сиговых, как и всех лососевидных, очевидно, происходила в предгорных и горных водоёмах, где возможность сохранения остатков рыб была крайне ограниченной (Сычевская, 1979).

При недостаточности палеонтологических данных, естественно, филогенетические связи и история происхождения сиговых основываются на анализе морфологических особенностей анатомии взрослых рыб, строения яиц и особенностях эмбриогенеза. Кроме того, должны быть приняты во внимание генетические характеристики хромосомного аппарата, разнокачественность биохимических наборов аминокислот и пигментации яйцеклеток (Васильев, 1985, Микулин, 2000). Так же необходимо учесть специфику физиологических реакций зародышей на температурный и световой факторы, а также свойство: крайне низкой дыхательной активности развивающихся эмбрионов сиговых рыб (Строганов, 1987; Сычевская, 1988; Черняев, 1990). Таким образом, без глубокого, комплексного анализа палеонтологического, зоогеографического, морфологического, генетического материалов и особенностей эмбрионально-личиночного развития решить вопросы, связанные с видообразованием и расселением сиговых рыб, не представляется возможным.

Согласно палеонтологическим сводкам, в эоцене 60–40 млн. лет назад климатические условия в ареале современного распространения сиговых рыб соответствовали существующим в настоящее время наземным тропическим и субтропическим зонам Юго-Восточной Азии, и вечнозеленые растения: плауновые (*Polypodiopsidae*) и папоротниковые (*Polypodiophyta*) растения распространялись далеко на Север (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969). В конце эоцена (50 млн. лет) начались активные горообразовательные процессы Альпийской складчатости, затронувшие не только западные, центральные и восточные районы Евразийского, но и западные регионы Американских материков. Таким образом, на фоне тропического климата в образовавшихся горных системах возникли высокогорные, холодноводные, пресные, ультраолиготрофные водоёмы — свободные экологические ниши, куда и устремились наименее специализированные и наиболее эврибионтные представители класса костистых рыб. Это согласуется с представлениями В.Н. Яковлева (1961), по которым предки современных лососёвых и сиговых рыб изначально были обитателями пресноводных горных водоёмов.

История конца третичного и начала четвертичного периодов (Имбри, Имбри, 1988) сопровождалась изменениями климатического фона (от субтропического до частичного и даже покровного оледенения). Эти процессы Ледникового периода вызывали многократные понижения и повышения уровня мирового океана, осушение и затопление значительных областей суши (Берингия), образование ледников, как на равнинах, так и на возвышенностях, что сопровождалось резкими изменениями гидрографической сети пресноводных и морских водоемов. Все эти факторы водных трансгрессий привели к образованию множества свободных экологических ниш, что в свою очередь вызвало вспышку формообразовательных процессов

и во многом определило современные ареалы пресноводных рыб и, в частности, сиговых (Лебедев, 1960; Яковлев 1961; Сычевская, 1976, 1988; Цепкин, 1995).

Таким образом, в Ледниковый период в Плиоцен-плейстоцене (10–1,8 млн. лет назад), во время сильного похолодания значительные пространства Северного полушария были покрыты сплошным, а в горных системах частичным оледенением. Исходные формы современных сиговых рыб, вследствие замерзания горных водоёмов, «спустились» из них и освоили низинные ледниковые пресноводные озера, располагавшиеся перед фронтами ледников Евразии и Северной Америки, образовав от вальков, ряпушек и сигов целые букеты видов (Решетников, 1988; Сычевская, 1988). Процесс видообразования стал возможным, с одной стороны, вследствие определенной плезиоморфности и эврибионтности этой группы рыб, а с другой, благодаря приобретению ими целого набора эмбриоадаптаций, способствовавших нормальному развитию икры в новых экологических нишах, малодоступных другим представителям класса рыб.

Ледниковые периоды сопровождались мобилизацией огромного количества водных масс в виде льда ледников на поверхности материков, что привело к понижению уровня мирового океана более чем на 100 метров. Это явление наглядно прослеживается в настоящее время: все крупные современные речные системы, впадающие в моря Северного полушария, имеют своё продолжение под водой на шельфах Евразийского и Американского континентов, часто сливаясь в «нижнем течении», что также способствовало обмену ихтиофаунами между различными бассейнами рек. После таяния ледяных панцирей и поднятия уровня мирового океана связь между рыбными сообществами различных речных бассейнов прекратилась из-за барьера высокой солёности морской воды, непреодолимого для пресноводных форм. Правда, следует оговориться, что в настоящее время сиговые рыбы, осуществляя кормовые миграции, активно используют распреснённые участки морей Северного Ледовитого океана как со стороны Евразийского, так и со стороны Североамериканского континентов (Решетников, 1988).

В вышеизложенном «пресноводном» варианте происхождения Лососевидных, по мнению А. Е. Микулина (2003), отсутствуют чёткие представления о возможных предшественниках. Мнение о пресноводном происхождении лососей обычно базируется на факте, что все они размножаются в пресных водах, независимо от мест их нагула: в море или в пресных водах. Также довлела гипотеза, высказанная С. Г. Крыжановским (1950, 1953), постулирующая, что морские рыбы «перенесли» места размножения в пресные воды по причине меньшего количества хищников — пожирателей икры, по сравнению с морской средой, что способствует большему выживанию потомства. Кроме того, поскольку эмбриональные и постэмбриональные этапы и стадии развития отражают наиболее древние этапы филогенеза этой группы рыб и приурочены к пресным водам, то делался вывод о «пресноводном» происхождении лососевидных.

Тем не менее, основываясь на разнице в строении яйцеклеток морских и пресноводных рыб, типе дробления и их физиологических особенностях, а также на специфике строения гонад лососевых и сиговых рыб А. Е. Микулин (2003, 2010) предлагает иную, «биологическую», версию для определения предшественника Лососевидных. Предложенная им концепция строится на следующих моментах.

Из научных публикаций известно (Иванов, 1937; Суворов, 1948), что, начиная с семейства миноговых (Petromyzontidae), у пресноводных и далее у низших Костных рыб (Osteichthyes) — Двойкодышащих (Dipnoi) и Амиевых (Amiidae) рыб, строение яйцеклеток **телолецитальное**, т. е. желток в виде гранул или пластинок распределен по всей цитоплазме и от неё не обособлен. Таким яйцам свойственно **полное** или **голобластическое** дро-

бление, при котором первые борозды дробления проходят от анимального до вегетативного полюса яйца, что характерно так же, например, для осетровых рыб (Acipenseridae) и панцирных шук (Lepisosteidae). В яйцах же класса Костистых (Osteichthyes) рыб, перешедших из пресных вод к морскому обитанию и размножению в морской среде, желток обособлен от цитоплазмы и содержит значительные запасы воды, а оболочка яйца после набухания непроницаема для воды и солей. Исключение составляют представители отряда Осетрообразных (Acipenseriformes), размножающиеся в пресной воде. Плазма яйцеклеток костистых рыб после оплодотворения и набухания икринки и затвердевания первичной оболочки, концентрируется на анимальном полюсе в виде плазменного бугорка. Таким яйцам свойственно **меробластическое**, или **дискоидальное**, дробление, то есть дробление на бластомеры только плазменной части зиготы, в результате которого образуется слой поверхностных клеток перибласта, обеспечивающего осморегуляцию зародышевой части развивающейся яйцеклетки. Именно **меробластический** тип дробления оплодотворенных яйцеклеток, при котором процесс **гастрюляции** замещён на **морфогенетические конвергентные миграции** (целенаправленные перемещения) клеток гипобласта по цитоплазматическому слою желтка. При этом происходит их агрегация и дифференцировка на зачатки органов по оси билатеральной симметрии эмбриона (Суворов, 1948; Deviller, 1951; Ballard, 1973; Trinkaus, 1973, 1996; Махотин, 1978; Макеева, 1992). Именно отделение желтка от плазмы зародыша при набухании икры позволило костистым рыбам приспособиться к размножению в условиях с различной солёностью, в том числе и в морской воде. У лососей яйца также обладают меробластическим типом дробления, что указывает на морское происхождение их предков. Однако, в отличие от истинно морских рыб, оболочка икры лососёвых проницаема для воды и солей (Микулин, 2003, с. 146–147).

Анализируя и сравнивая строение яйцеклеток и анатомические особенности мочеполовой системы современных видов рыб и в особенности рыб семейств корюшковых и сиговых, А. Е. Микулин (2003), А. Е. Микулин, В. Я. Любаев (2010) пришли к выводу, что наиболее вероятно Лососевидные произошли от проходных Корюшковидных. Принимая во внимание геологическую историю Земли и используя палеонтологические данные, он выстроил следующую цепь событий (Микулин, 2003).

Под воздействием геодинамических преобразований и тектонических процессов, сопровождавших раскол пракоинтента — Пангеи на Лавразию и Гондвану, начавшихся в раннем Палеозое (около 500 млн. лет назад), имели место обширные трансгрессии водных систем, т. е. осушение одних участков земной коры и затопление других за счет поднятия и опускания различных участков суши. В Мезозое, в конце Юрского периода (Нижний мел — 142 млн. лет), видимо, возникли полупроходные и проходные сельди, которые окончательно сформировались в конце Мелового периода (Верхний Мел — порядка 100 млн. лет). Тогда же возникли Корюшковидные (Osmeriformes), а позднее Галаксиевидные (Galaxiidae), их распространение проходило от моря Тетис вокруг Лавразии и далее Гондваны.

Дальнейшие геодинамические процессы привели к значительным гидроклиматическим изменениям в северо-западном регионе будущей акватории Пацифики. Создались условия для перехода предковых форм корюшковидных (Osmeriformes) из постепенно распределяемых морских лагун к пресноводному образу существования, дав начало предкам современных лососевых (Salmonidae), сиговых (Coregonidae), шуковых (Esocidae), аювовых (Plecoglossidae) и корюшковых (Osmeridae) рыб. Их дальнейшее расселение на запад и на восток происходило как по морям, так и по пресноводным, фронтальным водоёмам, образовавшимся в последовавшие ледниковые эпохи.

По мнению А. Е. Микулина (2003), вероятно, в эоцене-олигоцене, порядка 60–25 млн. лет назад, представители пресноводных предков современных лососевидных рыб, сохранившие проходной или полупроходной характер нерестовых миграций, — корюшковидные проникли в предгорные и горные водоёмы, заселив как водотоки (предки вальков и нельмы), так и горные озера (предки ряпушек и сигов). Этот процесс он трактует так: «На Дальнем Востоке можно обнаружить пресноводные озёра четырёх типов. Первый тип, это образованные в кальдере потухшего вулкана заполненной дождевыми осадками водоёмы. Второй тип — это запрудные озёра, возникшие в результате перекрытия речного стока моренами, лавовыми потоками или тектоническими подвижками, сопряжённые с поднятием участка суши. Третий тип — это озера, возникшие в результате регрессии моря и образования лагун и заливов. Чаще всего такие акватории располагались между действующими вулканами и отшнуровавшиеся от морской среды песчано-каменистыми косами, подвергшиеся в дальнейшем опреснению. Распреснение сопровождалось преобразованием морской экосистемы в солоновато-водную, а затем и пресноводную (Микулин, 2003, Микулин, Котенев, 2007).

Лососёвые известны с третичного периода (20 млн. лет), и освоение прибрежных вод как Лососевидными, так и Корюшковидными, шло с востока на запад вдоль побережья от моря Тетис вокруг Лавразии с дальнейшим проникновением внутрь пресных вод материка. Распространение их по побережью Гондваны стало невозможным из-за образовавшегося ещё в конце Триасового периода теплого течения между двумя суперматериками: Лавразией и Гондваной (Лебедев, 1960; Матишов, Павлова, 1990; Микулин, 2003).

В настоящее время Корюшковые (*Osmeridae*) населяют прибрежные морские и пресные воды бывшей Лавразии, т. е. побережья северной части Атлантического и Тихого океанов, а также Северного Ледовитого океана. Среди представителей этого семейства мойва (*Mallotus villosus* Muller) чисто морской вид, она нерестует у берега на песчаных грунтах. Остальные обитают в море, но нерестуют в реках, есть и чисто пресноводные — снеток *Osmerus eperlanus* (Linnaeus).

А. М. Шадрин исследовал приспособленность дальневосточных корюшковых: мойвы (*Mallotus villosus* Muller) и морской малоротой корюшки (*Hypomesus japonicus*), ведущих морской образ жизни, а также проходных — зубатой (*Osmerus mordax dentex* Mitchell), обыкновенной малоротой корюшки (*Hypomesus olidus* Pallas) и японской малоротой корюшки (*H. nipponensis*), к оплодотворению и эмбриональному развитию икры в воде с солёностью от 0 до 34‰. Показано, что мойва может развиваться в широком диапазоне солёностей — от 10 до 34‰. В отличие от нее, морская малоротая корюшка (*H. olidus*), являясь проходной формой, обладает самой низкой способностью адаптации к высокой солёности в эмбриогенезе, она размножается в воде солёностью 4–12‰. Вероятно, её связь во время нереста с опресненными участками нерестилищ является облигатной (Шадрин, 1988). Это позволяет предположить близкое родство малоротой корюшки с пресноводными (и не только) видами рыб подотряда Salmonoidei.

От предков Корюшковидных, вероятно, формообразование пошло в трёх направлениях: в пресных водах они образовали 5 видов Щуковидных (*Esocoidei*), 3 вида Далиевых (*Dallidae*) и около 60 видов Галаксиевых (*Galaxiidae*) в морских и пресных водах Южного полушария. Также видообразовательный процесс от Корюшковидных произвёл и заселил глубоководную фауну Северной и Южной акватории Пацифики и Атлантики 30–ю видами Серебрянковидных (*Argentinoidea*). Вероятно, что в Палеоцене (66 млн. лет) от Корюшковых берут своё начало проходные и пресноводные Лососевидные (*Salmonoidei*), включающие в настоящее время три семейства: Лососёвых (*Salmonidae*) — 30 видов, Си-

говых (Coregonidae) — 30 видов и Хариусовых (Thymallidae) — 4 вида (Микулин, 2003). Сравнивая строение черепов мальков корюшек и лососей Е. К. Суворов (1948) констатировал, что хондрокраниум *Osmerus* отличается от такового же *Salmo* лишь в незначительных деталях.

Указанием на то, что предшественниками сиговых рыб были тепловодные рыбы, является свойственный только сиговым рыбам, кроветворный орган — рудимент правой желточной вены, названный нами (Черняев, 1964) «кроветворным мешочком» (*Sacculus sanguinoinsularis*). Согласно существующим в эмбриологии рыб представлениям, степень развития провизорной эмбриональной сети капиллярных сосудов, покрывающих поверхность желточного мешка (васкуляризация), тесно связана с условиями газообмена и температурой водной среды во время развития (Крыжановский, 1950; Дислер, 1953; Гулидов, 1970; Соин, 1976;). Тот факт, что у предковых форм сиговых рыб функционировали обе — и правая, и левая желточные вены, указывает на то, что эти рыбы проходили свой эмбриогенез в условиях «тёплых» вод и невысокого содержания кислорода в воде. Позже, при переходе на факультативный способ развития, как в водной среде, так и в ледяном плену (в «пагоне»), правая желточная вена преобразовалась в провизорный орган накопления форменных элементов крови (эритробластов, гемоцитобластов, лейкоцитов). Это способствовало усилению дыхательной функции сети капилляров как внутри ледяной капсулы, так и сразу после вылупления из оболочки и выхода из ледяного плена во внешнюю среду, с целью обеспечения активного плавания при переходе на экзогенное питание (См. гл. 5 настоящей книги).

Анализируя строение икры 60 видов северных камбал (Pleuronektidae) Т. С. Расса (1977) констатировал, что для икры рыб холодных и умеренно холодных вод характерно отсутствие жировой капли. Этот вывод хорошо иллюстрируется данными Т. А. Перцевой-Остроумовой (1961): из исследованных ею 17 видов дальневосточных камбал, населяющих холодноводные Охотское, Берингово и Японское моря, только у одного вида — ложного палтуса (*Paralichthys olivaceus*) в желтке обнаружена одна жировая капля диаметром 0,18–0,22 мм. Пелагические икринки большинства видов костистых рыб в теплых морях содержат в желтке одну жировую каплю, формирующуюся нередко в процессе созревания икринки из рассеянных мелких жировых капель, сливающихся в одну более крупную. Дальнейший анализ строения икринок камбал привёл Т. С. Расса (1982) к выводу о возможности наличия в эмбриогенезе рыб как, адаптаций к современным условиям среды, в которых происходит развитие, так и атавизмов, отражающих адаптации к минувшим условиям. Причём характер строения икринок предковых форм, обитавших в тропических водах (или прошедших через теплые воды) сохраняется.

Единственная жировая капля характерна для икры корюшковых рыб (Унаниян, Соин, 1963; Соин, 1968). Таким образом, наличие жировых капель в икре лососевидных поддерживает гипотезу А. Е. Микулина (2003) об их происхождении от предковых форм корюшковых рыб выходцев из морской среды через распределяемые лагуны северо-западной акватории Тихого океана в пресные воды Азиатского и Американского материков.

Другим свидетельством единства предковых форм с лососевидными является провизорный орган эмбриона — перибластический синус — производный полости blastocela, сохраняющийся перед головным отделом зародыша, начиная с этапа бластуляции, и исчезающий после замыкания желточной пробки, функция которого в водно-солевом обмене остается не выясненной (Соин, Черняев, 1964; Павлов, 1989). В той или иной степени он выражен у всех лососевидных, но наиболее чётко — у эмбрионов сиговых рыб.

Освоив холодные водоёмы, предки сиговых рыб перешли на осенний нерест, сохранив от корюшковидных клейкую вторичную оболочку икры (хорион), личиночный тип развития, и приобрели способность развиваться в зимний период при температурах, близких к 0°С и даже будучи замороженными в лёд (в состоянии «пагона»). Параллельно этому процессу вырабатывалась фотофилия, при которой темп индивидуального развития зародышей определялся (при столь низких температурах развития) не температурой среды, а периодичностью и интенсивностью солнечной радиации, «подгонявших» сроки вылупления эмбрионов к моменту массового развития нанопланктона под нижней кромкой ледяного покрова, обеспечивающего переход личинок сиговых рыб на активное питание (Черняев, 1982, 1984, 1985, 1990, 2007, 2013).

На наш взгляд, главным, объединяющим всех без исключения сиговых рыб признаком является обнаруженный нами (Черняев, Микулин, Арцатбанов, Валюшок, 1987, 1988,) в желтке яиц только представителей семейства Сиговых рыб водорастворимый пигмент цитохром  $\beta_{560}$ , являющийся биохимическим маркёром этого семейства, функция которого до сих пор не исследована.

Лососёвые (Salmonidae) — проходные и пресноводные рыбы Северного полушария. В Южном полушарии их нет, кроме акклиматизированных, по данным R. Viber & K. F. Lagler (1961), на острове Кергелен гольца (*Salvelinus alpinus*) и дальневосточных лососей в Новой Зеландии интродуцированных, начиная с 1931 г. горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* Wallbaum) и кеты (*O. keta* (Walbaum)). По данным Д. С. Павлова, К. А. Савваитовой, К. В. Кузицина, М. А. Груздева и С. Д. Павлова (2007), в Чили были успешно вселены и искусственно воспроизводятся: атлантический лосось (*Salmo salar*), кумжа (*Salmo trutta*), микижа (*Parasalmo mykiss*), нерка (*Oncorhynchus nerka*), кижуч (*O. kisutch*), чавыча (*O. tshawicha*) и сима (*O. masu*). Лососёвые населяют воды Европы, Северной Азии (на юге до верхнего течения Янцзы), горные ручьи Северной Африки и Северной Америки. Процесс перехода лососей от морского, проходного образа жизни к пресноводному можно проследить на примере образования по Дальневосточному побережью пресноводных водоемов лагунного типа. Часть из них образовались путем опреснения морских лагун и заливов, периодически изолируемых от моря. Одновременно с опреснением озёр происходило и преобразование морских экосистем в пресноводные водоёмы (Микулин, 2003).

Дополнительным аргументом, подтверждающим происхождение лососёвых рыб от корюшек, является сходство анатомического строения мочеполовой системы этих двух таксонов. А. Е. Микулин и В. Я. Любаев (2004), исследуя анатомию лососевых и корюшковых рыб, выявили ряд существенных особенностей.

1. Гонады самок рыб этих двух таксонов относятся к открытому типу. После овуляции яйцеклетки выпадают в целомическую полость тела и, благодаря наличию полостной жидкости, через короткие яйцеводы при нересте струёй выводятся наружу.

2. У всех лососевидных, как у самок, так и у самцов, левая гонада всегда больше правой. Этот атавизм вызван тем, что у корюшковых рыб гонады (тоже открытого типа) расположены в полости тела не по бокам, подобно расположению гонад у Лососевидных рыб, а встык, одна за другой. «Правая», меньшая по размеру, находится позади «левой». Половое отверстие у корюшек одно, яйцеводы не обнаружены. У самцов зубатой корюшки (*Osmerus mordax*) также «левый» более крупный семенник расположен впереди меньшего по размеру «правого». От каждого из них к половому отверстию идет семяпровод. Плавательный пузырь располагается сверху, снаружи плёнки брыжейки, т. е. вне целомической полости, также как и у лососевидных рыб.

3. У рыб отряда сельдеобразных (Clupeiformes), также как и у карпообразных (Cypriniformes), плавательный пузырь расположен внутри целомической полости. Именно это обстоятельство не позволяет рассматривать сельдевых рыб в качестве предшественников лососевидных (Salmonoidei).

4. Наблюдаемая асимметрия гонад у лососевидных является генетически закрепленным признаком от предшественников — левая гонада всегда более развита по сравнению с правой, которая может даже отсутствовать под влиянием неблагоприятных факторов внешней среды.

5. Можно предположить, что именно открытый тип строения гонад и сельдевых и лососёвых рыб является анатомическим препятствием перехода к живорождению рыб этих таксонов. Живорождение наблюдается в основном у тех рыб, у которых яичники изолированы от полости тела рыбы, как это наблюдается у хрящевых рыб (Chondrichthyes) — акул (Selachii) и скатов (Rajidae), окунеобразных (Perciformes) и карпозубых (Cyprinodontiformes) рыб (Павлов Д. А., 1979, 2007).

Прходной образ жизни лососей даёт им определенные преимущества. Так, для каждого вида в конкурентной борьбе за освоение экологической ниши, важную роль играет численность популяции, которая ограничивается выеданием хищниками молоди и икры. Переход корюшек и других Лососевидных к нересту в пресной воде (Шмидт, 1936) позволил им сохранить потомство от выедания массовыми мелкими хищниками, численность которых в море, несомненно, больше, чем в менее кормных пресноводных озёрах и горных речках. В свою очередь, в море больше корма для роста молоди рыб (Крыжановский, 1948).

Сиговые и Хариусовые в процессе эволюции полностью перешли в пресные воды. Местообитанием сигов стали олиготрофные озера и холодные горные реки, в которых они нерестятся. При этом у сигов икра приобрела способность вмерзать в донный лёд (шугу, состоящую из мелких кристаллов льда и снега в воде перед ледоставом), где и происходит её развитие. Фотофилия эмбрионов сигов позволяет четко приурочить вылупление к моменту таяния льда, что совпадает с максимумом развития фито- и зоопланктона в водоемах такого типа.

По поводу места возникновения и путей распространения **сиговых** рыб в научной литературе также не существует единого мнения. Так, сначала П. А. Дрягин, П. Л. Пирожников и В. В. Покровский (1969) предположили, что центром возникновения всех видов сиговых рыб является Восточная Сибирь. Позднее П. Л. Пирожников (1973) пришел к выводу, что сиговые сформировались в Западной Сибири. Исследуя видовой состав сиговых рыб в основных речных бассейнах Голарктики (таблица 2), Ю. С. Решетников (1980, 2010) нашел, что преобладание определенных видов в ихтиофауне определённых водоемов позволяет предположить «центры видообразования», где «области максимального разнообразия», включающие обыкновенно ряд эндемичных форм, будут центрами формообразования (Вавилов, 1965, 1967). Однако, учитывая сложнейшие климатические и эдафические перестройки конца третичного и начала четвертичного периодов, такие центры по видовому составу водоёмов обозначить довольно трудно. Исключение может быть только для таких видов, как муксун, пелядь, тугун в Азии и «букета» видов ряпушек и вальков для Северной Америки.

Можно согласиться со многими исследователями, что центром возникновения рода *Coregonus*, а может быть и всего семейства Coregonidae является Восточная Сибирь (Дрягин, 1933; Дрягин и др., 1969; Walters, 1955, Smith, 1957, Himberg, 1970; Шапошникова, 1976 и др.). Вполне вероятно, что в пресных водоёмах, существовавших в древних горных

массивах пермского и юрского периодов, расположенных на месте современных Янского, Эльгинского, Оймяконского, Алданского и Витимского нагорий и сформировались предшественники современных видов сиговых рыб от предковых форм корюшковидных, куда они вероятно проникли из морской среды через распресняемые лагуны северо-западной акватории Тихого океана.

Некоторые исследователи считают, что вальки (род *Prosopium*) возникли в Северной Америке, так как там больше всего представителей этого рода (Smith, 1957, Norden, 1970, Booke, 1974; Шапошникова, 1976). Ю.С. Решетников (1980) подвергает сомнению категоричность данного утверждения, аргументируя примером возникновения целого «букета» видов американских ряпушек от одного проникшего из Азии в Америку вида-мигранта. По его мнению, валёк (так же как и ряпушка) как один из наиболее древних представителей семейства сиговых рыб проник из Азии в Америку и дал существующий ныне состав вальков из шести видов.

Обмен ихтиофаунами между Азией и Америкой, по мнению Д.М. Хопкинса (1978), осуществлялся по сухопутным мостам в палеогене и плио-плейстоцене через сушу Берингии по совместным речным системам рек Юкона и Анадыря, Амгуэмы и Кобука (Линдберг, 1972), образовавшихся при понижении уровня Мирового океана и при распреснении обширных зон мелководий. Связь между реками прерывалась при повышении уровня моря и восстановлении океанической солёности вод в периоды потепления и таяния ледникового покрова.

Новые данные о систематическом ранге байкальского омуля получены Л.В. Сухановой (2004) в ходе проведения рестрикционного анализа мтДНК и определения нуклеотидных последовательностей фрагментов ДНК цитохрома  $b_{560}$  байкальского омуля, байкальского озерного сига, сига-пыжьяна, арктического омуля и ирландского омуля. Эти исследования позволили сделать вывод о недавнем формировании современной популяционной структуры байкальского омуля. По мнению этого автора, байкальский омуль не является близким родственником арктического омуля и принадлежит к политипическому виду *Coregonus lavaretus* L., в связи с чем таксономический статус байкальского омуля должен быть пересмотрен. Байкальский омуль и байкальский озерный сиг — наиболее древние представители линии *Coregonus lavaretus*. Их отделение от остальных представителей семейства произошло 3,4–1,7 млн. лет назад на территории Байкальской рифтовой зоны и, скорее всего, связано с началом необайкальской фазы рифтогенеза. Сходство исследованных нуклеотидных последовательностей гена цитохрома  $b_{560}$  байкальского омуля и байкальского озерного сига свидетельствует о недавнем, с точки зрения геологических масштабов времени, отделении этих форм от общего предка. Вероятно, это происходило параллельно процессу формирования современной популяционной структуры омуля (Суханова, 2004).

Чрезвычайно важно при определении времени возникновения сиговых рыб принять во внимание неоднородность темпа самого процесса эволюции. В кризисных условиях внешней среды под воздействием катастрофических факторов, как правило, имеет место ускорение темпа эволюционного процесса («канализация»), в случаях же стабильности экологической обстановки в течение длительного времени скорость процесса эволюционных модификаций резко снижается (Шмальгаузен, 1968; Северцов, 1987).

По поводу темпов эволюционных процессов Н.Н. Воронцов (1980) высказался следующим образом: «Из классического дарвинизма представления о равномерности темпов эволюции проникли в труды некоторых молекулярных биологов. Одним из отражений такого проникновения является идея так называемых «молекулярных часов». Вместе

с тем совершенно ясно, что темпы замещения нуклеотидных оснований в ДНК и темпы замещения аминокислот в полипептидных цепях характеризуются не меньшей неравномерностью, чем неравномерность темпов преобразования морфологических признаков». В качестве дополнительного аргумента в пользу мнения о неравномерности скоростей и направленности изменений биологических форм под воздействием факторов внешней среды можно привести следующий: «Наличие в онтогенезе данной формы генотипически обусловленных морфо-физиологических предпосылок для формирования соответствующих признаков и свойств, несмотря на лежащую в основе эволюции неопределенную в дарвиновском смысле наследственную изменчивость, неизбежно создает известную «канализацию» и наличие направленных рядов в эволюционной истории организмов» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). То есть, если в онтогенезе есть «предпосылки» к морфологическим и физиологическим видоизменениям, то они могут быть быстро реализованы под воздействием внешних факторов («канализованы»).

В заключение, основываясь на особенностях эмбрионально-личиночного развития сиговых рыб и наличия у них целого арсенала эмбриоадаптаций, можно предположить, что предки сиговых рыб являлись морскими, тепловодными, проходными или полупроходными рыбами с личиночным типом развития и метаморфозом за счет экзогенного питания.

Имевшие место в олигоцене горообразовательные процессы привели к формированию холодных, ультраолиготрофных озер и горных рек, в которые и проникли из опресняемых морских лагун наименее специализированные, эврибионтные и достаточно плезиоморфные представители предков лососевидных и, в частности, сиговых рыб (по всей вероятности корюшковидные), обретя холодостойкость и светолюбивость зародышей. Важно отметить, что параллельно с предками сиговых рыб предки байкальских — подкаменщиков (*Cottidae*) также вышли из распресняемых лагун северо-западной Пацифики, по фронтальным водоемам границ ледников и речным системам Восточной Сибири, в плейстоцене достигли молодой палеобайкальской котловины (Галкин, 1975) и в новых разнообразных условиях свободных экологических ниш произвели целый букет из 26 видов байкальских эндемичных «бычков»-подкаменщиков — *Cottocomphoridae* (Черняев, 1973, 1977; Tcherniaev, 1976).

## Глава 2.

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ СИГОВЫХ РЫБ

Представители семейства Лососёвых (*Salmonidae* Rafinesque, 1815) подотряда Лососевидных (*Salmoidei*), входящие и семейство пресноводных сиговых рыб (*Coregonidae*) являются проходными и туводными рыбами Северного полушария — Голарктики. В Южном полушарии их нет, кроме акклиматизированных (по данным R. Viber & K.F. Lagler, 1961) во фьордах острова Кергелен (антарктические воды Индийского океана) в 1955–1956 гг. гольца (*Salvelinus alpinus*) и форели (*Salmo trutta* L), а также дальневосточных лососей в Новой Зеландии, интродуцированных в реку Вайтаки, начиная с 1931 г. горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* Wallbaum) и кеты (*O. keta* (Walbaum)). По данным Д.С. Павлова, К.А. Савваитовой, К.В. Кузищина, М.А. Груздева и С.Д. Павлова (2007), в Чили были вселены и искусственно и естественно воспроизводятся в настоящее время: атлантический лосось (*Salmo salar*), кумжа (*Salmo trutta*), микижа (*Parasalmo mykiss*), нерка (*Oncorhynchus nerka*), кижуч (*O. kisutch*), чавыча (*O. tshawyicha*) и сима (*O. masu*). По данным этих авторов, естественное вселение лососей постоянно происходит при разрушении выростных садков для лососей во фьордах чилийского побережья морскими ластоногими зверями (*Pinnipedia*), такими как ушастые тюлени (*Otariidae*) и настоящие тюлени семейства (*Phocidae*), при «содействии» которых часть откармливаемых рыб обретает свободу.

Лососёвые населяют воды Европы, Северной Азии (на юге до верхнего течения). Рыбы, относящиеся к семейству сиговых *Coregonidae*, распространены циркумполярно в границах Голарктики и населяют почти все водоемы северных регионов Евразии и Северной Америки за исключением Гренландии. Их северная граница проходит по распрес-

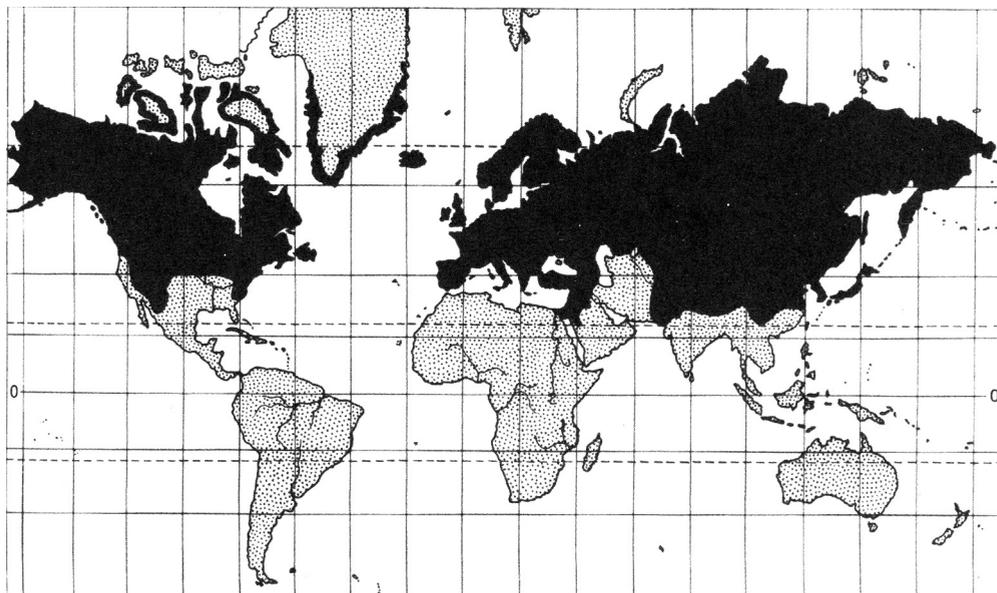


Рис. 1. Распространение лососей (по Микулину, 2000)



**Рис. 2.** Ареал семейства сиговых рыб (полярная проекция Северного полушария) по Черняеву Ж.А. 1991.  
 - - - - - Южная граница распространения Лососевидных  
 ■■■■■ Ареал семейства Сиговых рыб  
 ▨ Ареал рода Омудей

нённым участкам прибрежных вод материков и островов Северного Ледовитого океана. Южная граница естественного распространения проходит по водоемам на уровне 50–69° северной широты за исключением Северной Америки, где вальки (*Prosopium*) в бассейне реки Колорадо по дну глубоких каньонов в Скалистых горах спускаются к югу до 37° с.ш.

Как видно из таблицы 2, общая площадь распространения рыб семейства сиговых в континентальных водах приблизительно равна 29,0 млн. кв. км суши. Это составляет около 32,7% от поверхности Голарктики, причём, сиговые в Палеарктике занимают 18,9 млн. кв. км, или 28,3% территории. В Неоарктике 10,1 млн. кв. км, или 46,1%. Современная четвертичная ихтиофауна уходит своими корнями в третичный период (70 млн. лет назад), в середине которого уже существовали все современные семейства пресноводных рыб (Лебедев, 1960; Яковлев, 1961; Цепкин, 1967).

Попытки выявления закономерностей распространения сиговых рыб предпринимались неоднократно. Так, например, финский ихтиолог К.-J. Himberg (1970) увязал ареал семей-

**Таблица 2.**  
Сравнительные данные ареалов сиговых рыб  
(в млн. кв. км) (Черняев, 1991, по Ю. С. Решетникову, 1980)

№	Вид, группа видов	площадь в млн. кв. км	% от ареала се- мейства
1	Сиги (6 подвидов)	16,4	56,6
2	Белорыбица + нельма	12,6	43,5
3	Вальки (все 6 видов)	12,1	41,7
4	Ряпушка европейская	2,5	8,6
	Ряпушка сибирская	8,7	30,0
	Ряпушка (общий ареал)	11,2	38,6
5	Чир	7,6	26,2
6	Омуль	7,1	34,5
7	Тугун	6,2	21,4
8	Пелядь	6,1	21,0
9	Муксун	5,0	17,2
Ареал семейства Сиговых рыб, % от общей площади			
	– в Голарктике	29,0	32,7
	– в Палеоарктике	18,9	28,3
	– в Неоарктике	10,1	46,1

ства сиговых с циркумполярной изотермой 0° С и средними значениями продолжительности наличия снегового покрова в 6 и 9 месяцев в Северном полушарии. Тем не менее, только нулевая изотерма из рассматриваемых параметров довольно близко «описывает» южную границу ареала сиговых, проходя много севернее последней (рис. 3). Географический атлас (1981), приводя картографический материал по радиационному балансу, испаряемости влаги за год, средних значениях температуры воздуха, сумме годовых количеств осадков и их сезонности, о границах климатических областей и поясов, давал только фрагментарное представление о не связанных напрямую между собой атмосферных процессах.

Подбор картографического материала по климатическим параметрам Арктического, Субарктического и Умеренного поясов (Черняев, 1990) показал, что южная граница распространения рыб семейства сиговых хорошо совпадает с южной границей переноса воздушных масс с запада на восток в летний период. Интегрирование, постоянно действующих климатических факторов, характеризующихся значительными сезонными колебаниями температуры воздуха, но с достаточно равномерными в течение года осадками, на картографическом материале позволили установить, причинно-следственные связи, показав, что в Евразии южная граница распространения сиговых рыб в большой степени совпадает с границей (катеной) между лесными и степными растительными сообществами, известной географам как «ось Воейкова» (рис. 3, 4).

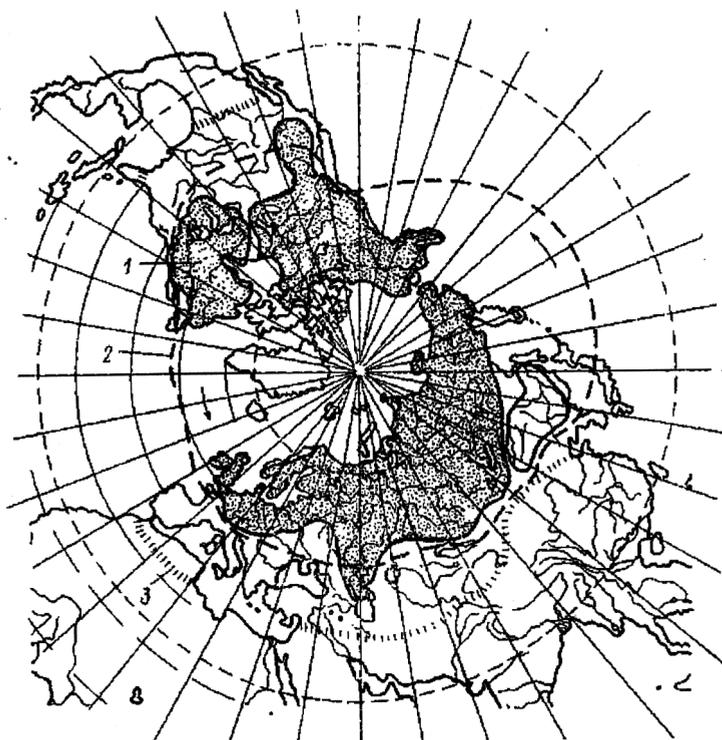
Атмосферные осадки в этих климатических поясах характеризуются более или менее равномерным распределением, особенно по западным регионам континентов, подверженным воздействию океанических циклонов, когда максимум осадков наблюдается в летний период.

**Таблица 3.**  
Видовой состав сиговых рыб в основных реках Евразии и Северной Америки  
(по Ю.С. Решетникову, 1980)

Виды сигов	Бассейн Балтийского моря	Бассейн Белого моря	Печора	Обь	Енисей	Лена	Яна	Индиگیرка	Кольма	Пенжина	Анадырь	Амгуэма	Юкон	Макензи
<b>Нельма, <i>Stenodus leucichthys</i></b>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<b>Ряпушка европейская, <i>Coregonus albula</i></b>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Ряпушка сибирская, <i>C.sardinella</i></b>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<b>Сиг, <i>C.lavaretus</i></b>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<b>Чир, <i>C.nasus</i></b>	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<b>Омуль, <i>C.autumnalis</i></b>	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+
<b>Пелядь, <i>C.peled</i></b>	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<b>Муксун, <i>C.muksun</i></b>	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<b>Тугун, <i>C.tugun</i></b>	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<b>Валек, <i>Prosopium cylindraceum</i></b>	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<b>Карликовый валек, <i>P.culter</i></b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-

Северной границей ареала сиговых являются распрeснённые участки морей Северного Ледовитого океана, характеризующегося арктическим климатом. Учитывая, что в область Арктической зоны распространились в основном «молодые» виды — пелядь и тугун, наши исследования были сконцентрированы на экологических особенностях размножения и развития сиговых в Умеренном климатическом поясе. Температура воздуха зимой (январь) в нем колеблется от  $-48-40^{\circ}\text{C}$  до  $-8-0^{\circ}\text{C}$ , а летом (июль) от  $0$  —  $+8^{\circ}\text{C}$  до  $+16$  —  $+24^{\circ}\text{C}$ . Радиационный баланс варьирует от 10 до 60 Ккал/см<sup>2</sup> в год. Сумма осадков в год составляет 500–1000 мм на севере и 250–500 мм на юге. Испаряемость воды с севера на юг увеличивается с 200 до 800 мм в год (Географический атлас, 1981). В Умеренный климатический пояс также включается Дальневосточная муссонная область с влажным и дождливым летом и холодной зимой (бассейн Амура, где обитают 3 вида сигов).

Таким образом, западно-восточный перенос воздушных масс Умеренного климатического пояса за счет циклональной активности в период с положительными температурами обеспечивает достаточно равномерное количество осадков для поддержания водности водоемов этой климатической зоны. Это препятствует значительному нагреву водных масс летом (не выше  $28^{\circ}\text{C}$  — верхний температурный предел для сиговых рыб). Так как почти все основные водотоки региона (за исключением Волги, Амура, Анадыря, Колумбии

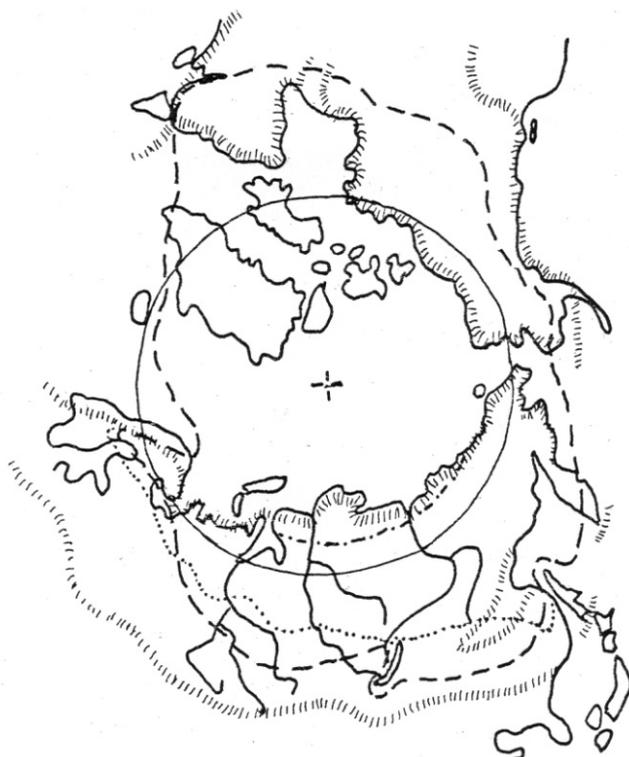


**Рис. 3.** Северное полушарие (полярная проекция) с границами ареалов сиговых и лососевых рыб (по Черняеву, 1991).

- 1 — Ареал рыб семейства Сиговых
- 2 — Южная летняя граница переноса воздушных масс с запада на восток умеренного климатического пояса
- 3 — Южная граница ареала рыб семейства Лососевых

и реки Святого Лаврентия) направлены на север в Ледовитый океан, то в летний и зимний периоды в северные моря поступает значительное количество как тепловой энергии, так и биогенов, и всевозможных кормовых ресурсов, обеспечивающих высокую численность сиговых рыб в олиготрофных водоемах Голарктики и в обширных распресненных участках мелководий морей Северного Ледовитого океана. Кроме того, западно-восточный перенос воздушных масс в зимний период сопровождается обильными снегопадами. Снеговой же покров в зимний период играет роль эффективного термоизолятора, препятствующего промерзанию водоемов и вымерзанию икры сиговых на нерестилищах даже в зоне вечной мерзлоты.

Кроме того, снежный покров, имеет высокие значения «А» («альбедо» — выраженное в процентах соотношение между поглощенной и отражённой от поверхности земли световой энергии) от приходящей солнечной радиации. Таким образом, снеговой покров защищает развивающиеся во льду эмбрионы сиговых рыб от разрушения гемоглобина эритроцитов крови при избыточной инсоляции, превышающей 70 люкс и приводящей к гибели эмбрионов от анемии (Рубенян и др., 1990, Черняев, 1993). Необходимо отметить, что лёд намного прозрачнее воды и пропускает солнечный свет на более значительную глубину по сравнению с аналогичной водной толщей.



**Рис. 4.** Сопоставление климатических параметров Голарктики с ареалом семейства Сиговых рыб (по Химбергу, 1970)

- изотерма 0°C
- ||||| — граница распространения сигов
- - - - - продолжительность снежного покрова 9 месяцев
- ..... — продолжительность снежного покрова 6 месяцев
- Северный Полярный круг

Современный ареал семейства сиговых рыб, отражает историю взаимодействия климатических и геотектонических явлений в Голарктике и процессов расселения и видообразования костистых рыб как до, так и после Ледникового периода. В настоящее время с Севера ареал сиговых рыб ограничен, главным образом, барьером солёности морской воды в 35‰, а с юга — летней южной границей переноса с запада на восток воздушных масс Умеренного климатического пояса.

## РАЗМНОЖЕНИЕ (ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ)

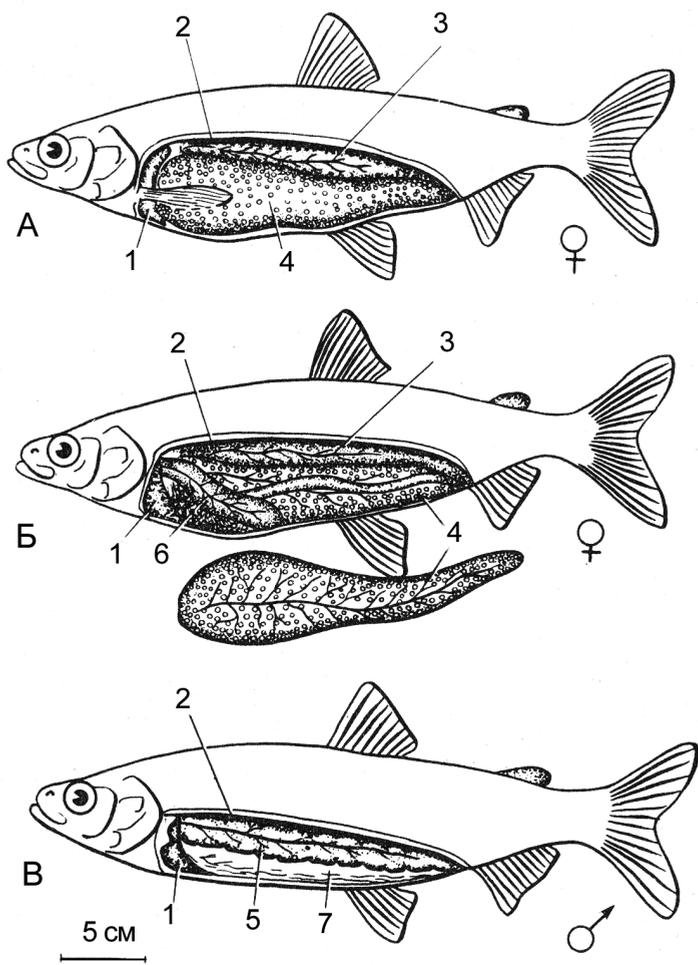
### 3.1. Гаметогенез, или созревание половых продуктов

Гаметогенез сиговых рыб по своим морфологическим особенностям чрезвычайно схож. В связи с этим для иллюстрации процесса гаметогенеза ниже приведены данные Сакун О.Ф. и Буцкой Н.А. (1968) по сигу лудоге (*Coregonus lavaretus lavaretus* L).

Время полового созревания, наступающего в генетически обусловленном возрасте и в строго определенный момент сочетания природных факторов, является специфической особенностью каждого вида сигов. Однако половая зрелость у особей одного вида в различных водоемах или принадлежащих к разным экологическим формам под воздействием определенных факторов среды, особенно интенсивности питания, может наступать в разном возрасте и при разных размерах рыбы (Нейман, 1961). Продолжительность прохождения стадий зрелости гонад в период достижения сроков первого икротетания и характер повторяющихся половых циклов отражают связь с условиями существования в водоеме. При благоприятных условиях онтогенетическое развитие сигов ускоряется, и половая зрелость наступает в более раннем возрасте, а сроки пропусков между периодами икротетания у нерестующих повторно особей сокращаются (Кошелев, 1984). Однако в некоторых случаях условия, благоприятные для линейного и весового роста, являются неблагоприятными для развития половых желез. Например, при искусственном разведении и выращивании пеляди и омуля в водоемах Юго-Западной Сибири (оз. Чебаркуль) повышенные значения летних температур воды (свыше +28°C) и уровня минерализации (более 5%, при pH 3,8) не позволяют получать зрелых производителей с полноценными половыми продуктами (Галактионова, 1974).

Установлено (Смирнов и др., 2009), что у омуля и других сиговых рыб половая зрелость наступает в период преобладания весового роста над линейным. По зависимости темпа роста рыб от скорости развития гонад и темпа развития всего организма сиговые относятся к рыбам с замедленным половым созреванием. Развитие половых продуктов у каждого вида сигов происходит при наличии определенного комплекса условий, включающих: температурный режим водоема, газовый и солевой состав воды, скорость течения, характер дна и определенный набор кормовых объектов. Отсутствие хотя бы одного из этих условий влечет за собой задержку сроков созревания, увеличение продолжительности полового цикла и снижение ритма размножения.

Первичные половые клетки появляются в теле эмбриона в большинстве случаев в период начала гастрюляции и формирования зародышевых листков, образования сомитов, вольфовых протоков и т.д. Эти клетки, не делясь, мигрируют в теле эмбриона и локализуются на месте будущей гонады, под вольфовыми протоками на уровне средней кишки, где вытягиваются цепочкой. Разрастающийся перитонеальный эпителий в брюшной полости эмбриона включает первичные половые клетки и формирует половые валики или складки, после чего первичные половые клетки начинают делиться, образуя гонии I, II и последующих порядков. Определения пола пока не происходит (Суворов, 1948). Гистологические исследования показали, что у рыб, как и у других низших позвоночных (амфибий), хромосомный механизм находится на сравнительно низкой ступени эволюционного развития, поэтому факторы, контролирующие становление пола (генетические



**Рис. 5.** Анатомическое строение производителей сиговых рыб на примере байкальского омуля:

А — зрелая самка омуля с вскрытой брюшной полостью;

Б — та же самка, с удаленной левой гонадой; В — самец.

1- печень; 2 — почка; 3 — плавательный пузырь; 4 — яичники; 5 — семенники;

6 — желудок; 7 — мезентериальный жир на кишечнике

детерминанты), взаимодействуют посредством гормональной регуляции с фенологическими факторами, и фенотипическое определение пола у рыб происходит на личиночном этапе развития (Турдаков, 1972).

Вытянутая в длину закладка гонад (половые валики) эмбрионов рыб подразделяется на три отдела: передний, задний и средний. Половые валики прикрепляются к верхней стенке целома при помощи складки брюшины — мезорхия у самцов и мезовария у самок. В дефинитивную гонаду обычно развивается только средняя часть закладки половой железы. На внешней стороне этой складки и развиваются половые клетки. Дефинитивные гонады сиговых (как и у всех Лососевидных рыб) характеризуются большим развитием левой гонады по сравнению с правой (см. глава 1. Происхождение).

### 3.2. Развитие женских половых клеток (оогенез)

У самок сиговых рыб в яичнике от стенки складки — мезорхия — отходят листочки соединительной ткани — яйценосные пластинки, в которых в дальнейшем будут заключены яйца.

Находясь в яичнике, яйцо снаружи окружено соединительнотканной текой, за которой располагается фолликулярный — гладкий эпителий стромы гонад. В стенках яичников костистых рыб имеются кольцеобразные и продольные мышечные волокна, сокращение которых способствует выведению яиц из стромы гонад.

У самок сиговых рыб (как и лососевых) яйцевод отсутствует. При овуляции зрелые ооциты из гонад выпадают в целомическую полость тела (брюшную полость), а оттуда через короткую воронку — рудимент яйцевода — выходят наружу через половое отверстие, располагающееся перед мочевым отверстием и позади анального. Вымет зрелых ооцитов из полости тела самки сигов происходит путем сокращения боковой туловищной, брюшной мускулатуры и кольцеобразных и продольных гладких мышечных волокон самих гонад (Суворов, 1948; Микулин, Любаев, 2010).

Процесс развития женских половых клеток (оогенез) состоит из шести стадий (Сакун, Буцкая, 1968). Иллюстрацией происходящих процессов может служить схема роста ооцитов, предложенная В. А. Мейеном (1939), отображенная на рис. 6.

**I стадия** (рис. 7) — половые железы имеют вид тонких прозрачных нитей-тяжей розовато-желтоватого цвета. Половые клетки неразличимы невооружённым глазом. Пол определяется (особенно у неполовозрелых) с большим трудом. Тем не менее, у самок сигов

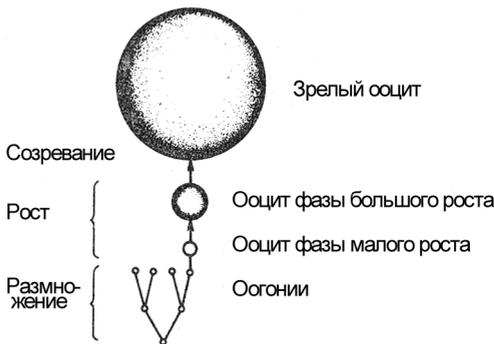


Рис. 6. Оогенез (схема роста ооцитов по В. А. Мейену, 1939)

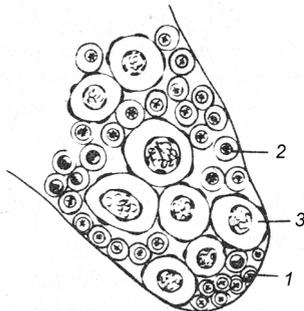
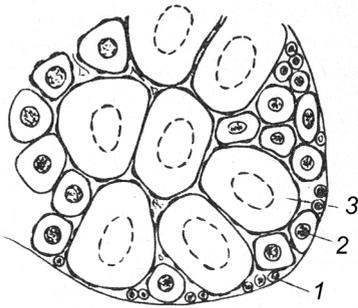


Рис. 7. Участок яичника сига на I (ювенильной) стадии зрелости (по Сакун, Буцкой, 1968): 1 — оогонии; 2 — оогоний, преобразующийся в ооцит путем синаптенных трансформаций; 3 — ооцит начала протоплазматического роста

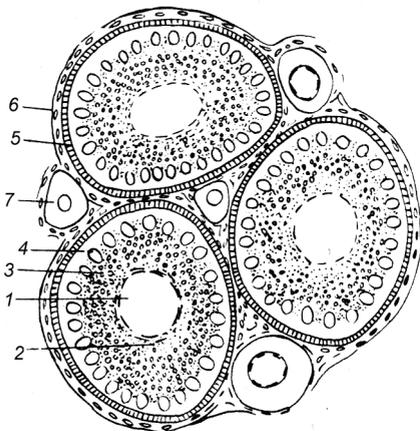


**Рис. 8.** Участок яичника сига на II стадии зрелости (по Саун, Буцкой, 1968): 1 — оогонии; 2 — ооциты начала протоплазматического роста; 3 — ооциты конца протоплазматического роста

и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений. При этом образуется запасный фонд пополнения числа половых клеток после нереста. В дальнейшем оогонии растут и превращаются в клетки, называемые ооцитами (Детлаф, Гинзбург, Шмальгаузен, 1981).

**II стадия** зрелости (рис. 8) — яичники остаются прозрачными. Вдоль гонад проходит крупный кровеносный сосуд — артерия (*Arteria ovarica*), дающая боковые ответвления. Рассмотрение гонад в лупу позволяет отчетливо увидеть ооциты периода протоплазматического роста. Часто на гонадах имеется жировая ткань.

**III стадия** зрелости (рис. 9) — размеры икринок и самих яичников значительно увеличиваются. Икринки становятся непрозрачными, мутными и меняют окраску со светло-желтой на ярко-оранжевую. При переходе яичников из II в III стадию зрелости характер роста ооцитов меняется. Они растут теперь не только за счет увеличения объема протоплазмы, но и в результате накопления питательных веществ — желтка и жира. Этот период называется периодом трофоплазматического роста.



**Рис. 9.** Ооциты в период трофоплазматического роста из яичника самки сига на III стадии зрелости: 1 — ядро, 2 — жировая капля, 3 — желточные зерна, 4 — вакуоли, 5 — оболочка ооцита, 6 — фолликулярная оболочка, 7 — ооциты конца протоплазматического роста

и лососей головной участок половой железы заметно утолщен. В конце I стадии зрелости в половых железах самок многих рыб появляются яйценосные пластинки, которые в виде поперечных выростов хорошо различимы у рыб с незамкнутыми в оболочки (теки) яичниками (сельдьевые, щуковые, сиговые, лососевые, хариусовые).

Женские половые клетки на I стадии зрелости представлены оогониями и молодыми ооцитами периода протоплазматического роста. От оогоний образуются все остальные яйцевидные клетки. Размножаясь митотическим путем, при котором происходит строго одинаковое распределение редуцированных хромосом между дочерними клетками, что обеспечивает воспроизводство генетически равноценными клетками

и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений. При этом образуется запасный фонд пополнения числа половых клеток после нереста. В дальнейшем оогонии растут и превращаются в клетки, называемые ооцитами (Детлаф, Гинзбург, Шмальгаузен, 1981).

**II стадия** зрелости (рис. 8) — яичники остаются прозрачными. Вдоль гонад проходит крупный кровеносный сосуд — артерия (*Arteria ovarica*), дающая боковые ответвления. Рассмотрение гонад в лупу позволяет отчетливо увидеть ооциты периода протоплазматического роста. Часто на гонадах имеется жировая ткань.

**III стадия** зрелости (рис. 9) — размеры икринок и самих яичников значительно увеличиваются. Икринки становятся непрозрачными, мутными и меняют окраску со светло-желтой на ярко-оранжевую. При переходе яичников из II в III стадию зрелости характер роста ооцитов меняется. Они растут теперь не только за счет увеличения объема протоплазмы, но и в результате накопления питательных веществ — желтка и жира. Этот период называется периодом трофоплазматического роста.

Ввиду того, что жировые вещества содержат в себе растворенные каротиноидные пигменты, жир и желток окрашивают ооцит в светло-оранжевый цвет (Валушок, 1988; Черняев и др. 1988; Микулин, 2000). Кроме питательных веществ во время трофоплазматического роста в ооцитах появляются вакуоли, которые затем мигрируют к периферии яйцеклетки и во время оводнения, при нересте будут способствовать образованию перивителлинового пространства (Зотин, 1961; Дроздов, Иванков, 2000).

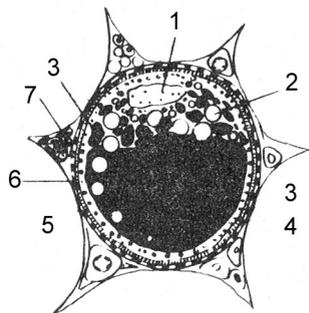
Одновременно с процессами накопления запасов питательных веществ происходит

формирование оболочек ооцита. Ооцит окружен слоем фолликулярных клеток, которые своими выростами через первичную радиальную (*zona radiata*) оболочку снабжают яйцеклетку всеми необходимыми для роста веществами. У сиговых рыб над радиальной оболочкой формируется вторичная оболочка (хорион), которая служит для прикрепления икры к субстрату после вымета (Иванков, 1987; 2001).

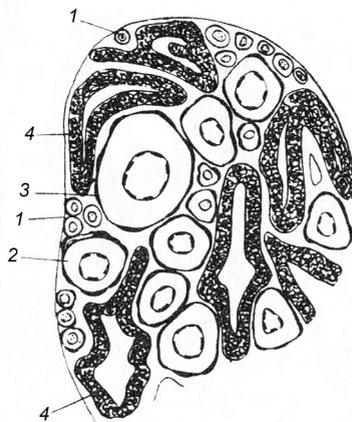
**IV стадия** зрелости. Яичники укрупняются, занимают большую часть полости тела, цвет их варьирует от соломенного до оранжевого. Ооциты достигли конечных размеров, свойственных производителям данного возраста и вида сигов. В яичнике кроме ооцитов трофоплазматического роста, предназначенных для вымета во время нереста, присутствуют также оогонии и ооциты протоплазматического роста, составляющие резервный фонд. В этот период ядро ооцита смещается к микропиле, который представляет собой пронизывающий оболочки канал, по которому при оплодотворении сперматозоид проникает в яйцо. В процессе смещения ядра ооцит приобретает полярное строение: на одном полюсе (анимальном) располагается ядро, основная масса протоплазмы и жировые капли, на другом (вегетативном) — желток.

**V стадия.** Текущие производители выявляются либо путем поднятия рыбы за голову, либо легким нажатием на брюшко. При этом из анального отверстия зрелые икринки, разбавленные полостной жидкостью, вытекают свободно. Во время перехода яичника из IV в V стадию икринки сиговых рыб приобретают прозрачность, а овулировавший ооцит освобождается от фолликулярной и соединительнотканной оболочек. Разрыв фолликулов и выход икринок в полость тела у сигов протекает синхронно. При подготовке ооцита к оплодотворению оболочка ядра растворяется и начинается мейотическое деление (мейоз), при котором происходит последовательное деление гамет ядра, приводящих к удвоению количества ДНК и редукции (уменьшению вдвое) числа хромосом. Таким образом, пройдя последовательно метафазу, анафазу и телофазу, из одной исходной диплоидной клетки образуется четыре гаплоидные генетически однородные клетки с одинарным набором хромосом.

**VI стадия** (рис. 11) (выбой) — яичники небольшого размера, дряблые, фиолетово-красного цвета. Данная расцветка вызвана кровоизлияниями капиллярной сети орошавшей струму гонад *arteria ovarica*, происходящими при разрыве фолликулов



**Рис. 10.** Ооцит сига из яичника на IV стадии зрелости. Трофоплазматический рост закончен, идет процесс слияния жира и желтка: 1 — ядро; 2 — капля жира; 3 — желточные зерна; 4 — вакуоли; 5 — оболочка ооцита; 6 — фолликулярная оболочка; 7 — кровеносный сосуд



**Рис. 11.** Участок яичника на VI стадии зрелости: 1 — оогонии; 2 — ооциты начала протоплазматического роста; 3 — ооциты конца протоплазматического роста; 4 — пустые фолликулы.

во время овуляции яйцеклеток. Гистологическая картина выбоя характеризуется присутствием лопнувших фолликулов, оогониев, ооцитов начала и конца протоплазматического роста. После резорбции лопнувших фолликулов, перед началом нового цикла размножения, у повторно нерестующих сигов происходит рубцевание и регенерация стромы гонад, которые переходят из VI на II–III стадии зрелости.

В постнерестовый период, если резорбционные процессы в гонадах в течение нескольких зимних месяцев не будут завершены, и у самок по причине недостаточности корма не образуются необходимые для обеспечения жизнедеятельности энергетические резервы, половая железа останется в неактивном состоянии, произойдет задержка гаметогенеза и пропуск следующего нереста (Кошелев, 1984).

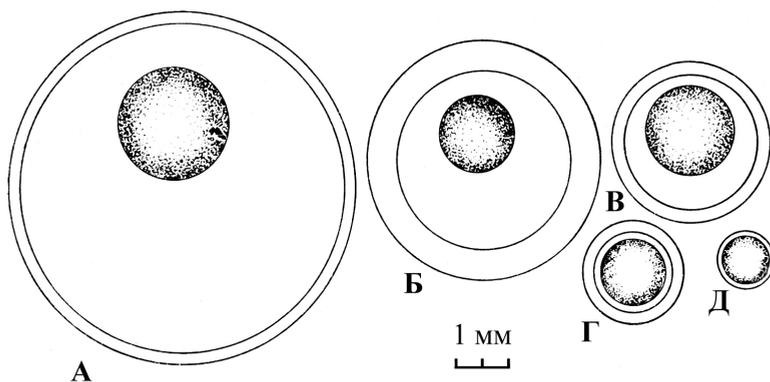
Необходимо также учитывать, что в момент нереста самки выметывают примерно 20% собственной массы — богатой питательными веществами икры, что требует для обеспечения следующих нерестовых циклов поступления и накопления в организме рыб значительных энергетических ресурсов в виде белков, углеводов, жиров и минеральных солей (Kamler, 2000). Для осенненерестующих сиговых рыб характерно ускоренное накопление запасов питательных веществ в ооцитах в летне-осенний период созревания гонад, за 1,5–2 месяца до нереста, в отличие от окуневых и щуковых — весенненерестующих рыб, у которых уже осенью гонады находятся на IV стадии зрелости (Смирнова-Залуми, 1969; Кошелев, 1984).

Выход икринок из фолликула (овуляция) происходит быстро, перед самым нерестом сиговых рыб при температуре воды 4°С и ниже, при наличии течения, определенного состава грунта нерестилищ, требуемого уровня освещенности, химического состава воды и в присутствии самцов. Внешние раздражители воспринимаются органами чувств рыбы: зрением, обонянием, осязанием, органами боковой линии и вкуса и передаются в мозг. Переработав полученную извне информацию в области гипоталамуса, мозг стимулирует выделение гормонов клетками железы внутренней секреции — гипофиза, управляя таким образом, всеми процессами, сопутствующими размножению (Гербильский, 1961). Именно гонадотропная деятельность гипофиза регулирует созревание, овуляцию и сперматогенез. Эти процессы были подробно исследованы при разработке биотехники разведения осетровых рыб (Детлаф, Гинзбург, Шмальгаузен, 1981). Если внешние условия не отвечают требованиям данного вида сигов в нерестовый период, деятельность гипофиза заторможена, и овуляции не происходит (Никольский, 1963).

### 3.2.1. Строение яйца

Яйцеклетки всех исследованных видов сиговых рыб относятся к олигоплазматическому типу, при котором соотношение плазменной части зародыша к объему желтка составляет менее 25% (рис. 12) (Лебедева, 1976; Мешков, Лебедева, 1977, 1983). Диаметр желтка (рис. 21.2) овулировавших икринок тугуна колебался в пределах 1,39–1,72, у пеляди 1,67–2,69, у сига-пыжьяна 1,75–2,15, у нельмы 2,1–2,50, у чира 2,1–2,75, у омуля 2,2–2,6 мм. (Черняев, 1968; Богданов, 2006).

Неоводненная зрелая икринка омуля в момент выхода из тела самки и попадания ее в воду на рис. 21, а изображена сбоку, со стороны анимального полюса, обращенного в сторону наблюдателя (анимальный полюс определяется у ненабухшей икры омуля по скоплению жировых капель под ним). Икринка имеет округлую, слегка сплюснутую с полюсов форму; ее диаметр до набухания в среднем равен 2,2 мм. У более крупных производителей старших возрастов икра несколько (приблизительно на 0,25 мм) крупнее. Масса набухшей икринки в среднем равна 5,3 мг.



**Рис. 12.** Яйцеклетки форели (А), хариуса (Б), сига (В), ряпушки (Г), снетка (Д) с плазменным бугорком, изображенные в одном масштабе. Вид с животного полюса. (По М.М. Мешкову и О.А. Лебедевой, 1976, 1984).

Овулировавшее яйцо омуля является конечным результатом оогенеза, в котором все метаболические процессы заторможены, и ядро яйцеклетки застыло на метафазе II деления.

При созревании ооцита — мейозе — у костистых рыб происходит уменьшение вдвое (редукция) числа хромосом. У яйцеклетки на IV стадии зрелости крупное ядро уже смещено из центра в сторону животного полюса. Одновременно с растворением оболочке зародышевого пузырька (ядра) в области расположения кариоплазмы образуется веретено I деления созревания, при котором тетрады хромосом расположены хаотично (метафаза I). После того как веретено распределит хромосомы в экваториальной плоскости, образовав метафазную пластинку перпендикулярно поверхности ооцита, наступает следующая фаза мейоза — анафаза. Далее веретено начинает удлиняться и «растаскивать» пары хроматид из каждой тетрады хромосом к противоположным полюсам веретена, образуя телофазу, а периферическая группа хромосом вместе с небольшим количеством цитоплазмы отделяется от ооцита, образуя первое редукционное (полярное, или направительное) тельце. В результате следующего деления созревания образуется веретено II деления созревания (метафаза II). На метафазе-II процесс деления ядра блокируется, яйцо овулирует, покидает фолликул и выходит из стромы гонад в полость тела самки и становится способным к оплодотворению (Гинзбург, 1968).

Зрелая икринка омуля окружена двумя прозрачными оболочками. Первичная, или внутренняя (радиальная — *zona radiata*), оболочка служит в основном для защиты яйца от механического повреждения и обеспечения его влаго- и газообмена с внешней средой. Вторичная оболочка (*chorion*) расположена снаружи и при попадании икринки в воду становится клейкой. Благодаря образующимся на поверхности оболочки ворсинкам после опускания на дно нерестилищ икринка приклеивается к каменистому субстрату. Способность приклеиваться сохраняется у икринок лишь первые три часа развития. Наиболее клейкая икра отмечена у пеляди, наименее — у чира (Богданов, 2006).

Под наружными оболочками ооцита в кортикальном слое ооплазмы расположены мелкие включения, называемые кортикальными гранулами или альвеолами. Зрелый ооцит сиговой рыбы состоит из цитоплазмы (ооплазмы), желтка и жировых включений. Цитоплазма ооцита костистых рыб включает те же основные элементы, что и цитоплазма

соматических клеток: основное вещество — гиалоплазму, сложную систему пузырьков и трубочек — эндоплазматический ретикулум, сетчатый околядерный аппарат — мате-риал Гольджи и, наконец, митохондрии (Роскин, Левинсон, 1957; Кирпичникова, Левин-сон, 1962; Иванков, 1987).

### 3.2.2. Биохимический состав яиц сиговых рыб

В период оогенеза в яйцеклетке накапливается большое количество дейтоплазматиче-ских включений в виде желточных гранул.

Яйца сиговых рыб очень богаты белками и жирами (таблица 4). Белковый состав яиц сиговых рыб изучен довольно слабо и, по имеющимся данным, главным составляющим белком икры является, растворимый в водных растворах солей ихтулин. Основным бел-ковым компонентом яиц, является липофосфопротеид. Кроме него в яйце содержится небольшое количество альбумина. По данным Е. Камлер (Kamler, 1992; 2002), содержа-ние белков в процентном отношении к сухому весу икринки у сиговой рыбы (ряпушки) 49,0–53,4%. Аминокислотный состав икринок разных видов сигов представлен главным образом белком — ихтулином (64–65%). Остальные 35–36%, состоят из лецитина, ала-нина, лизина и глутаминовой кислоты. Содержание жировых включений в икре сиговой рыбы (ряпушки) колеблется от 16,8 до 28,4 (среднее 22,6)%, количество углеводов состав-ляет 4,25 (4,0–4,5)%.

Жировые вещества, выделенные из яиц рыб, характеризуются высоким йодным чис-лом, которое указывает на то, что они состоят из непредельных (ненасыщенных) жир-ных кислот. Более половины жиров икры составляют холестерин и лецитин. От общего количества жировых включений жирные кислоты, такие как фосфолипиды, триглице-риды и холестериды, составляют от 72 до 80%. Так икра ряпушки содержит до 58,2% фосфолипидов, в то время как триглицерид и холестерин составляют только 29,0 и 3,5% соответственно (Потапова, 1978). В зрелом ооците сиговых рыб жиры сконцентрированы в достаточно крупные жировые капли, которые, подстилая анимальный полюс, выполня-ют гидростатическую функцию, удерживая его в верхнем положении.

Плазменная часть яйца сиговых рыб практически депигментирована. Основной вклад в цветность икринки вносят наиболее интенсивно окрашенные каротиноидами жировые капли желтка и собственно желток. Исследование спектральных характеристик живой

Таблица 4. Состав яйца сиговых рыб (Петренко, 1977)

Рыба	Состав яйца сиговых рыб, %				Соотношение белки/жиры
	Вода	Белки	Жиры	Зола	
Омуль	62,9	16,3	16,2	1,4	1,01
Пелядь	62,5	17,6	15,1	1,6	1,17
Ряпушка	64,0	17,4	12,8	2,0	1,36
Муксун	60,1	21,9	12,8	1,2	1,71
Пыжьян	62,3	20,0	13,2	1,4	1,52
Нельма	68,9	17,5	11,9	1,35	1,46

икры сигов (Микулин, 1978, 2000; Валюшок, 1988) показало наличие пигментов — преимущественно гидроксикаротиноидов (зеаксантин, лютеин и др.), в отличие от икры лососевых рыб, в которой преобладают кетокаротиноиды (астаксантин и др.). Водорастворимая часть желтка содержит гемопротеид b-типа (цитохром  $\beta_{560}$ ), окрашивающий желток в светло-желтый цвет. В теле самки цитохром икры находится в восстановленном состоянии, но после попадания в воду при нересте и набухания икринки происходит его соединение с кислородом, и цитохром переходит в окисленное состояние на все время развития (Черняев и др. 1988). Тем не менее, отметим, что окраска икры пеляди и тугуна оранжевая, у пыжьяна — желтая, а у чира — беловато-желтая различной интенсивности (Богданов, 2006). Далее, в специальном разделе (глава 11), детально рассматриваются состав и роль пигментов икры сиговых рыб.

Содержание дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) в яйцах рыб во много раз превосходит ее содержание в диплоидном наборе хромосом. Избыток ДНК локализован в энтоплазме. В яйцах рыб содержится также в значительных количествах рибонуклеиновая кислота — РНК (Айтхожин и др., 1964; Нейфах, 1967; Тимофеева, Кафиани, 1965; Мельникова, 1982; Чмилевский, 2000).

В яйцах пресноводных костистых рыб содержится довольно много воды. Оводненность (процентное содержание воды в яйцеклетке) у лососевой рыбы составляет 55–62%, а у сиговой 70–80%. Зольность икры лососевой рыбы находится в пределах 3,6–3,8%, а у сиговой 3,9–5,4%. Содержание воды в донной икре пресноводных рыб в среднем составляет 63,7–67,4%, в пелагической икре оно колеблется в пределах 97–99%. У морских рыб, икра которых развивается в солёной воде большей плотности, содержание воды в донной икре составляет 60–75%, в пелагической 85–97%. Процентное соотношение золы у икры, развивающейся в морской среде, в два раза выше, чем у пресноводных рыб — 8,2 и 4,0% соответственно (Kamler, 1992). Столь высокое содержание воды в икре сиговых рыб (табл. 5), вероятно, связано с необходимостью обеспечения тургора, обуславливающего прочность оболочек икры после набухания.

По данным А.И. Зотина (1961), содержание воды в зрелых ооцитах сига в среднем составляет 67,1% с колебаниями от 54% у тугуна и до 81% сига и пеляди.

### 3.2.3. Овуляция

Каждый зрелый ооцит находится внутри фолликула (теки), стенки которого состоят из прилегающего к поверхности оболочки яйцеклетки слоя клеток фолликулярного эпителия и пронизанного кровеносными капиллярами соединительнотканного эпителия (Детлаф, Гинзбург, Шмальгаузен, 1981). Их «освобождению предшествуют морфологические изменения клеток фолликулярного эпителия, происходящие в период завершения первого (профаза I) и начала второго деления (метафаза II) овулирующего ооцита (Казанский, 1957). Под воздействием гонадотропных гормонов фолликулярные клетки увеличиваются в размерах, между ними и студенистой оболочкой ооцита возникают быстро умножающиеся вакуоли, из которых выделяется секрет, лизирующий строму гонад. После окончания второй фазы созревания — метафазы II — овулировавшие яйца и небольшое количество цитоплазмы с периферической группой хромосом отделяются от ооцита, образуя первое полярное (направительное) тельце, и, редуцируя число хромосом, становятся способными к оплодотворению. Созревшие ооциты выпадают в целомическую (брюшную) полость тела самки и погружаются в полостную жидкость, оказывающую на икру защитное действие. Яйца сиговых рыб после овуляции, могут довольно долгое время (до двух суток) сохранять способность к оплодотворению вне тела самки, если

хранятся при низкой температуре (1–4°С) погружёнными в полостную («овариальную») жидкость. После попадания в воду и активации икра сиговых рыб сохраняет способность к оплодотворению только 4–5 мин (Турдаков, Никитин, 1972).

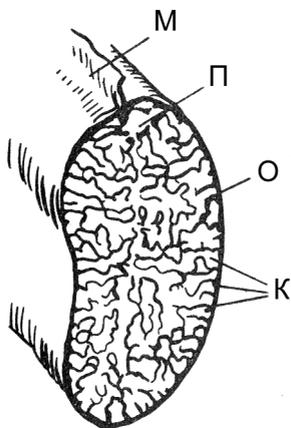
Зрелая икра от нерестующих повторно самок озерной форели длительное время сохраняется в полостной жидкости самок и способна к оплодотворению и нормальному развитию (Billard, 1976), то есть икра от нерестующих повторно особей обладает большей жизнеспособностью. Еще в 1857 году основоположник отечественного рыбоводства В.П. Врасский произвел успешное оплодотворение зрелой икры, полученной из полости тела снулых самок невского лосося (*Salmo trutta*). Выдержка составила до трех суток при температуре тающего льда. Жизнеспособность полученного потомства была зафиксирована комиссией в составе академика Рулье К.Ф., Усова А.С. и Борзенкова Я.А. (Скаткин, 1962).

### 3.3. Развитие мужских половых клеток (сперматогенез)

У самцов сиговых рыб семенники парные, занимают довольно большую часть брюшной полости (целома) и подвешены при помощи мезохория к его верхней стенке. Снаружи семенники покрыты тонкой перитонеальной пленкой, под которой располагается собственно оболочка гонады — туника проприа.

Семенники сиговых рыб относятся к ацинозному, или циприноидному, типу, который был впервые описан для карповых рыб (*Cyprinidae*). Семенные канальцы берут начало от поверхности гонады, многократно ветвясь и извиваясь, направляются к общему выводному протоку, который расположен на верхнем внутреннем краю семенника. На поперечном срезе гонады имеют обычно вид округлых образований, которые состоят из многочисленных попавших на срез участков извилистых канальцев. Структурные образования, в которых происходит созревание семенных клеток, откуда они затем изливаются в общий выводной проток, называются лопастями, семенными ампулами, дольками или просто канальцами.

Процесс развития мужских половых клеток — сперматогенез (рис. 14) — состоит из шести стадий, которые охватывают период от начала размножения первичных половых клеток до формирования зрелых спермиев.



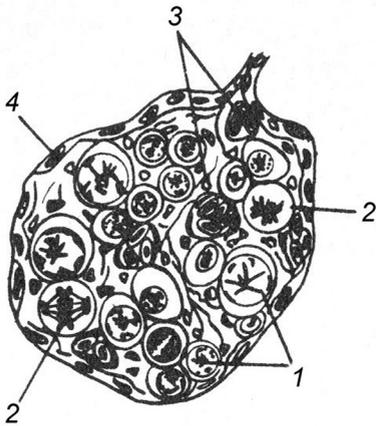
**Рис. 13.** Семенник сиговой рыбы:  
 М — мезорхий;  
 П — общий выводной проток;  
 О — оболочка семенника;  
 К — хаотично перерезанные семенные канальцы

**I стадия** зрелости (рис. 15) свойственна неполовозрелым особям. Гонады имеют вид тонких бесцветных или бледно-розовых прозрачных тяжей, пол часто неразличим. В семенниках из половых клеток присутствуют только отдельные крупные сперматогонии.

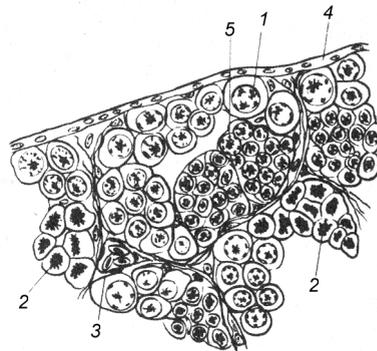
**II стадия** зрелости (рис. 16) характеризуется увеличением размеров семенников в результате размножения сперматогоний. Они теряют прозрачность, становятся мутными. Гонады представляют собой тонкие ленты розового цвета вследствие значительного развития кровеносных сосудов. Сперматогонии, располагающиеся в стенках семенных канальцев, неоднократно делятся, численность их увеличивается, а размеры уменьшаются. Из каждой исходной сперматогонии образуется группа более мелких и находящихся на одной стадии развития сперматогоний, окруженная общей оболочкой. Такое образование носит название цисты.



**Рис. 14.** Сперматогенез (по Сакун, Буцкой, 1968)

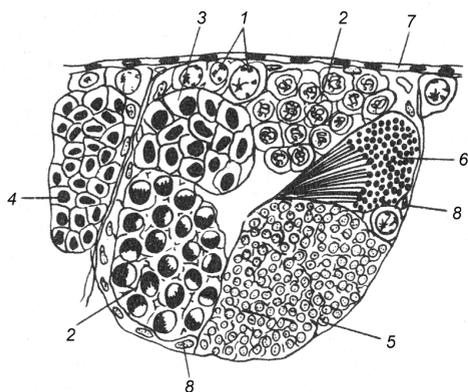


**Рис. 15.** Поперечный срез семенника на I стадии зрелости гонад (по Сакун, Буцкой, 1968): 1 — сперматогония; 2 — делящаяся сперматогония; 3 — кровеносный сосуд (в просвете сосуда, окруженного эндотелием, видны продолговатые эритроциты с ядрами); 4 — оболочка семенника



**Рис. 16.** II стадия зрелости. Участок семенника (Сакун, Буцкая, 1968): 1 — сперматогония; 2 — делящаяся сперматогония; 3 — кровеносный сосуд с эритроцитами; 4 — оболочка семенника; 5 — циста с мелкими сперматогониями

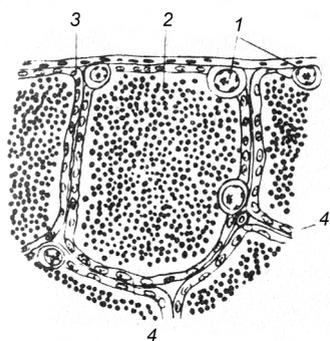
**III стадия зрелости** (рис. 17) характеризуется интенсивным ростом и ядерными преобразователями половых клеток. На этой стадии зрелости гонад происходит процесс созревания. Сперматоциты I порядка дважды делятся, давая начало после первого деления двум сперматоцитам II порядка, а после второго деления — четырем клеткам — спер-



**Рис. 17.** Участок семенника на III стадии зрелости сига (Сакун, Буцкая, 1968):  
 1 — сперматогония; 2 — циста со сперматоцитами 1-го порядка; 3 — циста с делящимися сперматоцитами 1-го порядка; 4 — циста с делящимися сперматоцитами 2-го порядка; 5 — циста со сперматидами; 6 — циста со зрелыми сперматозоидами; 7 — оболочка семенника; 8 — ядро клетки фолликулярного эпителия

секреторными клетками семенных канальцев, а также эпителиальными клетками внутренней поверхности семявыносящих канальцев, спермиальная жидкость способствует разжижению и созреванию спермы и облегчает ее выведение наружу. Семенники теряют упругость и становятся мягкими, приобретая молочно-белый цвет. Надавливание на брюшко самца вызывает выделение из полового отверстия густой капли спермы.

**VI стадия зрелости (выбой)** (рис. 19) характеризуется дряблостью гонад, которые в результате гипертрофии кровеносных сосудов, сопровождающих процессы воспаления и резорбции лопнувших фолликулов, становятся розовато-буроватыми. Стенки опустевших семенных канальцев спадаются. Происходит активный процесс резорбции остаточных спермиев путем фагоцитоза. Через некоторое время в семенниках начнется новая волна сперматогенеза, и семенники перейдут во II стадию зрелости.



**Рис. 18.** Участок семенника на IV стадии зрелости сига (по Сакун и Буцкой, 1968): 1 — сперматогония; 2 — сперматозоиды; 3 — оболочка семенника; 4 — фолликулярный эпителий

матидам. В процессе этих двух делений число хромосом сокращается вдвое.

**IV стадия зрелости** (рис. 18) характеризуется завершением сперматогенеза. Просветы семенных канальцев полностью заполнены массой покинувших цисты сформированных спермиев. Встречаются одиночные сперматогонии, представляющие собой запасной фонд половых клеток для повторного сперматогенеза во время следующего нереста. Объем семенников достигает максимальной величины, и гонады приобретают белый или сероватый оттенок. Сперматозоиды свободно располагаются в семенных канальцах. При разрезании гонад при биопсии на лезвии бритвы остается белая масса, на срезе выступает капля густой спермы, края среза оплывают.

**V стадия зрелости.** Текучесть половых продуктов характеризует функциональную зрелость и нерестовое состояние самцов. Образующаяся в этот период

Строение спермия. На переднем конце сперматозоида расположена клинообразная тупая головка размером примерно  $3,3 \times 2,2$  мкм, которая при дневном свете имеет изумрудно-зеленую окраску (рис. 20). По данным А.С. Гинзбург (1968), ядерная часть головки спермия дает интенсивную положительную реакцию по Фёлгену и обнаруживает сильную базофилию, что свидетельствует о высоком содержании в ней ДНК. Ядерный материал спермы состоит преимущественно из дезоксирибонуклеопротеида ДНП (более 90%). Концентрация дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) в головках спермиев весьма значительна: 38–48% ядерного вещества.

К головке спермия примыкает средняя часть, которая имеет вид небольшого шаровидного образования, названного Н.К. Кольцовым хвостовым шариком. Это образование у лососевых и сиговых рыб вдаётся в углубление задней части головки спермия. Основная нить хвоста проходит через хвостовой шарик эксцентрично, и при визуальном наблюдении создается впечатление, что внутри головки спермия вращается ротор.

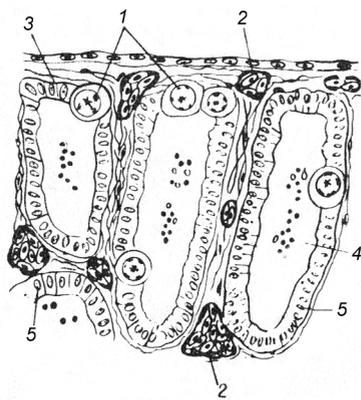
За средней частью расположен хвостовой отдел спермия, который образован осевой нитью. Осевая нить хвоста спермия представляет собой пучок из 11 фибрилл: двух центральных и девяти периферических, заключенных в общий цитоплазматический чехол. Спермии большинства рыб имеют хвост с четко выраженной концевой частью. На всем протяжении главной части диаметр хвоста постояен, затем в месте перехода к концевой части происходит резкое сужение.

У спермиев сиговых рыб, как и у большинства костистых, акросома (перфораторий) отсутствует. По данным А.С. Гинзбург (1968), у сиговых рыб общая длина спермиев находится в пределах 43,0–48,2 мкм.

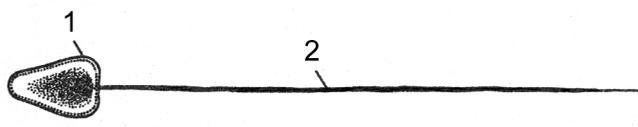
Траектория перемещающихся спермиев в жидкости имеет вид спирали. Сперматозоиды рыб в отличие от спермиев млекопитающих не имеют положительного реотаксиса и не плывут против тока жидкости. Максимальные скорости (164–330 мкм/с) среди изученных видов рыб развивают спермии форели, сига, османа (*Diptychus dybowskii* Kessl.) и маринки (*Schizothorax intermedius* Mc. Cl) (Гинзбург, 1968).

Скорость движения спермиев (так же, как и скорость лежащих в основе движения биохимических процессов) зависит от температуры. Поскольку энергетические запасы спермия ограничены, то с увеличением скорости движения при повышении температуры период их подвижности сокращается.

Помимо температуры на активность спермиев влияет их концентрация в суспензии с водой и полостной жидкостью самки. Наблюдается «эффект разбавления», который заключается в том, что в более густой суспензии сперма движется менее продолжительное время. Это, вероятно, является результатом воздействия нескольких факторов (недостаток кислорода и перенасыщение воды углекислым газом, рН среды), которые непосредственно влияют на подвижность спермы (Турдаков, 1972).



**Рис. 19.** Участок семенника на VI стадии зрелости (выбой) (Сакун, Буцкая, 1968): 1 — сперматогония; 2 — кровеносный сосуд с эритроцитами; 3 — оболочка семенника; 4 — остаточные сперматозоиды; 5 — фолликулярный эпителий



**Рис. 20.** Строение спермия байкальского омуля, видимое в световой микроскоп: 1 — головка; 2 — хвост

### 3.4. Нерест и оплодотворение

Выметанная сперма омуля движется в воде при 4°С около 3 мин, причем наибольшую активность сперматозоиды омуля сохраняют в первую минуту. Однако при добавлении в полостную жидкость самки свежих, насыщенных кислородом, порций воды (как это бывает при искусственном оплодотворении) движение спермиев сохраняется в течение 4 мин, а полная потеря подвижности происходит через 6,5 мин.

В.В. Махотин (1982), исследуя размножение и развитие беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* (Derjugin), описал процесс оплодотворения этого вида следующим образом: «Сперматозоиды, попадая в воду, совершают спиральные движения и перемещаются по поверхности ооцита по направлению к микропиле, которое обладает выраженным аттрактивным свойством».

Т.А. Детлаф, А.С. Гинзбург и О.И. Шмальгаузен (1981), используя результаты исследований С.Г. Васецкого (1970) по динамике первого деления созревания в ооцитах осетровых рыб (Acipenseridae), эмбриогенез которых совершается по голобластическому типу, описывают процессы созревания и оплодотворения следующим образом. «Как только первый из сперматозоидов достигает воронки микропиле и его головка проникает в канал микропиле, жгутикообразный хвост спермия отбрасывается. Головка спермия набухает, закрывает полностью канал, препятствуя проникновению в него других сперматозоидов и возможность полиспермии. В ответ на проникновение спермия ооплазма приподнимается навстречу. Вследствие такого взаимодействия микропиле значительно вдавливается в поверхностный слой протоплазмы, образуя с окружающей его вторичной оболочкой довольно значительную воронку. Далее головка спермия медленно продвигается к поверхности ооплазмы анимального полюса. Компактное ядро спермия преобразуется в пузыревидный мужской пронуклеус, а вокруг центриоли спермия возникает «семенная звезда», перемещающая его к женскому пронуклеусу. Параллельно этому завершается второе деление созревания, и происходит отделение II полярного тельца, а оставшаяся в цитоплазме группа хромосом (гаплоидный набор) преобразуется в женский пронуклеус в виде светлого пузырька. Далее погружённый в глубь цитоплазмы анимального полюса женский пронуклеус встречается с мужским пронуклеусом, и происходит взаимный обмен генным материалом и «сверка» гено типа. Слияние хромосом приводит к восстановлению свойственного для каждого вида диплоидного (генетического) набора хромосом в ядре. После этого центриоль семенной звезды делится на две. Своими лучами они охватывают оба пронуклеуса и распределяют хромосомы мужского и женского начала друг против друга. Образовавшееся между ними веретено первого деления дробления завершает процесс оплодотворения» (Детлаф, Гинзбург, Шмальгаузен, 1981).

Сам акт икрометания и оплодотворения икры у сиговых рыб осуществляется осенью, в начале и середине зимы и происходит как по открытой воде, так и подо льдом. Производители выбирают под нерестилища, как правило, те участки водоемов, на которых они сами вылупились благодаря хомингу (возвращению для нереста производителей рыб к тому месту в реке, на котором они вылупились из икры и запомнили вкусовой состав воды конкретного нерестилища). Нерест омуля, как и других сиговых рыб, растянут из-за неодновременности созревания разноразмерных и разновозрастных самок, что характерно для рыб с осенне-зимним периодом размножения. Участие самцов в продолжительном нересте обеспечивается порционным выделением зрелых половых продуктов.

В том случае, когда яйца сиговых рыб осеменяются путем добавления спермы к икре, плавающей либо в полостной жидкости самок, либо в физиологическом растворе Ринге-

ра, внешних изменений яйца не наблюдается. Однако спермий по микрокапиллярному каналу достигает кортикального слоя яйца, и головка его погружается в цитоплазму. «Контакт головки спермия с ооплазмой инициирует начало кортикальной реакции. Первыми лопаются кортикальные альвеолы анимального полюса в области микропиле, затем кортикальная реакция волнообразно распространяется по поверхности яйца от анимального к вегетативному полюсу. Содержащиеся в альвеолах мукополисахариды выбрасываются в очень узкое вначале первителлиновое пространство, превращаясь в гидрофильный гель, который быстро набухает при смешивании с водой, поступающей через первичную оболочку» (Зотин, 1961). При этом происходит истинное соединение гамет, т.е. оплодотворение. Незначительное добавление воды приводит к активации уже оплодотворенных яиц. Однако оплодотворение может происходить и после активации яиц водой, но только до момента выделения в области микропиле (рис. 41) содержимого кортикальных альвеол, блокирующих проникновение других спермиев. Таким образом, полиспермии у рыб с одним микропиле, к которым относятся все костистые рыбы, и сиговые в частности, в норме быть не может.

Для осуществления процесса оплодотворения яиц костистых рыб необходимы ионы кальция. Как следует из исследований по каротиноидным пигментам (Микулин и др., 1978; Петруняка, 1979), ионы становятся доступными при их высвобождении в процессе трансмембранного транспорта кальция в клетках животных при участии каротиноидов (полиенов).

В полостной жидкости самок сиговых рыб содержатся вещества, не только предохраняющие зрелые ооциты, но и воздействующие на сперматозоиды. К ним относятся гиногамон-1, гиногамон-2, андрогамон-1 и андрогамон-2.

Гиногамон-1 вызывает усиление двигательной активности спермиев и увеличивает срок их жизнедеятельности. Это вещество выделяется в области микропилеооцита и, вероятно, обладает хемотаксическим свойством.

Гиногамон-2 является веществом ооцита, вызывающим агглютинацию спермиев. Это вещество содержится внутри яиц, вероятно, в кортикальных гранулах и выделяется при активации яиц после оплодотворения. По-видимому, данный агглютинин защищает яйцо от полиспермии: первый же проникший через микропиле сперматозоид активирует яйцо и оно выделяет гиногамон-2. В то же время в самой спермиальной жидкости содержатся вещества, действующие на активность сперматозоидов.

Андрогамон-1 — вещество, которое подавляет подвижность спермиев. Оно является антагонистом гиногамона-1. Исследования позволяют предполагать, что этим веществом является ион калия, в присутствии которого происходит блокирование подвижности спермиев, а при замене его другими ионами активность спермиев восстанавливается.

Андрогамон-2 — вещество, инактивирующее агглютинирующий агент гиногамон-2. Это вещество содержится не только в самой сперме, но и в семенной жидкости. Андрогамон-2 — это кислый белок (Гинзбург, 1968; Детлаф, Гинзбург, Шмальгаузен, 1981).

Выметанная самками сигов икра оплодотворяется самцами, и с этого момента (со слияния двух гамет в зиготу) начинается индивидуальное развитие организма рыбы — эмбриогенез.

### **3.5. «Русский» (сухой) метод искусственного оплодотворения икры рыб, разработанный В.П. Врасским**

Экспериментируя с различными вариантами искусственного оплодотворения икры форели, В.П. Врасский (1856; 1859) установил, что процент оплодотворения икры обрат-

но пропорционален времени между моментом оводнения икры и добавлением спермы. С целью сокращения расстояния между микропиле и сперматозоидами исследователь осторожно, без добавления воды, перемешивал плавающую в овариальной жидкости икру рыб с добавленной спермой самцов. Только после тщательного безводного перемешивания смеси икры и спермы В.П. Врасский добавлял воду для активации подвижности сперматозоидов и запуска процесса набухания яйцеклеток. Эти исследования были осуществлены при содействии приглашенного на Никольский рыбоводный завод из Санкт-Петербурга опытного зоолога — доктора Ю.О. Кноха, применившего для наблюдения за подвижностью спермы, процессом набухания оболочек икры и дальнейшим развитием зародышей микроскоп увеличением в 500 раз (Скаткин, 1962).

Так был создан «сухой, русский» способ искусственного оплодотворения икры рыб, явившийся логичным продолжением экспериментов французских рыбоводов Ж. Реми, А. Жезна и Ж.В. Коста, при содействии натуралиста Д. Аксо. С 1840 по 1859 г., тщательно имитируя процесс нереста форелей, французские рыбоводы выдаивали икру в воду, затем молоки и перемешивали их в большом объеме воды. Такие биотехнические приемы приводили к низкому (10%) оплодотворению икры (Скаткин, 1962). Проверая и совершенствуя свой метод, В.П. Врасский провел серию экспериментов по искусственному осеменению икры налима (*Lota lota* (L)), плотвы (*Rutilus rutilus* L), щуки (*Esox lucius* L), ерша (*Gymnocephalus cernuus* (L)), снетка (*Osmerus eperlanus morpha spirinchus* Pallas) и других рыб (всего 15 видов). Единственной неудачей стала невозможность получения полностью зрелых половых продуктов и высокого процента оплодотворения икры леща (*Abramis brama* (L)) и карася (*Carassius carassius* (L)). (Скаткин, 1962). Но кто в те времена мог знать о порционном икротетании у рыб?

### 3.6. Эмбриональный период развития

Эмбриональный (зародышевый) период характеризуется эндогенным питанием зародыша за счет запасов желтка в яйце, полученных от материнского организма, составляющих у рыб от 25 до 40% от веса тела самки (Суворов, 1948). Развитие зародыша в период эмбриогенеза происходит внутри яйцевой оболочки и в таком состоянии он называется эмбрионом. С момента вылупления из оболочки при развитии в свободном состоянии он принимает название предличинки или свободного эмбриона.

**I этап** — оводнение икринки, образование перивителлиновой полости, образование бластодиска.

Возраст 1–3 мин — начало оводнения (набухания) икринки. Набухание икры и отставание первичной оболочки — зоны радиаты (*zona radiata*) от поверхности желтка начинается сразу после попадания икры в воду. Данная кортикальная реакция происходит сразу после соприкосновения с водой вне зависимости от факта проникновения сперматозоида через микропиле в яйцо. При этом толщина оболочек за счёт набухания увеличивается. Механизм образования перивителлинового пространства обусловлен выделением под оболочку содержимого кортикальных гранул, главным образом мукополисахаридов, обладающих более высокой, чем наружная вода осмотической плотностью. Это способствует активному поступлению воды под оболочку (А.И. Зотин, 1961). Вторичная оболочка, образованная остатками отростков клеток фолликулярной оболочки — хориона (*chorion*), также набухает, образуя выросты, которые после соприкосновения с твердыми предметами нерестилищ, зафиксировав набухающую икринку. Как правило, перивителлиновое пространство у икры омуля («набухание») увеличивается при температуре воды на не-

рестилищах от 3,0 до 0,5°С в течение 2–3 часов. На рис. 21 показано, что одновременно с образованием перивителлинового пространства и концентрацией плазмы на анимальном полюсе, яйцо поворачивается этим полюсом вверх в наибольшую часть «околожелточной полости» за счет гидростатических свойств жировых капель, в определённой степени сопряжённых с анимальным полюсом.

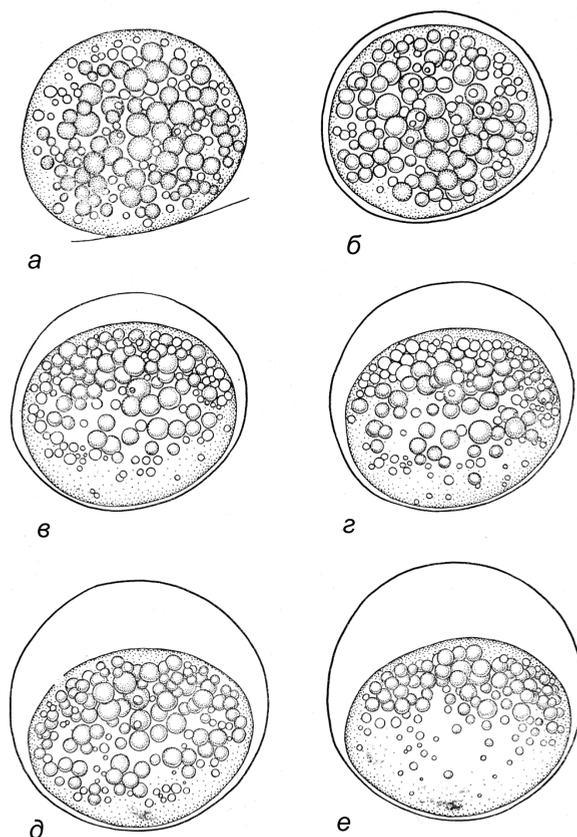
К моменту завершения кортикальной реакции часть цитоплазмы уже собирается на анимальном полюсе. Параллельно с этим процессом происходит формирование зиготы: самого зародыша. Головка спермия, проникшая в поверхностный слой ооплазмы анимального полюса ооцита, провоцирует второе редукционное деление. Редукционное тельце удаляется из ооплазмы в перивителлиновое пространство, а головка спермия продолжает постепенно погружаться в яйцеклетку. По В.В. Махотину (1982) второе деление созревания и выброс редукционного тельца у зародышей трески (при температуре воды +1°С) происходит за один час. Заканчивается данный этап оплодотворения расположением женского и мужского пронуклеусов друг против друга, т.е. преобразованием яйцеклетки в функциональную зиготу. Именно с этого момента начинается генетически обусловленная цитологическая подготовка икринки к зародышевому развитию.

Возраст 4 ч — окончание набухания икры (рис. 21, а). Перивителлиновая (околожелточная) полость между яйцевой оболочкой и поверхностью яйца достигла максимального размера (диаметр собственно яйца 2,2 мм, оболочки 2,9–3,1 мм). Расчеты показывают, что перивителлиновая полость составляет к концу набухания треть объема икринки (0,00488 см<sup>3</sup>). После оплодотворения (или активации без оплодотворения) свободная от желтка цитоплазма стягивается к анимальному полюсу, и первоначальное небольшое утолщение плазмы значительно увеличивается и агрегируется.

Таким образом, постепенно плазма на анимальном полюсе принимает вид резко очерченного бугорка диаметром в основании 0,9 мм и высотой 0,4 мм, который составляет около тридцатой части всего яйца. Следовательно, икру омуля можно отнести к олигоплазматическому или мезолецитальному типу яиц по классификации яиц костистых рыб, предложенной С.Г. Соиным (1981). Через 3–4 ч. после полного набухания икры прочность яйцевой оболочки значительно увеличивается и выдерживает на раздавливание нагрузку до 2 кг. Как показали наши исследования (Рубцов, Черняев, 1976), после набухания и затвердевания оболочки ее толщина увеличивается на одну треть: с 28 до 42 мкм. При этом наружная (вторичная) оболочка набухает с 24,6 до 39 мкм, и на ее поверхности образуются выросты, способствующие фиксации набухающей икринки к субстрату. Диаметр радиальных каналцев, пронизывающих всю толщу первичной оболочки, увеличивается с 0,4–0,8 мкм до 1,2–1,5 мкм (рис. 39, 40, 41).

**II этап** — дробление бластодиска от двух бластомеров до бластулы. При этом число клеток (бластомеров) увеличивается, а размеры их уменьшаются. Происходит дальнейшая региональная дифференцировка бластомеров, приводящая к образованию билатеральной симметрии.

Возраст 8 ч (начало дробления) — образование двух бластомеров (рис. 22, б). Светло-желтая окраска бластомеров обусловлена содержанием в них каротиноидных пигментов и цитохрома. Жировые капли, также окрашенные каротиноидными пигментами, несколько укрупнились в результате слияния друг с другом. Анимальный полюс яйца совершает медленные круговые движения вследствие волнообразного сокращения поверхностного цитоплазматического слоя желточного мешка. Перемещение в перивителлиновой жидкости плазменного бугорка, а в дальнейшем шапочки бластомеров способствует лучшему перемешиванию перивителлиновой жидкости, ускоряя диффузию газов

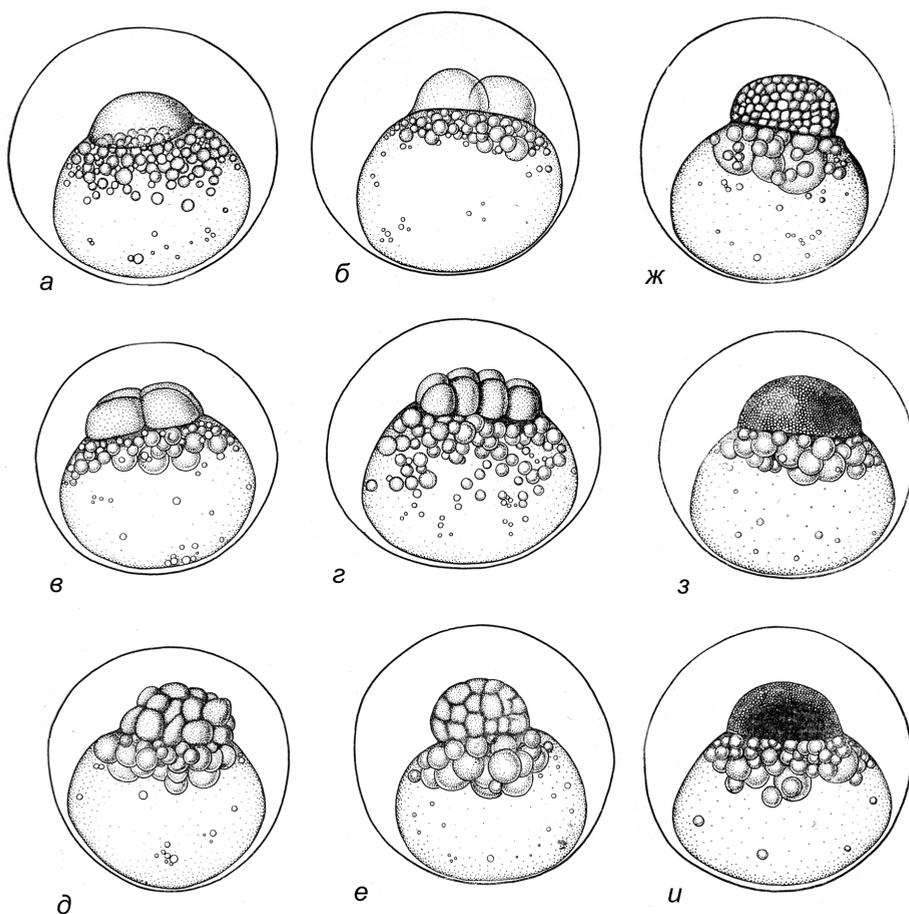


**Рис. 21.** Набухание и образование перивителлиновой полости икры (на серии рисунков от а до е наблюдается поворот анимального полюса, заметного по расположению жировых капель вверх):

и обеспечивая тем самым газообмен развивающегося зародыша. Причем, скорость вращения (в оптимальном диапазоне температур) имеет прямую зависимость — чем выше температура, тем быстрее вращение (Резниченко, 1982).

Возраст 12 ч — образование четырех бластомеров (рис. 22, в). Борозда дробления, делящая два бластомера пополам, проходит строго перпендикулярно через середину первой борозды дробления. Диаметр бластомеров уменьшается с 1,1 мм (длина на стадии двух бластомеров) до 0,6 мм.

В практике исследований эмбрионального развития нередко применяется метод безразмерной временной характеристики продолжительности развития, разработанный Т.А. Детлаф (1962), который позволяет исчислять время развития не в астрономических единицах (часах, минутах, секундах и т.д.), а в биологических. Такой биологической единицей может служить продолжительность одного митотического цикла в период синхронного деления яиц у конкретного вида при данной температуре, обозначаемая  $\tau_0$  (один детлаф). Биологические единицы характеризуют видовую специфику скорости развития и ее зависимость от внешних условий. Для определения  $\tau_0$  берут время между первой и второй или второй и третьей бороздами дробления, т.е. между стадиями развития вто-



**Рис. 22.** Дробление бластодиска:

- а* — образование плазматического бугорка (5 ч); *б* — два бластомера (8 ч);  
*в* — четыре бластомера (12 ч); *г* — восемь бластомеров (24 ч);  
*д* — 16 бластомеров (2 сут); *е* — 32 бластомера (2,5 сут);  
*ж* — крупноклеточная морула; *з* — поздняя, мелкоклеточная морула (5,5 сут);  
*и* — появление темной зоны внутри мелкоклеточной морулы (7,5 сут)

рых и четвертых, четвертых и восьмых бластомеров с обязательным учётом температуры (Игнатъева, 1979).

В пределах оптимальных температур можно использовать более простой способ определения величины  $\tau_0$  как частного от деления всей продолжительности интервала (И) от осеменения (О) до появления борозд IV деления (16 бластомеров) на 5 ( $\tau_0 = I_0 - IV : 5$ ), так как у костистых рыб до появления борозды I деления проходит примерно  $2 \tau_0$  и плюс еще  $3 \tau_0$  до появления борозд IV деления дробления. Для омуля время появления IV борозды дробления наступает через 48 часов. Таким образом, при температуре воды  $1^\circ\text{C}$  для омуля  $\tau_0$  равно 546 детлаф. Полученные Г.М. Игнатъевой (1979) для сиговых рыб данные, свидетельствуют о значительной зависимости  $\tau_0$  от температурного фактора, особенно в пределах температуры от  $1$  до  $4^\circ\text{C}$ . (См. главу 7. Температура).

Возраст 1 сут — образование восьми бластомеров (рис. 22, *з*). Диаметр бластомеров равен 0,4 мм, они расположены в один слой на анимальном полюсе.

Возраст 2 сут — образование 16 бластомеров (рис. 22, *д*). Борозды дробления направлены как горизонтально, так и перпендикулярно к вертикальной оси икринки. Вследствие этого часть бластомеров не соприкасается с желточным мешком. Наблюдается стадия крупноклеточной морулы.

Возраст 2,5 сут — образование 32 бластомеров (рис. 22, *е*). После пятого митотического цикла, во время которого перед появлением борозд дробления, адгезия мембран бластомеров слабеет, диаметр бластомеров уменьшился до 0,2 мм. По данным Махотина (1982), исследовавшего эмбриогенез трески, четыре центральных бластомера делятся экваториальными (латитудинальными — широтными) бороздами, а 12 краевых бластомера — меридиальными, после чего образуется 32 бластомера, и форма бластодиска становится явно билатерально-симметричной. Очень сходная картина распределения клеточного материала ранней морулы наблюдается и у омуля. Под анимальным полюсом происходит дальнейшее слияние жировых капель и их концентрация. Диаметр бластомеров уменьшился до 0,2 мм.

Возраст 4 сут — средняя морула (рис. 22, *ж*). Подсчет числа бластомеров становится затруднительным и для определения стадии развития приходится ориентироваться по размерам бластомеров. Диаметр бластомеров равен 0,1 мм.

Возраст 5,5 сут. — поздняя, или мелкоклеточная, морула (рис. 22, *з*). Бластомеры мелкие (диаметр около 0,03 мм). Стадии мелкоклеточной морулы длятся 2–3 сут. в зависимости от температуры воды, которая к этому времени снижается с 3,0 до 0,5°С. На седьмые сутки развития внутри морулы появляется темная зона уплотненных мелких бластомеров (рис. 22, *и*). На девятом (последнем) митотическом цикле этапа дробления формируется нижний слой бластомеров зародышевого диска. Этот клеточный материал, освобождаясь от клеточных мембран, образует многоядерный синцитий, распространяясь в основании бластодиска, образуя базальный перибласт. Параллельно происходит дифференцировка покровного слоя клеток — перидермы. С появлением этих двух провизорных структур завершается этап дробления (Махотин, 1982), занявшего порядка 8 суток, при температуре воды нерестилиц от +4° до +1°С.

**III этап** — бластуляция. Возраст 8 сут — в области скопления мелких бластомеров, четко выделяющихся темным пятном внутри мелкоклеточной морулы, образуется полость бластоцеля. Овальная полость бластоцеля при боковом микрофотографировании обнаруживается между перибластом (слоем клеток на поверхности желтка яйца под бластодиском) и бластодермой в виде небольшой светлой линзы, расположенной эксцентрично по отношению к центру бластодиска (рис. 23, *а*). Полость бластоцеля костистых рыб образуется путем разрыхления, утраты межклеточной адгезии и размножения внутренних клеток в результате митотических делений (Ballard, 1973 а).

Как показали исследования В.В. Махотина (1982), при культивировании внутренних клеток бластулы трески и наваги, заполняющих полость зародышевого диска, в растворе Гольтфретера, после удаления перидермы внутренние или глубокие клетки высыпаются из зародышевой полости, не обнаруживая присущей им ранее адгезии (взаимопритяжения). Клетки имеют округлую форму, не скрепляются друг с другом, не распластаются по предметному стеклу, очертания их постоянно изменяются, так как их мембраны образуют толстые выпячивания, или выросты — лобоподии. Тем не менее, протяженных перемещений глубокие клетки осуществить не в состоянии. Перидерма бластодиска способна в дальнейшем лишь к эпиболии — обрастанию желтка. Нервная система, органы

чувств, все мезо- и энтодермальные органы формируются в результате координированных центробежных миграций глубоких клеток по направлению от центрального скопления глубоких бластомеров (темной зоны) к месту образования зародыша — зародышевому щитку, что и приводит к образованию эксцентричной полости бластоцеля и утолщенной части бластодиска — месту образования зародыша (Игнатьева, 1979).

#### **IV этап** — гастрюляция.

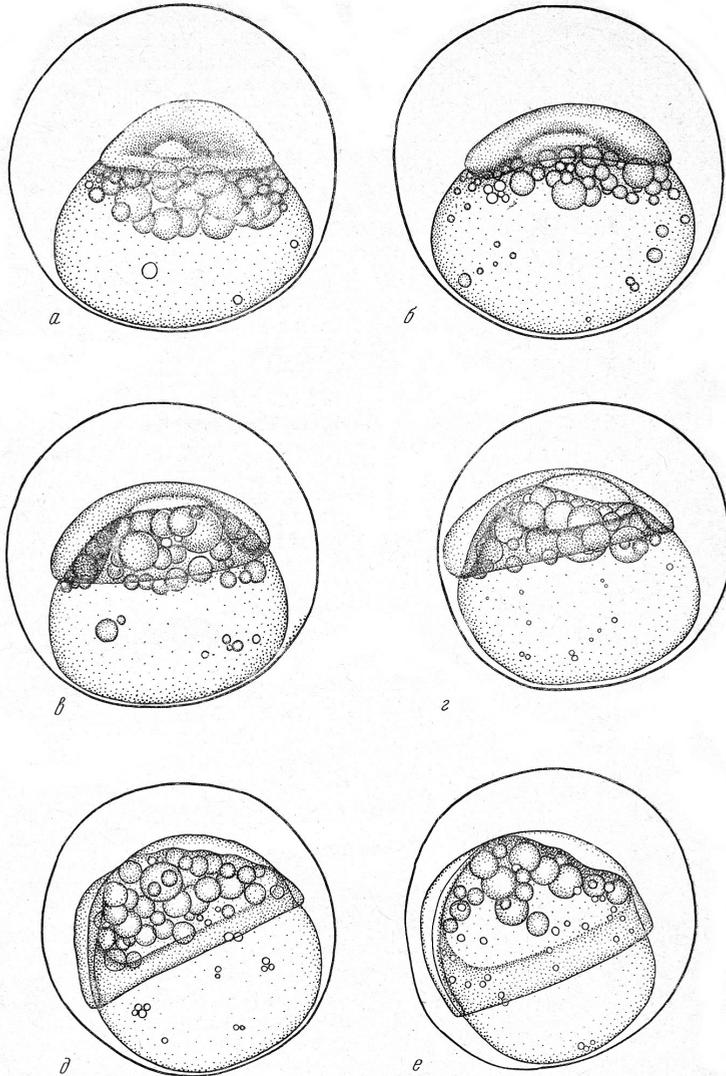
Глубокие клетки рассортировываются на эпибласт и гипобласт и занимают определенное положение: верхнюю часть зародышевого диска представляет эпибласт, клетки которого используют как субстрат внутренние мембраны клеток перидермы, а нижний пласт, располагающийся на мембранах клеток эпибласта представлен гипобластом. Таким образом, осуществляется процесс гастрюляции. Такое целенаправленное размещение клеток свидетельствует о генетически обусловленной (детерминации) разнокачественности клеток, расположенных в разных участках бластодермы (Ballard, 1981, 1982; Макеева, 1992). При дальнейшем развитии зародыша часть полости бластоцеля обособляется от зародышевого щитка и превращается в перибластический синус (Соин, Черняев, 1964). Наружный слой клеток зародышевого щитка бластодиска построен из клеток перидермы, в несколько раз превышающих по размеру внутренние клетки (Павлов, 1978). Благодаря координированным центробежным миграциям клеток гипобласта формируется утолщенный край зародышевого диска — «зародышевое кольцо» и «краевой узелок». На этом процесс гастрюляции у рыб с меробластическим типом дробления завершается (Ballard, 1973d; 1981).

При свойственном костистым рыбам дискоидальном типе дробления процесса гастрюляции (образования гастроцеля — первичной кишки) не происходит (Ballard, 1973; 1981; Махотин, 1982; Макеева, 1992). Увеличение длины тела зародыша идет за счёт осевой конвергенции клеток гипобласта, без инвагинации (подворачивания) поверхностных клеток под край зародышевого щитка при нарастании бластодермы на желток, как это имеет место, например, у осетровых рыб (Acipenseridae). Ядра перибласта делятся и удаляются от границы зародышевого диска, формируя синцитиальную корону. Краевые клетки перидермы распространяются на территорию синцитиальной короны и диаметр зародышевого диска начинает увеличиваться, наполняя на поверхность желтка. Образование тела зародыша («краевого язычка») происходит путем осевой конвергенции клеток гипобласта и последующей их репликацией (Ballard, 1973 а, в), как это было описано выше. «При максимальном вдавливании зародышевого диска в желток, на его поверхности возникает сильное механическое напряжение. В этот момент икра чрезвычайно чувствительна к любым внешним воздействиям, и даже незначительные изменения внешних условий приводят к разрыву цитоплазматического слоя, вытеканию желточной массы в перивителлиновое пространство, его свертыванию в белую массу и гибели зародыша» (Махотин 1982). Этап бластулы протекал за 3 суток при температуре воды порядка 1°C.

Так как генетическая программа, обеспечиваемая материнским геномом, заключенная в цитоплазматических компонентах яйца, выполнила свои функции регулирования процесса развития, то дальнейший морфогенетический процесс, называемый «гастрюляцией» совершается уже под началом ядерного аппарата зиготы — собственных генов зародыша (Нейфах, 1961; Нейфах, Тимофеева, 1977; 1978). (По этой причине, вероятно, было бы удобно отказаться от обозначения этапа «гастрюляция», так как функции, свойственные этапу гастрюляции — процессы координированного перемещения клеточного материала, приводящего к образованию двухслойного или трехслойного зародыша, уже осуществлены на этапе бластулы (Ballard, 1973). Тем не менее, многие эмбриологи рыб, для удобства обозначения этапов развития, продолжают обозначать этот отрезок эмбри-

огенеза традиционно «гастрულიей». «Разделение клеточного материала зародышевого диска на эпибласт и гипобласт и перераспределение зародышевого материала в результате направленных индивидуальных миграций глубоких клеток в строго определенном порядке в зародышевом кольце соответствует процессу, укладываемому в понятие «гастрულიция» (Ballard, 1973, 1981; Махотин, 1982)».

Трехмерная карта презумптивных зачатков, составленная В.В. Баллардом (1973) для эмбриона лосося, расшифровывает распределение зародышевых компонентов экто,



**Рис. 23.** Образование зародыша-бластулы и начало обрастания желточного мешка: *a* — бластула (8 сут); *б* -увеличение полости бластоцеля и начало эпиболии (9 сут); *в*-образование краевого узелка (11 сут); *г* — 1/3 бластодермы покрывает желток (12 сут); *д* — образование краевого язычка (13 сут); *е* — половина желтка покрыта бластодермой зародыша (14 сут)

мезо- и энтодермы в гипобласте и эпибласте. Эта карта подтверждает мнение о том, что формирование зародышевого кольца можно воспринимать как процесс гастрюляции у костистых рыб. Таким образом, вслед за этапом бластулы следующий за ней процесс эпиболии (обрастания желтка клеточным материалом бластодермы зародыша) приводит непосредственно к этапу органогенеза.

Возраст 11 сут — начало эпиболии (рис. 23, б). Бластодерма начинает перемещаться по поверхности желточного мешка в сторону вегетативного полюса. Диаметр бластодиска увеличивается с 1,5 (на этапе бластулы) до 1,7 мм. Бластодерма неоднородна. В наиболее утолщенной краевой части бластодиска образуется краевой узелок (рис. 23, в). В этой области происходит активное деление клеток. Краевой узелок увеличивается в длину, расслаивается на экто-, энто- и мезодерму и принимает вид краевого язычка (рис. 23, д). Бластоцель заметно увеличивается, верхняя стенка его утончается и выпячивается. Такая модификация бластоцели называется перибластическим синусом (рис. 23, е). Это образование ниже рассмотрено более подробно.

**V этап** — органогенез: образование нервной «трубки», хорды, мускулатуры и т. д.

Нарастающая краевая часть бластодиска окружена пояском краевой мезодермы, которая темноватой полоской охватывает прозрачную сферу желточного мешка.

Клетки гипобласта последовательно мигрируют из зародышевого кольца, достраивая каудальный конец зародыша, в результате чего тело удлиняется, превращаясь в зародышевую полосу (рис. 23, е).

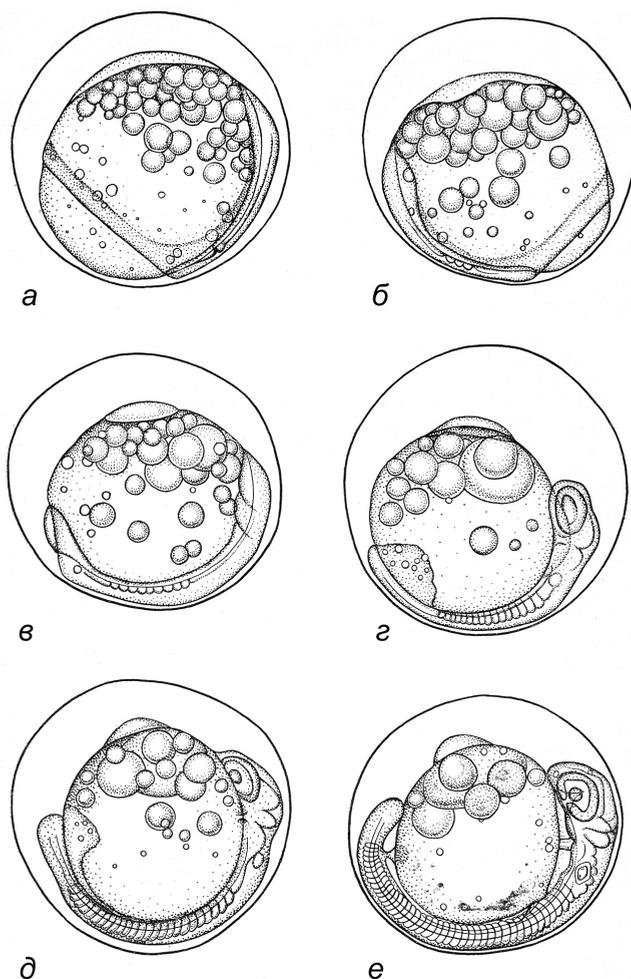
Возраст 15 сут — начало сегментации мезодермы (рис. 24, а). Длина зародыша 2 мм, три четверти желточного мешка покрыты бластодермой. Головной отдел эмбриона расширен, видна нервная бороздка. Ближе к заднему концу тела зародыша образовался первый мезодермальный сегмент. Дальнейший рост эмбриона и появление новых сегментов сопровождаются обрастанием желточного мешка (рис. 24, б).

Сегментации, то есть расчленению на отдельные блоки — сомиты, подвергается лишь утолщенная дорсальная часть мезодермы. При этом происходит объединение мезодермальных клеток в группы, разделенные узкими промежутками. Число сомитов (сегментов) постепенно возрастает благодаря их обособлению в задней несегментированной части зародыша.

На протяжении этапа происходит дифференциация сомитов. Сначала от него отделяется спланхнотом, и в области отделения от «ножек» сомита обособляется промежуточная мезодерма. Часть ее преобразуется в выделительную систему зародыша, называемую нефротомом. Самый передний отдел тяжа формирует предпочку — пронефрос, а остальной длинный отрезок до зачатка мочевого пузыря — предпочечный (пронефрический) выводной канал (Макеева, 1992).

Другая часть промежуточной мезодермы в виде мезенхимных клеток мигрирует под хорду и сливается в продольный тяж клеток, образующий позднее магистральные кровеносные сосуды: спинную аорту и задние кардинальные вены. Третья часть мезенхимных клеток представляет собой склеротомную мезенхиму. Ее клетки мигрируют к хорде и окрышевают впоследствии на ее оболочке в четырех местах — в месте каждого будущего позвонка, формируя двумя верхними отростками невральную дугу. После отделения от сомитов нефро-, склеро-, дерматома, а также мезенхимы кровеносных сосудов остается их основная часть — миотомы, которые и образуют туловищную мускулатуру (Иванов, 1945).

Возраст 25–27 сут — желточная пробка (температура воды 0,5°С). Нарастающая бластодерма постепенно покрывает все уменьшающуюся свободную часть желточного



**Рис. 24.** Органогенез, сопровождающийся обрастанием желточного мешка бластодермой и замыканием желточной пробки: *a* — начало сегментации мезодермы (появление первого сегмента, 15 сут); *б* — образование трех мезодермальных сегментов (20 сут); *в* — девять сегментов (замыкание желточной пробки, 25–27 сут); *г* — образование глазных пузырей (35 сут); *д* — образование хрусталика (40 сут); *е* — образование сердечной трубки (45 сут)

мешка, называемую желточной пробкой. Длина эмбриона 3,2 мм. Утолщенный головной отдел дифференцируется на передний и задний. «Ореол из клеток латеральной мезодермы, окружающий тело зародыша, становится узким. В плотном зачатке переднего мозга формируется полость, и он становится выше остальных отделов. В зачатках глаз появляются полости, преобразующиеся в дальнейшем в глазные пузыри. На уровне первичного заднего мозга с вентральной стороны эмбриона в слое кишечной энтодермы формируются жаберные карманы» (Махотин, 1982).

По наблюдениям В.В. Махотина за развитием трески, на описываемом этапе в процесс осевой конвергенции включаются клетки из эпибласта, которые до этого момента не входили в ореол, из тканей, окружающих формирующийся эмбрион. По отдельности

или небольшими группами они по внутренней поверхности перидермы и эпибласта слева и справа от тела эмбриона продвигаются к головному отделу. В хвостовой части эмбриона появляется купферов пузырек. Эмбриональная моторика вследствие сокращения плазменного слоя желточного мешка прекратилась — эмбрион лежит неподвижно перибластическим синусом вверх внутри оболочки.

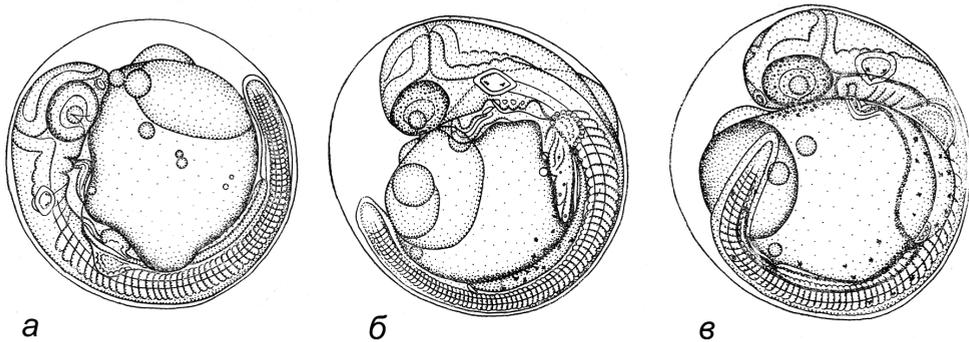
Возраст 35 сут — образование глазных пузырей (рис. 24, з). Желточная пробка полностью замыкается. В теле эмбриона 16 миотомов: под передним отделом головы, в котором сформированы энцефаломеры, закладывается сердечная трубка. По бокам головы образовались глазные пузыри, позади них на некотором удалении заложилась слуховые плакоды — зачатки органов слуха и равновесия. Жировые капли сконцентрировались под перибластическим синусом. На месте замыкания желточной пробки сохраняется затемненная зона с вкрапленными в нее мелкими жировыми каплями.

Часто конец обрастания желтка бластодермой зародыша принимают за окончание этапа гастрюляции, неправильно называя эту стадию развития замыканием бластопора — по аналогии со стадией развития осетровых рыб, несмотря на то, что желточная пробка у костистых рыб не гомологична желточной пробке и бластопору осетровых. У осетровых рыб, икра которых имеет голобластический тип дробления, и яйцо делится полностью бороздами дробления, при гастрюляции происходит вворачивание (инвагинация) клеточного материала внутрь яйца и образование полости гастрощеля, а отверстие на поверхности яйца первичной кишки в момент ее образования называется бластопором. У икры костистых рыб с меробластическим (дискоидальным) типом дробления наблюдается только эпиболия (обрастание) клеточного материала вокруг желтка. Именно это свойство икры костистых рыб позволяет зародышевому диску дробиться самостоятельно, независимо от размеров желтка, а костистые рыбы могут иметь очень крупные яйца, за счет неограниченных возможностей накапливать отдельно от бластодиска огромные запасы желтка и жира. Так, у некоторых видов лососевых рыб диаметр икры достигает 9 мм, а диаметр яиц у некоторых сомов 20 мм (Суворов, 1948).

**VI этап** — обособление хвостового отдела от желточного мешка. Возраст 40 сут — образование хрусталика в глазах эмбриона (рис. 24, д). Температура воды к этому моменту (первые числа декабря) снижается до 0,2°С. Начинает интенсивно расти хвостовая почка эмбриона, а в его туловище насчитывается 30 миотомов, длина эмбриона 4 мм. В головном отделе обособились передний, средний и продолговатый отделы мозга. В глазах появился хрусталик. В переднем отделе головы, перед глазами, заложены обонятельные плакоды. Задняя часть хвоста начинает обособляться от желточного мешка.

**VII этап** — появление системы кровообращения.

Возраст 45 сут — начало пульсации сердечной трубки (рис. 24, е). Заметно слабое сокращение еще прямой сердечной трубки. Хвост значительно обособился от желточного мешка и слабо изгибается то вправо, то влево. В результате небольших изгибов тела и хвоста центр тяжести зародыша смещается, что заставляет эмбрион медленно переваливаться с боку на бок внутри оболочки. Такие периодические перемещения зародыша внутри оболочки способствуют перемешиванию перивителлиновой жидкости и дыханию. В туловище эмбриона 40 миотомов. Под хордой закладывается кишечная трубка в виде продольного тяжа. Слуховая плакода, в которой появилась полость, превращается в слуховую капсулу. В ней находятся две группы небольших отолитов. В передней части головного мозга появился эпифиз, в задней сформировался мозжечок. В области 7–8 миотомов по обеим сторонам тела образовались зачатки грудных плавников.



**Рис. 25.** Образование системы кровообращения (начало пигментации глаз):  
 а — начало пигментации глаз (55 сут); б — появление форменных элементов крови (65–70 сут);  
 в — появление системы кровообращения (75 сут)

Возраст 55 сут — начало пигментации глаз (рис. 25, а). Длина зародыша 5 мм. В глазах появился черный пигмент — меланин. В теле эмбриона 60 сегментов. Пульсирующая сердечная трубка изогнута под прямым углом, передняя часть ее представляет собой зачаток желудочка, задняя — предсердия. Под кишечником в области грудных плавников начинает обособляться печень. В задней части кишечника образуется анальное отверстие. Зачатки грудных плавников покрыты крупными одноклеточными железами (на микросрезках эти клетки окрашиваются эозином в розовый цвет). Происхождение этих клеток эпителиальное, но роль их пока неизвестна. Тело и хвостовая часть эмбриона слабо изгибаются. Благодаря движению эмбриона жировые капли сливаются в одну крупную каплю, расположенную под перибластическим синусом.

Возраст 65–70 сут — начало образования форменных элементов крови (рис. 25, б). В декабре-январе температура воды в реке снижается до  $0,1^{\circ}\text{C}$ . Поверхность реки в это время покрыта льдом, расход воды уменьшается, и в реку поступают бедные кислородом подрусловые воды, что ухудшает условия дыхания. К этому времени у зародыша омуля приурочено развитие кровообращения, особенно дыхательной сосудистой системы на желточном мешке. На этом этапе развития сердце пульсирует еще медленно (реже одного сокращения в секунду). С правой стороны сердечной трубки на желточном мешке расположен кроветворный мешочек, наполненный эритроблантами. Развитие этого кроветворного органа подробнее будет рассмотрено ниже. Глаза эмбрионов на этой стадии сильно пигментированы. Образовались жаберные щели. На желточном мешке вдоль тела зародыша появились первые мелкие меланофоры. Слуховая капсула заметно увеличилась. Тело эмбриона обрамлено плавниковой складкой. Движения его стали более энергичными: частыми и сильными взмахами хвоста эмбрион создает ток перивителлиновой жидкости, обеспечивая себе лучшие условия газообмена.

Возраст 75 сут — начало кровообращения (рис. 25, в). Температура воды  $0,1^{\circ}\text{C}$ . Пигментированные меланином глаза хорошо просматриваются через оболочку икринки. Сердце активно пульсирует по замкнутой сосудистой системе. Из сердечной трубки кровь по парным висцеральным мандибулярным дугам (*Arcus mandibularis aortae*) поступает в спинную аорту (*Aorta dorsalis*), а по сонным артериям (*Arteria carotis*) — в голову. Достигнув хвостового отдела, кровь из спинной артерии поступает в короткую хвостовую артерию (*A. caudalis*), течет почти до конца сегментированной части заднего отдела тела

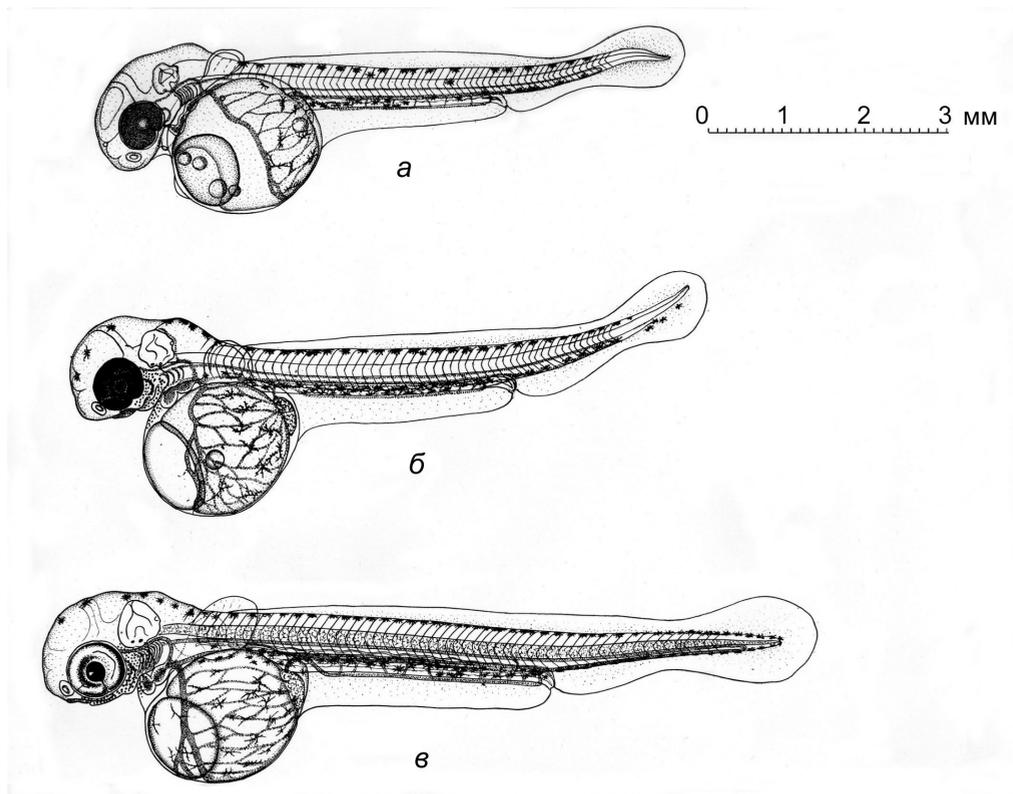
и переходит в хвостовую вену (*V. caudalis*). Последняя в области анального отверстия, опускаясь под кишку, продолжается в подкишечную вену (*V. subintestinalis*). По подкишечной вене кровь, соединяясь с небольшим количеством крови передней брыжеечной артерии (*A. mesenterica anterior*), выходит на поверхность желточного мешка. Здесь она течет по подкишечно-желточной вене (*V. subintestinalis vittelina*) и впадает через левый кювьеров проток (*Ductus Cuvieri*) в венозный синус (*Sinus venosus*) сердца. Основным источником форменных элементов крови является кроветворный мешочек, расположенный у правого кювьерова протока. Гистологический анализ показал, что кровяные тельца в этот период размножаются как внутри мешочка, так и в сосудах (См. главу Дыхание).

Меланофоры начинают образовываться на туловищном и хвостовом отделах эмбриона. Печень полностью обособилась от кишечной трубки и расположена на желточном мешке левее места отделения туловища. На переднем конце головного отдела образовались обонятельные ямки. Появились зачатки жаберных крышек. Грудные плавники увеличились, длина их основания достигла 0,5 мм. Железистые клетки грудных плавников сохранились только по краям их лопастей. Эмбрион активно переворачивается внутри оболочки. Диаметр перибластического синуса заметно сократился. В связи с энергичными вращениями зародыша внутри оболочки значение гидростатической функции этого синуса утрачивается, поэтому он постепенно редуцируется. Механическая прочность яйцевой оболочки еще высокая.

Возраст 80–85 сут — образование разветвленной подкишечно-желточной системы кровообращения. Длина эмбриона 7 мм (рис. 26, а). (Данная и последующие стадии развития зарисованы с искусственно вылупленных из оболочек эмбрионов с применением наркоза — уретана).

На дне ротовой воронки сформировался зачаток нижней челюсти. Гистологический анализ показал, что у эмбрионов образовались вольфовы протоки. В кровеносной системе произошли существенные изменения: большая часть крови из сердца поступает в спинную аорту по мандибулярным дугам аорты и трем передним жаберным сосудам (*Arcus branchialis*). Четвертый жаберный сосуд пока отсутствует. Хвостовая вена утратила связь с подкишечной веной и непосредственно продолжается в появившуюся непарную заднюю кардинальную вену. Последняя, достигнув грудной области, раздваивается. Левая ее часть впадает в левый кювьеров проток, правая — в правый проток у кроветворного мешочка.

Кровоснабжение подкишечной вены осуществляется теперь из задней брыжеечной артерии (*Arteria mesenterica posterior*), отходящей от спинной аорты в области анального отдела на уровне 37-го туловищного сегмента. От передней части спинной аорты на уровне 6–7-го мускульного сегмента отходит передняя брыжеечная артерия. Она образует две ветви: одна впадает в печень и называется печеночной артерией (*Arteria hepatica*), а другая, несколько простираясь над кишкой, называется кишечной (чревной) артерией (*Arteria coeliaca*). Последняя впадает в подкишечную вену, которая также заходит в печень. Из печени кровь по печеночной вене выходит на поверхность желточного мешка. Эта вена называется печеночно-желточной (*Vena hepatica vitellina*), образует густую разветвленную сеть кровеносных сосудов, которые омывают только левую часть желточного мешка. Эти разветвленные капиллярные сосуды, сливаясь вместе в один крупный сосуд, впадают в венозный синус сердца (*Sinus venosus*). Сосудистая сеть, покрывающая заднюю половину левой части желточного мешка, выполняет функцию эмбрионального органа дыхания зародыша.



**Рис. 26.** Образование разветвленной подкишечно-желточной системы кровообращения:  
*a* — четверть поверхности желточного мешка покрыта сосудистой системой желточной вены (80–85 сут);  
*б* — третья часть желточного мешка покрыта сосудами желточной вены (90 сут);  
*в* — появление гиоидных дуг аорты (110 сут)

Из головного отдела кровь течет по парным передним кардинальным венам (*Vena cardinalis anterior*), которые, соединяясь с разветвленными участками задней кардинальной вены в грудной области, образуют короткие кювьеровы протоки (*Ductus cuvieri*), впадающие в венозный синус сердца. Перибластический синус сократился до минимума. В слуховой капсуле образовались полукружные каналы. Меланофоры расположены вдоль спинной части туловища, кишечной трубки и задней половины желточного мешка, омываемой кровью. На нижней стороне головы появилось немного едва заметных желез выщипления.

Возраст 90 сут. — исчезновение перибластического синуса и кроветворного мешочка (рис. 26, б). Длина эмбриона 7,5 мм. В головном отделе появились меланофоры. Голова отделилась от желточного мешка. Кровь из сердца поступает в спинную аорту по всем четырем жаберным сосудам. Кроветворный мешочек и перибластический синус редуцированы полностью. Печеночно-желточная вена омывает больше половины левой части желточного мешка. Позади кишечной трубки, в области анального отверстия, образовался зачаток мочевого пузыря. Крупная жировая капля расположена в передней части желточного мешка. Зародыш активно поворачивается внутри оболочки. Железы выщипле-

ния большими скоплениями расположены на перикардии, верхней и нижней челюстях, зачатке жаберной крышки, а также между глазами и слуховыми капсулами.

Исследователями Г.А. Бузниковым (1957, 1961), А.И. Зотиним и А.В. Поповым (1961, 1974), Г.М. Игнатъевой (1979) установлено, что одноклеточные железы вылупления, которые появляются в области висцерального аппарата, почти сразу после образования содержат активный фермент вылупления — гиалуронидазу. На данной стадии развития, в момент интенсивного формирования сети кровеносных сосудов на желточном мешке, содержимое желез вылупления в ограниченном количестве выделяется в перивителлиновую жидкость. После выделения фермента вылупления происходит увеличение проницаемости оболочки икры для обеспечения возросшего газо- и водообмена эмбриона с окружающей средой. Однако прочность оболочки на раздавливание не снижается.

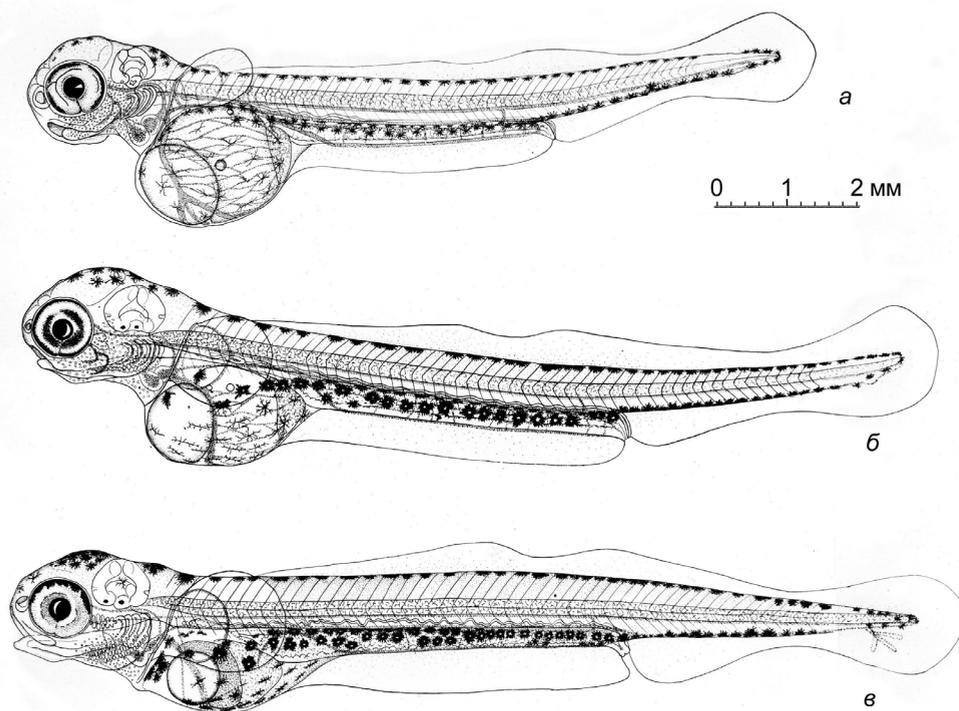
Возраст 110 сут — появление гиоидных дуг аорты (рис. 26, в). Длина зародыша — 9 мм (температура воды  $(0,1^{\circ}\text{C})$ ). Жаберная крышка покрывает первые две жаберные дуги. Глаза покрыты серебристым пигментом — гуанином. Слуховая капсула увеличилась. В кровеносной системе произошли следующие изменения: образовались гиоидные дуги аорты (*Arcus hyoideum aortae*), которые впадают в мандибулярные дуги (*Arcus mandibularis*). Образовались подключичные артерии (*Arteria subclavia*), омывающие грудные плавники. Печеночно-желточная вена омывает как левую, так и правую стороны желточного мешка. Все кровеносные сосуды на желточном мешке собираются в один крупный сосуд, впадающий в венозный синус с левой стороны зародыша. Меланофоры расположены по всей поверхности желточного мешка. Печень заметно увеличилась (до 0,4 мм). В области 6-го миотома появился гломус (*Glomus*) — предпочка.

**VIII этап** — подвижное состояние челюстей.

Возраст 130 сут — начало движения нижней челюсти. Длина эмбриона 10 мм (рис. 27, а) (температура воды  $(0,5^{\circ}\text{C})$ ). Длина грудных плавников 1 мм. В их основании образовался зачаток плечевого пояса — клейтрум. Эмбрион активно шевелит грудными плавниками, создавая сильный ток перивителлиновой жидкости под оболочкой. В спинной плавниковой складке появилась выемка, делящая ее на передний и задний отделы, которые представляют собой зачатки спинного и жирового плавников. Нижняя челюсть подвижна и густо покрыта железами вылупления. Диаметр печени увеличился до 0,6 мм. В просвете кишечной трубки появилась складчатость. Эмбрионы, искусственно вылупленные из оболочки, активно плавают у поверхности аквариума.

Возраст 180 сут — появление жаберных лепестков и образование псевдобранхий (рис. 27, б). Длина эмбриона 12 мм. Температура воды в реке  $0,5\text{--}1,0^{\circ}\text{C}$ . У заднего края глаз сформировался двухлопастный зачаток псевдобранхий. На жаберных дужках появились зачатки жаберных лепестков. Длина грудных плавников 1,2 мм. Кишечная трубка покрыта крупными звездчатыми меланофорами, образующими полосу, которая выходит на желточный мешок. Диаметр желточного мешка уменьшился до 1 мм. В то же время размер жировой капли почти не изменился. Сеть кровеносных сосудов на желточном мешке вследствие его резорбции сократилась. Намечается выход хвостовой вены в нижнюю лопасть хвостовой плавниковой складки.

В природных условиях на этом этапе развития (в середине апреля) начинается вылупление и скат свободных эмбрионов с нерестилищ. На рыбноводном заводе в это время вылуплялись только ненормально развитые зародыши. У большинства из них были аномалии в кровообращении, которые заключались в скоплении форменных элементов крови в виде кровоподтеков в головном отделе и на желточном мешке. Большая часть



**Рис. 27.** Этапы подготовки эмбрионов к вылуплению:

- a* — начало подвижного состояния жаберно-челюстного аппарата (130 сут.); *б* — появление и образование жаберных лепестков и псевдобранхий (вылупление в природных условиях, 180 сут.); *в* — свободный эмбрион (вылупление в заводских условиях, 220 сут.)

таких эмбрионов, вылупившихся в искусственных условиях, погибает. В основном преждевременно вылупляются слабые, нежизнеспособные эмбрионы, которые малоподвижны внутри оболочки. Из-за слабой подвижности эмбрионов фермент, выделяемый железами вылупления, растворяет оболочку в области головы, и эмбрион вылупляется головой вперед. Таким образом, головной отдел зародыша защемляется оболочкой икры в области сердца и погибает. Следовательно, вылупление эмбрионов из оболочки головой вперед является признаком аномального развития, при котором происходит элиминация уродливых эмбрионов.

Нормально развитые эмбрионы вылупляются вперед хвостом, резким движением которого они прорывают размягченную оболочку и сбрасывают ее с себя через голову. Оболочка к концу этого этапа под действием фермента вылупления становится менее прочной. Такие икринки имеют уже не круглую, а эллиптическую форму. Кроме того, у конца загнутой кверху хорды, в нижней части хвостовой лопасти сформированы жесткие хрящевые пластины — зачатки опорных элементов костных лучей, способствующие быстрому освобождению эмбриона от оболочки.

**IX этап** — вылупление зародыша из оболочки.

Возраст 220 сут — свободный эмбрион (предличинка). Длина 12,5 мм (рис. 27, *в*), температура воды около 5°С. Запасы желтка сильно сократились, поэтому размер жел-

точного мешка значительно уменьшился. В нем находится довольно крупная жировая капля, диаметром 0,6 мм. Печень оказывается позади желточного мешка. В кишечной трубке заметны перистальтические движения. Гломус имеет железистое строение. Грудные плавники сильно увеличились и достигают в длину 1,5 мм. Псевдобранхия хорошо сформирована и омывается кровью, поступающей по гиоидной и мандибулярной дугам аорты для дополнительного обогащения кислородом поступающей в глаза крови. После вылупления зрительный анализатор начинает играть первостепенную роль при переходе личинки на внешнее питание. Зачатки жаберных лепестков еще не обеспечиваются кровью, и жаберное дыхание еще отсутствует. Дыхательная сеть кровеносных сосудов на желточном мешке почти полностью редуцирована. Хвостовая вена образует разветвления в нижней лопасти хвостовой плавниковой складки. Эта капиллярная сеть сосудов выполняет дыхательную функцию, компенсируя утрату этой роли желточным кровообращением. Жаберный аппарат, развиваясь все более, постепенно начинает выполнять функцию дыхания.

Вылупившиеся эмбрионы всплывают к поверхности воды. Они обладают положительным фототаксисом и стремятся плыть против течения. Попав из аппаратов Вейса в сбросной канал рыбозводного завода, свободные эмбрионы держатся большими скоплениями в затишных участках. Окраска их светлеет, и они становятся трудно заметными в воде. Свободные эмбрионы на описываемой стадии почти тотчас после вылупления избегают орудий лова (сачки, пипетки). Они способны переносить довольно высокие температуры (20°С).

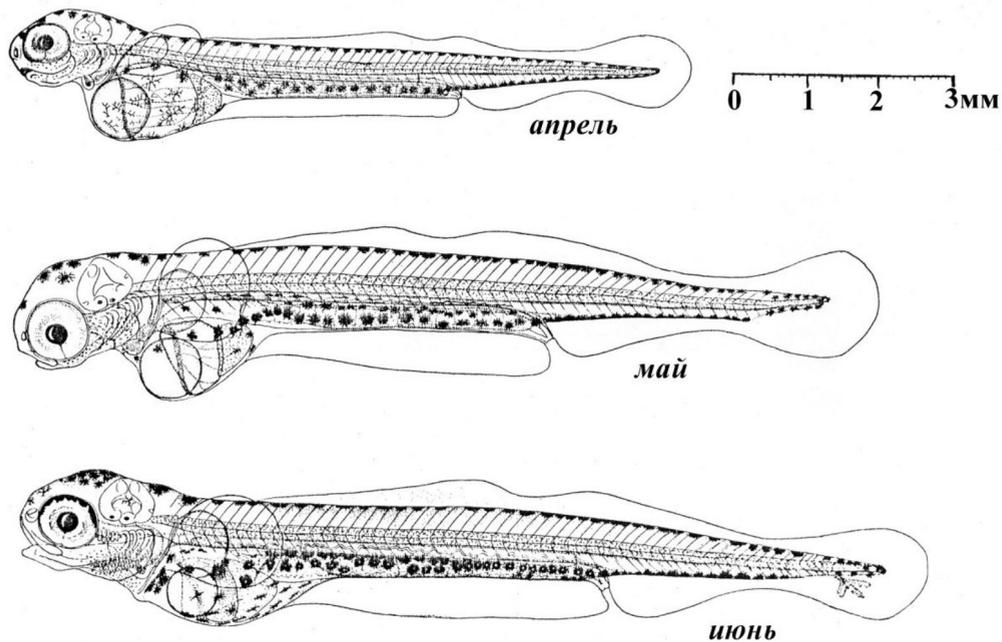


Рис.28. Три личинки омуля разных сроков вылупления

### 3.7. Личиночный период развития

Личиночный период развития начинается с момента перехода развивающегося организма на внешнее (экзогенное) питание. Такой организм в течение всего периода обладает временными личиночными органами, не свойственными взрослому организму (непарная плавниковая складка, временные органы дыхания и пр.), и поэтому он называется личинкой. В начале данного периода развития у личинки имеются остатки желтка и жировая капля, и она некоторое время питается и этими запасами, и живым кормом. Потом личинка полностью переходит на внешнее питание. Во время личиночного периода развития ведущими отношениями с внешней средой являются гидрологические и пищевые. Момент перехода на активное питание личинок и обеспеченность их пищей отражают соответствие развивающейся икры условиям внешней среды, воздействовавшим в течение двух предыдущих периодов.

**X этап** — смешанное питание.

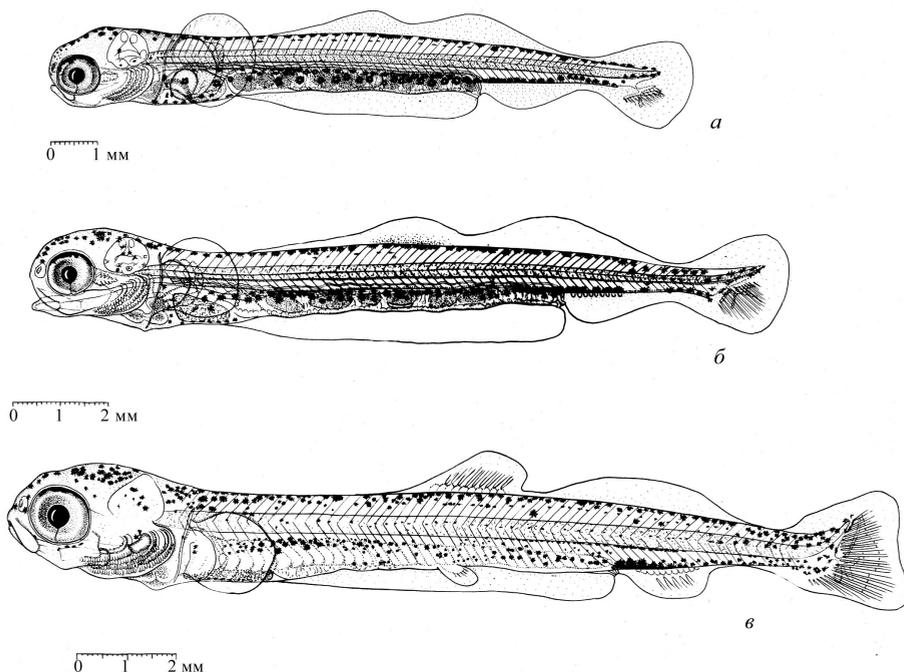
Возраст 3 ч после вылупления — начало активного (смешанного) питания. Свободные эмбрионы омуля искусственного разведения спустя несколько часов после вылупления еще при наличии небольшого количества питательных веществ переходят на активное питание (коловоротками и науплиальными стадиями *Copepoda*), то есть зародыши вылупляются на личиночной стадии развития. Наблюдения показали, что как только личинки омуля начинают питаться, капилляры, омывающие кишечную трубку, энергично наполняются кровью, вследствие чего вдоль кишечной трубки образуется красноватая полоска.

Недавними исследованиями выявлена одна из возможных причин деформации ното хорда (искривлений хорды и осевого скелета) культивируемой молоди трески (*Gadus morhua* L.). Такой причиной может быть кормление личинок при переходе на смешанное и полное экзогенное питание живым раковым зоопланктоном (разноразмерной смесью 5 видов рода *Calanus* и *Artemia*). Переедание приводит к механическому воздействию переполненного плавательного пузыря и желудка не только непосредственно на осевые органы, но и на формирование *ductus pneumaticus*, соединяющего передний отдел желудка с плавательным пузырем (Ларина, 2011). Морфологически схожие мальформации под воздействием различных температурных режимов наблюдали: Ж. А. Черняев (1968) у личинок байкальского омуля, С. П. Мунтян (1975) у личинок судака, Д. А. Павлов (2007) у лосося и зубатки (*Anarhichas lupus*).

В природных условиях промежутки времени между этапом вылупления и смешанного питания более продолжительны.

**XI этап** — полное экзогенное питание.

Возраст 8 сут после вылупления — начало экзогенного питания (рис. 29, а), Длина личинки 13 мм. Температура воды 10°С. Запасы желтка резорбируются полностью. Жировая капля по мере развития личинок уменьшается, но сохраняется. Она выполняет гидростатическую функцию, уменьшая их удельный вес, заменяя отсутствующий плавательный пузырь. Желточно-печеночная вена превращается в собственно печеночную (*Vena hepatica*). В жаберных лепестках появляется капиллярное кровообращение. Хвостовая вена в хвостовой плавниковой складке омывает формирующиеся плавниковые лучи. В лопасти грудных плавников образуются разветвления подключичной артерии, где кровь, очевидно, дополнительно окисляется. По устному сообщению С. М. Поповой (1963), степень развития дыхательной сосудистой системы в грудных плавниках личинок омуля зависит от содержания кислорода в воде. В условиях эксперимента установлено, что при малой концентрации кислорода в воде сеть кровеносных сосудов становится бо-



**Рис. 29.** Этапы личиночного развития омуля:  
*a* — переход на активное питание (8 сут после вылупления);  
*б* — резорбция жировой капли (10–12 сут);  
*в* — появление костных лучей в спинном и анальном плавниках (20 сут)

лее развитой, чем в условиях его повышенного содержания. Эти данные подтверждаются и нашими наблюдениями.

На этой стадии развития личинки активно питаются, их кишечник заполнен молодью дафний и мелкими циклопами. В основании преанальной плавниковой складки, на уровне кишечной трубки, закладываются брюшные плавники. В просвете кишечной трубки личинки можно видеть заглоченные пузырьки воздуха, что, вероятно, способствует обеспечению ее плавучести и предшествует наполнению плавательного пузыря воздухом.

На спинной стороне тела, вдоль нервной трубки появились мелкие меланофоры. Вдоль кишечной трубки формируются иридоциты, содержащие серебристое вещество гуанин. Личинки перемещаются в воде змеевидными движениями всего тела, как и после вылупления.

Возраст 10–12 сут после вылупления — резорбция жировой капли (рис. 29, *б*). Длина личинки 15 мм. Жировая капля полностью резорбирована. В основании спинного и анального плавников появляются скопления мезенхимы, обозначая места формирования костных лучей. Хорда в хвостовом отделе загнута кверху. Образовались зачатки лучей в нижней лопасти хвостового плавника. В области 25–35-х миотомов появились зачатки брюшных плавников.

**III этап** — дифференциация непарных плавников.

Возраст 20 сут (рис. 29, *в*) — появление лучей в спинном и анальном плавниках. Длина личинки 18 мм. С этого этапа развития тело личинки начинает покрываться ири-

доцитами, содержащими гуанин. Серебристая окраска гуанина заметна вдоль кишечного тракта и на жаберной крышке. Пигментных клеток меланофоров в эпителии личинки становится все больше. Прозрачность тканей резко уменьшается, внутренние органы почти не просвечивают. В спинном плавнике, почти обособившемся от жирового, образовались костные лучи. В хвостовом плавнике костные лучи хорошо развиты и пронизывают всю его лопасть, в которой продолжает ветвиться хвостовая вена. В анальном плавнике продолжается формирование костных лучей. Брюшные плавники имеют в длину 0,5 мм и в них также закладываются костные лучи. Подключичная артерия продолжает омывать грудные плавники, в которых также происходит образование лучей. Начинают образовываться косые брюшные мышцы, благодаря чему движения личинки усложняются и совершенствуются.

**XIII этап** — наполнение плавательного пузыря воздухом.

Возраст 30 сут (рис. 30, *а*) — у вскрытой личинки обнаруживается наполненный воздухом плавательный пузырь. Длина личинки 23 мм. Температура воды 7–10°С. На первой жаберной дужке 12 жаберных тычинок. Жаберные лепестки отчетливо сформированы. В спинном плавнике 12 лучей, столько же в анальном. Длина грудных плавников 2 мм, в их основании продолжает ветвиться подключичная артерия. Клетки, содержащие гуанин, покрывают почти всю жаберную крышку и миотомы брюшной косо́й мускулатуры. На челюстях появились зубы. Преанальная плавниковая складка еще существует. На этом этапе личиночный период развития омуля заканчивается.

### 3.8. Мальковый период развития

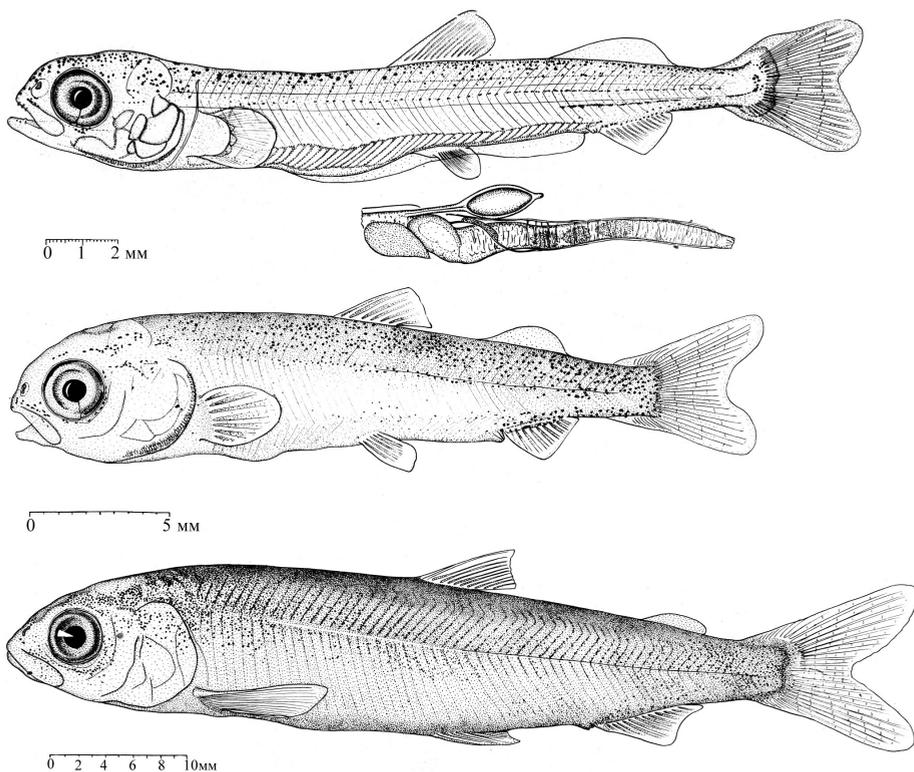
Мальковый период наступает после резорбции личиночных органов и приобретения главных черт взрослого организма (брюшных плавников со скелетом, внутренних жабр). Однако некоторые органы могут еще отсутствовать (чешуя, каналы боковой линии, окраска). В этот период развивающийся организм называют мальком. Он продолжается до ювенильного состояния, когда рыба приобретает все черты строения взрослой особи, но остается неполовозрелой. Мальков часто называют сеголетками.

**XIV этап** — собственно мальковый.

Возраст 45 сут (рис. 30, *б*) — длина малька 26 мм, костные лучи в плавниках полностью сформированы. Вся преанальная плавниковая складка редуцировалась. В спинном отделе образовалось много меланофоров. Малек принимает пелагическую окраску: темная спина и серебристые боковые стороны тела. Изменилось отношение высоты тела к длине: на предыдущем этапе оно составляло 0,12 теперь 0,2. Наблюдениями в аквариумах установлено, что для молоди омуля на этом этапе развития необходима большая акватория. Это вызвано тем, что диффузионный газообмен, осуществляющийся через покровы тела и дополняющий жаберное дыхание, в связи с увеличением размеров малька становится недостаточным.

Путем собственной моторики жаберный аппарат в этот период не может полностью справиться с усилившимся газообменом, и мальку необходимо довольно быстрое поступательное движение, при котором газообмен улучшается как через покровы, так и благодаря принудительному поступлению воды через ротовое отверстие в жаберную полость. В небольших аквариумах с ограниченным пространством для плавания молодь омуля на данном этапе развития быстро погибает. Только при пересадке ее в крупные аквариумы (от 50 л и более) она остается жизнеспособной.

**XV этап** — сеголетковый.



**Рис. 30** Этапы личиночного и малькового периода развития:  
*а* — наполнение плавательного пузыря воздухом (30 сут);  
*б* — полное покрытие тела малька омуля гуанином и образование костных лучей в парных плавниках (45 сут);  
*в* — окончательное формирование молоди омуля (60 сут)

Возраст 60 сут (рис. 30, *в*) — длина 62,5 мм. Отношение высоты тела к длине несколько уменьшилось (0,18). Все тело покрыто чешуей. По внешним морфологическим признакам сеголеток схож со взрослой особью, активно питается и быстро растет.

### 3.9. Этапы и стадии эмбрионального и личиночного развития рыб

В онтогенезе омуля и других сиговых рыб выделяют следующие основные периоды: эмбриональный, личиночный, мальковый, ювенильный и половозрелый. Периоды развития разделяются на этапы, а этапы на стадии. Теория этапности развития рыб, разработанная отечественными учеными С.Г. Крыжановским, Н.О. Ланге, Е.Ф. Еремеевой, Н.Н. Дислером, Н.В. Европейцевой под руководством создателя этого направления в ихтиологии В.В. Васнецова (1953), является теоретическим фундаментом исследований эмбрионального развития рыб и разработки биотехники практического рыбоводства.

В соответствии с теорией В. В. Васнецова (1953) о периодизации развития рыб, путем экспериментальных наблюдений были ограничены характерные этапы эмбрионального и последующих периодов развития рыб, в течение которых, с одной стороны, осуществляется количественный рост, но, с другой стороны, не встречаются качественные изменения. Это позволяет дифференцированно взглянуть на то, как воздействуют биотические и абиотические факторы на разных этапах развития. Существуют некоторые различия в подходе разных авторов к вопросу деления периодов эмбрионального и личиночного развития рыб на этапы и стадии. В сжатом виде детально описанное выше деление выглядит следующим образом.

Весь цикл развития омуля с момента оплодотворения до сеголетка при температуре от 0,1 до 5,0°С продолжается девять месяцев. Сроки завершения отдельных периодов развития омуля при указанной температуре следующие:

эмбриональный период продолжается 190–230 сут, в том числе:

развитие в оболочке до вылупления — 180–220 сут,

развитие в состоянии свободного эмбриона — от нескольких часов до 7–10 сут после вылупления;

**Таблица 5.**

Этапы развития сигов в естественных условиях, при осеннем нересте (по Ж. Черняеву, 1982)

Этап	Характеристика	Возраст
I	оводнение икринки и образование перивителлиновой полости между яйцевой оболочкой и яйцеклеткой, образование бластодиска	5 мин – 4 час
II	дробление бластодиска от двух бластомеров до бластулы	8 час – 5,5 сут
III	бластула. Вслед за этапом бластулы процесс эпиболии — обрастание желтка клеточным материалом бластодермы зародыша	8 сут
IV	органогенез — образование нервной трубки, хорды, мускулатуры и т.д.	15–35 сут
V	обособление хвостового отдела от желточного мешка	40 сут
VI	появление системы кровообращения	45 сут
VII	подвижное состояние челюстей	130 сут
VIII	вылупление зародыша из оболочки, свободный эмбрион — предличинка	220 сут
IX	смешанное питание личинки	3 ч после вылупления
X	полное экзогенное питание	8 сутп.в.
XI	дифференциация непарных плавников	20 сут
XII	наполнение плавательного пузыря воздухом	30 сут
XIII	собственно мальковый	45 сут
XIV	сеголетковый	60 сут

личиночный период — длится 45–55 сут после вылупления из оболочки;  
мальковое состояние — наступает через 55–60 сут после вылупления;  
состояние сеголетка — до 1 года после вылупления (т. е. до весны будущего года).

Ниже приведены некоторые другие варианты деления на этапы и стадии всего периода раннего онтогенеза для костистых рыб.

В работе чешского ихтиолога М. Пеняша (Peňáz Milan, 1975) приводится описание морфологических признаков и некоторых закономерностей поведения европейского хариуса (*Thymallus thymallus* L.) и их изменений в течение зародышевого, личиночного и малькового периодов жизни при содержании в лабораторных условиях и при выращивании в питомнике. Самыми важными показателями отдельных этапов являются:

Зародышевый период:

с 1-го по 4-й этапы — овуляционная фаза развития до стадии образования первых миотомов;

5-й этап — органогенез, дифференциация зародышевых пластов на зачатки отдельных органов;

6-й этап — образование хвостового отдела, начало сокращения туловищной мускулатуры, пульсации сердечной трубки и пигментация глаз;

7-й этап — невооруженным глазом видимы пигментированные меланином глазные бокалы; произошло окончание сегментации хвостового отдела эмбриона, образована замкнутая эмбриональная дыхательная сосудистая система кровообращения;

8-й этап — интенсивная пигментация меланофорами поверхности тела эмбриона и вылупление из оболочки.

Личиночный период: 1-й этап характеризуется смешанным типом питания и появлением зачатков брюшных плавников. 2-й этап — переход полностью на экзогенное питание, веерообразное формирование лепидотрихий хвостового плавника, начало оссификации (образование костных элементов скелета).

Стадии эмбриогенеза сиговых рыб по Лебедевой и Мешкову (1977):

I. От оплодотворения до начала дробления

II. Морула (Дробление)

III. Бластуляция

IV. Начало обрастания

V. Начало формирования эмбриона

VI. Замыкание желточной пробки

VII. Начало сегментации

туловищного отдела

VIII. Образование глазных пузырей

IX. Обособление хвостовой почки

X. Начало пигментации глаз

XI. Начало сегментации хвоста

XII. Начало пульсации сердца

XIII. Начало пигментации тела

XIV. Вылупление

Данные наблюдений свидетельствуют о том, что факторы среды, воздействующие на процессы эмбрионального развития, по-своему регулируют прохождение стадий. При одних условиях стадии следуют друг за другом в одном порядке, при других — в другом и могут идти одновременно или опережать одна другую, как, например, на этапе вылупления (Мунтян, 1975).

Более детальное и точное деление на этапы и стадии развития дано в позднейшей работе А.В. Микулина (2000). На этапе васкуляризации у двух видов (пинагор и семга) им также отмечено некоторое расхождение в порядке прохождения стадий.

Длительность прохождения отдельных стадий развития, то есть темп онтогенеза, определяется совокупным воздействием факторов внешней среды, что и явилось предметом наших исследований, результаты которых изложены в последующих главах.

**Таблица 6.**  
Этапы и стадии эмбриогенеза рыб — пинагора (*Cyclopterus lumpus* L)  
и семги (*Salmo salar* L)  
(по Микулину, 2000)

Этап развития	Номер стадии	Пинагор	Семга
I — Оплодотворение	0	Ооцит Плазменный бугорок	
	1		
II — Дробление	2	2 бластомера 4 бластомера 8 бластомеров 16 бластомеров 64 бластомера 128 бластомеров Мелкоклеточная морула	
	3		
	4		
	5		
	6		
	7		
	8		
	8		
III — Бластула	9	Переход с мелкоклеточной морулы на бластулу Бластула	
	10		
IV — Гастрюляция	11	Начало эпиболии, стадия «кольца» Одна треть обрастания Середина эпиболии Образование зародышевой полоски	
	12		
	13		
	14		
V — Органогенез	15	Образование глазных пузырей Замыкание желточной пробки Образование глазных бокалов Образование хрусталика глаза, закладка слуховых капсул	
	16		
	17		
	18		
VI — Васкуляризация	19	Начало пульсации сердца	
	20	Развитие подкишечно-желточной вены Развитие печеночно-желточной вены Брюшные плавники проделали 1/4 пути Брюшные плавники проделали 1/2 пути	Начало пигментации глаз Развитие подкишечно-желточной вены Развитие печеночно-желточной вены Конец васкуляризации
	21		
	22		
	23		
	24	Перед вылуплением Едиичное вылупление Предличинка	
25			
26			

## НЕКОТОРЫЕ СПЕЦИАЛЬНЫЕ СТОРОНЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА СИГОВЫХ РЫБ

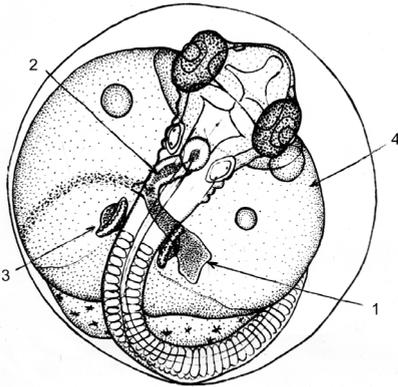
### 4.1. Развитие кроветворного органа и системы эмбрионального кровообращения

При изучении эмбрионального развития байкальского омуля и озёрного сига особое внимание было уделено возникновению и развитию эмбриональной кровеносной системы. Кроветворение у зародышей костистых рыб, как правило, возникает на спинной стороне желточного мешка внутри первичных, окруженных эндотелием кровяных островков, образующихся из промежуточной мезодермы. Первичные клетки крови образуются в стенке желточного мешка в области распространения периферического мезобласта, генерирующего свободные мезенхимные клетки, дифференцирующиеся в гемоцитобласты и эритробласты (Заварзин, 1953; Черняев, 1964, 1968, 1973). Как показали исследования А.А. Максимова (А. Maximow, 1927, цит. по А.А. Заварзину, 1953), образование и пополнение гемоцитобластами (большими лимфоцитами), а затем и эритробластами, системы кровообращения осуществляется из эндотелия сосудов поверхности желточного мешка эмбриона. В дальнейшем, по мере формирования выделительной системы, функцию кроветворения принимает на себя передний отдел почки (Суворов, 1948).

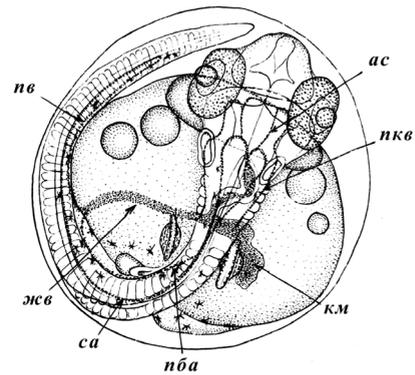
Нашими исследованиями (Черняев, 1968, 1982) было обнаружено, что на третьем месяце развития (декабрь-январь) на стадии развития пульсирующей сердечной трубки у эмбриона появляется образование, имеющее отношение к кроветворной системе. Справа от сердечной трубки на желточном мешке, под зачатком правого плавника, образуется *кроветворный мешочек* неправильной треугольной формы. Он обнаруживается благодаря пульсирующему скоплению форменных элементов крови, окрашивающих его в ярко красный цвет. Указанное образование соединено удлинённым правым кювьеровым протоком (*ductus cuvieri*) с венозным синусом (рис. 33).

Эта стадия развития эмбриона характеризуется интенсивной пигментацией глаз меланином, образованием сети меланофоров на прилежащей к туловищу части поверхности желточного мешка, формированием жаберных дуг и зачатка печени. Эмбрион совершает редкие взмахи хвостовой частью тела, перемешивая под оболочкой перивителлиновую жидкость. Кровеносная система представлена пульсирующей сердечной трубкой и венозным синусом. Кровеносных сосудов еще нет. Сердечная трубка при диастоле засасывает часть форменных элементов крови из кроветворного мешочка, а при систоле выбрасывает их обратно, производя колебательные движения крови, способствуя, таким образом, её продвижению в формирующиеся кровеносные сосуды.

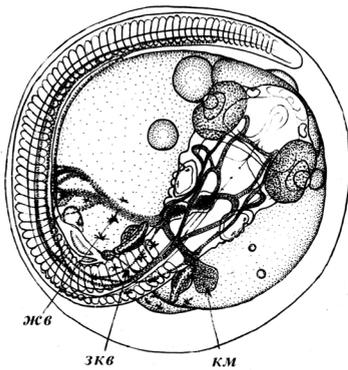
Через 2–3 суток происходит дальнейшее усложнение кровеносной системы. При систоле сердечной трубки форменные элементы крови не выбрасываются обратно в кроветворный мешочек, а поступают уже по мандибулярным дугам аорты в спинную аорту. Из спинной аорты кровь доходит до хвостового отдела по хвостовой артерии, откуда в дальнейшем движется обратно в хвостовую вену. Пройдя по подкишечной вене под кишечной трубкой, форменные элементы крови выходят на поверхность желточного мешка единым сосудом. В области начала сегментации мезодермы голов-



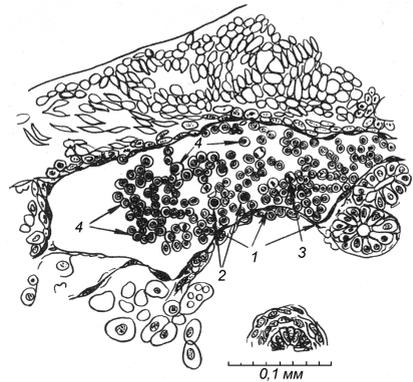
**Рис. 31.** Появление кроветворного мешочка: 1 — кроветворный мешочек; 2 — сердечная трубка; 3 — зачаток грудного плавника; 4 — желточный мешок. Возраст эмбриона омуля 75 суток при 0,5°С. От венозного синуса сердечной трубки в правую сторону отходит удлинненный кювьеров проток, переходящий в кроветворный мешочек (по Черняеву, 1964)



**Рис. 32.** Образование эмбриональной системы кровообращения: 1 — кроветворный мешочек; 2 — желточная вена; 3–5 — сонная спинная аорта; 4 — переднебрюшечная артерия; артерия; 6 — передние кардинальные вены. Ранняя фаза эмбрионального кровообращения. Возраст эмбриона омуля 80 суток, температура развития 0,5°С. Передние кардинальные вены впадают в правый и левый кювьеровы протоки. По левой желточной вене кровь поступает в венозный синус сердца.



**Рис. 33.** Полное развитие системы эмбрионального кровообращения: 1 — кроветворный мешочек; 2 — венозный синус; 3 — желточная вена; 4 — сердечная трубка; 5 — кювьеров проток; 6 — вольфов проток; 7 — хорда; 8 — правый грудной плавник; 9 — глотка. Стадия подключения задних кардинальных вен к кювьеровым протокам. Возраст эмбриона омуля 85 суток, температура развития 0,5°С. Образованы гиоидные дуги аорты. Эмбриональная система кровообращения замкнута и развита полностью. Начинается формирование (васкуляризация) эмбриональной капиллярной сети желточного мешка — основного провизорного дыхательного органа эмбриона.



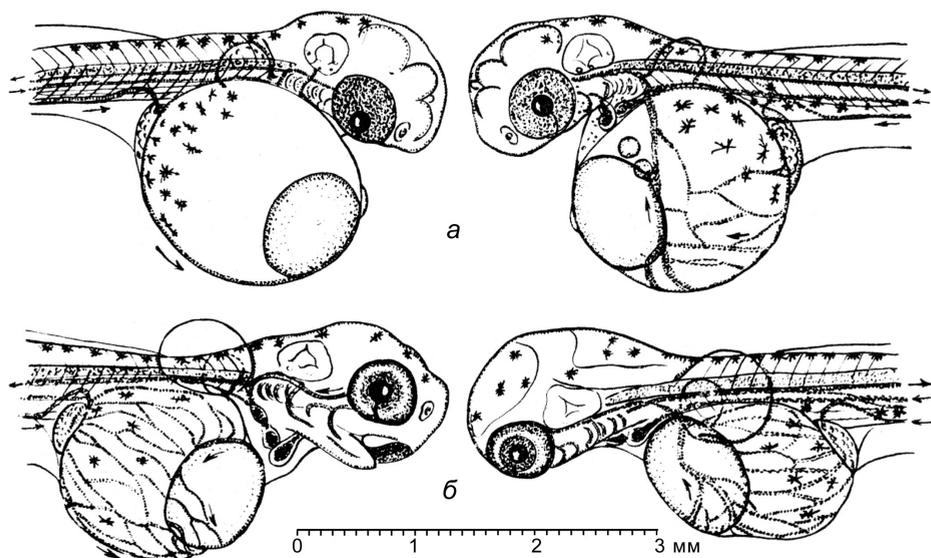
**Рис. 34.** Кроветворный мешочек (рисунок с микрофотографии): 1 — клетки эндотелия; 2 — гемоцитобласты; 3 — лейкоциты; 4 — эритроциты

ного отдела эмбриона задняя кардинальная вена делится на правую и левую ветви. По левой желточной вене кровь попадает в венозный синус через левый кювьеров проток (рис. 32, 33).

Правой желточной вены у эмбрионов омуля и сигов, как правило, нет. Кровь, идущая от мандибулярных дуг аорты по сонным артериям, омывает головной отдел эмбриона. Затем по левой яремной вене она поступает через левый кювьеров проток в венозный синус, а по правой яремной (передней кардинальной вене) — в расширенную часть правого кювьерова протока, соединенного с кроветворным мешочком.

При дальнейшем развитии кровеносной системы кровь из хвостовой вены продолжает поступать в проходящую над кишечником ниже аорты непарную заднюю кардинальную вену. На уровне хвостовой части желточного мешка задняя кардинальная вена раздваивается в теле зародыша. Кровь по левой ветви вены впадает в венозный синус через левый кювьеров проток, а по правой — в расширенную часть правого кювьерова протока, переходящего в кроветворный мешочек. При этом форменные элементы крови постоянно вымываются из мешочка в систему кровообращения (рис. 34, 35).

В случае замедления деятельности сердца в кроветворном мешочке происходит накопление форменных элементов, и объем его увеличивается, а при усилении кровообращения происходит опорожнение мешочка и последующая его редукция. Мешочек существует у эмбрионов около месяца с момента появления, начиная с 70–75-го дня развития при температуре воды 0,1°С. Этот орган был детально исследован на микросрезках в ЦНИЛЕ Иркутского мединститута под руководством гематолога В.А. Флорцева и при содей-



**Рис. 35.** Развитие эмбриональной системы кровообращения на желточном мешке (правая желточная вена отсутствует). Схема расположения отдельных участков кровеносной системы эмбриона сиговой рыбы, выполняющих провизорную функцию дыхания во время развития:

*a* — начало развития желточного кровообращения;

*б* — полное развитие системы желточного кровообращения

ствии гистохимиков А. О. Майбороды и Е. Г. Суворовой. С этой целью, вылупленных из оболочек эмбрионов омуля фиксировали в жидкости Гелли, затем после микротомирования, срезы окрашивали азурэозином и железным гематоксилином с эозином. Изучение дорсальных и поперечных срезов показало, что стенки мешочка выстланы эндотелием, заполнен он в основном эритробластами (рис. 34) с небольшой примесью гемоцитобластов и лейкоцитов.

Часть эритробластов оказалась с митозами, что свидетельствовало об их размножении внутри мешочка и сосудов. Эти признаки указывают на то, что описываемый орган образован из кроветворного островка и выполняет накопительную гемопоэтическую функцию в период перехода с внесосудистого кроветворения к внутрисосудистому, своевременно обеспечивая форменными элементами крови выклевывающихся зародышей, скат их с нерестилищ и переход на внешнее питание. Отсутствие или смещение кроветворного мешочка обычно наблюдалось у уродливых эмбрионов и у зародышей в крайне неблагоприятных условиях гидрохимии и газообмена. Гипертрофированное состояние кроветворного мешочка было отмечено после импрегнации оболочки икры омуля гидроокислами железа на Бельском рыбоводном заводе (Черняев, 1965). Этот временный орган кроветворения и кровонакопления, по рекомендации гематолога В. А. Флоренцева, назван *Sacculus sanguinoisularis* (мешочек из кровяного островка).

У эмбрионов омуля и сига правая желточная вена, как правило, отсутствует (рис. 35) и встречается как редкое отклонение. Таким образом, кроветворный мешочек (*S. sanguinoisularis*) можно рассматривать в качестве гомолога правой желточной вены, поскольку он расположен на пути следования этой вены в тех редких случаях, когда она имеется. Данный кроветворный орган на этом этапе развития, по-видимому, является основным образованием на желточном мешке омуля и сига наряду с другими островками кроветворения, образующимися в других частях желточного мешка по ходу формирования кровеносных сосудов.

Появление кроветворного мешочка приурочено к концу декабря-января, когда большая часть нерестилищ омуля промерзает, и основным источником воды в русле реки становится подрусловая вода с низким содержанием растворённого кислорода. К этому моменту развития зародыша, инкапсулированного в ледяную капсулу (в состоянии «пагона») во время нереста, в связи с увеличением дыхательной активности эмбриона на этапе органогенеза, и появляется описываемый орган образования и накопления форменных элементов крови. После того, как на последующих этапах развития эмбриона сформируется достаточно густая сеть желточных кровеносных сосудов и в гемопоэз включатся другие органы, выполняющие функцию кроветворения — предпочка (глобус), позже почка, печень и формирующиеся позади желудка поджелудочная железа и селезёнка (Суворов, 1948), этот провизорный орган полностью редуцируется. Данное образование можно рассматривать как приспособление икры омуля к условиям дыхания в воде с низкой концентрацией кислорода и развитию в состоянии пагона (в ледяной капсуле) при крайне низком уровне диффузии газов через лёд.

По мнению А. Е. Микулина (устное сообщение, 2007), этот провизорный орган свидетельствует о том, что эмбрионы предков сиговых рыб имели обе желточные вены и развивались при более низких значениях насыщения воды кислородом (возможно в морской или распреснённой воде) и при более высоких значениях температуры среды. Оба этих фактора снижают концентрацию кислорода в воде. На наш взгляд, перейдя к условиям развития при низких температурах (вплоть до развития эмбриона во замороженном в лёд — в состоянии «пагона»), рудимент правой желточной вены приобрёл функцию накопителя

форменных элементов крови. Именно, в момент вылупления и выхода из ледяного плена для быстрого перехода на внешнее питание зоопланктоном с достаточной скоростью плавания, вброс в кровяное русло «запасённых впрок» в кроветворном мешочке форменных элементов крови обеспечивает необходимый уровень обмена и дыхательной активности освободившегося от оболочки эмбриона при переходе в личиночное состояние. Для успешного функционированию глаз, роль которых в момент перехода с желточного питания на экзогенное питание зоопланктоном становится ведущей, позади окрашенных меланином и гуанином готовых к предметному зрению глазных бокалов формируются дополнительные жабры — псевдобранхии (Крыжановский, 1933). Они дополнительно окисляют кровь, омывающую головной отдел и поступающую в глаза и мозг эмбриона, а затем и личинки. Именно после вылупления, для обеспечения успешного перехода личинок на внешнее питание зоопланктёрами и вбрасывается из кроветворного мешочка в кровяное русло депонированные в нём форменные элементы крови.

## 4.2. Развитие перибластического синуса

На этапе бластулы (8 сут развития омуля, рис. 36, *а, б*) внутри зародыша — шапочки мелких blastomeres появляется овальная полость — blastocoel диаметром 0,3 мм, расположенная эксцентрично относительно окружности blastodisc. В дальнейшем в процессе обрастания blastocoel заметно увеличивается, диаметр его основания достигает 1,3 мм. Верхняя стенка его утончается и заметно выпячивается, приобретая форму полусферы — синуса (рис. 36, *в, г*). Это выступающий участок полости blastocoel, ограниченный снизу перибластом, назван перибластическим синусом (Соин, Черняев, 1961).

Данное образование представляет собой прозрачную заполненную жидкостью полость, расположенную на желточном мешке впереди формирующегося головного отдела зародыша. Предполагается, что перибластический синус принимает на себя совместно с жировыми каплями гидростатическую функцию, удержания головного отдела зародыша внутри оболочки икры в верхней, наиболее обширной части перивителлинового пространства. Механизм этого явления вероятно следующий. При обрастании желточного мешка blastoderмой, происходит рассредоточение жировых капель из-под головного отдела и увеличение массы эмбриона, что приводит к смещению центра тяжести и неустойчивому положению зародыша, «плавающего» в перивителлиновой жидкостью внутри оболочки икры. Перибластический синус в этот момент, вероятно, и принимает на себя функцию дополнительного гидростатического устройства и способствует удержанию зародыша головной частью в верхнем положении, т. е. в наиболее обширной части перивителлинового пространства, способствуя газообмену зародыша с окружающей средой.

На этапе органогенеза и образования осевых органов зародыша перибластический синус достигает максимальных размеров (диаметр в основании 1,5 мм) (рис. 36, *д, е*). Основная масса жировых капель сконцентрирована под ним и под головным отделом зародыша. В дальнейшем, на стадии желточной пробки и ее замыкания, перибластический синус заметно уменьшается, его основание сокращается до 0,8 мм и он приобретает более выпуклую форму (рис. 36, *ж, з*).

На этапе начала пульсации сердца и подвижного состояния эмбриона (в возрасте 45 сут.) диаметр перибластического синуса сокращается до 0,5 мм. На этой стадии обособившийся хвостовой отдел эмбриона совершает медленные движения то вправо, то влево, изменяя тем самым кривизну тела эмбриона, что приводит к смещению центра

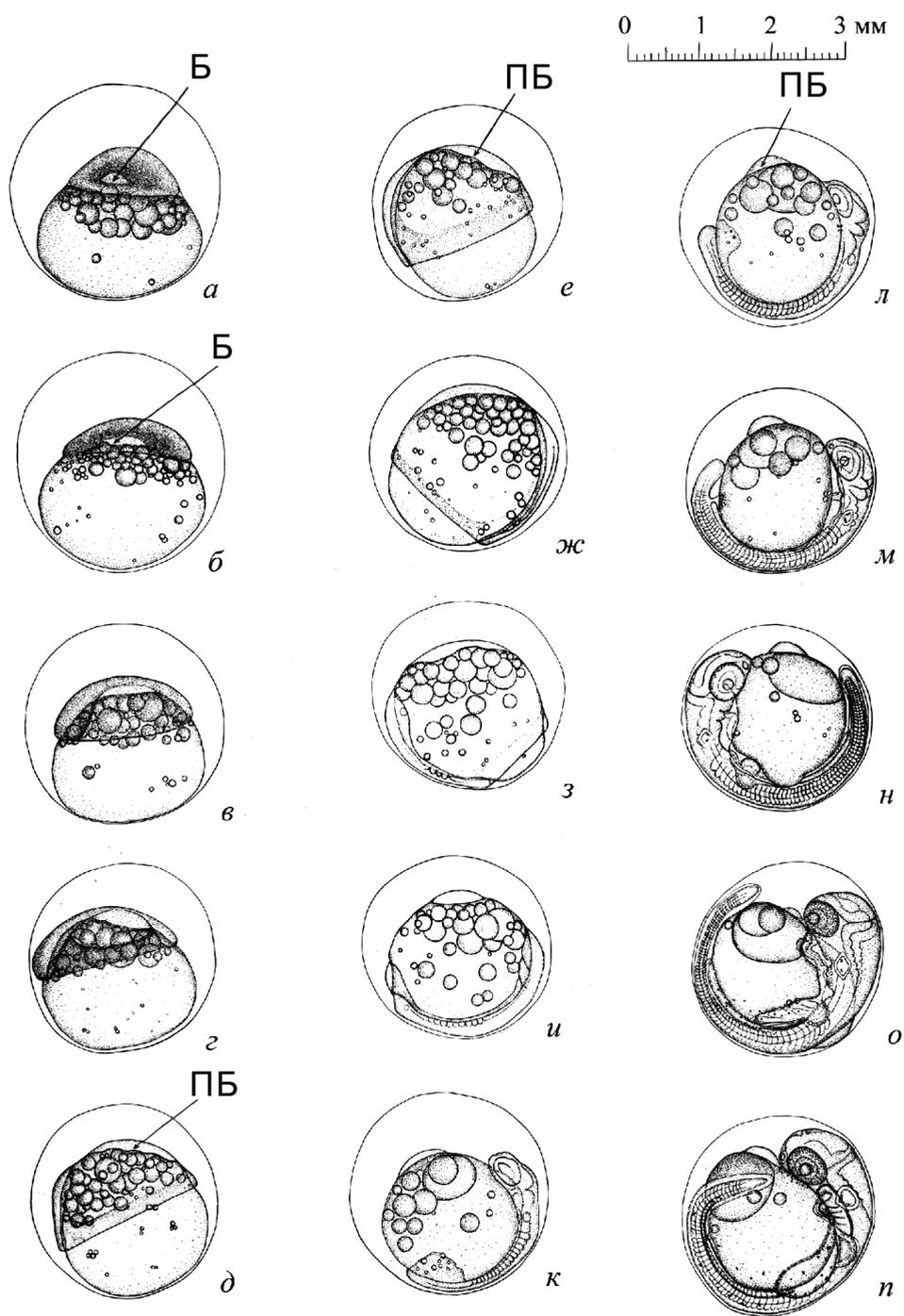


Рис. 36. Развитие и редукция перибластического синуса: Б — бластоцель;  
ПБ — перибластический синус

тяжести эмбриона и переваливанию его с боку на бок. Это способствует перемешиванию перивителлиновой жидкости под оболочкой (рис. 36, и, к).

На стадии начала пигментации глаз меланином (55 сут.) величина перибластического синуса остается прежней, но происходит ряд изменений, подготавливающих его редукцию. Длина эмбриона на этой стадии (рис. 36, л) составляет 5 мм, в теле насчитывается в среднем 60 сегментов. Эмбрион совершает движения телом и хвостом, что усиливает ток перивителлиновой жидкости и способствует диффузному газообмену через оболочку. Под воздействием движений тела эмбриона жировые капли, расположенные под перибластическим синусом, сливаются в одну окрашенную каротиноидными пигментами крупную жировую оранжевую каплю диаметром 1,2 мм.

На этапе образования замкнутой системы кровообращения (рис. 36, м, н) эмбрион активно переворачивается внутри оболочки, интенсивно перемешивая перивителлиновую жидкость. Развитие кровеносной системы улучшает возможности газообмена эмбриона. После того как сосудистая сеть желточных кровеносных сосудов полностью сформировалась и покрывает всю поверхность желточного мешка (90 сут, развития), перибластический синус редуцируется.

Таким образом, перибластический синус можно рассматривать как одно из приспособлений, способствующих улучшению газообмена эмбриона с окружающей средой благодаря ориентации его в неподвижном состоянии головным отделом вверх в наиболее расширенной части перивителлинового пространства (Соин, Черняев, 1961; Соин, 1968). Этот провизорный орган описан у других видов рыб с донной икрой. И.И. Смольянов (1961) обнаружил его у эмбрионов ленка (*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)), а М. Пеньяз и Я. Прихода (1981) описали синус у дунайского лосося (*Hucho hucho* (Linnaeus)). Д.А. Павлов (1989) выявил его у микижи (*Salmo mykiss* Walbaum), у балтийского лосося (*S. salar* L.), у сёмги (*S. salar* L.), у летнего бахтака и у гегаркуни (*S. Ischchan* Kessler), проходной кумжи (*Salmo trutta* L.).

Следует отметить, что по сравнению с сиговыми рыбами, перибластический синус у детально исследованных Д.А. Павловым лососёвых рыб обладает относительно небольшими размерами и довольно быстро редуцируется при дальнейшем развитии. На наш взгляд, это связано с тем, что икра перечисленных видов лососёвых рыб имеет по сравнению с сиговыми рыбами более крупную икру, а перивителлиновое пространство крайне ограничено. Развитие указанных видов рыб происходит под гравийным покрытием и при обязательном условии незначительной проточности в буграх: в пределах 5–36 см/час для нерки — красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) из озера Дальнего на Камчатке (Крохин, 1960) и 37–40 см/час для гнёзд (бугров) сёмги (*Salmo salar* L.), нерестующей в притоках Гаронны в Западных Пиренеях Франции (Viber, 1976), в то время как икра сиговых рыб способна нормально развиваться на поверхности речных нерестилищ, также как и вмерзать в лёд и развиваться в «пагоне», при полном отсутствии обтекания оболочки икры водой (Черняев, 1971, 2004, 2013).

Перибластический синус был также описан А.Ф. Турдаковым и А.А. Никитиным (1976) у сига-лудогги, чудского и севанского сига, акклиматизированных в водоемах Киргизии (озёра Сон-Куль и Иссык-Куль) и О.А. Лебедевой (1976.а) у зародышей восьми видов исследованных ею сига из водоёмов северо-запада России. Можно в качестве предположения выдвинуть гипотезу о том, что полость бластоцеля, а в дальнейшем перибластический синус, играет кроме гидростатической функции определенную роль в обеспечении водно-солевого баланса развивающейся икры — пресноводных выходцев Лососевидных из морской среды (Микулин, 2003).

### 4.3. Партеногенетическое развитие икры

Изучение партеногенетического развития помимо теоретического интереса имеет важное значение для рыбоводной практики. Чтобы правильно определить процент оплодотворенной икры, необходимо знать, по каким признакам еще на ранних стадиях развития оплодотворенная икра отличается от неоплодотворенной. Часто рыбоводы принимают за неоплодотворенную лишь перезрелую икру, которая гибнет тотчас после взятия от самки, так как эта икра совсем не набухает и белеет. В связи с этим в рыбоводной практике признаком неоплодотворенности икры ранее считали именно ненабухание её оболочек.

Как правило, нормально созревшая неоплодотворенная икра рыб, попав в воду, активизируется и начинает набухать, так же как и оплодотворенная. Через некоторое время начинается своеобразное партеногенетическое развитие такой активированной, но неоплодотворенной икры. При этом на определенных стадиях развития по внешним признакам она очень напоминает оплодотворенную икру, развиваясь путем псевдодробления и псевдогаустрюляции.

С.Г. Крыжановский (1949, 1950, 1956) описал восемь типов развития неоплодотворенной икры у следующих видов рыб: донской сельди (*Alosa maeotica* (Grimm)), кеты (*Oncorhynchus keta* Wal.)<sup>2</sup>, леща (*Abramis brama* L), щуки (*Esox lucius* L), налима (*Lota lota* L), ерша (*Gymnocephalus cernuus* L) и уклей (*Alburnus alburnus* L). Основные типы этого развития таковы:

1. псевдодробление (у всех исследованных рыб);

2. псевдогаустрюляция (у донской сельди леща, ерша и уклей). С.Г. Крыжановскому удалось вывести жизнеспособных личинок из неоплодотворенной икры сахалинской сельди (*Clupea pallasii pallasii*, Val). Исследуя эмбриогенез осенней салаки (*Clupea harengus membras*, Linnaeus), нерестующей в Пярнусском заливе Балтийского моря, В.М. Володин (1956) выявил возможность нормального партеногенетического развития в морской воде осенней салаки вплоть до этапа выклева. А.Ф. Турдаков (1961) наблюдал полный партеногенез у исык-кульского чебачка (*Leuciscus bergi* Kasch.). Отметим, что оба случая полного партеногенетического развития наблюдались в морской или распреснённой воде.

С целью изучения развития неоплодотворенной икры байкальского омуля (Черняев, 1968) в один из аппаратов Вейса был загружен активированной, набухшей, но неоплодотворенной икрой омуля. Были приняты все меры предосторожности против попадания в икру молока: в частности, икру заливали водой не сразу, а после оттаивания свыше 3 мин, так как сперматозоиды омуля в воде при температуре 4°С сохраняют подвижность около 3 мин.

Попавшая в воду неоплодотворенная икра байкальского омуля начинает набухать так же, как и оплодотворенная. Этот процесс продолжается первые 3 часа. Но образование перивителлинового пространства у неоплодотворенной икры несколько задерживается, так как на её анимальном полюсе в области микропиля оболочка не отстаёт от желтка, и создаётся небольшая воронка (рис. 37, а, ж). Это образование А.Ф. Турдаков, описывая партеногенетическое развитие исык-кульского чебачка, назвал микропильной воронкой, которая сохраняется у активированного яйца омуля около 20 мин. Вероятно, это явление можно рассматривать как приспособление к увеличению срока осеменения выметываемой в воду икры. Затем оболочка в области микропиля отстает от анимального полюса яйца,

<sup>2</sup> Данные о развитии неоплодотворенной икры кеты С.Г. Крыжановский приводит по материалам Н.Н. Дислера.

и в дальнейшем процесс набухания икры проходит нормально: на анимальном полюсе образуется плазменный бугорок, и неоплодотворенная икра становится неотличимой от оплодотворенной (рис. 37, б, з).

Через 6 ч после попадания икры в воду, когда оплодотворенная икра начинает дробиться, у неоплодотворенной, но полностью набухшей плазменной бугорок остается без изменений.

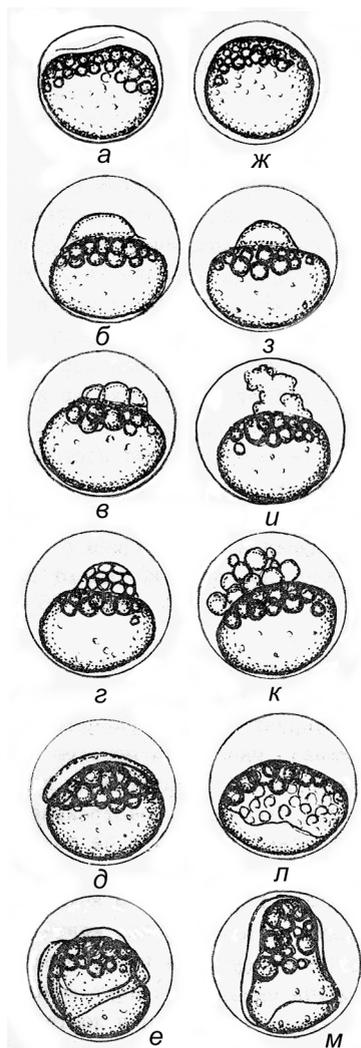
К началу вторых суток развития у оплодотворенной икры наблюдается стадия четырех бластомеров. У одних неоплодотворенных икринок плазменный бугорок находится в спокойном состоянии, у других он деформирован, с хаотическим волнением плазмы и признаками псевдодробления (рис. 37, в, и); небольшая часть икры при этом погибает. На 5 сут развития, когда оплодотворенная икра находится на стадии средней морулы, у неоплодотворенной икры от плазменного бугорка начинают отделяться небольшие участки плазмы, псевдодробление продолжается, и поверхность бластодиска покрыта многочисленными псевдобластомерами разного размера (рис. 37, з, к), гибель неоплодотворенной икры значительно возрастает.

На отмеченных выше стадиях развития (рис. 37, и, к) неоплодотворенную икру легче всего отличить от оплодотворенной, так как у последней в это время бластодиск имеет симметричную форму с равновеликими бластомерами. Именно на этом этапе развития можно точнее всего определить степень (процент) оплодотворения икры.

На 10 сут развития, когда оплодотворенная икра находится на стадии средней бластулы (рис. 37, д) и границы между бластомерами слабо заметны, отличать оплодотворенную икру от неоплодотворенной становится затруднительно, так как у неоплодотворенной икры границы между псевдо-бластомерами плохо различимы (рис. 37, л).

В момент начала обрастания желточного мешка у оплодотворенной икры плазма анимального полюса неоплодотворенной икры, состоящая из почти невидимых псевдобластомеров, начинает перемещаться по желтку яйца в сторону вегетативного полюса, происходит псевдогастрюляция. Гибель неоплодотворенной икры резко усиливается, и до следующей стадии доживает меньше её половины.

На 20 сут. развития плазма неоплодотворенной икры еще больше наползает на желточный мешок и охватывает значительную его поверхность 1 (рис. 37, м). В дальнейшем неоплодотворенная икра разрушается и погибает. Это сопровождается нарушением водного обмена через радиальную оболочку, проникновением воды под неё и разрывом



**Рис. 37.** Стадии развития оплодотворенной и неоплодотворенной икры: слева — нормальный эмбриогенез (а – е), справа — партеногенез — ложное развитие (ж – м)

перибластической оболочки желтка, что приводит к вытеканию его содержимого под оболочку, которое коагулируя, окрашивает икринку в белый цвет.

Полностью вся неоплодотворенная икра погибает на 25–30 сутки развития, что соответствует стадии желточной пробки, либо её полного замыкания (завершение этапа обрастания и начало органогенеза) у оплодотворенной икры. Завершенного партеногенетического развития с формированием жизнеспособных эмбрионов, как это отмечается у некоторых других рыб, у омуля не обнаружено. Именно в этот период наблюдается повышенный отход инкубируемой в заводских условиях икры, что объясняется в основном массовой гибелью неоплодотворенной икры. На Большереченском рыбоводном заводе количество неоплодотворенной икры, как правило, не превышает 10%. (Глава 13. Практические аспекты сиговодства).

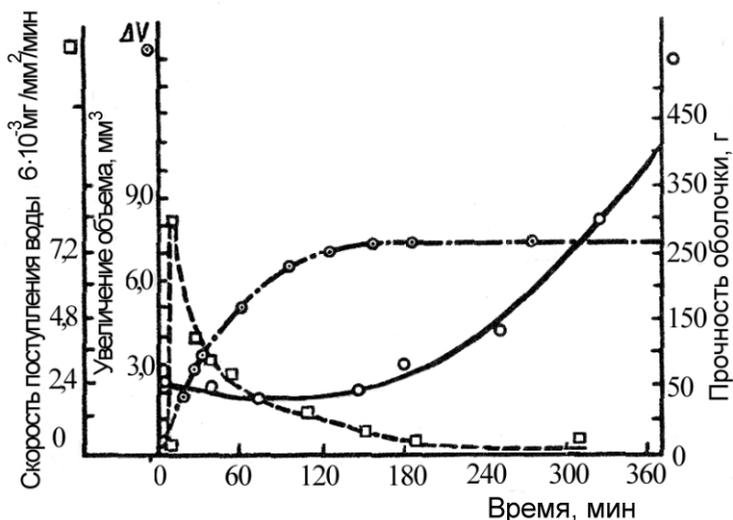
Имея меньший удельный вес по сравнению с живой икрой погибшая в инкубационном аппарате Вейса икра концентрируется в верхней части инкубируемой массы. Опытные рыбоводы путём регулирования водоподачи в аппарат, концентрируют погибшую икру и удаляют её шлангом-сифоном, предотвращая её заражение гифами грибка — сапролегнии. Очень важным экологическим приспособлением является сама возможность партеногенетического развития в течение 25–30 суток. Партеногенез предотвращает на этот срок гибель неоплодотворенной икры и препятствует её поражению размножающимися зооспорами полисапробным грибком — сапролегнией (*Saprolegnia*), который при массовом поражении отмирающей икры своими гифами обволакивает живые икринки, приводя их к гибели. Однако, по завершении партеногенеза происходит обесклеивание вторичной оболочки икры и даже при слабом течении на нерестилищах отмирающую неоплодотворенную икру выносит током воды с нерестилищ, очищая их от возможных источников заражения.

#### 4.4. Изменение строения оболочек икры в процессе развития

Обычно оболочка икры костистых рыб, в частности сиговых, состоит из двух слоев: наружной (вторичной) оболочки — *chorion* и внутренней оболочки (первичной) *zona radiata*, которые, ограничивая перивителлиновое пространство, защищают развивающийся зародыш от внешних воздействий и обеспечивают водный, газовый и солевой обмен зародыша с окружающей средой.

Наружная оболочка образуется фолликулярными клетками стромы гонад, которые своими выростами через наружную и внутреннюю оболочки достигают поверхности женской половой клетки — ооцита и питают его всеми веществами, необходимыми для обеспечения его жизнедеятельности и роста, а также поставляют ему запасы питательных веществ для последующего нормального развития зародыша. Наружная оболочка после оплодотворения, кроме функции непосредственной защиты поверхности икринки от неблагоприятных внешних воздействий, выполняет важнейшую функцию прикрепления икринок в тех «благоприятных» местах водоема, которые были выбраны производителями для нереста, и удержания икринок на нерестилищах на время развития зародыша.

Через несколько мгновений после попадания икры сиговых в воду и начала ее активации, наружная оболочка становится клейкой. Благодаря этому икра либо приклеивается к гальке, либо ее оболочка инкрустируется песком или илом. Способность наружной оболочки к приклеиванию сохраняется лишь первые 2–3 ч, затем это свойство утрачивается. Еще в начале 1940-х годов И. С. Лагойко (по Черфасу, 1956) обратил внимание на то, что поверхность икринок рыб разных экологических групп в разной степени покрыта ворсин-



**Рис. 38.** Динамика процесса оводнения и увеличения прочности оболочки икры сига (по А. И. Зотину, 1961). Пунктир — скорость поступления воды под оболочку, Точка-пунктир — увеличение объема икры, Сплошная линия — прочность оболочки.

ками — выростами вторичной оболочки. На этом основании он предположил существование прямой зависимости между степенью клейкости икры, количеством и размерами ворсинок. Позже этот эффект был подтвержден исследованиями Е. В. Микодиной (1979).

Зрелая икра омуля, попадая в воду, оводняется: вода через радиальные каналыцы первичной оболочки проникает под неё, растворяет, расположенные на поверхности желтка кортикальные гранулы, и это приводит к набуханию яйца, к растяжению его оболочки и образованию перивителлинового (вокругжелточного) пространства. Диаметр яйца при этом увеличивается в среднем с 2,2 до 3,0 мм. Данный процесс происходит независимо от того, оплодотворена икринка или нет (Рубцов, Черняев, 1979).

Исследования А. И. Зотина (1961) по физиологии водного обмена зародышей рыб позволили вскрыть происходящие в икре некоторые процессы при ее оводнении, сводящиеся в общих чертах к следующему. При попадании зрелой икры сига в воду при температуре около  $4^\circ\text{C}$  образование перивителлинового пространства начинается через 5 мин и заканчивается спустя 110 мин. При этом под оболочку проникает  $7,3 \text{ мм}^3$  воды и образуется перивителлиновое пространство объемом, по расчетным данным,  $5,9 \text{ мм}^3$ , а по экспериментальным данным с тяжелой водой —  $4,88 \text{ мм}^3$ . Масса икринок после набухания увеличивается на 12–20%.

Набухание икринок, т. е. отделение оболочки от желтка и образование перивителлинового пространства, происходит за счет кортикальных гранул (альвеол). При оводнении икры под воздействием физико-химических факторов внешней среды от анимального полюса, где расположен микропил, к вегетативному по поверхности яйца проходит импульс активации (или «волна оплодотворения»), который приводит к разрушению водой расположенных на поверхности яйца кортикальных гранул.

Время распространения импульса активации при  $4^\circ\text{C}$  и ниже находится в пределах 5 мин. «Волна оплодотворения» активизирует расположенные рядом с кортикальными

гранулами ферментные системы — эстеразы, которые и разрушают стенки альвеол, освобождая заключенные в них мукополисахариды. Кроме этого, под оболочку яйца из стенок альвеол в перивителлиновую жидкость переходят и липиды. Являясь осмотически активными веществами, мукополисахариды через оболочку икры абсорбируют воду из окружающей среды, что приводит к образованию оводнённого перивителлинового пространства.

Во время оводнения икры прочность оболочек икры снижается до 50 г. на раздавливание (Черняев, 1968), что позволяет ей растягиваться и только спустя 120–180 мин начинает быстро возрастать, а через 1–2 сут достигает максимальной величины 1,5–2 кг (на раздавливание). Такая прочность оболочки сохраняется в течение всего периода развития и резко снижается (до 500 г. на раздавливание) перед вылуплением эмбриона (рис. 38). Таким образом, потребление воды для образования перивителлиновой жидкости прекращается с началом упрочнения оболочек. Однако для начала затвердевания оболочек необходимо выделение из яйца фермента затвердевания, действие которого на оболочки проявляется только в присутствии ионов кальция. Действие фермента затвердевания необходимо только первые 3–4 мин. после активации, хотя увеличение прочности оболочек у яиц сиговых наступает спустя 2–3 ч после оводнения. Оболочки затвердевают благодаря окислению сульфгидрильных групп (SH-) и образованию дисульфидных связей с участием фермента пероксидазы, который появляется в перивителлиновой жидкости и оболочках яиц сига при разрушении кортикальных гранул. Увеличение прочности оболочек происходит благодаря предполагаемой цепной окислительной полимеризации веществ по SH-группам с образованием высокомолекулярных полимеров в оболочке икры.

Помимо фермента затвердевания оболочек и фермента пероксидазы на увеличение прочности оболочек воздействуют и другие вещества. Поскольку затвердевание оболочек происходит сначала с наружной поверхности и только спустя 2–3 мин с внутренней, то предполагается, что вода, приводя к набуханию оболочек, в какой-то степени способствует увеличению их прочности. Вероятно, прохождение воды через оболочки при образовании перивителлинового пространства у яиц Лососевидных рыб автоматически регулирует величину перивителлинового пространства, замедляя процесс затвердевания оболочек, временно снижая их прочность (Зотин, 1961).

Такие соли, как  $\text{FeCl}_3$ ,  $\text{AlCl}_3$  и  $\text{LiCl}$ , тормозят процесс затвердевания,  $\text{NaCl}$ ,  $\text{KCl}$  и  $\text{Na}_2\text{SO}_3$  несколько ускоряют, а  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{MgCl}_2$  и  $\text{SiCl}_2$  резко ускоряют затвердевание оболочек. Очень важную роль в процессе затвердевания играют ионы кальция: они необходимы для действия фермента затвердевания на оболочку. Кроме того, выделение фермента затвердевания связано с процессом активации яиц, а ионы кальция, играя важную роль при активации яиц, оказываются необходимыми и для выделения фермента затвердевания из поверхности желтка. Таким образом, ионы кальция влияют на затвердевание оболочки тремя путями: путем воздействия на процессы секреции фермента затвердевания, соучастием при воздействии фермента затвердевания на оболочки и путем регулирования скорости самого процесса затвердевания. Что касается кислот и щелочей, то неактивированные оболочки лососевидных рыб под воздействием кислот и щелочей разбухают и растворяются. Прочность набухших и затвердевших оболочек под воздействием кислот и щелочей не изменяется (Зотин, 1961).

Результаты исследования оболочек икры с помощью обычной микроскопической техники, дающей увеличение до 900 раз, и сканирующего электронного микроскопа, дающего увеличение до 50000 раз (Рубцов, Черняев, 1976, 1979) приведены в таблице 9, где сопоставлены изменения основных параметров набухающего яйца сиговой рыбы.

Таблица 7.

Сопоставление основных параметров набухающего яйца сиговой рыбы

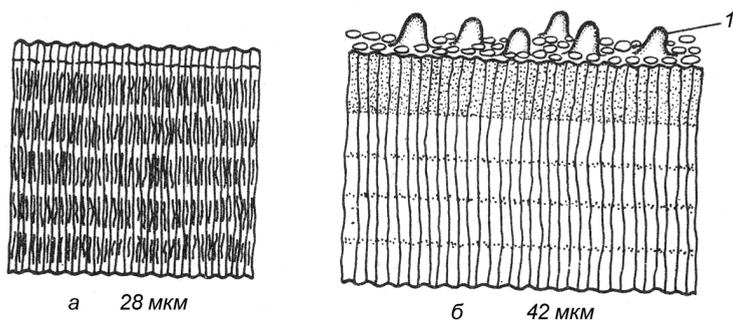
Характеристики оболочки (средние значения), мкм	Ненабухшая икра	Набухшая икра		Вылупление	
		сканирующий	световой		
Тип микроскопа	световой	сканирующий	световой	сканирующий	сканирующий
	28,0	15,8	42,0	14,5	13,15
Толщина наружной оболочки	3,42	0,8	3,0	0,65	0,65
Толщина внутренней оболочки	24,6	15,0	39,0	13,5	12,5
Диаметр ячейки	3,15	1,35	2,4	1,6	–
Диаметр канальца	1,00	0,25	1,35	0,4	0,8
Высота ворсинки	–	–	5,1	4,0	1,6
Диаметр основания ворсинки	–	–	5,75	5,0	–

Как видно из таблицы 7, замеры оболочек, полученные при помощи электронного сканирующего микроскопа, значительно отличаются от результатов, выявленных обычной микроскопической техникой. Для описания морфологических структур мы будем опираться на результаты, полученные при помощи электронного микроскопа, а при приведении размерных величин — на данные светового микроскопа, так как обработка препаратов для электронной микроскопии сублимационной сушкой в вакууме приводит к значительному усыханию оболочек по сравнению с препаратами, проведенными через спирт, ксилол и парафин.

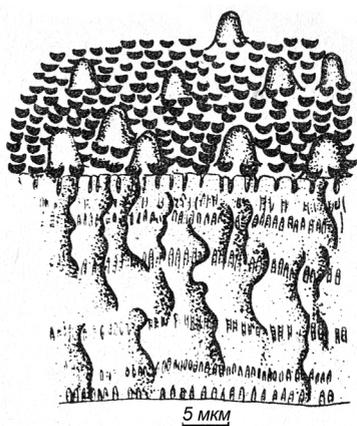
Исследования, проведенные при помощи обычной микроскопической техники на фиксированной 10%-ным нейтральным формалином икре омуля, показали, что после набухания и затвердевания оболочки ее толщина (по средним значениям) увеличивается на одну треть — с 28 до 42 мкм. При этом наружная (вторичная) оболочка набухает с 24,6 до 39 мкм (рис. 39).

При рассмотрении под электронным сканирующим микроскопом поверхности наружной оболочки неактивированной икры омуля выясняется, что она сплошь состоит из углублений-ячеек диаметром 1,2–1,5 мкм. Расположение этих углублений вплотную друг к другу создает впечатление сотообразного строения наружной оболочки яйца. В центре некоторых углублений обнаруживаются воронкообразные отверстия диаметром 0,4–0,8 мкм, уходящие в толщу наружной оболочки, которые на разломе оболочки прослеживаются до границы внутренней оболочки. Плотность их составляет примерно 50 на 10 мкм<sup>2</sup>.

Через 2–2,5 мин после попадания икры в воду в процессе ее набухания на сотообразной поверхности наружной оболочки появляются конусообразные выросты — ворсинки высотой до 4 и диаметром в основании до 5 мкм. Закономерности в их расположении не обнаружены, расстояние между ними колеблется от 2 до 25 мкм. Диаметр углублений-ячеек на поверхности оболочки увеличивается до 1,4–1,8 мкм (рисунки 39, 40, 41).



**Рис. 39.** Оболочка икры омуля до и после набухания при рассмотрении в световой микроскоп: а — до набухания; б — после набухания (по Рубцову, Черняеву, 1979).



**Рис. 40.** Разлом высушенной оболочки икры омуля после набухания

уменьшается (до 1,2–2 мкм), их вершины выглядят как бы сточенными. В большинстве сотообразных углублений — ячеек видны отверстия, достигающие поверхности внутренней оболочки.

У анимального полюса неоплодотворенной икринки имеется воронкообразное углубление диаметром 500–600 мкм, в центре которого расположено входное отверстие — микропиля диаметром 18–20 мкм (рис. 41). По краям отверстия располагаются скопления глыбок вещества оболочки с поперечным сечением 1,5–6 мкм. Стенки микропилярного канала имеют четыре-пять кольцеобразных выступов, их число обычно соответствует числу слоев внутренней оболочки.

Первичная (внутренняя) оболочка икры рыб является производным образованием собственно женской половой клетки — ооцита. При рассмотрении ее под световым микроскопом хорошо просматривается ее радиальная исчерченность (за что она и получила название радиальной оболочки). Эта исчерченность обусловлена тем, что первичная оболочка пронизана канальцами, по которым при росте и созревании ооцита происходит его питание, а после овуляции во время нереста — проникновение воды под оболочку при образовании перивителлинового пространства. Изучение на электронном микроско-

Перед вылуплением в конце развития под воздействием выделения желёз вылупления эмбриона фермента гиалуронидазы происходит размягчение и растяжение оболочки икры, а диаметр ее увеличивается до 3,3 мм. Рост диаметра икры влечет за собой увеличение ее поверхности. Так, если в начале до попадания в воду площадь ее поверхности составляла 15,2 мм<sup>2</sup>, то после набухания она увеличивается до 28,3 мм<sup>2</sup>. Перед выклевом эмбрионов из оболочки на 220 (в среднем) сутки развития) площадь ее поверхности достигает 32,2 мм<sup>2</sup>. Таким образом, поверхность икринки после набухания увеличивается почти в 2 раза, в то время как поверхность желтка зародыша остаётся неизменной.

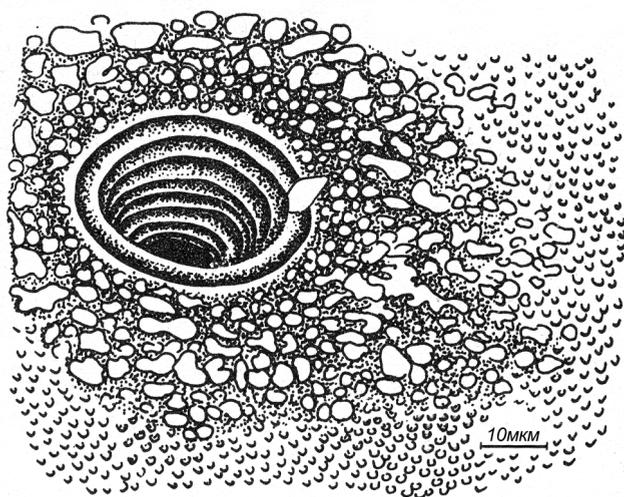
Перед вылуплением зародыша сотообразная структура внешней поверхности оболочки становится менее четкой, высота ворсинок значительно

пе строения внутренней оболочки до ее набухания показало, что на разломе отчетливо видны два типа разных по структуре слоев — плотные и волокнистые, которых насчитывается четыре — пять. Эти слои располагаются параллельно поверхности оболочки яйца. Толщина слоев различна: наиболее толстые (1,6–2 мкм) занимают срединную часть оболочки, а более тонкие (0,8–1,2 мкм) — периферическую. Волокнистые, состоящие из канальцев слои как бы связывают расположенные параллельно оболочке плотные слои. Чередование плотных и волокнистых слоев и создаёт видимую при большом увеличении светового микроскопа слоистость и радиальную исчерченность оболочки.

У неоплодотворенной икры толщина внутренней оболочки, по данным, полученным при помощи светового микроскопа, равна 24,6 мкм, вся ее толщина пронизана канальцами. Внутренняя ее поверхность слабо волнистая, на ней видны выходные отверстия канальцев диаметром 0,9–1,1 мкм (по данным электронного микроскопа). Стенки канальцев внутренней оболочки имеют 6–10 мембранных перегородок, соответствующих числу границ между волокнистыми и плотными слоями, которые делят канальцы на секции. Общее число канальцев варьирует от 1,8 до 2,2 млн. на одно яйцо. Как считает В. В. Рубцов (1977), перегородки в канальцах образуются в процессе набухания оболочек, что играет немаловажную роль в регулировании водного баланса икры и ограничении размеров перивителлинового пространства. Эти перегородки выполняют роль мембранного фильтра осморегуляторного типа. После оплодотворения при набухании икры и образовании перивителлинового пространства происходит растяжение и набухание оболочки. Толщина оболочки (по данным светового микроскопирования) составляет 39 мкм. Диаметр канальцев увеличивается до 1,2–1,5 мкм (рис. 40, 41).

Перед вылуплением под действием ферментов вылупления внутренняя поверхность первичной оболочки растворяется, и толщина ее становится неравномерной, а диаметр канальцев увеличивается (Бузников, 1959).

Как показывают расчеты, сделанные на основании данных, полученных при помощи электронного микроскопа, площадь, занимаемая отверстиями канальцев неоплодотво-



**Рис. 41.** Микропиле в ненабухшей оболочке икры омуля. Рисунок с фотографии, снятой при помощи сканирующего электронного микроскопа (Рубцов, Черняев. 1979).

ренных яиц, составляет в среднем около 0,063 мм<sup>2</sup>, т. е. 0,4%. После оводнения яиц и набухания оболочки площадь ее поверхности увеличивается с 15,2 до 28,3 мм<sup>2</sup>, а суммарная занимаемая отверстиями канальцев площадь составляет 0,25 мм<sup>2</sup>, или 0,9% поверхности оболочки.

Таким образом, увеличение поверхности оболочек яиц сиговых рыб при набухании на 99% происходит за счет растяжения и набухания основного вещества оболочек и только на 1% за счет увеличения диаметров канальцев.

Перед самым вылуплением зародыша под воздействием фермента вылупления — гиалуронидазы (Бузников, 1957, 1961) снова происходит увеличение поверхности яйцевых оболочек в среднем до 32,2 мм<sup>2</sup>, а площадь, занимаемая отверстиями канальцев, в этот период увеличивается до 1,0 мм<sup>2</sup>, что составляет уже 3,1% поверхности оболочки. В этом случае увеличение диаметра оболочек на 11% происходит за счет увеличения диаметра канальцев и на 89% — за счет растяжения основного гиалинового вещества оболочек.

Таким образом, оболочка икры сиговых рыб состоит из двух слоёв и имеет сложную архитектуру. В процессе развития оболочка способствует прикреплению икры к субстрату, водо- и газообмену. Она защищает эмбрион от всевозможных внешних повреждений, как химического (растворённые в воде токсические вещества), так и механические (лёд, шуга, твёрдый сток и поедание икры донными беспозвоночными). В свою очередь сама оболочка подвергается воздействию ферментов и продуктов жизнедеятельности развивающегося зародыша до момента его вылупления.

## **4.5. Метод бокового микрокопирования для изучения живой икры**

Для исследования икры и отслеживания особенностей эмбрионального развития рыб, в стенах Байкальской лимнологической станции Восточно-Сибирского Отделения АН СССР (ныне Лимнологический институт Сибирского Отделения РАН), был разработан метод вертикальной камеры, совмещённой с боковым микрокопированием (Черняев, 1962). Этот способ исследования признан многими эмбриологами и, в частности, на кафедре ихтиологии Биологического факультета Московского государственного университета и за рубежом (Balon, 1985).

Для наблюдения и контроля за развитием икры на сиговых рыбозаводах пользуются тремя оптическими устройствами: микроскопами, бинокулярными стереоскопическими микроскопами и препаровальными лупами. Как правило, применяемые микроскопы типов МБД, МБИ, МБР дают достаточно сильное увеличение для наблюдения за спермой. Однако для рассмотрения икры имеющиеся на них объективы слишком большое увеличение. Икру сиговых рыб удобно исследовать с помощью геологического микроскопа. Объектив этого микроскопа с увеличением  $\times 4,7$  обладает достаточно большим полем обзора для рассмотрения одной икринки диаметром около 3 мм. При этом получается не прямое изображение, а перевернутое.

Стереоскопические микроскопы марок МБС-1 и МБС-2 имеют достаточную разрешающую способность для исследования икры сиговых и дают прямое изображение на всех этапах развития. Наиболее удобен стереоскопический микроскоп МБС-1, так как его можно легко переносить с одного рабочего места на другое. Обычные препаровальные лупы, которые дают небольшое увеличение, применяются при массовых промерах и подсчетах икры и личинок.

Долгое время эмбриологические исследования рыб проводились преимущественно на фиксированном материале и при помощи микросрезов. Изучались процессы формирования зародыша, его микроскопическое строение, а внутренняя структура, особенно кровеносная система, из-за свертывания и помутнения белка оставалась невидимой. Поведение зародыша наблюдать было практически невозможно.

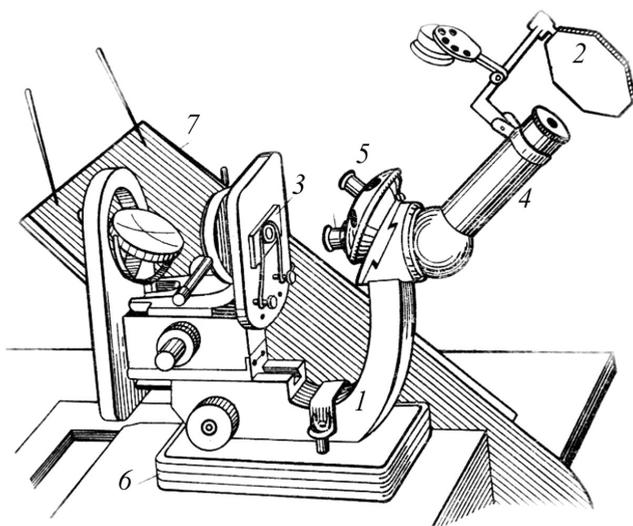
Основателем морфоэкологического направления в эмбриологии рыб С.Г. Крыжановским и его учениками была разработана методика наблюдения и зарисовки живой развивающейся икры. Икру помещали в сферическую кювету или на часовое стекло и рассматривали под микроскопом, обычно, при слабом увеличении объектива ( $\times 8$  для мелкой икры,  $\times 3,7$  — для более крупной,  $\times 1$  — для очень крупной). Плазменные и клеточные структуры живой икры сиговых рыб в отличие от фиксированной прозрачны, благодаря чему можно рассматривать всю её толщу. Если эмбрионы подвижны, на них воздействуют наркотическими средствами — уретаном, хлорэтаном, спиртом (для осетровых), разведенным водой до 0,5%-ной концентрации, прибавляя их по каплям.

При исследовании развития икры байкальского омуля, сига и чёрного байкальского хариуса (Черняев, 1968, 1973, 2001) был успешно применён способ бокового микрокопирования, который основан на свойстве икринок ориентироваться анимальным полюсом вверх. При этом способе микрокопирования клеточные и анатомические структуры зародыша не накладываются на светопоглощающие включения яйца (меланофоры и эритробласты) и интенсивно окрашенные каротиноидными пигментами жировые капли и белково-каротиноидными комплексами желтка. Это позволяет обнаружить структуры зародыша, невидимые при обычном микрокопировании.

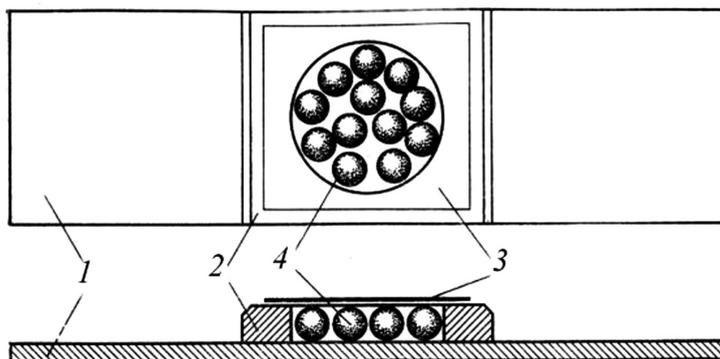
Достаточно крупная (2–5 мм) икра сигов содержит много каротиноидов, которые придают ей окраску от бледно-жёлтой до ярко-оранжевой в зависимости от вида рыбы, диаметра икринки и состава пигментов. Интенсивнее всего окрашены жировые капли, которые, подстилая на анимальном полюсе развивающийся зародыш, выполняют гидростатическую функцию. Вследствие этого зародыш постоянно занимает верхнее положение головным отделом внутри яичевой оболочки, т.е. находится в наиболее обширной части перивителлинового пространства. При рассмотрении икры со стороны анимального полюса свет, идущий от конденсатора микроскопа, в значительной степени поглощается в толще окрашенной икринки. Из-за прозрачности тканей зародыша, который расположен над интенсивно окрашенными жировыми каплями, наблюдать и зарисовывать его строение при классическом положении микроскопа очень трудно.

Для рассмотрения икры сбоку микроскоп горизонтально закрепляют в специальной подставке, в результате чего оптическая ось объектива занимает горизонтальное положение. Предметный столик располагается вертикально. Наклонный тубус, повернутый в сторону наблюдателя, сохраняет обычное положение под углом  $45^\circ$  (рис. 42).

Для микрокопирования икру помещают в камеру из органического стекла, которая изготавливается следующим образом. На пластинку оргстекла размером с обычное предметное стекло ( $75 \times 25$  мм) дихлорэтаном, хлороформом или уксусной кислотой приклеивают другую пластинку размером немного больше покровного стекла и толщиной, несколько превышающей диаметр исследуемой икры (около 3 мм для сигов и омуля). В центре её просверливают отверстие диаметром 16 мм — немного меньше размера покровного стекла. В это отверстие вносят пипеткой несколько (около 20) живых икринок, камеру заполняют водой и покрывают покровным стеклом так, чтобы в ней не оставалось воздуха (рис. 43). За счет поверхностного натяжения покровное стекло своими краями плотно примыкает к корпусу камеры, которую зажимают в клеммы предметного столика микроскопа. Зародыши



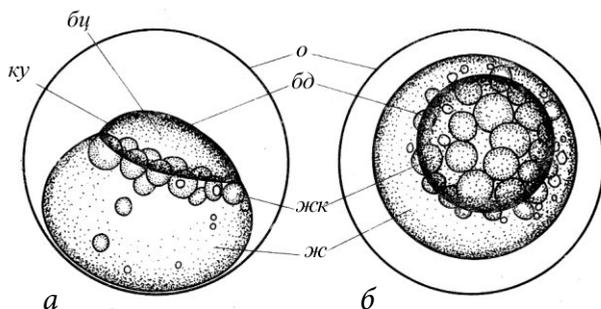
**Рис. 42.** Установка микроскопа при боковом микрокопировании (по Черняев, 1962). 1 — тубусодержатель микроскопа; 2 — рисовальный аппарат; 3 — вертикальная камера; 4 — тубус окуляра; 5 — объективы; 6 — подставка-держатель микроскопа; 7 — рисовальный стол



**Рис. 43.** Вертикальная камера (вид сверху и сбоку): 1 — несущая пластинка; 2 — корпус; 3 — покровное стекло 4 — икра

за счёт собственных гидростатических свойств поворачиваются в поле зрения микроскопа анимальным полюсом вверх и становятся доступными для рассмотрения сбоку.

На рис. 44, *a* изображена икринка омуля на стадии бластулы так, как она видна в обычный микроскоп. Бластодиск, образованный очень мелкими клетками, почти незаметен. Жировые капли, интенсивно окрашенные каротиноидами в ярко-оранжевый цвет, собраны под бластодиском и сильно поглощают свет. (Сам желточный мешок также окрашен в оранжевый цвет и при таком увеличении кажется желтым). Бластоцель только угадывается по граничащему с ним сгущению клеток в области краевого узелка, оболочка яйца при таком обозрении икринки равно удалена от желточного мешка. Все это крайне затрудняет наблюдение за икрой, особенно на ранних стадиях развития.



**Рис. 44.** Икра омуля при различных способах микрофотоирования:

*а* — боковом, *б* — обычном (вертикальном)

Обозначения: *о* — оболочка; *бд* — бластодиск;

*бц* — бластоцель; *ку* — краевой узелок;

*ж* — желток; *жск* — жировые капли

На рис. 44, *б* изображена та же икринка, обозреваемая сбоку. Бластодиск четко выделяется на фоне перивителлиновой полости: в нем ясно заметны бластоцель и сгущение клеток краевого узелка. Жировые капли собраны под бластодиском. При таком способе обозрения икринки клеточные структуры не заслоняются жировыми каплями и хорошо видны; таким образом, наблюдатель имеет более полное представление о положении зародыша и желточного мешка внутри оболочки относительно субстрата.

Описанный способ позволяет наблюдать за развитием икры, точно определять стадии развития, особенно ранние, не прибегая к фиксации зародыша, и делать детальные рисунки с помощью рисовального аппарата и рисовального столика, наклонённого к исследователю под углом  $45^\circ$ . Возможность просматривать сразу массовый материал позволяет вести наблюдение за развитием икры на рыбоводных заводах, устанавливать степень её оплодотворения и определять стадии развития (что очень важно для избежания потерь икры при перевозке на чувствительных к механическому воздействию стадиях развития — после бластулы и до замыкания желточной пробки).

Для зарисовки икры и эмбрионов применяется складной рисовальный столик (рис. 45) размером  $36 \times 24$  см, сделанный из многослойной фанеры толщиной 10 мм. В опорной плоскости рисовального столика прорезано отверстие размером  $18,5 \times 12$  см, в которое при сложении столика вкладывается упорная планка, удерживающая рисовальный столик (верхнюю его поверхность) в рабочем положении под углом  $45^\circ$  к плоскости рабочего стола.

По краям отверстия опорной плоскости рисовального столика имеются пазы, а в дальнем конце упорной планки ввернуты штифты для удержания ее в рабочем положении. В полевых условиях подставка для микроскопа изготавливается путем пропиливания в толстом куске дерева паза под тубусодержатель, который фиксируется любыми щепками в виде клиньев.

А.Р. Рубенян (1976) предложил использовать в качестве микроскопа бинокулярную лупу МБС-1 или МБС-2, закрепив ее основание в вертикальном положении путем вдавливания в пенопласт и обеспечив тем самым горизонтальное микрофотоирование.

Вертикальная камера для рассмотрения икры крепится к световому люку предметного столика микроскопа. Этот способ значительно облегчает и упрощает микрофотоирование развивающейся икры и позволяет быстро определить процент оплодотворения.

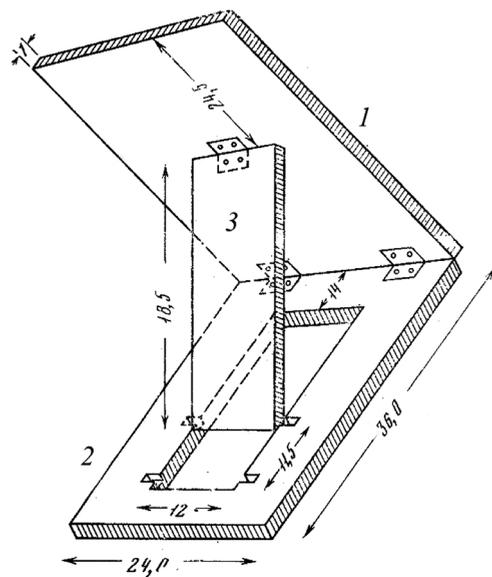


Рис. 45. Складной рисовальный столик:

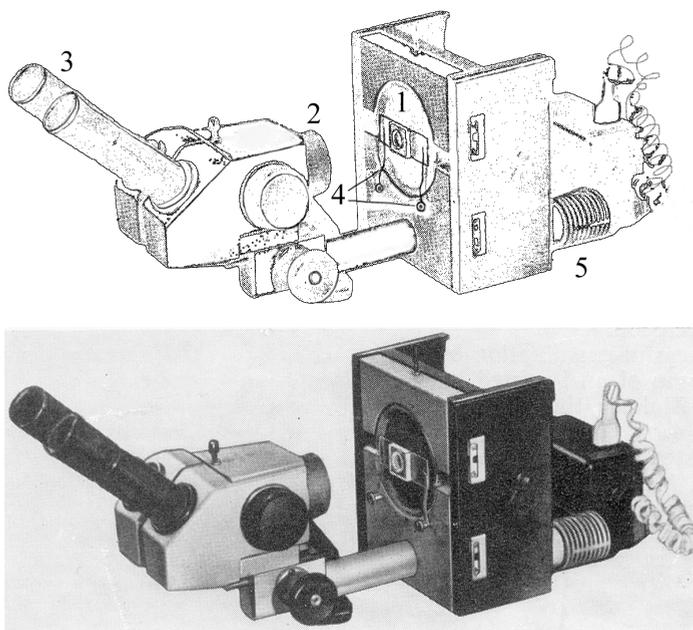


Рис. 46. Бинокулярная лупа МБС –1 с вертикальной камерой, модернизация А.Р. Рубеняна. 1. Световой люк предметного столика. 2. Объектив микроскопа. 3. Тубусы с окулярами. 4. Клеммы для удержания камеры в вертикальном положении. 5. Осветительное устройство.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ

### 5.1. Нерест

подавляющее число видов сиговых рыб (26 видов из 30 описанных) нерестует в осенне-зимний период. Особенности размножения сиговых рыб, нагуливающих в озере и нерестующих в реках, в настоящей работе рассматриваются на примере байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*, Pallas, 1775). Это эндемичная (на уровне подвида *Coregonus autumnalis*, 1776) байкальская форма, близкая по систематическому положению к другому подвиду — ледовитоморскому (арктическому, енисейскому) омулю (*Coregonus autumnalis autumnalis* Pallas, 1776), по классификации Ю.С. Решетникова (1980, 2002). Это пресноводная (в отличие от полупроходного арктического омуля), литофильная, осенненерестующая рыба с многократным икрометанием, относящаяся к группе пелагических сегов с конечным ртом.

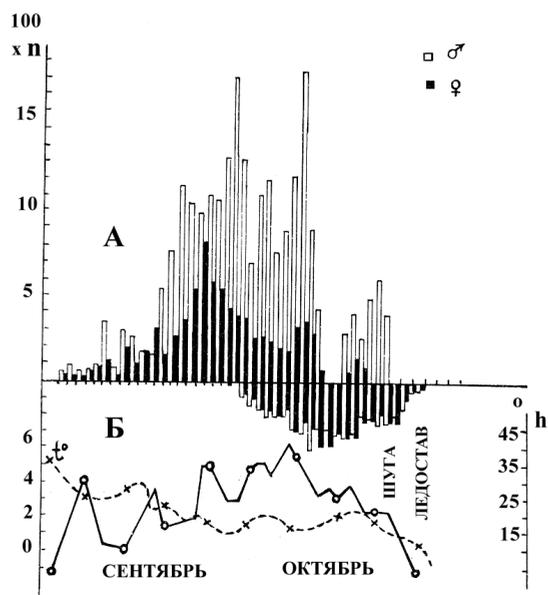
Экологические особенности размножения омуля приводятся на основании личных наблюдений и литературных данных (Верещагин и Сидорычев, 1929; Тюрин и Сосинович, 1937; Мухомедияров, 1942; Селезнев, 1942; Мишарин, 1953, 1958; Стариков, 1953, 1989; Нейман, 1961; Краснощекоев, 1968, 1981; Черняев, 1968, 1982; и др.)

Размножение и развитие омуля происходит в воде горных рек и речек, характеризующихся низкой минерализацией воды гидрокарбонатного типа (21–135 мг/л) для малых притоков и гидрокарбонатно-кальциевого типа для крупных притоков Байкала (44–400 мг/л). Насыщение воды кислородом колеблется от 89,5 до 101,4%, а содержание углекислого газа изменяется в пределах 1,6–5,6 мг/л.

В озере Байкал обитают четыре экологические расы омуля, нерест которых происходит в определенных притоках озера. Северобайкальская (ангарская) пелагическая раса нерестует в реках Верхняя Ангара и Кичера, селенгинская пелагическая раса — в реке Селенга. В реках, впадающих в Чивыркуйский залив, и другие небольшие притоки западного и восточного побережий Байкала мечет икру придонно-пелагическая чивыркуйская раса омуля. Посольская раса омуля, тоже относящаяся к придонно-пелагической, размножается в притоках Посольского сора (реки: Большая, Абрамиха, Култучная и Толбузиха). Численность ее популяции в значительной степени определяется рыбоводными мероприятиями, осуществляемыми на Большереченском рыбоводном заводе с 1933 года.

Самцы байкальского омуля достигают половой зрелости на 4–5 году жизни при длине около 300 мм и массе 300–400 г. Самки созревают на 5–6 году жизни при длине 350 мм и массе 400–600 г. Плодовитость омуля изменяется с возрастом самок от 9 до 30 тыс. икринок, средняя у посольской расы 23,6 тыс. икринок (Мишарин, 1958; Смирнов, Шумилов, 1974; Смирнов и др., 2009).

Гонады у половозрелых и созревающих самок начинают расти и развиваться с наступлением лета. В период интенсивного питания, в начале и второй половине лета и к началу осени развитие половых продуктов достигает максимума. В июне — июле гонады находятся на II, в августе — на III, в сентябре — на IV стадии зрелости (Смирнова-Залуми, 1969). На последней стадии развития гонад омуль в конце сентября входит в реки. Изучение соотношения полов на нерестилищах и результатов мечения покатного омуля, а также данных о степени зрелости половых продуктов установлено, что самки омуля нерестуют не каждый год. Число самок, пропускающих нерест, при снижении обеспе-



**Рис. 47.** Гистограмма отлова производителей байкальского омуля (верхняя часть А) и использования рыбоводами созревших производителей для искусственного оплодотворения по мере созревания. (нижняя часть Б) на фоне гидрологических параметров р. Большой  
 h — уровень воды в реке,  $t^{\circ}$  — температура воды

ченности кормом и увеличении численности популяции, возрастает, а плодовитость их снижается (Анохина, 1967; Шумилов, 1969).

Как правило, начало миграций косяков созревающих производителей к приустьевым пространствам нерестовых рек зависит от удаленности нерестилищ от устьев рек: чем короче миграционный путь омуля к нерестилищам, тем позже и при более низкой температуре он заходит в реку и наоборот (Шумилов, 1971).

По наблюдениям К.И. Мишарина (1958), омуль заходит в реки только при относительном выравнивании температуры воды в озере и в притоках (гомотермии) на уровне 6–9°C. Различают сентябрьский и октябрьский заходы на нерест. На нерестилища производители поднимаются, главным образом, в темное время суток, со скоростью 10–12 км в сутки. Разгар нереста наблюдается в сумерки, с вечера до полуночи, с максимумом от 20 до 24 часов.

Днем омуль отстаивается на участках реки с замедленным течением, скорость которого не превышает 20–35 см/сек. Обычно на нерестилищах преобладают самцы, которые составляют в среднем 65% общего числа производителей. Это вызвано, с одной стороны, тем, что самцы приходят на нерест ежегодно, а самки, как правило, через год, а с другой — быстрым скатом с нерестилищ отметавших икру самок и задержкой самцов, ожидающих подхода следующих косяков. Основную массу нерестового стада (70–95%) составляют 6–8-летки. С начала XXI века наблюдается постарение стада: в реку Большую заходят более крупные производители омуля (в возрасте 9–13 лет).

На основании многолетних данных журналов учета отлова и отсадки в садки производителей омуля, собранных старшим рыбоводом Большереченского рыбоводного

завода П.С. Стариковым, выстроена гистограмма (рис. 47) динамики созревания самок по числу использованных для искусственного оплодотворения. Необходимо учесть, что все зашедшие на нерест в реку самцы в период нереста находятся с текучими половыми продуктами. Настоящая гистограмма показывает не только динамику созревания самок в нерестовый период в зависимости от гидрологических факторов, но и то, что нерестующая популяция омуля состоит из нескольких (5–6) последовательно зашедших с Байкала разновозрастных и разногомерных косяков.

## 5.2. Особенности нерестового поведения сиговых рыб

Первыми к местам нереста, как правило, подходят крупные, покрытые жемчужной сыпью «брачного наряда» самцы с уже текучими половыми продуктами и крупные — старшевозрастные самки. Сигналом к овуляции и появлению текучих самок является температура воды в реке  $5^{\circ}\text{C}$ . Массовое созревание половых продуктов самок происходит при температуре  $2^{\circ}\text{C}$ . Перед ледоставом реки, поздней осенью, уже при отрицательных значениях температуры воздуха, во время снегопада, по поверхности реки начинает сплывать «сало» — смесь снега и воды. При дальнейшем переохлаждении воды в её толще происходит кристаллизация в виде ледяных иголок — шуги, которая налипает на подводные предметы и дно, образуя донный лед. В этот момент и происходит массовый нерест омуля.

В.П. Селезнев (1942) описывает нерест омуля следующим образом.

«Готовая к икрометанию самка приподнимает жаберные крышки и грудные плавники и делает поступательное движение против течения вперед и вверх. Как правило, два самца плотно прилегают к ней с боков, с двух сторон подхватывают самку, иногда хватаясь ртом за грудные плавники. Каждая чешуйка тела самцов покрыта роговым наростом (бугорком)

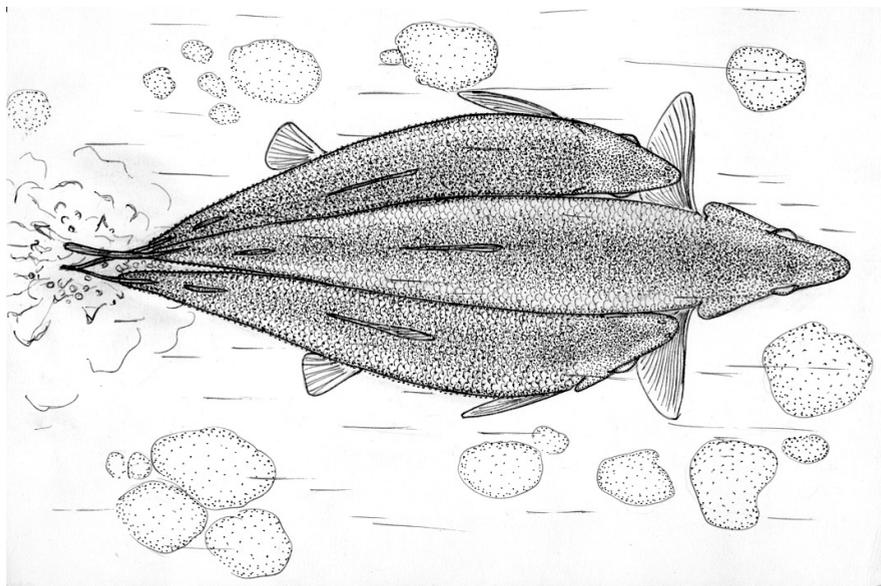
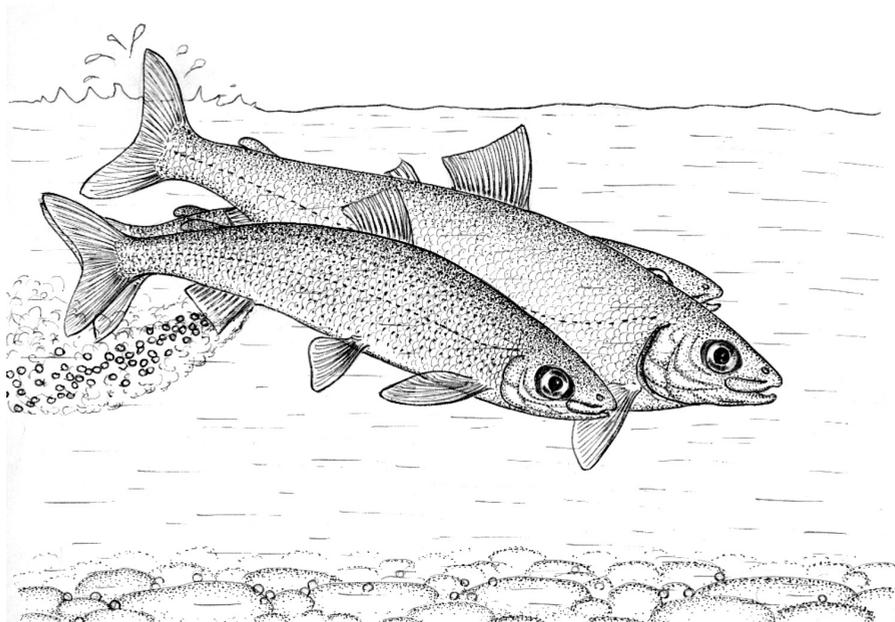


Рис. 48. Момент нереста байкальского омуля. Вид сверху.



**Рис. 49.** Момент нереста байкальского омуля. Вид сбоку

эпидермиса, образуя «жемчужную сыпь» брачного наряда. У самок брачный наряд выражен слабее, и роговые бугорки, как правило, имеются только на задней части туловища и на хвостовом стебле. Роговые наросты брачного наряда способствуют сцеплению самцов с самками в момент икрометания. Тела самцов в это время изгибаются таким образом, что их хвостовые и анальные плавники соприкасаются друг с другом ниже тела и хвоста самки. Находящаяся в полости тела самки овулировавшая икра под давлением самцов и сокращения мышц тела самой самки свободно вытекает наружу. В этот момент половые отверстия максимально сближены, и анальные плавники самцов образуют зону завихрения воды, куда и выпускаются молоки. Перемешиваясь со зрелыми икринками, сперма омулей, сохраняющая в воде подвижность только в течение трех минут, обеспечивает процесс оплодотворения на быстром течении и даже при наличии кристаллов льда (шуги) в воде. Подталкивая самку против течения, самцы стремятся поднять ее к поверхности. Все три рыбы проплывают 1,2–2 метра. При этом голова самки опущена вниз, а ее находящийся у поверхности воды хвост совершает частые маховые движения, сопровождающиеся характерными всплесками испаряемой воды. После вымета одной порции икры рыбы, отделившись друг от друга, пассивно сносятся течением на 5–7 м вниз и, снова объединившись, приступают к следующему икрометанию. Самка может выметывать икру и при наличии только одного самца. Отнерестившиеся самки скатываются вниз по реке обратно в озеро тотчас после икрометания, а самцы несколько позднее. Скат отнерестовавших производителей непродолжителен. Отмечены случаи, когда омули зимуют в устьях рек.

Резюмируя работу Е. Фабрициуса и его коллеги А. Линдрота (Fabricius, Lindroth, 1953), проводивших исследования нереста сига (*Coregonus lavaretus* L) в проточных пресново-

дных аквариумах, В.В. Барсуков (1964) дополняет сведения о поведенческих особенностях озёрных сигах на нерестилищах. Сиги не защищают территорию нерестилищ, не атакуют друг друга и не образуют временных пар, как это наблюдалось у гольцов и хариусов. Каждая особь нерестует с различными партнёрами. Подтверждая наши наблюдения, эти авторы показывают, что соприкасаясь боками и согласуя синхронные плавательные движения, рыбы устремляются к поверхности воды и вблизи её вымётывают порцию икры и молоко, после чего сразу расходятся в разные стороны. Эти наблюдения полностью подтверждают предположение Ваглера (Wagler, 1941) о значении «жемчужной сыпи» на боках производителей сигах для сохранения контакта между партнёрами при нересте, особенно в вечернее и ночное время, когда зрительные контакты практически отсутствуют.

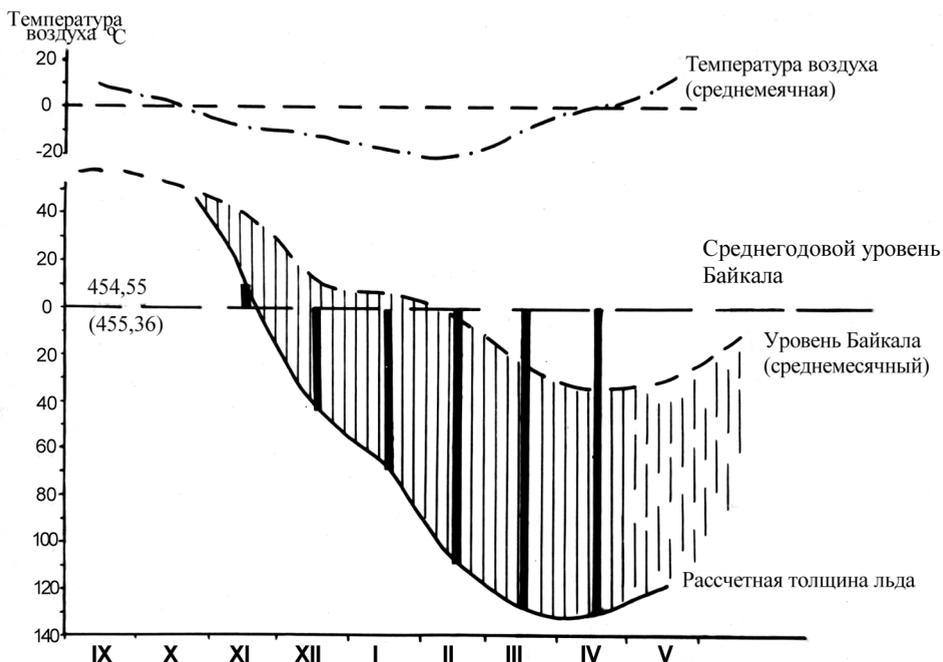
Обладающая несколько большим удельным весом, чем вода, икра сносится на десятки метров вниз по течению. Оплодотворяемая и набухающая икра в свободном падении опускается на дно реки, инкрустируя свои еще клейкие оболочки песком или приклеиваясь к каменистому субстрату, на котором и происходит её полное набухание. Через два часа затвердевшие оболочки икры омуля выдерживают нагрузку на раздавливание до 2 кг на каждую икринку. Этот процесс детально изучен и описан А.И. Зотиным (1961) в монографии о водном обмене икры рыб и круглоротых.

В случае попадания набухающей икры на смесь снега и воды или прилипшей к камням шуги икринка набухает, раздвигая кристаллы льда, и инкапсулируется в него, осуществляя дальнейшее развитие вплоть до вылупления личинок, будучи замороженной в лед — в состоянии «пагона» (Черняев, 1971, 1982, 2004). Как отмечал еще И.Г. Юданов (1939), инкапсулированная в лед икра сиговых рыб, в частности, ряпушки, нерестящейся в реке Обь, не подвергается заморным явлениям, заражению сапролегнией и выеданию хищниками даже в непроточных водоемах (Подробнее об этом в главе «Температура»).

По данным К.И. Мишарина (1958), проводившего исследования на реке Верхняя Ангара в зиму 1942–43 гг., в зависимости от скорости течения икра распределялась на нерестилищах следующим образом. На очень слабом течении (до 10 см/сек) — 9%, на слабом течении (до 30 см/сек) — 18%, на среднем (50–60 см/сек) — 34%, на быстром (70–80 см/сек) — 26%, на очень быстром (1 м/сек и выше) — 13%. Зимой на участках нерестилищ со слабым течением икра полностью погибла. На нерестилищах со средней скоростью течения, расположенных на глубинах 30–80 см, в конце зимы было обнаружено 86–90% живой икры.

Средняя плотность залегания икры, по данным К.И. Мишарина (1958), колебалась от 2,3 до 11,2 тыс. икринок на 1 кв. метр. 70% выметанной икры приклеилось на крупную гальку, 12% на мелкую гальку, 5% на песок и 11% на ил. Зимой на илах было обнаружено много погибшей икры. Неоплодотворенная икра сиговых рыб партеногенетически развивается довольно длительное время, проходя стадии ложного дробления и ложной гастрюлы. На 35–40 сутки развития наступает полная гибель неоплодотворенной икры. При этом происходит обесклеивание ее вторичной оболочки, и икра выносится течением реки с нерестилищ. Как правило, погибшая икра поражается грибом сапролегнией, гифы которой, прорастая через оболочку икры, увеличивают диаметр погибшей икры, что способствует ее ускоренному удалению с нерестилищ.

«Хорошие» нерестилища, характеризующиеся высоким процентом выживания отложенной икры, обычно располагаются в среднем течении рек с галечным грунтом и на разных участках достигают ширины 20–100 м. Глубина реки на лучших нерестовых площадях колеблется от 30 до 200 см. В зависимости от сезона года скорость течения варьирует от 0,5 до 1 м/сек. Температура воды в период развития в сентябре равна 7–8°С, в октябре



**Рис. 50.** Динамика намерзания ледяного покрова в заливе Мухор Малого моря Байкала на нерестилищах озерного сига

опускается до  $3,2^{\circ}\text{C}$ , в ноябре до  $0,34^{\circ}\text{C}$ , в декабре до  $0,09^{\circ}\text{C}$ , в январе снижается до  $0,04^{\circ}\text{C}$ . В феврале за счет подрусловых вод температура возрастает до  $0,08^{\circ}\text{C}$ , в марте до  $0,15^{\circ}\text{C}$ , в апреле до  $0,24^{\circ}\text{C}$ , а в мае она составляет уже  $4,2^{\circ}\text{C}$  (Мишарин, 1958). Часто в момент ледостава в конце октября на нерестилищах образуется донный лед, что приводит к промерзанию почти половины «полезной» площади нерестилищ, если температура льда будет ниже  $-4^{\circ}\text{C}$  (Черняев, 1971, Tcherniaev, 1977). Ледяной покров на реках северных районов Восточной Сибири держится до середины мая — начала июня. Толщина льда на нерестилищах в зависимости от скоростей течения, мощности снегового покрова и обилия грунтовых вод колеблется от 0,5 до 1 м, а иногда покрывает всю поверхность нерестовых площадей в виде многометровой наледи.

Французские исследователи (Dubois, Dziedzic, 1989) в декабре 1985 года с помощью гидрофонной техники, подводных телекамер и водолазного снаряжения в расположенных в Альпах озерах Франции Аннси, Леман (Женевское) и Экебелетте проводили наблюдения за нерестом озёрного сига (*Coregonus lavaretus*). Исследования велись на восстановленных путём отсыпки банкетов крупного гравия нерестилищах на глубинах 30–45 м в 80–100 м от берега. Рукотворными нерестовыми площадями воспользовались с теми же целями и производители голец (*Salvelinus alpinus*). Было обнаружено, что производители сига при плавании издают шумы, не превышающие 20 Hz. Во время икротетания при трении обряженных в брачный наряд в виде «жемчужной сыпи» хвостовой части самок и полностью покрытых роговыми выростами на каждой чешуйке самцов образуется шум, носящий характер краткосрочных (0,5–2 сек), скрипучих звуков с частотой нижнего предела порядка 10 Hz и уровнем общего шума в 50 db. Периодически эти звуки прерываются всплеском с поверхности воды, куда самцы стремятся при нересте вытолкнуть самку.

Посторонние шумы на нерестилищах происходят от активно питающихся икрой сигов и гольцов — налимов (*Lota lota*), пескарей *Gobio gobio*) и гольянов (*Phoxinus phoxinus*), производящих шум от 160 Hz до 6 KHz. Эти потребители икры, вероятно, привлекаются не только запахами половых продуктов сигов, но и специфическими шумами нерестового поведения.

### 5.3. Выживание икры сиговых рыб на речных нерестилищах

Многочисленные данные отражают выживаемость икры на речных нерестилищах, главным образом, для байкальского омуля. Так выживание икры в р. Селенге варьировало в разные годы с 1,0 до 48,9% (Мишарин, 1958; Краснощекоев, 1981; Афанасьев и др., 1984; Воронов, 1994). Для рек Верхняя Ангара и Кичера — от 3,2 до 46,8% (Афанасьев и др., 1984; Шумилов, 1971). В реке Баргузин выживаемость составила 0,02 до 1,0% (Афанасьев др., 1984). В реке Сокна в Норвегии выживаемость определена в 44% (Scurdal et al., 1985).

Как считает В.Д. Богданов (2007), чьи данные мы здесь приводим, гибель икры сиговых рыб на речных нерестилищах возможна по следующим причинам: нарушения в процессе оплодотворения, нарушения в процессе развития зародыша, поедание икры рыбами и беспозвоночными, паразитарные заболевания, а также перемерзание нерестилищ и вынос икры за пределы нерестилищ.

Исследования дрефта (сноса икры и личинок в потоке воды) на реках Северного Урала проводились В.Д. Богдановым (2007) на реке Манья (приток р.Северная Сосьва третьего порядка), а также реках Сыня, Войкар, Сось и Харбей. При сборе материала применялся метод учета стока (Пахоруков, 1980; Павлов и др. 1981; Богданов, 1997), с использованием конусной сети из капронового сита № 20, длиной 2,5 м, с площадью входного отверстия 0,25 м<sup>2</sup>. Для оценки концентрации икры в потоке воды была использована предложенная Д.С. Павловым и др. (1981) формула, учитывающая количество икринок и личинок в 100 м<sup>3</sup> за расчетный период времени.

В результате В.Д. Богдановым (2007) составлена графическая схема динамики выноса икры сиговых рыб с речных нерестилищ р. Манья за 1979–80, 1983–84, 1984–85, 1985–86 сезоны развития (рис. 51).

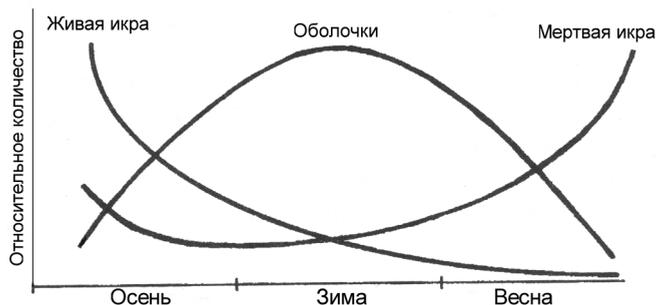


Рис. 51. Схема динамики выноса икры сиговых рыб с нерестилищ в период инкубации по В.Д. Богданову (2007).

Осенью во время нереста в пробах преобладала икра на ранних этапах развития. Но в зимний и особенно весенний периоды отлавливалось значительное количество поврежденных икринок либо оболочек икры со следами погрызов водными беспозвоночными. Некоторые сведения о выедании икры сиговых рыб водными насекомыми-хищниками имеются в работах В.С. Юхневой (1967), J. Zawisza, T. Backiel (1970), И.П. Шумилова (1971), О.П. Стерлиговой, А. Павловского (1984), М.Г. Воронова (1994). Так, по материалам И.П. Шумилова (1971), потери фонда икры от отложенного на нерестилищах могут составлять 28,6%.

При сопоставлении численности погибшей икры с количеством вылупившихся личинок пеляди, было вычислено, что выживаемость этого вида на нерестилищах реки Манья соответственно составила: поколения 1979 года рождения — 91,4%, 1980–92,9%, 1981–90,7%, 1982–90,4%, 1983–77,1%, 1984–59,5%, 1985–77,65 и 1986–92,5% (Богданов, 1990). Основными потребителями выметанной сиговой икры в зимний период, по данным В.Д. Богданова с соавторами (1984), оказались личинки поденок (*Ephemeroptera*), веснянок (*Plecoptera*), ручейников (*Trichoptera*) и жуков-плавунцов (*Dytiscida*).

Среди рыб, поедающих в нерестовый период икру сиговых необходимо отметить в первую очередь хариуса (*Thymallus arcticus*), молодь налима (*Lota lota*), бычка-подкаменщика (*Cottus cottus*), усатого гольца (*Nemachilus barbatulus*), обыкновенного гольяна (*Phoxinus phoxinus*), ерша (*Gymnocephalus cernuus L*), ельца (*Leuciscus leuciscus*), молоди язя (*Leuciscus idus*) и уже отнерестовавших сиговых — сига-пыжьяна и тугуна, активно питающиеся крупной икрой чира и самого сига-пыжьяна (Юданов, 1932; Москаленко, 1958).

Магаданские ихтиологи под руководством А.В. Шестакова (1996, 1998), исследуя процессы нереста и ската личинок сиговых рыб в бассейне реки Анадырь, впадающей в Берингово море, установили, что по времени начала нереста последовательность была следующей: нельма, валец, ряпушка, сиг-горбун, чир, сиг-востряк. Так, массовый нерест нельмы происходил во второй — третьей декаде сентября на плесах глубиной 2–3 метра с песчано-галечным дном при температурах воды 3–6°С. Икротетание валька в реке Анадырь отмечено в конце сентября — начале октября. Первые текущие самки ряпушки и сига-горбуна были обнаружены в третьей декаде октября. Нерест чира начинается с появлением шуги во второй половине октября и продолжается около месяца. Сиг-востряк нерестует позже других видов сигов — в конце октября уже подо льдом при температурах воды порядка 0°С, причем его нерестилища, также как и у валька, расположены в верхних участках реки с быстрым течением и глубинами 1–2,5 м.

## 5.4. Выживание икры сиговых рыб в озерных условиях

При нересте в озерах в зависимости от того, покрыты ли они в это время ледяным покровом (Байкал, Ладожское, Чудское, Онежское и др.) или свободны ото льда (Иссык-Куль, Севан, Женевское и др.), поведенческие реакции производителей сиговых рыб несколько отличаются.

Как показали наши наблюдения на незамерзающих озерах Иссык-Куль и Севан, нерест сигов происходит в куполообразных, восходящих со дна озер к поверхности водяных потоках, отличающихся более высокой температурой и меньшей минерализацией от воды этих высокогорных озер. Вода в подводные источники поступает со склонов окружающих озера горных массивов, просачиваясь через толщу пород. Это особенно хорошо выражено в солоноватоводном озере Иссык-Куль, где производители разных

видов сиговых рыб вынуждены нерестовать на общих нерестилищах с пресной водой, образуя «чудесные» межвидовые гибриды. Аналогичные примеры использования восходящих потоков воды и донных нерестилищ севанским сигом наблюдал А. Р. Рубенян (1984) и на озере Севан.

Необходимо отметить, что в проточных озерах, таких как Байкал, Ладожское, Чудское и другие, уровень воды в зимний период снижается из-за уменьшения ее притока с водосборной площади. Таким образом, увеличение толщины ледяного покрова за счет низких температур воздуха совпадает с процессом опускания нижней кромки льда, приводя к механическому и температурному воздействию на свободные во время нереста ото льда нерестовые площади дна водоемов.

При исследовании размножения и развития озерного сига в заливе Мухор Малого моря озера Байкал (Черняев, 1973) нами было обнаружено значительное истирание брюшных и анального плавников у производителей сигов после икрометания подо льдом на песчаных грунтах. Это травмирование кожного эпителия (до крови) и костных лучей плавников могло произойти только во время нереста непосредственно под нижней кромкой ледяного покрова о песчаный субстрат нерестилищ. Сразу после оплодотворения и набухания икра в эту же ночь, по всей вероятности, инкапсулируется в лед и переходит в состояние «пагона» за счет нарастания ледяного покрова, иначе она будет уничтожена байкальскими бычками-подкаменщиками, либо ракообразными — гаммаридами и плоскими червями — планариями. Биомасса всех этих пожирателей икры составляла на заиленных песках 882 кг/га, а на чистых песках — не менее 200 кг/га (Кожов, 1962). Косвенным доказательством того, что не замороженная в лед икра сигов выедается хищниками, явилось обнаружение в желудках многих щук, пойманных в заливе Мухор в осенне-зимний период нереста озерного сига, бычков, желудки которых, в свою очередь, были набиты набухшей икрой сигов (Черняев, 1973).

С совершенно иными условиями размножения сигов столкнулись канадские исследователи Мишель Эно и Режан Фортэн (M. Henault, R. Fortin, 1991). Изучая сигов Корочьего озера в Канаде, в провинции Квебек (Lac des Ecores, Quebec), они обнаружили сига (*Coregonus artedii*), нерест которого происходил с середины мая по начало июня на глубине более 20 м при температуре воды на этом горизонте 6°С. Половозрелые самки достигали 220–260 мм в возрасте 2–3 лет и имели плодовитость 2800–8000 икринок.

По данным Смольянова (1957, 1966), Турдакова и Никитина (1972), Лебедевой (1976), Решетникова (1980), Летичевского (1983), Богданова, Мельниченко (2007) и на основании собственных материалов (Черняев 1968, 1973, 1982, 1990), составлены сводные таблицы абиотических параметров размножения и развития сиговых рыб (таблицы 8 и 9).

## **5.5. Особенности вылупления, ската с нерестилищ и перехода на активное питание личинок сиговых рыб**

Сам процесс выхода из оболочек икры и пик ската личинок сигов с нерестилищ приходится на вечернее и ночное время (Аверьянова и др. 1994). Появление новой генерации сиговых рыб осуществляется именно в ту фенологическую фазу весны, когда в нагульном водоеме, в котором личинки должны перейти на активное (экзогенное) питание (для Байкала это прибрежно-соровая система озера), еще не сошел ледяной покров. Под нижней кромкой разрушающегося льда озера и соров (заливов) в 10-сантиметровом слое воды происходит «цветение» водорослей (открытое в 1930 г. гидробиологом проф. В. Н. Ясницким), и наблюдается концентрация нанопланктона (науплии копепод, молодь

**Таблица 8.**  
Основные эколого-биологические показатели показателей сиговых рыб

Виды рыб	Время наступления половой зрелости	Рабочая плодовитость, тыс. шт.	Сроки нереста			Продолжительность нереста (в днях)		
			начало	конец	массовый	Мини-мальная	Макси-мальная	Средняя
Пелядь	2+ — 3+	3,6–185	30.11	29.12	12–20.12	15	35	30
Чудской сиг	3+	9–82	02.11	25.11	15–20.11	19	41	24
Волховский сиг	3+ — 4+	23–53	23.10	18.11	02–08.11	20	30	27
Сиг-лудога	3+ — 4+	6–20	26.10	12.11	30.10–07.11	7	25	19
Севанский сиг	1+ — 3+	25–30	20.10	30.12	20.11–11.12	15	30	20
Ряпушка сибирская	3+ — 5+	10–110	13.11	05.12	23–28.11	10	34	23
Рипус	1+ — 2+	3–20	28.10	06.11	03–11.11	5	30	20
Омуль байкальский	5+ — 13+	4–40	02.10	24.10	09–17.10	14	30	20
Чир	5+ — 6+	20–130	12.10	15.11	01.11	18	32	23
Мукеун	7+ — 11+	25–75	15.10	01.12	29.10–03.11	25	45	30
Тугун	1+ — 2+	0,6–10,6	21.09	30.09	21–27.09	6	8	7
Валек	6+ — 12+	4,3–12,7	01.10	17.10	03–15.10	4	17	12
Байкальский сиг	4+ — 6+	20–80	октябрь	март	ноябрь	15	120	60
Баунтовский сиг	2+	0,4–0,5	Март	апрель	конец марта			10
Нельма	8+ — 10+	80–420	Серед. сентября	Конец сентября	Конец сентября			20
Белорыбца	4+ — 6+	104–390	октябрь	ноябрь	04–07.11			20

**Таблица 9.**  
Условия нереста сиговых рыб

Вид рыбы	Глубина, м	Содержание кислорода, мг/л	РН	Субстрат
Пелядь	0,5–4,0	13,3	8,2	Песок
Чудской сиг	0,3–5,5	11,5	7,6–7,9	Камни, галька, песок
Волховский сиг	1,5–3,0	10,0	7,0–8,0	Песок, глина, галька
Сиг-лудога	2,0–8,0	8,0	7,0	Песок, камни
Севанский сиг	3,0–6,0	8,0	8,6–8,8	Камни, песок
Ряпушка	3,0–7,0	12,1	8,0	Камни, галька, песок, пагон
Рипус	2,0–10,0	5,0–8,5	7,0	Песок, камни, галька
Омуль байкальский	0,5–2,5	8,0–10,0	7,0	Камни, галька, песок, пагон
Чир	6,0–10,0	8,0–11,0	6,5–7,5	Песок, камни, галька, пагон
Муксун	1,5–6,0	–	–	Камни, галька, песок, ил, пагон
Тугун	1,0–3,0	11,0–12,0	6,5–7,5	Камни, галька, перед перекагами
Валек	0,5–1,5			Лед-пагон
Байкальский сиг	1,0–1,3	12,0–14,0 2,1–3,9 (в пагоне)*	7,0	Песок, лед-пагон
Нельма	2–3	8–10	–	Песок, галька

\*) Содержание кислорода во льду — 2,1–3,9 мг/л (кг) (Черняев, 1971)

кладоцер, коловратки и инфузории) (Мазепова, 1957, Кожов, 1963, 1972; Черняев, 1966; Скрыбин, 1967).

Как показали исследования В. Н. Сорокина и А. А. Сорокиной (1988), подо льдом в начале апреля средняя численность зоопланктона на Селенгинском мелководье озера Байкал (данные за 1966 год) выразилась в 7,8 тыс. экз/м<sup>3</sup>, а биомасса в 78,1 мг/м<sup>3</sup>. Максимальное количество наблюдалось над глубинами 5,4 м в слое 0–1 м за счет массового развития весенней коловратки — *Syncheta pachypoda*, численность которой составила 67,2 тыс. экз. в 1 м<sup>3</sup>, или 98,3% от общего количества зоопланктнеров. По наблюдениям гидробиологов (Вотинцев, Поповская, Мазепова, 1963; Афанасьева, 1977), основная масса зоопланктона большую часть года (кроме периода гомотермии) сконцентрирована днем в верхнем 25 метровом слое. В темное время суток за счет никтимеральных миграций (ночью к поверхности, днем — на глубину) зоопланктон в поверхностных слоях озера Байкал образует довольно плотные скопления эпишуры (*Epishura baicalensis*), циклопов (*Cyclops colensis*) и коловраток (*Rotatoria*). Обладая положительным фототаксисом, скатывающиеся с нерестилищ личинки сиговых рыб, налима (*Lota lota*), длиннокрылого и желтокрылого бычков (*Cottocomephorus inermis* и *C. Grewingki*), песчаной широколобки (*Leocottus kessleri*) и частично личинки байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis*) устремляются

в эту высокопродуктивную зону, интенсивно питаясь и последовательно проходя личиночные этапы развития (Черняев, 1984, 1990, 2001).

Первые инструментальные замеры энергетического скачка на границе лед — вода на Южном Байкале при помощи «теневых» полупроводниковых датчиков осуществила группа гидрофизиков МГУ (школы академика В.В. Шулейкина), в которую в 1960 г. входил В.В. Меншуткин. Аналогичные явления были обнаружены также в морской среде под плавучими льдами Арктики И.А. Мельниковым (1980).

Исследования Л.А. Волковой (1963) реакции молоди омуля на свет показали, что омуль моложе полуторамесячного возраста имеет положительную реакцию на свет, предпочитая сине-зеленые участки спектра. От двухмесячного возраста до четырех лет молодь омуля отрицательно реагирует на свет и из всех участков видимого спектра предпочитает красный. Также было установлено, что молодь омуля обладает исключительной способностью изменять окраску тела в соответствии цвету окружающего фона, причем сначала происходит изменение яркости окраски тела, а затем цвета. В течение суток наблюдается два максимума двигательной активности личинок омуля: на рассвете и с наступлением сумерек в условиях слабой освещенности, скорость плавания достигает 0,5–0,6 м/сек. В светлое время суток (порядка 1000 Lx) скорость движения снижалась в 3–6 раз, а при снижении освещенности до 6–7 Lx личинки и мальки теряют способность отыскивать кормовые организмы.

После таяния ледяного покрова озера Байкал, наступает гомотермия вод (за счет ветрового перемешивания), и весенний зоопланктон, начитывающий порядка 107 видов, распределяется по всей толще водных масс. Как показали исследования В.Н. Сорокина и А.А. Сорокиной (1988) на Селенгинском мелководье, 1971 год (многоводный) характеризовался преобладанием в зоопланктоне в апреле коловраток (64 вида) и кладоцер, биомасса которых составляла 0,48 мг/м<sup>3</sup>. В мае, во время пика ската личинок омуля биомасса, состоящая в основном из копепоидных стадий циклопов, возросла до 108,76 мг/м<sup>3</sup>. В целом за апрель — август численность зоопланктона в дельте Селенги была определена в 36,52 тыс. экземпляров с биомассой 318,14 мг/м<sup>3</sup>. Максимум наблюдался в июне — (430,58 мг/м<sup>3</sup>) с преобладанием коловраток. Однако в 1972 маловодном году численность и биомасса зоопланктона были значительно ниже. Так, с апреля по август средняя биомасса составляла 38,64 мг/м<sup>3</sup> с преобладанием копепод. Тем не менее, в мае биомасса зоопланктона составляла 78,8 мг/м<sup>3</sup>, в июне — 80,5 мг/м<sup>3</sup>, а в августе (после прохождения циклона и ветрового перемешивания поверхностных вод) биомасса составила только 3,9 мг/м<sup>3</sup>. Что касается акватории Северного Байкала, то только в июле верхний водный слой там прогревается до 13–15°С, а нижний остается холодным (3,6°С), образуется температурный скачок, и происходит концентрация зоопланктона на границе температур, куда и перемещаются вылупившиеся в эти сроки личинки (Кожов, 1963).

Абсолютные величины суточных рационов личинок омуля на ранних этапах развития (XI) в мае 1977 г. были определены в 0,96–70 кал, что составило 12,0–51,5% от массы тела. В дальнейшем интенсивность питания увеличилась с ростом молоди. (Сорокин, Сорокина, 1988). Так, уже в июле среднесуточные рационы молоди омуля массой тела 0,317–1,240 г. составили порядка 19% от массы тела. Относительные траты энергии на обмен были определены в 11,1–11,4%. В начале июля рацион личинок омуля был определен в 61 кал, а в конце месяца он составил уже 240 кал, траты на обмен соответственно — 36 и 137 кал, кормовые коэффициенты составили 4,6 и 4,5.

Исследуя скат личинок омуля в реке Селенге, С.И. Краснощеков (1968, 1981) установил, что пик ската приходится на вторые-четвертые сутки после вскрытия реки, то

есть после того как резко возрастающая освещенность поверхности нерестилищ после ледохода стимулирует эмбрионы к вылуплению из оболочек. Наличие двух пиков ската личинок объясняется разностью в сроках вскрытия реки в нижнем и верхнем течении, а также существованием верхних и нижних нерестилищ омуля.

Наблюдая скат личинок пеляди, тугуна, чира и сига-пыжьяна по реке Сосьве (Северный Урал, приток Оби), В.Д. Богданов (1984) обнаружил, что к месту перехода на внешнее питание (сор Польшос-Тур) личинки проходят расстояние в 195 км за 8–10 суток и попадают в нагульные водоемы с практически рассосавшимся желточным мешком. В начале ската с полностью резорбированным запасом желтка личинок пеляди оказалось 76%, в середине (массовый скат) — 86%, а в конце ската у 89% личинок не было даже жировой капли. В результате ската с нерестилищ только 37,5% личинок пеляди перешли на внешнее питание и выжили (Богданов, 1984).

Продолжительность покатной миграции личинок сиговых рыб в бассейне реки Анадырь в разные годы наблюдений колебалась в пределах 15–25 суток (Шестаков, 1996, 1998). Валик и сиги имеют более растянутый во времени скат по сравнению с ряпушкой и чиром. Массовый скат начинается сразу после ледохода, в последней декаде мая при температуре воды от 0,1 до 2°С и резком повышении уровня воды в реке на 120–450 см и продолжается не более двух суток. Численность скатывающихся личинок ряпушки, сигов и чира находятся в прямой зависимости от изменений расхода воды в реке, что характерно для всех рек Сибири (Смирнов, Шумилов, 1974; Краснощеков, 1981; Богданов, 1983; Сорокина, Сорокин, 1988; Шестаков, 1996, 1998).

Среди скатывающихся личинок в среднем течении реки Анадырь во все годы наблюдений доминировали в количественном отношении ряпушка и сиги, численность валька и чира была в десятки раз, а нельмы в сотни раз меньше. Анализ размерного состава личинок сиговых показал, что среднесуточные размеры скатывающихся личинок ряпушки в период пика ската уменьшались, а покатники сигов и валька в начале ската имели меньшую длину, чем в конце ската. Скатывающиеся личинки ряпушки имели длины тела 7,2–9,8, сигов 9,8–12,7, чира 11,8–14,0, валька 12,2–15,4, нельмы 13,2–14,4 мм (Шестаков, 1996, 1998).

Покатные личинки всех скатывающихся сиговых, кроме валька, находятся на этапе эндогенного питания. У валька в середине ската появляются личинки, находящиеся на этапе смешанного питания, а в конце — на этапе экзогенного питания. Распределение личинок по Марковской пойме (основном биотопе перехода на внешнее питание и откорм молоди) реки Анадырь определяется водностью и сроками весеннее-летнего половодья, а также численностью и динамикой ската личинок. Валик и сиг-востряк концентрируются главным образом, по прибрежным мелководьям речной системы. Чир и сиг-горбун предпочитают проточные озера и старицы, а ряпушка встречается и в речных, и в озерных биотопах.

Вылупление личинок в более поздние сроки и скат в свободную ото льда воду мелководий (что имеет место в настоящее время на омулевых рыбоводных заводах притоков Байкала и Братского водохранилища) крайне нежелательны, так как сопровождаются огромными потерями молоди. В случае позднего ската личинок омуля (с рыбоводного предприятия) в свободный ото льда водоем, в котором фито- и зоопланктон рассредоточен во всей толще воды в результате гомотермии, личинки не встречают необходимых концентраций корма, что, вероятнее всего, обрекает значительное их количество на гибель, несмотря на то, что уловы планктонными сетками показывают достаточное количество зоопланктона. Кроме того, зоопланктон, пройдя науплиальные и копеподитные стадии

развития, стал значительно крупнее и перестал быть доступным для ослабленных личинок с сильно редуцированными запасами желтка.

Исследования причин смертности личинок сиговых рыб, проведенные И.И. Широковым (1988) на двух популяциях сига озера Байкал, трех популяциях байкальского омуля и пеляди, выявили, что выживаемость личинок, как обеспеченных пищей, так и голодающих, при наличии желтка близка к 100%. Гибель, связанная с дефектами развития, наблюдается после резорбции желточного мешка со II и до IV этапов развития или на 5–20-е сутки после вылупления. В личиночный период развития смертность от морфофизиологических дефектов у сига и омуля варьировала от 2 до 18%, чаще 10–15%, у пеляди — 30–40% за 30 суток подращивания. В дальнейшем уровень смертности резко снижается, а у мальков и сеголеток значение этого фактора минимально. После полной резорбции желтка личинки сиговых могут некоторое время обходиться без пищи (при 10–17°С) от 3 до 9 суток. В это время личинки наиболее чувствительны к недостатку корма. С увеличением размера они способны голодать более продолжительное время. Так, мальки (0,2–0,3 г) погибают на 15–21, а сеголетки (5–6 г) — на 45–52 сутки. Личинки сиговых способны питаться при низком уровне концентрации зоопланктона — менее 50 мг/м<sup>3</sup>. Спектр питания у ранних личинок достаточно широкий и при недостатке зоопланктона они потребляют личинки хирономид, олигохет и пр. Вероятно, голодание не является первостепенной причиной гибели личинок сиговых в природных условиях, но снижение двигательной активности при дистрофии делает их более доступными для хищников (Ширококов, 1988).

Тем не менее, согласно исследованиям И.В. Войновой (1990), у голодающих личинок омуля возрастает интенсивность энергетического обмена (что соответствует периоду, при котором происходит интенсивное питание у обеспеченных кормом личинок), и это ведет к ускоренной элиминации голодающей молодежи. Исследователем было также установлено, что при переходе на внешнее питание у личинок омуля усиливается реакция «привлечения», т.е. поисковая реакция, а реакция «избегания» угнетена. В конце личиночного периода развития при переходе в мальковое состояние начинают превалировать реакции хеморецепции и избегания («репеллентная» реакция).

## ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ ЭКОЛОГИИ

### 6.1. Влияние экологических факторов на жизнеспособность и состав ихтиофауны

В зависимости от природы экологических факторов, определяющих возможность развития и выживания живых организмов, их можно подразделить на физико-химические (абиотические) и биологические (биотические) (Жукинский, 1986). Из множества абиотических факторов и биотических взаимодействий в водных экосистемах, не все факторы в одинаковой степени значимы для рыб, а в некоторых случаях просто индифферентны. С.Г. Крыжановский (1950) предложил называть наиболее существенный для жизнедеятельности рыб фактор ведущим, а В.Д. Федоров и Т.Г. Гильманов (1980) назвали его императивным. Менее важные, или проявляющиеся спорадически, названы факультативными. Экзогенные абиотические факторы, воздействующие на развитие, разнокачественность и элиминацию рыб в раннем онтогенезе В.Н. Жукинский (1986) ранжировал в следующем порядке. Императивные:

- 1) солёность и ионный состав воды,
- 2) температура, 3) содержание кислорода,
- 4) концентрация водородных ионов (рН),
- 5) освещённость.

К факультативным факторам отнесены:

- 6) концентрация углекислого газа,
- 7) концентрация сероводорода,
- 8) концентрация аммиака,
- 9) механическое воздействие (давление).

Исследуя различные аспекты влияния абиотических факторов на ранний онтогенез рыб, В.Н. Жукинский (1986) развивает положение о том, что величины реакции на экзогенные факторы, к которым адаптированы эмбрионы и при которых они способны поддерживать гомеостаз (т.е. определенный уровень обменных процессов, свойственных конкретному этапу развития) и гомеорезис (т.е. закономерную смену процессов и функций, обеспечивающих эмбриональное развитие), находятся в пределах диапазона толерантности. В пределах толерантности, в зависимости от конкретных значений абиотических факторов, физиологические процессы протекают с различной скоростью, что отражается на темпе развития и жизнеспособности зародышей. Эти реакции зародышей рыб при последовательном преобразовании и смене механизмов и функций в раннем онтогенезе были детально исследованы П.Н. Резниченко (1982)

В соответствии с классификацией А.С. Мончадского (1958) и комментариями Р. Дажо (Dajoz R., 1971), В.Н. Жукинский (1986) считает, что реализующие и лимитирующие факторы водной среды в период раннего онтогенеза рыб в естественных условиях могут быть отнесены к первичным периодическим, вторичным периодическим и непериодическим факторам. К первичным периодическим факторам следует отнести *температуру* и *освещённость* воды, так как они зависят от периодического движения Земли вокруг Солнца и ее вращения вокруг собственной оси. Изменение гидрологической обстановки, что в первую очередь определяет *содержание кислорода* в воде, чаще всего можно рассматривать как вторичный периодический фактор, поскольку уровень воды в водоемах,

скорость течений, ледовая обстановка, волновое перемешивание и прочие — всё это следствие первичных периодических факторов.

Воздействие температуры, освещенности и условий дыхания на эмбриогенез сиговых рыб детально освещается в последующих главах. Однако помимо естественных факторов среды обитания все большее значение приобретают антропогенные повреждающие факторы, во многом определяющие как численность, так и качественные показатели популяций рыб, подверженных влиянию этих факторов.

Хозяйственная деятельность человека активно разрушает хрупкие, сильно ранимые и медленно восстанавливаемые экосистемы северных регионов, такие как тундра, тайга и приравненные к ним горные ландшафты, что уже привело к значительному ухудшению экологической обстановки бореальных и суббореальных регионов Голарктики, где в основном обитают сиговые рыбы. Это вызвано, главным образом, тем, что растительные и животные сообщества характеризуются узкой адаптацией к существованию при низких температурах и высокой повреждаемостью инородными для данных экосистем факторами (Чернов, 1984, 1985, 1986; Решетников, 1984; Рубан, 1999; Кашулин, Лукин, Амундсен, 1999). Последние авторы показали, что за счет золотого переноса промышленных аэрозолей, имеющих, как правило, щелочную реакцию, в радиусе порядка 30 км от металлургических комплексов активная реакция водной среды и почвенного покрова является слабо щелочной: порядка 7,2–6,9, в то время как средние значения pH осадков в районе Кольского полуострова составляют 3,4–5,5 (среднее 4,9).

В связи с разработкой рудных и не рудных месторождений в руслах многих водотоков (золотодобыча, гравий, щебень и песок для строительства) резко возросло воздействие твердого стока в потоке воды, поражающего жаберный аппарат рыб, отбрасывая на десятки километров ихтиофауну рек вниз по течению. Более того, за счет абразивного воздействия песчинки разрушают биологическую пленку, покрывающую поверхность дна, которая играет главную роль в самоочистке вод речных систем (Русанов, 1990, Манчин, 2006).

Солёность. В период размножения представители семейства сиговых рыб предъявляют к минерализации воды довольно высокие требования. Так, если по данным А. С. Гинзбург (1968) и А. Ф. Турдакова (1972), оптимальный диапазон солёности, при котором наблюдается наивысшая активность спермы рыб, составляет 2,0–8,5‰, то оплодотворяемость, нормальное набухание оболочек яйцеклеток и образование перивителлинового пространства у сиговых рыб лежит в пределах 0,1–2,5‰. По данным А. И. Зотина (1961), уже при 0,05 н. раствора хлористого натрия резко снижается прочность оболочек, а при 0,07 н. происходит значительное сокращение перивителлинового пространства. По этой причине мы рассматриваем минерализацию воды как императивный и даже лимитирующий фактор размножения. Однако специальных исследований по воздействию минерализации на эмбриогенез сиговых рыб мы не проводили, и в настоящей работе этот фактор во внимание не принимаем, несмотря на то что, проводя исследования на озёрах Байкал, Севан и Иссык-Куль, постоянно сталкивались с различной минерализацией воды. Этой проблеме посвящены специальные исследования А. Ф. Турдакова и А. А. Никитина (1972).

Основываясь на результатах исследований Е. Л. Галактионовой (1974) и Е. Braum (Braum E., 1964), В. Д. Богданов (2006) также считает, что оптимальным условием для развития икры сиговых рыб является минерализация воды не превышающая 300 мг/л.

Кислотность. Одновременно с деградацией ландшафтов непосредственно под воздействием горнодобывающих предприятий и нефтепромыслов, крупными перерабаты-

вающими центрами в атмосферу выбрасывается огромное количество газопылевых продуктов сгорания топлива, попутного газа нефтескважин и металлургических процессов, которые осаждаются за многие сотни километров на освоённые сиговыми рыбами водоемы. Одним из главных повреждающих компонентов выбросов выступает сернистый ангидрид, который, превратившись в воздухе в сернистую кислоту, выпадает в виде кислотных дождей на поверхность земли и водоёмов (Шилькрот, 1975; Шипунов и др., 1981; Решетников и др., 1982; Павлов и др., 1985; Ramade, 1984; Кашулин, Лукин, Амундсен, 1999). Последствия гидрохимического сдвига в сторону значений pH ниже 7 были детально исследованы А.И. Зотиным (1961): сернистая кислота в слабо забуференных водных массах переводит кальций в трудно растворимые серосодержащие соединения, а недостаток кальция препятствует активации яиц рыб после нереста и затвердеванию оболочек икры. Таким образом, в водоемах, где pH воды ниже 4,5, практически отсутствует всякая рыба (Jensen, Snekvik, 1972; Lindstrom, Anderson, 1982; Rahel, Magnuson, 1989).

Как показали исследования водоемов Субарктики (Кольский полуостров), в условиях загрязнения вод и их закисления происходят изменения возрастного и размерного состава популяции рыб, в результате которых из фаунистического комплекса выпадают хищные лососевые рыбы (кумжа и голец), и их экологическую нишу в литорали занимают щука и окунь, а в профундали — налим. Изменение структуры рыбной части сообществ под влиянием загрязнения вполне укладывается в схему предполагаемой эволюции северных экосистем (Решетников, 1991), сдвигаясь в направлении: лососевые — сиговые — корюшковые — окуневые — карповые. Однако рыбопродуктивность этих водоемов не возрастает, как в случае сукцессионного (естественного) эвтрофирования вод, а резко падает (Моисеенко, 1992).

Всесторонний обзор губительного воздействия кислотных дождей на различные экосистемы западных регионов Евразии, Центральной Африки, Юго-Восточной Азии, Северной и Южной Америки, сделанный Ж. Соьер (Sawer J., 1989), выявил глобальный масштаб этой проблемы.

Исключительно тревожное положение складывается с пресноводной ихтиофауной в северо-западном регионе Евразии и северо-восточном регионе Северной Америки. В ФРГ три вида рыб считаются полностью исчезнувшими, а шесть — на грани исчезновения. Примерно в 10000 озер Скандинавии также из-за изменения химического состава воды кислыми дождями исчезла рыба, и еще такое же количество водоёмов находится в угрожающем положении. В Канаде из-за кислых дождей обезрыблено 14000 озер, а в США обследование 214 озер в Адирондакских горах (штат Нью-Йорк) в 1975 году было выявлено, что в 111 озерах pH воды был ниже 5,0, а в 62 озерах рыба не была обнаружена вообще. Повторное обследование этого региона в 1979 году показало, что число озер без рыбы возросло до 170 (Решетников, 1988).

Согласно отечественным и зарубежным исследованиям, размножение и развитие сиговых рыб происходит в диапазоне концентрации водородных ионов (pH) от 6,5 до 8,8 (Черняев и др., 1987). За этими пределами происходит инактивация сперматозоидов и процесс оплодотворения блокируется. В естественных условиях pH водоемов определяется химическим составом воды и её буферными возможностями. Сиговые рыбы, как правило, населяют воды, относящиеся к гидрокарбонатному типу, с невысокой минерализацией и слабой буферной способностью. Именно по этой причине любое резкое смещение активной реакции среды приводит к глубочайшим перестройкам экосистем олиготрофных водоемов, в которых господствуют сиговые и лососевые рыбы. Кислая среда снижает плодовитость рыб и качество половых продуктов, изменяет pH перивител-

линовой жидкости, тормозит рост и развитие эмбрионов и личинок, снижает их жизнестойкость (Зотин, 1961, Билько, 1983).

По данным Ю.С. Решетникова (1988), при рН воды 5,5 и ниже из озер исчезают даже окунь и щука, поскольку происходит выщелачивание из донных отложений токсичных для гидробионтов металлов: алюминия, ртути, свинца, цинка, кадмия, олова, никеля и др. Ряд элементов, переходя в двухвалентное состояние, обретают исключительную токсичность для рыб. Многие гидробионты способны выжить при рН порядка 5,9, но в присутствии алюминия погибают от повреждения жаберного аппарата. Ртуть же при рН ниже 6,0 переходит в органическую форму и в таком виде легко проникает в организм рыб и объектов их питания, отравляя по трофической цепочке ихтиофауну во всё больших количествах (Метелев, Канаев, Дзасохова, 1971).

Успешная интродукция рыб с целью увеличения биологического разнообразия и повышения рыбопродукции водоемов требует глубоких знаний биологии вселенцев не только в естественных условиях обитания, но и в новой среде их разведения. В Чехословакии значительное внимание специалистов было уделено акклиматизации пеляди (*Coregonus peled*, Gmelin, 1788) как одному из перспективных видов для зарыбления водоемов (Hochman, Peňáz, Prokeš, 1974). Исследование влияния рН водной среды на выживаемость эмбрионов и личинок пеляди на ранних стадиях развития установило, что в кислой среде при рН с 3.5 до 5.0 гибель личинок составила 100%. Причем, элиминация наблюдалась постепенно с 12 до 92 часов наблюдения. При рН 5.5 за 240 часов наблюдений гибель составила 10%. Наибольшая выживаемость была определена через 240 часов наблюдений в воде в интервале рН с 6.1 до 8.0 (Prokeš, 1974).

Эмбриональное развитие сиговых рыб, по данным О.А. Лебедевой (1990), в норме может происходить в диапазоне значений рН в интервале 4,0–11,0, в то время как Е.Л. Галлактинова (1974) для нормального развития эмбрионов рыб определяет более узкий интервал рН: 6,4–8,0.

Согласно исследованиям состояния среды обитания волжских осетровых рыб (Лукьяненко, 1990) и последствий токсического воздействия на качество производителей, икры и личинок осетровых (Шагаева и др., 1993) реакции эмбрионов и личинок на действие различных неблагоприятных факторов среды и токсикантов однотипны, как и возникающие при этом аномалии в строении, и обусловлены нарушением одних и тех же физиологических процессов, хотя механизмы воздействия в разных случаях не одинаковы.

## **6.2. Воздействие растворенных в воде металлов на икру и молодь сиговых рыб**

### **6.2.1. Железо**

В связи с развитием промышленности и строительством агропромышленных комплексов все чаще приходится сталкиваться с проблемой получения воды, пригодной для рыбоводных и рыбохозяйственных целей. Иногда при строительстве рыбоводных объектов, когда получить воду непосредственно из водоемов нельзя, предусматривается водоснабжение из колодцев и артезианских скважин. Вода из таких источников, как правило, имеет повышенную концентрацию минеральных веществ и содержит иногда значительное количество растворенного железа.

Железо по содержанию в живых организмах относится к макроэлементам, но по характеру выполняемых функций — к типичным микроэлементам из группы тяжелых металлов. Железо в живых организмах условно делят на функционирующее (в составе ге-

моглобина, миоглобина, хлорофилле, в ферментах — каталазах, пероксидазах, цитохроме С и др.), транспортное (трансферин) и запасное (ферритин и гемосидерин). По мнению ряда авторов (Никаноров, Жулидов, Покаржевский, 1985), как токсичный поллюант железо особого значения не имеет.

Однако зимой 1962 г. на Бельском рыбоводном заводе, расположенном на реке Белой, впадающей в Братское водохранилище, возникла проблема неблагоприятного воздействия растворенного в воде железа на икру байкальского омуля, когда все 20 млн. икринок после двух месяцев инкубации на заводе, покрылись «ржавчиной» — окислами железа, и более 90% из них погибли. Тогда же были проведены исследования по выявлению причин, вызвавших гибель инкубируемой икры (Черняев, 1965, 1982).

Из сопоставления данных о гидрохимическом составе воды (в мг/л) рек Белой и Большой (таблица 10), на которых расположены Бельский и Большереченский рыбоводные заводы, следует, что по содержанию многих гидрохимических компонентов воды рек Белой и Большой сходны. Главное отличие состоит в том, что в воде реки Белой наблюдается несколько повышенное содержание  $\text{CO}_2$  и бикарбонатов (таб. 10), что вызвано хозяйственной деятельностью человека (лесосплав). В зимний подледный период выщелачивание и бактериальные процессы разложения древесины приводят к нежелательным изменениям состава воды, поступающей на рыбоводный завод. Однако особого влияния на икру омуля эти компоненты оказать не могут из-за высокого содержания в воде кислорода.

В воде реки Белой обнаружено 0,04 мг/л железа, в то время как в воде, поступающей в инкубационный цех завода, его оказалось 0,52 мг/л, что превышает нормальное содержание более чем в 10 раз. Бельский рыбоводный завод обеспечивается водой из реки Белой по самотечному каналу, соединяющему русло реки и колодец насосной станции. Вода, закачиваемая насосами из колодца в водонапорный бак, пройдя аэрацию и фильтрацию через фильтр-отстойник из крупного гравия, оттуда по трубам распределяется в инкубационном цехе по стойкам, оснащенным аппаратами Вейса. Пройдя через аппараты, вода свободно вытекает в водосбросный канал.

Во время аварийного состояния рыбоводного завода (в 1962 г.) в воде, подаваемой в инкубационный цех, наблюдалось повышенное содержание бикарбонатов ( $\text{HCO}_3$ ), что указывало на источник поступления железа — грунтовые и подруловые воды реки Белой. В зимний период уровень воды в реке снизился, а поскольку водозаборный колодец завода оказался выше, и вода из реки Белой самотеком в него не поступала, водоснабжение предприятия осуществлялось за счет подаваемых насосом из колодца грунтовых вод, содержащих повышенное количество железа (0,52 мг/л). (Позднее канал был углублен, и вода из реки получила нормальный доступ к насосной станции).

В научной литературе уже имелись сведения (Борисов, Крыжановский, 1955) о том, что при развитии икры переславской ряпушки в воде с содержанием железа от 6,1 до

**Таблица 10.**  
Гидрохимический состав воды рек Белой и Большой (мг/л) (февраль 1962 г.)

Река	pH	$\text{O}_2$	$\text{CO}_2$	Жесткость	Ca	Mg	$\text{HCO}_3$	Fe
Большая	7,6	12,2	5,6	2,09	17,5	2,4	37,6	0,09
Белая	7,0	12,38	8,84	2,15	28,8	8,5	124,9	0,04

8,3 мг/л отход за инкубационный период составил 81%. Из оставшейся живой икры вылупилось значительное число уродливых эмбрионов. На Бельском рыбноводном заводе влияние растворенного в воде железа на икру омуля проявилось на 70-е сутки развития. Сначала стенки аппаратов Вейса и сама икра окрасились в светло-оранжевый цвет ржавчины, а затем на этапах образования эмбриональной системы кровообращения и развития жаберно-челюстного аппарата появилась погибшая икра. При нормальном процессе инкубации икры омуля на поздних этапах развития погибшая икра в значительном количестве уже не должна появляться. В разделе «Контроль за эффективностью инкубации икры омуля» (глава 13.3) помещена гистограмма гибели икры под воздействием содержащегося в воде железа (рис. 94).

При внешнем осмотре еще живой икры омуля оказалось, что её оболочка была покрыта хлопьями коагулянта гидрата окиси железа и почти утратила механическую прочность, стала очень хрупкой и разрушалась при незначительных механических воздействиях. Это свидетельствовало о гиперактивности расположенных в головном отделе эмбриона желез вылупления, вырабатывающих фермент — гиалуронидазу, растворяющий гиалиновую первичную оболочку икры, способствуя тем самым увеличению газообмена зародыша с внешней средой (Бузников, 1957, 1961).

Прижизненное исследование погибающей икры на этапе образования эмбриональной системы кровообращения позволило установить, что у эмбрионов глаза были уже полностью пигментированы меланином, сегментация мезодермы на миотомы завершена, в покровах туловища и желточного мешка образованы меланофоры, кровеносная система эмбриона находится в фазе формирования, хвостовая часть тела эмбриона совершает взмахи, способствующие перемешиванию перивителлиновой жидкости для улучшения диффузного газообмена через оболочку. На этом этапе развития интенсивность дыхания эмбрионов повышается с 0,17 (этап органогенеза) до 0,29 мг  $O_2$  на 1000 икринок в час. По сравнению с нормально развивающейся икрой, эмбрионы имели гипертрофированные кроветворные органы, а кровяные островки на желточном мешке имели вид гематом (кровоподтеков) и были переполнены форменными элементами крови — эритробластами и гемоцитобластами. Наблюдалась водянка перикарда и искривление туловищного отдела эмбриона. Аналогичную картину мы наблюдали в эксперименте, когда гибель эмбрионов омуля наступала от недостаточности кислорода в воде при остановке водотока (Черняев, 1965, 1982).

Первым индикатором неблагоприятных немеханических воздействий на икру является изменение прозрачности оболочки икры омуля: она мутнеет и приобретает белесоватый оттенок. Оболочка икры — достаточно сложный мембранный, состоящий из микротрубочек, фильтр, она активно выполняет защитную функцию путем создания вокруг зародыша микросреды в виде перивителлиновой жидкости и обеспечивает отправление жизненно необходимых процессов (Рубцов, Черняев, 1979; Черняев, 1982). Другим явным признаком гибели эмбрионов от асфиксии, вызванной повышенным содержанием железа в воде, является побеление хорошо видимых под микроскопом всех участков головного и спинного мозга. Затем мутнеют мышечные ткани зародыша. При этом желточный мешок остается прозрачным, сердечная деятельность продолжается, и вся система кровообращения некоторое время функционирует нормально до начала распада тканей эмбриона. Как показывает опыт, только незначительное число эмбрионов могут преодолеть неблагоприятное воздействие растворенного в воде железа, завершить свое развитие и вылупиться нормальными жизнеспособными личинками.

В случае воздействия на икру омуля высокотоксичных химических веществ и соединений (например, цианидов и солей тяжелых металлов) возникает поражение не только

центральной нервной системы эмбриона, но и остановка сердца. В этом случае наблюдается сначала паралич сердца, затем потеря прозрачности тканей головного мозга, однако тело эмбриона остается некоторое время прозрачным, как и желточный мешок.

Важно отметить, что при улучшении условий инкубации и снятии повреждающего фактора (в случае выживания зародыша) оболочка икры через некоторое время снова становится прозрачной.

Гистологические исследования оболочек и эмбрионов омуля путем окраски срезов желтой кровяной солью (специфическим реагентом на трехвалентное железо) показали, что участки тканей, содержащие железо, окрашиваются в интенсивно синий цвет («берлинская лазурь»). Было установлено, что помимо осаждения на поверхности икры довольно толстого слоя гидрата окиси железа, происходит значительная импрегнация оболочки икры железом и накопление коагулировавшего железа непосредственно на внутренней поверхности оболочки в перивителлиновом пространстве, в то время как на поверхности тела эмбриона и желточном мешке обнаружались лишь следы железа.

При химическом анализе погибшей икры выявлено, что на поверхности и в оболочке 1 г икры (110 шт.) было адсорбировано 10 мг железа (0,091 мг на икринку). Под оболочку 1 г икры проникло всего 0,24 мг железа (0,002 мг на икринку). Проведенные гидрохимические исследования показали, что если в подаваемой в цех воде содержание железа составило 0,52 мг/л, то на выходе из аппаратов Вейса оно снижалось до 0,44 мг/л. Таким образом, было установлено, что икра омуля активно осаждает на поверхность оболочек растворенное в воде железо, которое прямого токсического воздействия, вероятно, не оказывает. Гибель эмбрионов наступает не вследствие отравления из-за высокого содержания железа в воде, а в результате закупорки радиальных канальцев оболочки икры, что приводит к нарушению газообмена эмбриона с окружающей средой.

Последующие исследования (Балданова и др., 1984) показали, что нормальное эмбриональное развитие омуля возможно при содержании солей железа в воде от 0,05 до 0,15 мг/л.

### **6.2.2. Тяжелые металлы**

Хроническое воздействие на гидробионты растворенных в воде в низких концентрациях тяжелых металлов, таких как ртуть, медь, цинк, кадмий, свинец, марганец, кобальт, никель, может проявиться спустя десятилетия.

В совместной работе Ведемейер, Мейер и Смит «Стресс и болезни рыб» (1981) достаточно подробно исследуется воздействие всевозможных токсикантов на жизнедеятельность рыб. В частности, ссылаясь на работу J.H. Pippy и G.M. Nare (1969), авторы нашли, что одним из проявлений негативного воздействия на живые организмы растворенных в воде металлов является снижение их сопротивляемости инфекции. Так, обычно переносимые рыбами невысокие концентрации тяжелых металлов (меди и цинка), в сочетании с малой проточностью и повышенной температурой, вызвали их поражение условно патогенной бактерией *Aeromonas hydrophila*, что привело к эпизоотии большого масштаба. Вызывает также тревогу авторов проблема загрязнения водной среды ртутью. Концентрация ртути в морских (выловленных в прибрежных зонах) и пресноводных рыбах превышает предельно допустимый уровень в продуктах питания человека (0,1 мг/кг). Так, в съедобных частях щуки, окуня и балтийской салаки содержание ртути превысило 1,0 мг/кг, причем в основном это была метилртуть, гораздо более токсичная, чем просто ионная ртуть (Ведемейер, Мейер и Смит, 1981).

Исследованиями Н.А. Кашулина (1994), проведенными на озерах Кольского полуострова, загрязняемых комбинатом «Печенганикель», установлена прямая зависимость между поступлением в водоем компонентов воздушных загрязнений (никель, медь, цинк и марганец) и биологическими параметрами популяции рыб.

В районе влияния выбросов комбината концентрации никеля в тканях рыб были значительно выше контрольных, и наблюдалась сильная положительная корреляция между концентрациями никеля в воде и в почке рыб. Наиболее высокое содержание никеля в почке сига из оз. Куетсиярви было 22,1 мкг/г<sub>сух.в.</sub> Содержание никеля в органах и тканях малотычинковых сигов было выше, чем у других рыб, а наиболее низкое у щуки. Сравнение концентрации никеля у двух форм сига показывает, что у сигов-бентофагов, питающихся в придонных слоях, по сравнению с сигами-планктофагами, наблюдаются более высокие концентрации. Распределение концентраций никеля и меди по органам сига (по убывающим значениям) было следующим:

Ni — почка > жабры > скелет > печень > мышцы

Cu — печень >>> почка >> жабры > скелет > мышцы

Между концентрациями никеля и меди во всех органах существует сильная отрицательная корреляционная связь, свидетельствующая об антагонистических взаимодействиях между ними. Содержание никеля определяет уровни других исследованных металлов и может служить наиболее подходящим индикатором данного типа загрязнений.

Прослеживаются значительные колебания концентраций цинка в органах и тканях рыб. Этот металл, несмотря на относительно низкое его содержание в воде, накапливается в наибольших количествах в жабрах, почке и печени рыб, причем содержание цинка в печени возрастает по мере удаления от источника загрязнения.

Марганец в наибольших количествах откладывается в почках, жабрах и скелете рыб, а в наименьших — в мышцах. Это металл с переменной валентностью, благодаря чему он задействован в целом ряде окислительно-восстановительных реакций. Биологическая роль марганца определяется его связями с ферментами, гормонами и витаминами. Реакция карбоксилирования и декарбоксилирования с участием марганца, помимо дыхания, имеет существенное значение в синтезе белков, жиров и фотосинтезе. Этот элемент также участвует в углеводном обмене позвоночных животных, под его влиянием усиливается гипогликемический эффект инсулина, снижается уровень сахара в крови, уровень общих жиров и усиливается их утилизация. Марганец активизирует карбоксилазу, в состав коферментной группы которой входит витамин В<sub>1</sub>. Марганец участвует в эритропоэзе и гемоглобинообразовании, образует комплекс с гаммаглобулином крови, воздействует на рост и размножение животных (Никаноров и др., 1985). При недостатке марганца в среде обитания наблюдаются нарушения обмена веществ, а при повышенном содержании, по имеющимся данным, он оказывает мутагенное и гонадотоксическое воздействие.

Медь. Ионы меди входят в состав ферментов. Они реагируют с аминокислотами, белками и другими биополимерами, образуя стабильные комплексы. К таким белкам относятся гемоцианин — основной дыхательный пигмент крови ряда беспозвоночных животных. Чаще медь локализуется в митохондриях и гранулах (лизосомах). Избыточные концентрации меди оказывают токсическое воздействие, вызывая эндемическую анемию и нарушение процесса кроветворения.

Кобальт. Также относится к металлам с переменной валентностью. Он входит в состав белков, ферментов и витамина В<sub>12</sub>. Кобальт участвует в реакциях карбоксилирования и декарбоксилирования, гидролиза пептидных связей и фосфорных эфиров. Избыток ко-

бальта в водной среде угнетает тканевое дыхание, тормозит активность ряда важнейших ферментов.

Молибден. Метал, легко вступающий в комплексные соединения и являющийся хорошим катализатором биохимических процессов. Важнейшей функцией молибдена является участие в азотистом обмене, в восстановлении нитратов и фиксации молекулярного азота, и в образовании гемоглобина. При недостатке или избытке молибдена наблюдается подавление активности ферментов и, как следствие, нарушение тканевого дыхания.

Ртуть. Обычно ртуть в живых организмах связана с азотом в пуриновых и пиримидиновых нуклеозидах, образуя прочные связи с урацилом и тиминном. В малых дозах ртуть положительно влияет на фагоцитарную деятельность лейкоцитов и увеличивает иммуно-биологическую устойчивость. При повышенных концентрациях ртути в среде обитания в организмах рыб наблюдаются глубокие нарушения функций центральной нервной системы и органов кровотока.

Селен — высокотоксичный элемент, выполняющий в органах и тканях животных роль катализатора ряда ферментативных реакций, является стабилизатором плазматических, ядерных и внутриклеточных мембран, обладает антиоксидантными свойствами. Предполагаемой причиной токсического действия селена является его вмешательство в метаболизм серы, ингибирующее сульфгидрильные группы ферментов. Селен является еще и антагонистом ртути. Установлено, что при повышенных концентрациях ртути в биоте наблюдается усиленная концентрация селена. Этим и объясняется факт высокого содержания в организме рыб ртути без видимого вреда для здоровья особи (Никаноров и др., 1985).

Тяжелые металлы вызывают в организмах рыб нарушение функций жизненно важных органов: жабр, почки, печени, гонад. Характер наблюдаемых патологий является типичным для рыб, обитающих в загрязняемых тяжелыми металлами водоемах: изменения в окраске тела, изменения экстерьерных показателей (аномалии плавников и челюстного аппарата) и внутренних органов. Так, при избытке цинка отмечено угнетающее воздействие на ферменты — каталазу, амилазу и инсулиназу, цинк ингибирует также дыхательную активность митохондрий печени и сердца.

Рыбы, обитающие в одном водоеме, но различающиеся характером питания и образом жизни, испытывают различную нагрузку загрязнителями. Малотычинковые сиги-бентофаги, проводящие большее время в придонных слоях, испытывают большую нагрузку, по сравнению со среднетычинковыми сигами-планктонофагами, обитающими в пелагиале. У малотычинковых сигов наблюдаются более высокие концентрации никеля и более тяжелые поражения жизненно важных органов (Кашулин и др., 1999).

Индикатором загрязнений воды полиметаллами может служить поражение почки рыб, которое в крайнем значении проявляется в форме нефрокальцитоза. Процент больных рыб и степень их поражения хорошо коррелирует с концентрацией никеля в теле рыбы и нагрузкой на водоем. Концентрации Ni 3–8 мг/г<sub>сух.в.</sub> в почке, вероятно, являются критическими для сигов изученных водоемов.

Принято рассматривать три типа нарушения системы воспроизводства:

а) поражение гонад (асимметрия, перетяжки, блокировка оогенеза) вплоть до полной ее дегенерации и вывода из строя;

б) нарушение соотношения соматического и генеративного обменов в пользу преобладания последнего; как следствие этого — ускоренное созревание (в более раннем возрасте и при меньших размерах);

в) образование карликовых форм у сигов.

**Таблица 11.**

Содержание металлов в компонентах водных экосистем чистых районов и районов, подверженных влиянию сбросов сточных вод горнорудных предприятий Сихотэ-Алиня (Морозов, 1983) (часть таблицы)

Компоненты экосистем	Число проб	Fe	Mn	Zn	Cu	Pb	Sr	Cd	Сумма металлов
Рыбы	$\frac{3}{14}$	$\frac{6.3}{27.0}$	$\frac{0.7}{5.0}$	$\frac{9.5}{72.2}$	$\frac{0.4}{1.3}$	$\frac{0.35}{6.5}$	$\frac{0.8}{3.4}$	$\frac{0.03}{0.15}$	$\frac{18.08}{115.55}$
		к=4.3	к=7.14	к=7.6	к=3.25	к=18.6	к=4.25	к=5.0	к = 6.4

Примечание: Содержание металлов — в мкг/г сырой массы

В числителе: пробы взяты из р. Рудная выше первого пункта поступления загрязнения

В знаменателе: пробы из р. Рудная от первого пункта поступления загрязнения устья. К — коэффициент роста концентрации металлов в пробах

**Таблица 12.**

Ряды изменений концентраций металлов в гидробионтах (Сейсума, 1984)

Группа гидробионтов	Концентрация		
	Очень низкая	Средняя	Высокая
Планктон	Ртуть, кадмий, кобальт, хром	Медь, никель, свинец, марганец, цинк, стронций	Железо, магний, кальций
Бентические беспозвоночные	Ртуть, кадмий, кобальт, хром	Медь, никель, свинец, марганец, цинк, стронций	Железо, магний, кальций
Моллюски	Ртуть, кадмий, хром, медь	Кобальт, никель, свинец, Марганец, цинк	Стронций, железо, магний, кальций
Рыбы	Ртуть, кадмий, хром	Кобальт, медь, никель, свинец	Марганец, цинк, стронций, железо, магний, кальций
Водоросли	Ртуть, кадмий, Кобальт, хром	Медь, никель, свинец	Марганец, цинк, стронций, железо, магний, кальций

Наблюдаемые нарушения в организме рыб являются последствиями стрессового воздействия загрязнителей, что сказывается на ряде популяционных показателей рыб: сокращение продолжительности жизни, преобладание в уловах молодых рыб, снижение темпов роста и уменьшение средних размеров, раннее половое созревание и наступление его при экстремально малых для вида размерах (Кашулин, 1994). (См. главу о темпах развития).

Использованный метод комплексного анализа состояния популяций и организмов рыб, а также ряд предложенных показателей могут быть применены и на других водоемах России в районе металлургических комбинатов. Для дальнейшего мониторинга

состояния водоемов, наряду с гидрохимическим контролем, могут быть рекомендованы ряд ихтиологических показателей, характеризующих состояние популяции и организма:

а). Популяционные показатели: изменение средних размеров рыб, возрастной структуры популяций, возраст и размеры впервые нерестующих рыб.

б). Показатели состояния организма: состояние жизненно важных органов (в первую очередь — почка, печень, жабры), содержание никеля в почке (Патин, 1981).

Основная масса загрязнений, поступающих в морскую среду с суши, приурочена к прибрежной зоне, экосистема которой испытывает наибольшую токсикологическую нагрузку. Прибрежная распресненная зона северных морей является основной зоной откорма сиговых рыб, которые являются конечным звеном трофической цепи, накапливая в тканях организма токсичные вещества.

Изучение содержания металлов в различных компонентах экосистем позволяет выделить зоны с разной степенью загрязненности и состояния водных сообществ. Биогехимические и гидробиологические исследования нескольких рек восточного склона Сихотэ-Алиня, часть которых подвержена влиянию сточных вод горнодобывающих и перерабатывающих предприятий, обнаружили многократное превышение содержания металлов в компонентах исследованных экосистем по сравнению с компонентами «чистых» (контрольных) экосистем (Морозов, 1983). Так, в теле рыб содержание металлов превышало контрольные показатели: по железу в 4.3 раза, по марганцу — 7.1, цинку — 7.6, меди — 3.25, свинцу — 18.6, стронцию — 4.2, кадмию — в 5.0 раз (табл. 11).

### **6.3. Сиговые рыбы как биоиндикатор загрязнений водоемов Голарктики пестицидами<sup>3)</sup>**

За период с 1950 по 1970 г. на поверхность земного шара было рассеяно порядка 4,5 млн. тонн хлорорганических пестицидов (ХОП). Это привело к тому, что пестицидная нагрузка в мире достигла в среднем 0,3 кг/га сельхозугодий, а в США и в Западной Европе на поля ежегодно выпадает 2–3 кг/га (Мельников, Волков, Короткова, 1977). Вследствие медленного разложения около 2/3 пестицидов циркулирует в биосфере. Проведенные расчеты показали, что с осадками и пылью на всю площадь СССР в 1977 г. выпало ДДТ — 4050 т, а  $\gamma$ -изомера ГХЦГ — 1620 т. В 1980-е годы на территорию СССР за счет западно-восточного переноса воздушных масс ежегодно выпадало из атмосферы 900 т ДДТ и ГХЦГ (Бублик и др., 1983; Василенко и др., 1985).

Применение пестицидов — средств борьбы с сорняками и защитой растений — гербицидов, инсектицидов, фунгицидов и других ядохимикатов вызвано тем обстоятельством, что потери урожая от вредителей и сорняков исчисляются при интенсивном земледелии порядка от 20 до 50% ежегодного валового сбора. В далеком 1970 году мировое производство пестицидов превысило 1,2 млн. т, а площадь их применения — 4 млрд. га, что в среднем составляет 30 мг/м<sup>2</sup> в год земной поверхности. 4/5 производства пестицидов приходилось на США (до 500 тыс. т. в год), Великобританию, Италию, Японию, Германию, Францию и бывший Советский Союз (Брагинский, 1972).

Особенностью всех токсикантов является их неминуемое появление в водной среде за счет смыва с поверхности почвы и выпадения с атмосферными осадками. Поступая в реки, озера и моря, пестициды в конце концов накапливаются в донных отложениях

---

<sup>3)</sup> Исследования выполнены совместно с Б.П. Стрекозовым, сотрудником Пушинского научного центра РАН, в 1986 г.

водоемов (Патин, 1977). В северных и высокогорных экосистемах, находящихся в труднодоступных или малообитаемых регионах, часто наблюдается такое явление, когда во многих из них без видимых причин происходят глубокие изменения видового состава гидробионтов и даже смена фаунистических комплексов. Выявление индикаторных видов животных и растений в холодноводных северных экосистемах позволяет осуществлять эффективный контроль за загрязнением экосистемы и предупреждать их деградацию (Черняев, Стрекозов, 1988).

В декабре 1985 года на трех различных участках побережья озера Севан нами был осуществлен сбор погибающих от дистрофии производителей сига. Выброшенные прибоем на берег, крайне истощенные рыбы еще подавали признаки жизни и в таком состоянии их брали для исследований. На наш взгляд, такое состояние сигов объясняется тем, что в период подготовки к нересту в организме сига происходит интенсивная мобилизация жировых запасов на формирование половых продуктов, при этом он подпадает под воздействие проникающих с пищей пестицидов, циркулирующих в крови и накапливающихся, главным образом, в тканях мозга. Это приводит к тому, что отнерестившиеся рыбы не могут больше питаться, поведенческие реакции заторможены, регенерационные процессы в гонадах отсутствуют, и проходит сильное истощение особей. Через несколько месяцев такого существования в состоянии анорексии обессиленные, еще подающие признаки жизни, рыбы выбрасываются прибоем на берег.

Параллельно были собраны сиги нормальной упитанности. Пробы отбирали по 10 экземпляров в каждой из групп в трех повторностях. Отловленную рыбу помещали в жидкий азот и транспортировали в замороженном состоянии до г. Пущино. В лабораторных условиях отдельные органы тщательно измельчали в ступке, навески по 10 г заливали смесью растворителей ацетон — гексан (10 мл + 40 мл) и ставили на пассивную экстракцию на 46 часов при комнатной температуре. После этого добавляли по 50 мл ацетона и в избытке ацетона активно экстрагировали пестициды на Шюттель-аппарате в течение 2 часов. Перевод пестицидов из экстрактов в гексан с последующей длительной сернокислотной очисткой проб проводили согласно принятой методике (Новиков, 1980).

Идентификация ХОП проведена с использованием газового хроматографа F-11 «Перкин-Элмер» с детектором по захвату электронов. Стеклоанальная колонка длиной 1,8 м с внутренним диаметром 3 мм наполнена хромосорбом WAW-DMCS (0,125–0,160 мм) с комбинированной жидкой фазой  $QV = 171,5\% + QF = 1,95\%$ . Условия хроматографирования: газ-носитель азот 60 мл/мин; температура термостата: колонны 180°C, инжектора 230°C, детектора 250°C; рабочая шкала электрометра  $1 \times 10^{11}$ . При таких условиях хроматографирования удается получить четкое разделение всех продуктов метаболизма ДДТ, ГХЦГ и гептахлора.

Анализ опубликованных ранее материалов по содержанию хлорорганических пестицидов (ХОП) в различных компонентах среды и гидробионтов озера Севан (Сахакалян и др., 1984), взятого нами в качестве примера высокогорного, олиготрофного и холодноводного водоема, показывает, что содержание пестицидов возрастает от уровня к уровню в трофической цепи (табл. 13). Из приведенных данных следует, что у бентофага — сига — накапливается суммарное количество ХОП на порядок больше (0,576 мг/кг), чем у детритофагов — севанской храмули (*Varicorhinus capoeta sevangi* (Fil)) — 0,082 и форели (*Salmo ischan* Kessler) — 0,051. Таким образом, следует вывод, что для мониторинга хлорорганических соединений в экосистемах водоемов необходимо обращать внимание в первую очередь на сиговых рыб (Черняев, Стрекозов, 1988).

Данные по воздействию ДДТ на популяцию пеляди в небольшом горном изолированном водоеме (оз. Сон-Куль) свидетельствуют о том, что накопление ХОП в различных

**Таблица 13.**

Содержание стойких пестицидов в элементах экосистемы оз. Севан (по данным Сахакалян и др., 1984)

Элементы экосистемы	ДДТ	ДДЭ	ГХЦГ	Суммарное количество
Вода озера, мг/л	до 0,03	0,001	0,020	0,051
Вода притоков, мг/л	до 0,02	0,005	0,020	0,045
Ил в озере, мг/кг	до 0,20	0,030	0,800	1,030
Зоо- и фитопланктон, мг/кг	до 0,20	0,175	0,010	0,205
РЫБЫ, в мг/кг	до 0,02	0,060	0,002	0,082
храмуля	до 0,01	0,049	0,001	0,051
форель	до 0,40	0,096	0,080	0,576
сиг				

тканях и органах рыбы не одинаково, и наибольшее количество пестицидов накапливается в тканях мозга (табл. 14). Во время взятия проб пеляди, в воде содержалось ХОП 0,0003 мг/л, а в иле озера — 0,014 мг/кг.

Методические рекомендации. Пелядь является прекрасным индикатором ХОП, и, учитывая, что наибольшее количество пестицидов накапливается в мозгу рыбы, надо отдать предпочтение в сборе материала тканям мозга. При необходимости сбора материала в полевых условиях и невозможности сохранения замороженной рыбы до момента ее обработки, ткани для анализа берутся не менее чем у 10 экз. и либо сразу растираются с известным количеством сернистого натрия, либо фиксируются в 96°-ном этиловом спирте. Необходимо строжайше следить, чтобы пробы нигде не контактировали с полиэтиленовой упаковкой и иными синтетическими материалами (пробками, пакетами, емкостями), особенно при применении растворителей, так как происходит загрязнение образцов и их полная непригодность к дальнейшим анализам. Поскольку печень исследованных сиговых рыб содержит значительное количество ХОП (8,7–20,4%), то для вы-

**Таблица 14.**

Накопление пестицидов (ХОП) в тканях пеляди (в мг/кг) (Черняев, Стрекозов, 1988)

Органы и части тела	$\alpha$ -ГХЦГ	$\gamma$ -ГХЦГ	n, n'- ДДТ	n, n'- ДДЭ	n, n' ДДД и n, n' ДДТ	Сумма ХОП
мышцы	0,057	0,023	0,109	0,066	0,107	0,362
икра	0,106	0,032	0,074	0,040	0,062	0,314
печень	0,041	0,026	0,059	0,065	0,100	0,291
мозг	0,317	0,028	0,475	0,288	0,445	1,553
кровь	0,083	0,035	0,089	0,055	0,070	0,332
почки	0,030	0,014	0,043	0,042	0,064	0,193
жабры	0,047	0,022	0,080	0,055	0,089	0,293

яснения недавних поступлений в водоем хлорорганических соединений можно собирать и печень сиговых рыб (не менее чем от 5 экз.) с теми же предосторожностями, высушивая, размалывая в сернокислом натрии и заворачивая в алюминиевую фольгу. Параллельно необходимо собрать чешую для определения возраста рыб и датировки поступления в водоем ХОП.

Ткани мозга, в отличие от печени (где нет жировых включений), не обладают функцией очистки и нейтрализации, и, благодаря участию жировой ткани, активно в продолжение всей жизни накапливают токсиканты (хлорганику). Таким образом, анализ накопления ХОП в тканях мозга сиговых рыб дает возможность получить суммарную картину загрязнения водоема за весь период жизни рыбы, а анализируя печень, можно получить представление о пестицидной нагрузке за ближайший период нагула. Сиговые рыбы в настоящее время являются объектом выращивания во многих водоемах Евразии, что позволяет иметь обширный материал по пестицидной нагрузке на водоемы в различных климатических регионах.

#### **6.4. Влияние нефтепродуктов на ранний онтогенез сиговых рыб**

Согласно «Правилам охраны поверхностных вод от загрязнения сточными водами» 1975 года в рыбохозяйственных водоемах республик бывшего Советского Союза предельно допустимая концентрация (ПДК) нефти и нефтепродуктов в растворенном и эмульгированном состоянии определена в 0,05 мг/л. Вместе с тем, в нефтепродуктах содержатся десятки компонентов с разными физико-техническими свойствами и различной токсичностью для гидробионтов (Грушко, Кожова, Мамонтова, 1978).

В сточных водах нефтехимических предприятий содержатся 7 углеводов, 21 органическая кислота и их соли, 8 фенольных соединений, 6 детергентов, различные меркаптаны. Кроме того, в них содержатся минеральные кислоты, сернистые щелочи, сероводород, нафтеновые и жирные кислоты, многоатомные спирты, смолы и фенолы. В промстоках также обнаружены крезол, нафталин, ксилол, толуол, бензол, этилен, сернистый газ, сероуглерод, тиофен, аммиак, и хинолин (Грушко и др. 1978).

По данным анализа сточных вод 15-ти нефтехимических предприятий США, Агентство по охране окружающей среды (EPA) доложило Конгрессу, что в проанализированных стоках за 1974 г. содержалось в мг/л: свинца от 5066 до 11969 (в среднем 8517), сернистых соединений от 2898 до 4788 (в среднем 3843), цинка от 688 до 1173 (в среднем 930), железа от 24 до 434 (в среднем 229), бария от 12 до 285 (в среднем 148). Кроме того, при переработке нефти в сточные воды поступают ядовитые металлы: ванадий 35–484, никель 12–61 мг/л.

Согласно данным Нефтяного института США за 1970 г. очищенные стоки нефтехимических предприятий содержали нефти от 23 до 130 мг/л (в среднем 76,5 мг/л), фенолов от 7,6 до 61 мг/л (в среднем 34,3).

В водоемы, куда сбрасываются сточные воды, нефтепродукты концентрируются в поверхностной пленке и затрудняют аэрацию воды, лишая гидробионтов необходимого им кислорода. Более тяжелые по удельному весу фракции оседают на дно и губительно воздействуют на бентосные сообщества.

Из-за многокомпонентного состава вредоносных веществ в сточных водах трудно установить истинную причину токсического действия отдельных компонентов в случае, когда их концентрация ниже допустимых значений. Наблюдались случаи высокой активности токсикантов из нефтепродуктов при концентрации 0,001 мл/л на зоопланктон, 0,01

на бентосные организмы, и 10–2–10–3 на икру рыб (Миронов, 1971). По другим данным нефтепродукты в концентрации 0,025 мг/л оказывают негативное воздействие на икру и личинок камбалы-гlossы: снижают выживаемость, частоту сердечных сокращений, увеличивают встречаемость аномального развития, изменяют конфигурацию пигментных клеток (Мазманиди, Бажашвили, 1975).

В представленной таблице 15 приводятся данные Уильбера (1969) по токсичности некоторых химических веществ, содержащихся в сточных водах нефтеперегонных предприятий.

В таблице 16 приведены критические концентрации химических соединений, вызывающие гибель четырех видов рыб (Pickering, Henderson, 1966).

Гидробионты не только подвергаются непосредственному воздействию токсикантов, но и накапливают их в своих тканях. Так, при содержании нефти в воде 4 мг/л в кожных покровах погибших рыб нефтепродуктов оказалось 17,5 мг/г на грамм сухого вещества, в мышцах — 5,2 мкг/г и в кишечнике 9,5 мкг/г (Zitko V., Tibbo S., 1971).

**Таблица 15.**

Токсичность химических веществ, содержащихся в сточных водах нефтехимических предприятий по отношению к голяну (*Phoxinus phoxinus*) и ушастому окуню (*Micropterus salmoides*)

Химические вещества	Средняя смертельная концентрация ТЛМ через 96 часов, мг/л	Исследованные рыбы
Акрилонитрил	14,3	Голянь
Алкил-арил сульфонат	0,86	Окунь ушастый
Аммиак	8,2	Голянь
Крезол	10,9	Окунь ушастый
Фурфурол	1,2	Окунь ушастый
Систокс	3,6	Голянь
Лактонитрил	0,9	Голянь
Фенол	5,7	Окунь ушастый
Тетраэтилсвинец	0,2	Окунь ушастый
Эндрин	0,0013	Голянь
Токсафен	0,0051	Голянь
Дилдрин	0,016	Голянь
Алдрин	0,028	Голянь
Метоксихлор	0,035	Голянь
Гептахлор	0,056	Голянь
Цианистый натрий	0,23	Голянь
Линдан	0,056	Голянь
Хлордан	0,09	Голянь
ДДТ	0,034	Голянь

**Таблица 16.**  
Средние концентрации в мг/л, вызывающие гибель рыб через 96 часов

Химические соединения	Гольян	Окунь ушастый	Карась	Гуппи
О-хлорфенол	11,63	10,00	12,37	20,17
Винил-ацетат	24,00	18,00	42,33	31,08
Ксилол	26,70	20,87	36,81	34,73
О-крезол	12,55	20,78	23,25	18,85
Бензол	33,47	22,49	34,42	36,60
Толуол	34,27	24,00	57,68	59,30
Хлорбензол	29,12	24,00	51,62	45,53
Фенол	34,27	23,88	44,49	39,19
Стирол	46,41	25,05	64,74	74,83
Этилбензол	48,51	32,00	94,44	97,10
Циклогексан	32,71	34,72	42,33	57,68
Хлористый аллил	19,78	42,33	20,87	51,08
Изопрен	86,51	42,54	180,00	240,00
Метилметакрилат	156,10	232,20	277,10	368,10

Исследования физико-химических характеристик слизей черноморской смариды (*Spicara taena*) под воздействием разных концентраций водорастворимых фракций нефти (Королев, Фролов, Мазманиди, Бажашвили, 1975) показали, что в ходе развития нефтяного токсикоза у рыб отмечаются существенные изменения концентрации общего белка и соотношения белковых фракций слизи из обонятельной выстилки и кожных покровов, а также их изоферментного состава. Это приводит к снижению активности пероксидазы слизи, что нарушает механизм хеморецепции. В результате происходит снижение поисковой и пищевой активности рыб и неадекватность реакций на факторы внешнего воздействия.

Следует отметить, что токсическое воздействие нефтепродуктов на гидробионтов часто обнаруживается в концентрациях намного ниже установленных значений ПДК. Это объясняется тем, что в сточных водах содержится много компонентов органической и минеральной природы, в количествах, не определяемых химическим анализом воды, но оказывающих в малых концентрациях куммулятивное и синэргическое воздействие.

Для установления степени поражения на ранних стадиях развития сиговых рыб одним из широко распространенных токсикантов — водорастворимой фракцией нефти (ВРФН) — были проведены исследования воздействия ВРНФ на ранних этапах онтогенеза сига-пыжьяна, пеляди, муксуна и тугуна путем определения фонда половых клеток в постэмбриогенезе. Изучались не зародыши сиговых рыб, что оказалось невозможным по причине продолжительного эмбриогенеза (180–200) суток, а предличинки, личинки и мальки в постэмбриональный период развития (Беспоместных, 2007).

Видоспецифическая реакция репродуктивной системы молоди сиговых рыб, подвергнутой нефтяному воздействию на разных этапах постэмбрионального онтогенеза,

проявляется в различной динамике образования фонда гоноцитов, доли полиморфноядерных, «многоядерных» и сгруппированных клеток. Однако после адаптации к фоновой концентрации токсиканта наблюдалось компенсаторное возрастание резервного фонда половых клеток.

В ходе экспериментов проводились исследования патоморфологических изменений жизненно важных органов молоди сиговых рыб в условиях загрязнения среды нефтепродуктами. Молодь сиговых была помещена в ВРФН в возрасте 2–5 суток после вылупления. Спустя 7–9 суток после начала эксперимента был установлен 100% отход опытных личинок сига-пыжьяна, полная гибель молоди тугуна пришлось на третью неделю после вылупления. В сходных условиях содержания более жизнестойкими оказались личинки пеляди и муксуна, что свидетельствовало о различной видоспецифичной резистентности этих видов к нефтяному поражению.

В противоположность нервной, сердечно-сосудистой и мышечной системам в желудочно-кишечном тракте и печени патологических изменений выявлено не было. Среди молоди исследованных видов сиговых рыб их способность противостоять ВРФН снижалась в ряду: пелядь > муксун > тугун > сиг-пыжьян.

В другой серии эксперимент был поставлен на молоди сиговых после их перехода на активное питание. Как и в предыдущей серии, реакция на нефтяное поражение отчетливо проявлялась в морфо-функциональных характеристиках печени и желудочно-кишечного тракта (ЖКТ). Воздействие нефтепродуктами пришлось на молодь после ее перехода на активное питание, что вызвало необратимые изменения пищеварительной системы. В противоположность ЖКТ и печени, сердечно-сосудистая, нервная и мышечная системы характеризовались повышенной резистентностью, обусловленной возросшей устойчивостью молоди, миновавшей критический период постэмбрионального развития.

Продолжительное пребывание молоди после перехода на активное питание в условиях **фенольного** загрязнения выявило наиболее чувствительные системы внутренних органов — печень, как основной орган детоксикации, желудочно-кишечный тракт, через слизистую которого осуществляется наиболее интенсивное взаимодействие со средой, и мышцы — активная локомоторная составляющая опорно-двигательной системы. Среди молоди изученных видов наиболее резистентными к фенолу оказались планктобентофаг — муксун и бентофаг чир, а наименее устойчивым — типичный планктофаг — тугун. Планктофаг с широким спектром питания пелядь и бентофаг — сиг-пыжьян по степени устойчивости заняли промежуточное положение.

В результате проведенных исследований хронического воздействия на молодь сиговых рыб фенола концентрацией 0,05 мг/л (10 ПДК) были выявлены видоспецифические особенности реакции их генеративной системы. Кажущееся позитивным влияние фенола на ранний гонадогенез вызвано активизацией им ресурсов организма, которые после продолжающегося воздействия расходуются полностью и приводят к гибели, что постоянно отмечалось при учете отхода молоди в растворах с нефтепродуктами. Результаты исследования хорошо вписываются в теорию общего адаптационного синдрома Г. Селье (1960).

Таким образом, хроническое воздействие фоновых концентраций ВРФН (0,25 мг/л) и фенола (0,05 мг/л) на развивающуюся молодь сиговых рыб подавляет их репродуктивную систему, степень поражения которой возрастает в ряду: пелядь — муксун — чир — тугун — сиг-пыжьян. Функционально значимые органы и системы органов (сердце, головной и спинной мозг, печень, кишечник, соматическая мускулатура) у молоди сиговых рыб в условиях хронического загрязнения нефтепродуктами в постэмбриональном

онтогенезе в наибольшей степени поражаются у тугуна и сига-пыжьяна, в меньшей степени — у муксуна, пеляди и чира.

Суммируя вышесказанное, можно согласиться с заключением, что среди прочих последствий хронического воздействия постоянно присутствующих в воде нефтепродуктов в низких концентрациях (от 10 до 100 мкг/л растворимой фракции), отмечаются повреждения поверхности жабр и слизистой кишечника, повышение чувствительности к инфекционным заболеваниям, возможная канцерогенность полициклических фракций ароматических углеводов, а также физиологический стресс, вызванный механическим воздействием самой нефти (Ведемейер, Мейер, Смит, 1981).

## ВОЗДЕЙСТВИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЭМБРИОГЕНЕЗ СИГОВЫХ РЫБ

### 7.1. О критериях и способах оценки влияния температуры на характер и темпы развития рыб

Зависимость продолжительности эмбриогенеза многих видов рыб от температурного фактора, несмотря на анатомические особенности (икрометание, яйцеживорождение, вынашивание), экологические характеристики (минерализация воды, условия освещенности и газообмена) и физиологические параметры температурных оптимумов их развития (стенотермия либо эвритермия — пойкилотермия), носит сходный характер. В самых общих чертах, повышение температуры водной среды ускоряет процесс развития зародышей, а продолжительность его этапов и периодов уменьшается (Пучков, 1954; Никольский, 1963, Медников, 1977).

Б.М. Медников (2005) считает основной проблемой (в пределах оптимальной температурной зоны) форму связи между температурой и скоростью развития и выяснение молекулярного механизма данной связи. Б.М. Медников определяет свойство организмов изменять скорость жизненных процессов при изменении температуры термином термолабильность. Тем не менее, уже в зоне оптимума им отмечается воздействие температуры на морфогенез (хорошо известные «теплолюбивые» и «холодолобивые» формы насекомых и растений, депрессии и репрессии тех или иных генов, особенно термолабильных аллелей). Выше и ниже зоны температурного оптимума быстро повышается частота аномалий развития, и температура становится мощным тератогенным фактором, (приводящим к возникновению уродств). Границы сублетальной зоны шире у эвритермных организмов и достигают минимума у гомойотермных (теплокровных). Здесь уже следует говорить о терморезистентности (теплоустойчивости) развития, и должны применяться совсем другие количественные характеристики температуры (Медников, 2005).

Несмотря на множество предлагаемых гипотез и математических моделей, отображающих форму связи температуры со скоростью (или продолжительностью) развития, долгое время продолжались поиски уравнения, которое с достаточной точностью описывало бы эту связь (Медников, 1965, 1977). Многими исследователями разделяется мнение о гиперболической связи температуры и развития, сформулированное А. Эттингеном (Oettingen, 1878) для растений под названием «Правила суммы температур», или постоянства числа «градусодней» для пойкилотермных животных (Reibish, 1902), либо суммы эффективных температур. Эта зависимость выражается уравнением:

$$(v - k) t = \text{const}, \text{ или } v = k (T - t_0)$$

где  $v$  — температура в градусах Цельсия,  $k$  — константа, обозначающая порог развития, то есть температуру, при которой развитие прекращается,  $T$  — температура развития, а  $t$  — длительность развития. По мнению Б.М. Медникова (1965, 1972), связь между продолжительностью развития и температурой в интервале температур, благоприятном для развития, выражается наиболее обоснованным с точки зрения термодинамики уравнением, близким к формуле М. Таути:  $N_t = Ae^{kt}$ , где  $N$  — продолжительность развития,  $A$  — константа, отражающая продолжительность развития при  $0^\circ\text{C}$  (для особо холодостойких

организмов),  $k$  — коэффициент термоллабильности,  $t$  — температура,  $e$  — основание натуральных логарифмов. Эта формула наиболее приемлема для описания температурных особенностей развития сиговых рыб.

Одним из наиболее универсальных способов отображения зависимости скорости процессов в организме от температуры принят коэффициент  $Q_{10}$ , предложенный Вант-Гоффом, для расчета которого применяется формула:

$$Q_{10} = (V_1 / V_2) 10^{(t_1 - t_2)},$$

где  $V_1$  и  $V_2$  — скорости протекания процессов, а  $t_1$  и  $t_2$  — температуры проведения экспериментов. По величине  $Q_{10}$  можно ориентировочно судить о механизме воздействия, лимитирующего процесс роста и развития (Слоним, 1986). Путем значительного числа экспериментов получены средние значения  $Q_{10}$  скорости обменных процессов водных пойкилотермных животных (Винберг, 1983; Слоним, 1986). Установлено, что для роста в зоне оптимальных температур  $Q_{10}$  находится в пределах 2,0–3,0, для растворимости газов и вязкости жидкостей  $Q_{10} < 1$ , для фотохимических реакций  $Q_{10} \approx 1,0$ –1,2, для диффузии и электропроводимости — 1,2–1,3, ферментный катализ характеризуется  $Q_{10} \approx 1,4$ –2,0, инактивация белков —  $Q_{10} \gg 2$ . Случаи, когда  $Q_{10}$  значительно превышает 2, сравнительно редко встречаются при изучении термоллабильности, но часты при характеристике терморезистентности (Медников, 2005). Имеется мнение (Fontaine, 1975; Eglinton, Johnston, 1984; Слоним, 1986), что наиболее низкие значения  $Q_{10}$  свойственны организмам, подверженным значительным колебаниям температур. Об относительной точности коэффициента  $Q_{10}$  для сиговых рыб будет сказано ниже, при обсуждении результатов исследований Г.М. Игнатьевой (1979).

Как правило, исследования по воздействию температуры на эмбриональное развитие проводились на икре нерестующих весной и летом видов рыб, у которых повышение температуры воды в пределах естественных условий существования приводит к ускорению процесса развития, а понижение температуры — к замедлению. С целью определения оптимальных температур исследователи искали и обнаруживали температурный максимум, выше которого эмбриональное развитие зародыша останавливалось. В этом плане были выполнены работы таких авторов как: Д.С. Джордан (Jordan, 1891); С. Йохансен и Крог (Johansen, Krogh, 1914); К. Хуббс (Hubbs, 1922); Т. Хигураши (Higurashi, 1925); М. Кавайири (Kawajiri, 1927); К. Моттли (Mottley, 1934); Н.Д. Никифоров, 1937; И.В. Тонких, П.И. Коновалов (1940); Танинг (Taning, 1946); Т.А. Детлаф, 1953; В.М. Володин, 1959; Р. Вибер, К.Ф. Лаглер (Viber, Lagler, 1960); П.Н. Резниченко, Н.Е. Котляревская, М.В. Гулидов (1962); С. П. Мунтян (1967, 1968, 1975, 1976, 1978), П.Н. Резниченко, 1967, 1978; Н.Г. Никольская, Л.А. Сытина (1978), Д.А. Павлов (2007) и другие. В большинстве работ показано, что при повышении температуры у развивающихся зародышей рыб количество закладываемых позвонков и других меристических признаков уменьшается, а при развитии в условиях пониженных от средних значений температур — увеличивается. Этот вывод убедительно иллюстрирует второе правило Джордана (1891), которое гласит, что внутри одной систематической единицы (вид, раса, популяция) представители, населяющие более южные (теплые для нашего полушария) широты по сравнению с формами, населяющими центральную часть ареала, являются малопозвонковыми, а живущие на севере в более холодных условиях многопозвонковыми.

В 1870 г. Сес-Грин ввел в рыбоводную практику понятие о градусоднях (произведение средней температуры воды в течение периода эмбриогенеза на его продолжительность в сутках или в часах). Рейбиш (Reibish, 1902), исходя из предположения, что ко-

личество градусодней для развития каждого вида рыб постоянно, считал, что, изменяя температуру, можно соответственно изменять скорость развития. Однако многие авторы (Державин, 1954; Никифоров, 1956; Володин, 1959 и др.) показали, что это правило действительно только для очень узкого температурного диапазона, обусловленного приспособленностью каждого вида рыб к развитию в строго определенных условиях.

Для морских (и, по нашему мнению, пресноводных сиговых) рыб, развитие которых может происходить и при отрицательной температуре, Дж. Рейбиш (Reibisch, 1902) предложил при вычислении градусодней прибавлять величину «порога развития» (самую низкую температуру, при которой может идти развитие), которая вычисляется по формуле:

$$x = \frac{t_1 \cdot n_1 - t_2 \cdot n_2}{n_2 - n_1}$$

где  $x$  — искомая величина,  $t_1$  и  $t_2$  — средняя температура в период развития,  $n_1$  и  $n_2$  — время развития при соответствующей температуре (цитировано по А. П. Макеевой, 1992). При вычислении продолжительности развития с использованием «порога» число градусодней бывает более или менее константным (Суворов, 1948).

Анализ опубликованных данных и собственные наблюдения показали, что у весенне-нерестующих видов рыб, и сигов в частности, повышение температуры в процессе развития ведет к его ускорению и уменьшению градусодней, т. е. наблюдается прямой ответ на повышение температуры — ускорение процесса развития.

По имеющимся в литературе данным о весенне-нерестующих и тепловодных рыбах, скорость метаболизма эмбрионов этих рыб равномерно увеличивается при увеличении температуры в зоне толерантности (Ивлева, 1981). По другим источникам (Строганов, 1939; Scholander et al, 1953; Wohlslag, 1960; 1964; Roberts, 1964; Рыжков, 1976; Brett, 1971; Галковская, Сущина, 1978) в определенном диапазоне температур происходит стабилизация обмена, т. е. имеет место независимость скорости обменных процессов от температуры. По терминологии П. Хочачка и Дж. Сомеро (1977) данное явление называется «метаболической компенсацией», объяснение которому некоторые авторы находят в особенностях реакций на температурное воздействие определенных ферментных систем (Evans et al, 1962; Baldwin, Hochachka, 1970 и др.). Именно в процессе эмбрионально-личиночного развития, когда происходят ширококомасштабные перестройки различных структур эмбриона, и наблюдаются резкие смены характеров отношений организма со средой, происходит быстрая смена чувствительности и устойчивости зародышей к воздействию внешних факторов (Крыжановский, 1948; Андронников, 1967; Новиков, 1980; Лапкин и др., 1983).

А. Д. Слоним и Г. И. Ибрагимова (1980) установили, что жизнедеятельность многих пойкилотермо-экзотермов оказывается относительно независимой от температуры окружающей среды. При этом более низкие температуры вызывают более высокий метаболизм, чем это можно предсказать по формуле Вант-Гоффа — Аррениуса.

По мнению Б. М. Медникова (1977), нельзя признать удовлетворительным критерий термолабильности — коэффициент Вант-Гоффа  $Q_{10}$ , ввиду того что в большинстве случаев его значение зависит от интервала температур и изменяется даже в оптимальной зоне. В то же время уравнение Вант-Гоффа — Аррениуса дает значительно более точные данные по сравнению с другими критериями оценки и может с успехом применяться при изучении процесса развития пойкилотермных животных.

Для определения продолжительности митотического цикла в период синхронных делений дробления при конкретной температуре принят показатель  $\tau_0$ , величина которого

определяется цитологически, как интервал времени между появлением одноименных фаз митоза двух последовательных синхронных делений дробления при данной температуре (Игнатьева, 1979). В пределах оптимальных температур применяется способ определения величины  $\tau_0$  (единица измерения — «детлаф») как частного от деления всего временного отрезка (в минутах) от оплодотворения до появления борозд IV деления дробления на 5. Таким образом,  $\tau_0 = (I_{0-IV}) : 5$ , поскольку у костистых рыб до появления борозды I деления дробления проходит примерно  $2 \tau_0$  плюс еще  $3 \tau_0$  до появления борозд IV деления дробления («И» — отрезок времени — интервал в минутах между стадиями) (Детлаф, 1962).

## **7.2. Влияние температуры на характер, темпы и продолжительность эмбрионального развития сиговых рыб**

По материалам многих исследователей (Price, 1940; Дрягин, 1949; Черфас, 1956; Черняев, 1968; Черняев и др., 1987; Городилов, 1969 а, б; Colby, Brooke, 1970; Никитин, 1972, Лебедева, 1974; Кружалаина, Ильичева, 1977; Богданов, 1963, 2006; Летичевский, 1983 и др.) определены температурные параметры развития икры 16 видов сиговых рыб, которые сведены в приводимую ниже таблицу (табл. 17).

Исследования по воздействию температуры на скорость развития осеннерестующих сиговых рыб, в целом, подтверждая второе правило Джордана, показали, что повышение температуры воды на ранних этапах развития (обрастания желтка перидермой зародыша) приводило к обратному явлению: вместо ускорения — к некоторому замедлению темпа эпиболии (Медников, 1962, Орлов, 1965, Черняев, 1968, 1982, 1984; Городилов, 1969; Colby, Brooke, 1970; Лебедева, 1971, 1974).

Для выяснения воздействия температур  $0,5^\circ\text{C}$  и  $3,0^\circ\text{C}$  на общую динамику развития в эмбриогенезе сиговых рыб были проанализированы (на примере байкальского омуля) скорости развития отдельно на этапах: дробления, обрастания желточного мешка перидермой зародыша, образования туловищных сегментов и сроков вылупления из оболочек икры (Черняев, 1968). Было выяснено, что при более высокой температуре дробление blastomeres происходит быстрее. Так, при температуре воды  $0,5^\circ$  дробление до blastula продолжается 14 суток, а при температуре  $3,0^\circ\text{C}$  оно совершается за 9 суток с момента оплодотворения. Особенно сильно ускоряется процесс дробления на стадии поздней морулы. При температуре  $0,5^\circ$  эти стадии продолжаются 4 суток, а при  $3,0^\circ$  они протекают лишь за 1–2 суток. Этап же blastula при обеих температурах продолжается одинаковое время — 2 суток (рис. 52).

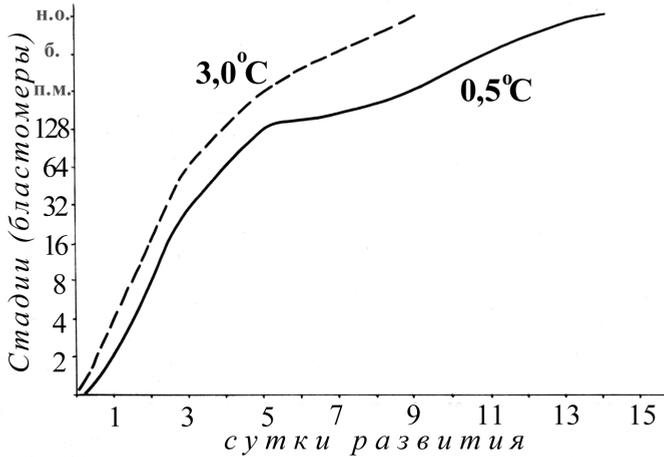
На этапе обрастания желточного мешка blastodermой зародыша (перидермой, по Махотину, 1982) воздействие температуры на эмбриогенез проявляется таким образом, что при низкой температуре процесс эпиболии клеточного материала происходит быстрее, чем при более высокой (рис. 53). Так, отрезок времени от начала обрастания (blastulation) до начала сегментации мезодермы при температуре  $0,5^\circ$  составил (25–13) 12 суток, а при температуре  $3,0^\circ$  этот период продолжался (22–8) 14 суток. То есть именно на этом этапе при более высокой температуре происходило замедление эмбриогенеза. В целом же при повышенной температуре  $3,0^\circ$  развитие зародыша от оплодотворения до замыкания желточной пробки протекало быстрее (26–27 суток), чем при низкой  $0,5^\circ$  (30–31 суток).

Однако при развитии в разных температурных условиях ( $0,5$  и  $3,0^\circ\text{C}$ ) сегментация мезодермы в обоих вариантах прекращалась к началу пигментации глаз меланином и образования эмбриональной системы кровообращения (Черняев, 1968, 1982). Эти данные были подтверждены результатами исследований Ю.И. Орлова (1965) на пеляди

**Таблица 17.**  
Температурные показатели развития икры сиговых рыб

Вид	Температура нереста	Амплитуда температур развития (пределы варьирования)			Источник
		Дробление	Пигментация	Верхняя граница (критич. t°)	
Пелядь*	0,4–6,0	0,1–2,0	2,5–5,0	7,7–8,0	Черняев
Чудской сиг	0,2–4,0	0,1–3,0	1,5–6,0	7,0–8,0	Лебедева
Волховский сиг	0,8–5,0	0,1–3,0	1,0–4,0	6,0–7,0	Лебедева
Сиг-лудога	3,0–4,0	0,1–3,0	1,5–4,0	6,0	Лебедева
Севанский сиг*	1,0–6,0	0,1–3,0	1,0–8,0	10,0	Турдаков
Сиг-пыжьян*	4,0–7,0	0,1–4,0	1,0–6,0	6,0–7,0	Черняев
Баунтовский * сиг	0,1–2,0	0,1–4,0	0,1–4,0	8,0–9,0	Черняев
Ряпушка*	0,2–6,0	0,1–4,0	2,0–6,0		Черняев
Рипус	2,0–5,0	0,1–2,5	2,0–6,0	8,0	Лебедева
Омуль байкальский *	0,1–4,0	0,1–2,0	1,0–3,0	7,0–8,0	Мишарин
Чир	0,1–2,0	0,1–1,5	0,5–1,7	3,0–5,0	Богданов
Муксун	0,1–2,0	1,0	2,0	3,5–5,0	Богданов
Белорыбца*	2,0–5,6	0,1–0,3	2,9–6,6	7,0	Летичевский
Нельма	2,5–8,4	0,1–4,5	2,5–7,8	7,8–8,4	Смолянов
Тугун	4,0–11,0	0,1–5,0	1,4–11,0	11,0	Богданов
Валек *	0,1–2,0	0,1–1,0	0,2–2,0		Русанов

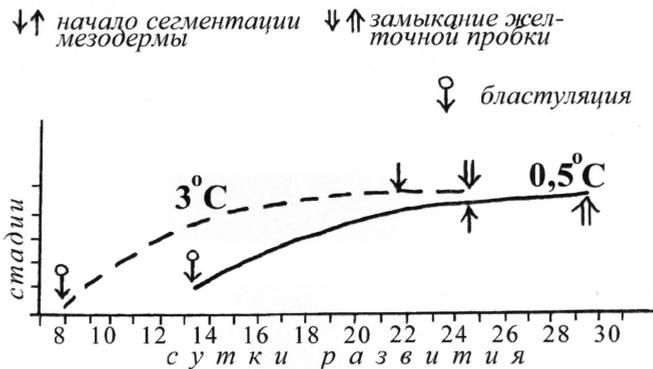
\* — Виды сиговых рыб, на которых автором велись исследования развития.



**Рис. 52.** Скорости дробления бластодиска икры омуля в зависимости от постоянной температуры 0,5 и 3°С. Стадии: н.о. — начало обрастания; б- бластула; п. м. — поздняя морула

(*Coregonus peled*) и Ю. Н. Городилова (1969, 1983) на атлантическом лососе (*Salmo salar*). Следует отметить, что постоянно действующая «повышенная» температура (в условиях рыбоводного завода) вызывала у развивающихся зародышей байкальского омуля значительный процент (до 70%) уродств, проявлявшихся в недоразвитии верхней челюсти («мопсовидность»), искривлениях туловища (за счет разной скорости роста хорды и самого тела зародыша), отсутствия глаз и других аномалий морфогенеза (Черняев, 1968).

Тем не менее, результаты наших исследований, а также данные А.Ф. Турдакова и А.А. Никитина (1972), А.В. Шестакова (1996), и других авторов свидетельствуют о значительных адаптационных возможностях сиговых рыб на ранних этапах развития. Выявлена следующая закономерность: для нерестующих осенью рыб, и в частности, сиговых, возможность нормального развития эмбрионов и вылупление жизнеспособного потомства при повышенных значениях температуры в случае, если начальные этапы эм-



**Рис. 53.** Скорость обрастания желтка зародыша омуля в зависимости от температуры

бриогенеза проходят на фоне снижения температуры воды, соответствующего динамике изменений естественного режима развития.

Работы А. А. Нейфаха (1961) и Г. М. Игнатъевой (1979) дают представление о биохимических преобразованиях на клеточном уровне в раннем онтогенезе рыб. Прохождение стадий дробления — от этапа оплодотворения до образования из одной клетки многоклеточного зародыша — бластулы, обеспечивается (у хордовых животных) деятельностью материнского генома, за счет матриц, заготовленных еще в период оогенеза. При переходе зародыша к «гастроуляции» необходимо взаимодействие и женского, и мужского геномов для обеспечения дальнейшего нормального развития зародыша. В период бластуляции у ряда животных, в том числе и у рыб, начинает проявляться морфогенетическая функция ядер (МФЯ). Она заключается в запуске синтеза мРНК, несущих информацию для перехода зародышей к «гастроуляции», т. е. к формированию многослойного зародыша и к последующим этапам и стадиям морфогенеза, а также о дальнейшем пути его развития. Как считал А. А. Нейфак, морфогенетическая функция ядер (МФЯ), совпадает у сиговых рыб с моментом падения митотического индекса (Нейфак, 1962, Neufakh, 1974).

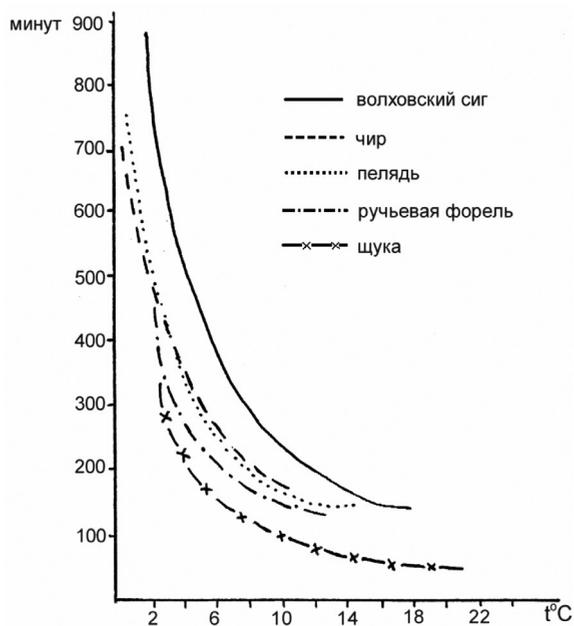
Биохимические исследования синтеза РНК у форели (Игнатъева, 1979) подтвердили данные радиоавтографического анализа, по которым синтез РНК активируется в возрасте  $18 \tau_0$ , т. е. спустя  $5 \tau_0$  после падения митотического индекса (МИ) до начала МФЯ. По данным Г. М. Игнатъевой (1979) клетки бластодермы в возрасте  $26-28 \tau_0$  у сиговых рыб уже приобрели способность к морфогенетическим движениям, в то время как у форели в том же возрасте клетки к подобным движениям еще не способны.

Расчеты продолжительности митотического цикла и его фаз в период синхронного деления дробления при различных температурах у пеляди, волховского сига и чира, а также у нерестующих в холодной воде форелей и щуки (рис. 54) показали, что кривые, выражающие зависимость величины  $\tau_0$  от температуры у изученных видов рыб хорошо выявляют различия температурных границ. В этих пределах дробление бластомеров у сравниваемых видов рыб возможно. Наиболее теплолюбивая форель расположена в начале кривой, щука занимают промежуточное значение, а сиговые относятся к наиболее холодолюбивым видам рыб и находятся на краю кривой (Игнатъева, 1979).

Чтобы оценить изменения скоростей дробления зародышей холодолюбивых рыб (пеляди, сига и чира) в зависимости от температуры, с кривых на рис. 54 были сняты значения  $\tau_0$  с интервалом в  $1^\circ$ , и рассчитан температурный коэффициент  $Q_{10}$  (т. е. соотношение скорости протекания процессов и температуры проведения экспериментов) для каждого интервала. В таблице 18 указаны интервалы температур, в которых  $Q_{10}$  близок к  $2,0-3,0$ . Оптимальное значение (Винбер, 1983; Слоним, 1986) меньше этой величины и больше неё. В табличный материал включены также сведения о зоне нерестовых температур для каждого вида.

Таким образом, применительно к костистым рыбам положение о том, что оптимальные температуры для раннего эмбриогенеза соответствуют отрезку кривой, на протяжении которого зависимость величины  $\tau_0$  приближается к прямой и характеризуется  $Q_{10}$  равным  $2-3$ , справедливо только для теплолюбивых видов. Для сиговых и, вероятно, остальных лососевидных рыб критерий — величина  $Q_{10}$  — не является универсальной для определения оптимальных температур. Тем не менее, на этапе дробления яиц сиговых рыб увеличение температуры ведет к ускорению митотических циклов.

У сиговых рыб эксплантанты, взятые на стадии поздней бластулы, спустя  $12-13 \tau_0$  после начала МФЯ уже демонстрируют морфогенетические движения, образуют выросты и имеют удлинненную форму. Клетки же бластодермы форели, отделенные от желтка



**Рис. 54.** Зависимость величины  $T_0$  (в минутах) от температуры у костистых рыб (Игнатъева, 1979)

на той же стадии развития, но до начала МФЯ, остаются округлыми (Roubaud et al. 1976, 1980). Из этого следует, что в яйцах сиговых рыб накопление пороговых количеств рибосом достигается за счет их большего исходного количества в яйце. В этом случае раннее начало синтеза РНК зародышем не является необходимым условием дальнейшего морфогенеза (Игнатъева, 1979).

Согласно общепринятым в настоящее время представлениям (Тринкаус, 1972; Махотин, 1986; Макеева, 1992), именно на этих отрезках развития после начала МФЯ, веро-

**Таблица 18.**

Интервалы температур на стадиях первых борозд дробления яиц при разных значениях  $Q_{10}$  (Игнатъева, 1979)

Вид	Нерестовые температуры, $^{\circ}\text{C}$	Интервал температур в $^{\circ}\text{C}$ , в котором $Q_{10}$ :		
		равен или больше 3,5	от 3,4 до 1,6	равен и меньше 1,5
Щука	8–16	3–9	9–16	16–20
Пелядь	1–7	1–7	7–10	10–13
Сиг	1–7	2–6	6–10	10–12
Чир	1–7	1–6	6–9	9–10
Форель	3–9	2–8	8–13	13–15

ятно, имеет место торможение процесса эпиболии перидермы по поверхности желтка. При повышении температуры ускорение некоторых биохимических отравлений не обеспечивается достаточным количеством РНК, а поступление его из желтка лимитировано жировыми включениями, подстилающими анимальный полюс (Озернюк, 1985). Но возможны и другие варианты, объясняющие снижение скоростей развития при повышении температуры на этапе гастрюляции и обрастания желтка перидермой зародыша.

М. А. Айтходжин с соавторами (1964), а затем М. Я. Тимофеева и К. А. Кафиани (1965) установили, что у зародышей вьюна до начала гастрюляции рибосомные гены не транскрибируются, и увеличение содержания РНК в бластодерме происходит за счет перехода рибосом из желтка в бластодерму. Ю. Г. Юровицким (1973) было показано также, что в этот период из цитоплазмы желтка в бластодерму поступает значительная часть гликоген-фосфорилазного комплекса, необходимого для энергетических затрат зародыша.

Таким образом, у костистых рыб, и в частности сиговых, в ходе раннего эмбриогенеза происходит переток РНК из желтка в бластодиск. При этом, как считает Г. М. Игнатъева (1979), в яйцах с большим количеством желтка и с подстилающими бластодиск жировыми каплями такое перераспределение затруднено настолько, что приводит к снижению запасов РНК в бластодерме, а это, возможно, служит сигналом для запуска синтеза РНК рибосомами в клетках бластодермы.

Подойти к пониманию тормозящего действия повышенных температур на процессы эпиболии позволяют результаты экспериментов Г. М. Игнатъевой (1979) по воздействию различных температур на икру пеляди (табл. 19) и чира (табл. 20). Согласно её исследованиям времени наступления стадий: начала «гастрюляции», конца обрастания желтка бластодермой зародыша и образования 10 пар сомитов у пеляди и чира, абсолютная продолжительность (в минутах) каждого из изученных периодов в зависимости от температуры меняется, но относительная (в  $\tau_0$ ) остается практически постоянной и начинает меняться при выходе за границы зон нерестовых температур (для пеляди  $6,0^\circ\text{C}$ , а для чира  $2,0^\circ\text{C}$ ) (Игнатъева, 1979).

Как видно из таблицы 19, образование зародышевого валика (начало органогенеза) происходит практически «одновременно» в относительных величинах ( $\tau_0$ ), вне зависимости от температуры, за исключением крайне высоких ее значений ( $7,9-8,1^\circ\text{C}$ ). Но завершение процесса обрастания, как у пеляди, так и у чира в относительных величинах при увеличении температур инкубации имеет тенденцию к удлинению, что подтверждает данные прямых наблюдений за развитием омуля и сёмги, полученных ранее (Черняев, 1968; Городилов, 1969). На наш взгляд, эта тенденция в данных исследованиях не носила выраженного характера ввиду того, что температуры инкубации пеляди, чира и волховского сига в проведенных экспериментах были незначительно выше нормальных температур развития в естественных условиях (табл. 17).

В работе Н. В. Смирнова (1987) установлен факт замедления процесса развития икры омуля на ранних этапах — от оплодотворения до обрастания поверхности  $1/2$  желтка бластодермой зародыша при снижении температуры воды. Чем ниже температура, тем продолжительнее этапы дробления, бластуляции и начала эпиболии. На стадиях завершения обрастания желтка бластодермой температурный режим начинает оказывать дифференцированное воздействие на партии икры, полученные в разные сроки нереста. Оплодотворенная в конце нерестового периода икра начинает «догонять» более ранние партии икры, полученные в начале нереста, несмотря на то, что у икры, оплодотворенной в более поздние сроки, развитие происходило при более низких температурах уже во время шугохода. Эти данные полностью подтвердили исследования К. И. Мишарина (1953),

**Таблица 19.**

Абсолютная и относительная продолжительность некоторых периодов эмбриогенеза пеляди (часть таблицы)

Температура в °С	$\tau_0$ в мин.	Время от осеменения в мин.			Продолжительность в $\tau_0$		
		Начало гастрюляции	Замыкан. желточн пробки	10 сегментов	Начало гастрюляции	Конец обрастания	10 сегментов
0,6	705	18420	–	–	26	–	–
1,9	540	14040	–	–	26	–	–
2,1	530	13680	26820	–	26	51	–
2,5	490	12620	24410	29780	26	50	61
3,9	360	9720	18360	23400	27	51	65
4,8	315	8175	16755	19815	26	53	63
10,0	160	4590	–	–	29	–	–

**Таблица 20.**

Относительная продолжительность (в  $\tau_0$ ) некоторых периодов раннего эмбриогенеза чира (Игнатъева, 1979)

Температура t°С	Период от осеменения до стадии:		
	начало «гастрюляции»*	конец обрастания	10 пар сомитов
2,1	26	–	–
2,1–3,6	28	54	65
2,7–3,3	26	47	61
5,5–5,8	–	51	64
5,9–6,3	26	49	60
7,9–8,1	30	60	–

\*) Как уже указывалось выше, процесса «гастрюляции» как такового у рыб с дискоидальным типом развития нет. Формирование перидермы, мезодермы и энтодермы, а так же осевых органов эмбриона происходит за счет скоординированных передвижений глубоких бластомеров и образования гипобласта (Суворов. 1948; Тринкаус, 1972; Ballard, 1973), описываемого по внешним морфологическим признакам как «краевой узелок». Сам процесс обрастания желтка (эпиволия) осуществляется исключительно за счет митотического размножения клеток перидермы (Павлов Д. А. 1979, 1989).

в которых установлено, что икра омуля, помещенная на инкубацию при более высокой температуре, первые стадии развития проходила быстрее, а последующие медленнее, что приводило к удлинению срока развития. Партии же икры, начавшие инкубироваться позже, при более низких температурах, на начальных этапах эмбриогенеза отстают

в развитии, но на последующих этапах темп развития ускоряется, и сроки инкубации сокращаются.

В экспериментах по влиянию температуры на эмбриогенез омуля (Черняев, 1968, 1982) выявлено, что на ранних стадиях (от начала сегментации тела зародыша и образования миотомов до начала роста хвостовой почки) при температуре  $3,0^{\circ}\text{C}$  в теле эмбриона сегментация мезодермы происходила быстрее, чем при более низкой температуре. К моменту замыкания желточной пробки при температуре  $3,0^{\circ}\text{C}$  у зародыша насчитывалось в туловище 16–17 миотомов, а при  $0,5^{\circ}\text{C}$  — 14–15. Однако после замыкания желточной пробки и начала роста хвостовой почки у зародышей при  $3,0^{\circ}$  на 29-е сутки развития образование миотомов замедлилось по сравнению с темпом их образования при температуре  $0,5^{\circ}$ , при которой процесс сегментации протекал равномерно.

Достигнув возраста 36–37 суток, эмбрионы «холодной» серии догнали по количеству миотомов зародыши, развивавшиеся при повышенной температуре  $3,0^{\circ}\text{C}$ , и на 41–43 сутки имели в теле на 5–6 миотомов больше. На 45–50 сутки угнетение икры, развивавшейся при  $3,0^{\circ}$ , прекратилось, сегментация тела зародыша снова ускорилась и закончилась на 61-е сутки с образованием предельного для данной температуры количества миотомов (в среднем 65). Сегментация же тела зародышей при температуре  $0,5^{\circ}\text{C}$  закончилась лишь на 73-е сутки, когда в теле эмбрионов образовалось предельное количество миотомов (в среднем 70–71) (рис. 55). В обоих случаях сегментация мезодермы прекратилась к моменту появления эмбриональной системы кровообращения и пигментации глаз меланином (Черняев, 1968, 1982).

У вылупившихся весной эмбрионов омуля, развивавшихся при средней температуре  $0,5^{\circ}\text{C}$  в туловищном отделе было в среднем 38 сегментов (37–41), а в хвостовом 21 сегмент (19–24), в сумме 59 (56–65). При развитии же икры при температуре  $3,0^{\circ}\text{C}$ , в туловище эмбрионов насчитывалось в среднем 36 сегментов (33–38), а в хвосте 18 сегментов (17–19), что в сумме составило 54 (50–57) (Черняев, 1966). Сходные данные о влиянии температуры на количество миотомов и позвонков у рыб получены многими авторами (Hubbs, 1922; Mottley, 1937; Gabriel, 1944; Orska, 1957; Турдаков, Никитин, 1972).

Эти результаты хорошо согласуются с мнением Йохансена (Johansen, 1936), который указывал (правда, в отношении весеннерестующих рыб), что в пределах одной нерестовой популяции потомство, вышедшее раньше из икры и прошедшее развитие при более низких температурах, имеет большее число позвонков и тяготеет к «северным формам»

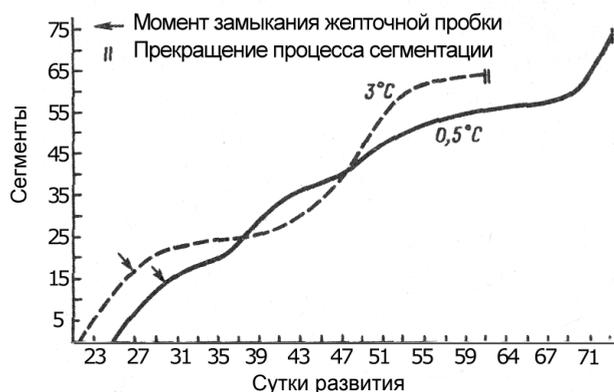


Рис. 55. Скорость сегментации мезодермы тела эмбриона в зависимости от воздействия постоянной температуры в  $0,5$  и  $3,0^{\circ}\text{C}$

ареала данного вида рыб, а потомство, развившееся позднее, в теплой воде, имеет меньше позвонков и по своим меристическим признакам тяготеет к «южным» формам. Для иллюстрации этих изменений приведем данные А. Ф. Турдакова и А. А. Никитина (1972) по севанскому сигу (табл. 21).

Для объяснения различий между этими результатами и приведенными выше данными по омулю, обратимся к исследованиям, проведенным С. П. Мунтяном (1966, 1970, 1976, 1978) по воздействию повышенных и пониженных температур на икру судака (*Sander lucioperca* (L.)). Опыты проводились как при постоянных температурах, так и на фоне их повышения или понижения. Было показано, что воздействие постоянной температуры даже в оптимальном диапазоне оказывает менее благоприятное воздействие на эмбриогенез, нежели «переменный температурный режим с определенным временем действия каждой из составляющих его температур, повторяющий в общей форме изменение температур на нерестилищах» (Мунтян, 1978).

Исследуя развитие зародышей пеляди, Ю. Н. Городилов (1969) обнаружил снижение их теплоустойчивости «параллельно» естественному снижению осенних температур. Тогда же им была высказана мысль о том, что нерестующие осенью лосось и пелядь приспособлены к развитию при прогрессирующем снижении температуры до 0°С. Такая закономерность в отношении нерестующих осенью видов рыб неоднократно подтверждалась в рыбоводной практике. Так, пик вылупления эмбрионов омуля, инкубируемых на Бельском рыбоводном заводе при постоянной температуре воды 0,5°С, пришелся на 220–235-е сутки развития с момента оплодотворения, что составило 264 градусодня, при отходе икры 25%. Близкие величины при инкубации на Большереченском рыбоводном заводе при температуре 0,5°С получил К. И. Мишарин (1953), а именно 242,4 градусодня. Для икры омуля, развивавшейся на Сарминском рыбоводном заводе при постоянной температуре воды 3,0°С, вылупление началось в конце февраля, т. е. на 120-е сутки развития<sup>4</sup>). На Бурдугузском рыбоводном заводе на Ангаре при постоянно понижающейся температуре с 6,9 до 1,2°С (средняя 3,1°С), время развития составило всего 83 дня, при этом сумма градусодней (268,1) оказалась близкой к первым двум случаям (264,0 и 242,4) при отходе икры 26,8% (Черняев, 1968).

**Таблица 21.**

Влияние температуры инкубации на размеры, массу и количество миотомов  
вылупившихся эмбрионов севанского сига

Температура инкубации °С		Абсолютная длина, мм		Средняя масса мг	Количество миотомов	
средняя	Колебания	средняя	колебания		Среднее	Колебания
1,8	0–7,2	13,21	11,26–14,09	8,8	58,18	56–63
5,1	3,6–7,9	12,75	11,22–13,11	7,6	55,14	50–62
8,4	7,5–9,4	11,09	9,52–12,47	6,5	54,88	50–60

<sup>4</sup>) Дальнейшее вылупление эмбрионов было остановлено в начале марта пуском в цех рыбоводного завода наледной воды, с температурой 0,1°С и задержалось до середины мая, при отходе 75%. Общая сумма градусодней этой партии икры составила 500.

В работе чешского ихтиолога М. Пеняза (Peňáz, 1975) установлена зависимость продолжительности развития европейского хариуса от температуры воды: при средней температуре 10.0°С инкубация (от осеменения до вылупления 50% личинок) продолжается 402 часа (167.5 градусодней), при 13.0°С — 240 часов (130.0 градусодней) (Peňáz, 1975).

Из недавних работ по влиянию температурного фактора на темп развития лососевидных рыб, близких в систематическом плане к сиговым, можно отметить работу М. Ю. Пичугина (2002), в которой проведен сравнительный анализ темпа развития элементов скелета у разных форм гольцов *Salvelinus alpinus* — *S. malma complex*. Выявлены были особенности развития костей скелета и неравномерность сроков и мест закладки миотомов при сегментации мезодермы тела зародыша в зависимости от температуры воды.

Д. А. Павловым (2004) определен диапазон устойчивости к температуре на протяжении раннего онтогенеза некоторых видов обитающих в Белом море морских рыб с разной биологией. Сравнение относительной продолжительности его основных интервалов выявило значительную модификационную изменчивость морфогенеза в период эмбрионального развития под влиянием температуры инкубации как основного фактора, регулирующего продолжительность интервалов онтогенеза развивающегося организма (Павлов, 1999, 2004).

### 7.3. Влияние температуры на интенсивность энергетического обмена и дыхания

По данным, полученным Н. Д. Куфтиной и Г. Г. Новиковым (1978) и Г. Г. Новиковым (1980) по икре пинагора (*Cyclopterus lumpus* L), семги и балтийского лосося (*Salmo salar* L) при инкубации икры этих видов в «нормальном» диапазоне температур, но на «нижнем» ее уровне (4–5°С ниже «теплой серии») характер нарастания белковой массы зародыша описывался экспоненциальной кривой. В «теплой» серии опытов рост белковой массы эмбрионов был заметно выше только на первых этапах развития (примерно в 2 раза). А в дальнейшем скорость прироста биомассы оказалась значительно ниже, чем в «холодной» серии, и разница в содержании белка у вылупившихся эмбрионов достигала 1,5–2 раза (Куфтина, Новиков, 1979).

Влияние температуры на дыхание эмбрионов и личинок сиговых рыб будет рассмотрено в соответствующем разделе. Здесь мы приводим данные А. Н. Строганова (1987) о воздействии температуры на дыхание икры белорыбицы (*Stenodus leucichthys* Guld.). Согласно этим данным, у белорыбицы, так же как у семги и радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich.), зависимость дыхания от температуры в процессе развития имеет тенденцию к снижению. Важно отметить, что интенсивность дыхания ( $Q_{10}$ ) в «теплом» варианте опыта ниже, чем в «холодном» (таблица 22, рис. 53).

Полученные А. Н. Строгановым (1987) данные по влиянию температуры на потребление кислорода (рис. 56 А, Б) икрой белорыбицы показывают, что значения верхней критической температуры на этапах от V (органогенез) до VIII (начало печеночно-желточного кровообращения) находятся в пределах 12–14°С. Причем, при различиях температуры развития в 6°С, отличия критической температуры для порций икры, инкубируемой при 2,05°С («холодной» серии) и для порции икры, развивающейся при температуре 8,2°С («теплой» серии) составят только 2°С.

Энергетический обмен во время зародышевого и личиночного развития рыб в значительной степени определяется температурой. Обобщая проведенные многочисленными авторами исследования и собственные данные, Н. Д. Озернюк (1985) указывает, что наиболее быстро

Таблица 22.

Значения критической температуры и  $Q_{10}$  дыхания в раннем онтогенезе белорыбицы (по А. Н. Строганову, 1987)

Этапы развития	Пределы изменения температур	Критическая температура	$Q_{10}$
Средняя температура 2,05° (холодный вариант)			
V — органогенез	2–14	12	4,79
VIII — печеночно-желточное кровообращение	2–14	12	4,27
Средняя температура 8,2° (теплый вариант)			
VI — начало пульсации сердца	2–14	14	2,66
VII — начало эритроцитарного кровообращения	2–16	14	2,71

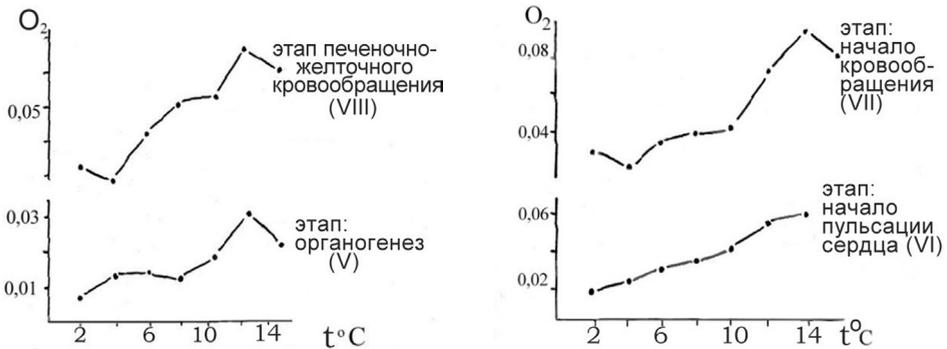


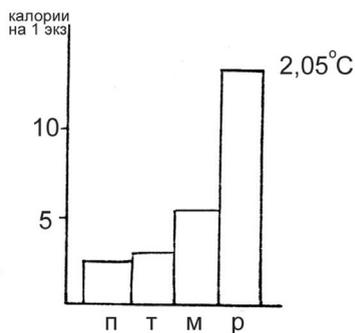
Рис. 56 (А, Б). Зависимость скорости потребления кислорода (мл  $O_2 \times 100$  экз.  $\times 1$  час) от температуры на этапах эмбриогенеза белорыбицы (Строганов, 1987)

усваиваются растущими зародышами рыб компоненты кристаллического желтка — фосфитин и липовителлин, являющиеся основными источниками аминокислот для белкового синтеза и роста тела зародыша. По этой причине, отношение массы эмбриона к желтку во время развития постоянно увеличивается. Объем желтка в сравнении с цитоплазмой эмбриона у сиговых рыб находится в пределах 1:9, в то время как у лососевых рыб, также развивающихся при низких температурах, это соотношение составляет порядка 1:50 (Игнатьева, 1979).

Согласно исследованиям А. Е. Микулина (2000), основная масса белков желтка в икре находится в белково-каротиноидных комплексах, связанными: с липидами (липопротеиды), углеводами (гликопротеиды) и фосфопротеидами (в фосфорилированной форме) в соотношении 83:11:6. Это соотношение практически не меняется во время зародышевого и предличиночного развития (Nakagawa, Tsuchiya, 1972, цитировано по: Озернюк, 1985).

Изучение баланса энергии в раннем онтогенезе лососевидных проводились многими исследователями на икре: форели (Gray, 1926), лососевых рыб (Hayes, 1949), чавычи

(Heming, 1982), радужной форели (Kamler, Kato, 1983), альпийского гольца (Gruber, Wieser, 1983). Показано, что эффективность использования веществ желтка ( $K_2$ ) на энергию роста в период эндогенного питания, как правило, не превышает 60–70% (Винберг, 1956). Так, в опытах с радужной форелью (Smith, 1957) значение коэффициента  $K_2$  было равно 55,9%. Однако, имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о неоднозначности действия температурного фактора, что отражается на значении коэффициента  $K_2$ . Так, например, у радужной форели при повышении температуры с 10° до 14°С  $K_2$  увеличивается с 35% до 72% (Kamler, Kato, 1983). У альпийского гольца (*Salvelinus alpinus*) — тоже из лососевых рыб, но нерестующего осенью, — наоборот, с повышением температуры значение  $K_2$  значительно снижается. Так, если при температуре развития 4°С  $K_2 = 34–36\%$ , то при 8°С  $K_2 = 11,6–12,6\%$  (Gruber, Wieser, 1983).



**Рис. 57.** Энергетический баланс белорыбицы — от оплодотворения до вылупления при 2,05° (Строганов, 1987).

А.Н. Строгановым (1987) определен энергетический баланс развития икры сиговой рыбы — белорыбицы (*Stenodus leucichthys* Guld.) по суммарному потреблению кислорода от оплодотворения до вылупления из оболочки при температуре развития 2,05° (рис. 57). Затраты (в пересчете на 1 экземпляр) составили: на энергетический обмен (Т) 3,12 кал, на пластический (П) — 2,54 кал, метаболизированная энергия (М) — 5,1 кал, энергетическое содержание резорбированных веществ (Р) было равно 13,4 кал. Таким образом, энергетические затраты белорыбицы на развитие при температуре 2,05°С составили 3,1 кал на 1 экз., или 7,8 кал на 1 мг белка зародыша (Строганов, 1987).

Рост эмбриона и резорбция желточного мешка — процессы относительно независимые, поэтому в начале развития, когда резорбция превышает скорость роста тела зародыша, происходит накопление продуктов резорбции желтка с последующей их утилизацией (Новиков, 1960; Куфтина, 1965; Зайцева, 1985). После вылупления эмбриона из оболочки скорости резорбции белка и липидов из желточного мешка резко возрастают (Строганов, 1987).

На графике, отражены изменения содержания белков и липидов в процессе развития, составляющих баланс вещества и энергии, основанные по аналогии закономерностей резорбции желтка и роста тела эмбриона радужной форели (Куфтина, 1985; Зайцева, 1985). Очевидно, что в условиях исключительно эндогенного питания кривая роста тела эмбриона имеет S-образную форму, причем верхняя часть кривой, образуя «плато», отражает сокращение энергетических запасов, которое в конце концов, может привести к гибели зародыша, если не произойдет поступление пищи извне (рис. 58).

На наш взгляд, наблюдаемое замедление развития белорыбицы при повышенной температуре является приспособительной реакцией, так как, в противном случае при сохранении прежнего темпа развития личинки сиговых рыб вылуплялись бы среди зимы в условиях совершенно непригодных для выживания из-за почти полного отсутствия зоопланктона. Ввиду того что у осенненерестующих рыб начальные этапы развития протекают на фоне постепенного понижения температуры воды, снижение темпа развития на этапе обрастания желточного мешка является приспособлением к затяжной, теплой осени, которая неизбежно должна смениться зимой. Это явление, как правило, наблюдается у всех осенненерестующих рыб (Городилов, 1988; Черняев, 2013).

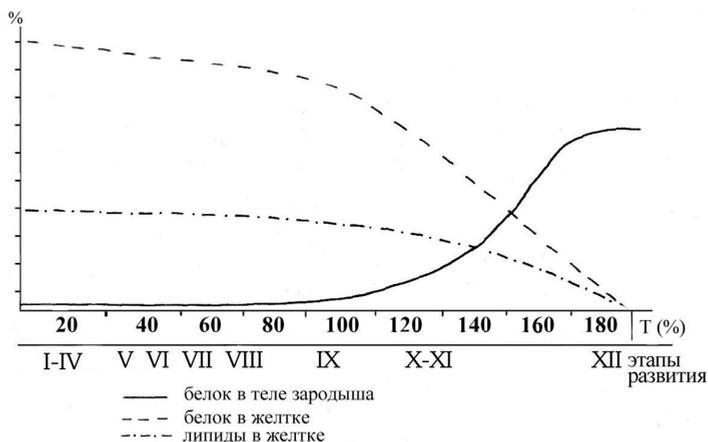


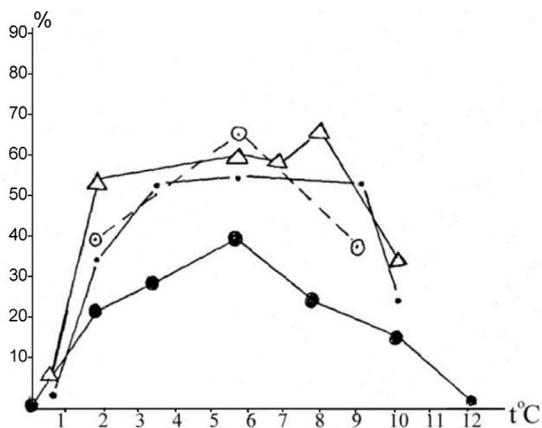
Рис. 58. Изменение содержания белка и липидов у радужной форели в процессе развития (Зайцева, 1985)

#### 7.4. Оптимальный диапазон температур выживаемости эмбрионов

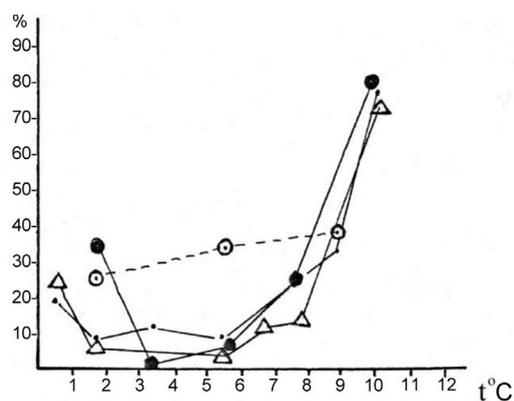
Исследованиями ряда авторов (Черняев, 1968; Турдаков, Никитин, 1972; Лебедева, 1974; Никитин, 1975 и др.) установлено, что отклонение от средних значений температуры воздействует не только на скорость развития сиговых рыб, но и на качественную сторону морфогенеза. При повышении температуры развития у вылупившихся эмбрионов сиговых рыб одного вида длина тела меньше, процент уродливых эмбрионов увеличен, наблюдаются дефекты в строении различных органов, что ведет к повышенной смертности при дальнейшем развитии. Прекрасной иллюстрацией воздействия температуры на развитие икры сиговых рыб является работа Я. Колби и Д. Брук (Colby, Brooke, 1970), выполненная на икре ряпушки (*Coregonus artedii*). Этими исследователями было показано, что при выходе температуры инкубации за пределы оптимума резко снижается процент выживания эмбрионов, увеличивается количество зародышей со всевозможными морфологическими деформациями, снижается процент вылупления нормально развитых личинок (рис. 59, 60, 61). Все три графика показывают, что в многочисленных опытах по инкубации икры ряпушки оптимальная температура развития была 5,6°С.

Проведенное авторами (Colby, Brooke, 1970) сравнение продолжительности развития икры ряпушки (*Coregonus artedii*) и сига (*Coregonus clupeaformis*), в зависимости от температуры инкубации отражено на графике (рис. 62). Так, при 0,5°С икра ряпушки развивалась 240 суток, в то время как у сига срок инкубации до вылупления составил в среднем 130 суток. Чем выше температура инкубации, тем меньше разница в сроках развития этих двух видов, и при 10°С она минимальна — примерно 10 суток (правда, при этом не учитывался процент уродств у вылупившихся эмбрионов).

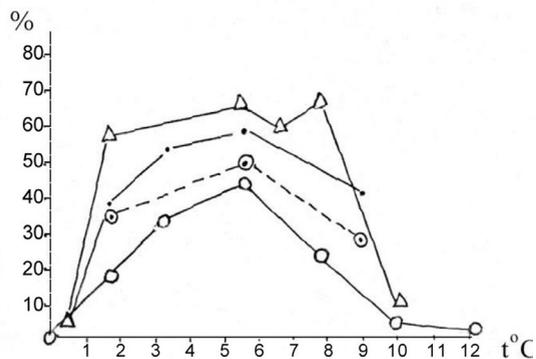
График (рис. 63) отражает зависимость выживаемости и продолжительности развития зародышей ряпушки от температуры. Так, при температуре 9,9–10,3°С эмбриогенез прошел за 37 суток, а при 0,5°С за 236 суток. Определено, что для этого вида температурный оптимум находится в пределах от 2 до 8°С. При инкубации икры при 0°С и 21,1°С вылупления не последовало. Наибольшая смертность в особенности на ранних этапах



**Рис. 59.** Процент выживаемости икры ряпушки от оплодотворения до вылупления во время инкубации при различных температурах (Colby, Brooke, 1970) Δ — 1968–69 (опыт без контроля); «точка» — 1968–69 с контролем; «пунктир» — партия с высоким темпом развития 1968–69; «кружок» -○- 1967–68 с контролем

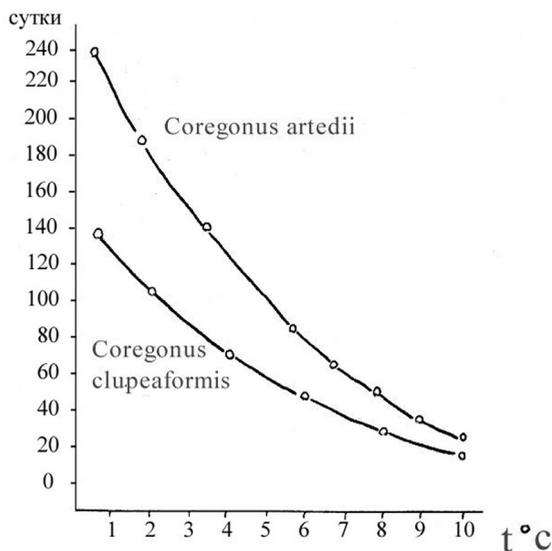


**Рис. 60.** Процент уродств у ряпушки, инкубируемой при различных температурах. (Colby, Brooke, 1970)

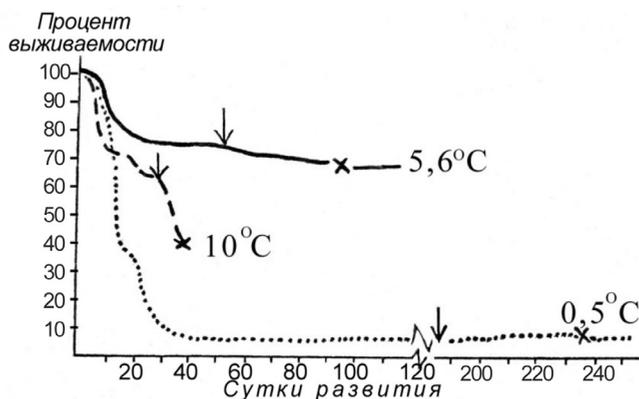


**Рис. 61.** Процент нормально развивающихся икринок ряпушки, инкубируемых при различных температурах (Colby, Brooke, 1970)

развития наблюдалась при температуре 0,5 и 10°C, а наибольший процент уродств отмечен при температурах выше 10°C. При этом общая длина тела личинок и их масса при повышении температуры инкубации снижалась, что хорошо согласуется с данными А. Ф. Турдакова и А. А. Никитина (1972) (Табл. 21). Эти результаты исследований также подтверждают работы Таути (Tauti, 1928; Тенинга (Tanning, 1946); Любичкой, 1956; Ор-



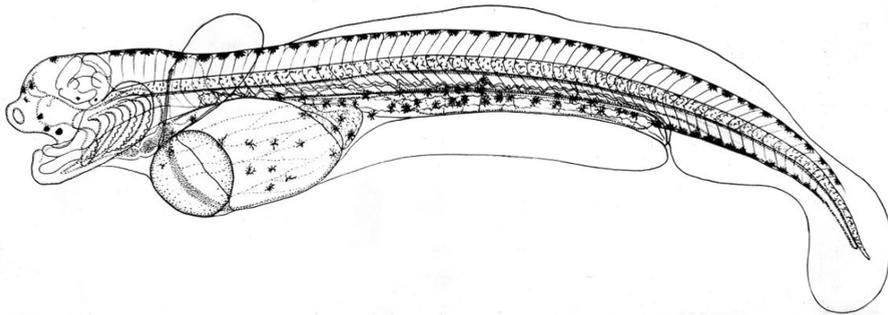
**Рис. 62.** Продолжительность развития икры ряпушки и сига при различных температурах (для 50% вылупления)(Colby, Brooke, 1970).



**Рис. 63.** Выживаемость зародышей ряпушки при различной температуре инкубации. Стрелкой обозначен момент начала органогенеза, звездочкой — средний срок вылупления

ска (Orska, 1957) и др. по исследованию реакций зародышей других видов сиговых рыб на воздействие различных температурных режимов.

При анализе уродств у выклюнувшихся зародышей омуля нами обнаружено (Черняев, 1968, 1982), что при температуре  $0,5^{\circ}\text{C}$  аномально развивающихся эмбрионов почти нет. Это же относится к эмбрионам омуля, развивавшимся при снижающейся температуре с  $6,9$  до  $1,2^{\circ}\text{C}$  (средняя  $3,1^{\circ}\text{C}$ ). Развитие же эмбрионов омуля и сига при постоянной температуре  $3^{\circ}\text{C}$  привело к образованию уродств у 50–60% особей. Наиболее типичными уродствами, вызванными, вероятно, постоянной повышенной температурой, являются



**Рис. 64.** Уродливый эмбрион омуля, у которого не сформированы глазные бокалы, отделы переднего и среднего мозга, недоразвиты верхние и нижние челюсти и искривлена хорда, как результат воздействия постоянной повышенной температуры  $+3^{\circ}\text{C}$  (Сарминский рыболовный завод, 1960 г.)

искривление туловища и хвоста, полное или частичное отсутствие глаз, недоразвитие верхней челюсти — «мопсовидность» (рис. 64). Аналогичные результаты получены Р. Colby, L. Brook (1970). По данным П.Н. Резниченко, Н.Е. Котляревской и М.В. Гулидова (1962), опытная партия икры плотвы (*Rutilus rutilus* L.) развивалась нормально при температурах, обычных для нереста этой рыбы. Инкубация же икры при температурах, редко и кратковременно встречающихся на нерестилищах, вызывала в опыте нарушение развития, в частности, искривление туловища и недоразвитие глаз.

На примере зародышей судака — *Sander lucioperca* (L.) С.П. Мунтяном (1976) были детально исследованы нарушения развития, вызванные неблагоприятным температурным воздействием, которые оказались весьма сходные с наблюдаемыми у байкальского омуля. Это выразилось в необратимых изгибах тела за счёт искривления хорды, в неправильной форме миотомов с нечеткими границами, в «водянке» полости перикарда, а также в «водянке» брюшной полости. Деформированное сердце оказалось в виде тонкостенной, слабо пульсирующей трубки, а скопления форменных элементов крови (кровяные островки) выполняющие в этот период развития гемопоэтическую функцию, были оформлены в виде гематом на желточном мешке. Недоразвитые или неправильной формы глаза и ряд других уродств зародышей рыб начинают встречаться тем чаще, чем в большей степени температура инкубации отклоняется от оптимальной. По мере развития эмбриона при низких или высоких температурах — за пределами оптимальных значений — появившиеся уродства прогрессируют и возникают новые нарушения. Степень отклонений в строении зародышей по сравнению с нормой ко времени вылупления оказывается тем большей, чем более несоответствующей оптимальной была температура инкубации и продолжительность её воздействия (Мунтян, 1976).

Т.И. Привольнев (1935) отмечал, что искривление туловища при воздействии на икру окуня (*Perca fluviatilis* L) температур, отличающихся от природных, объясняется неравномерным ростом хорды, имеющей очень крупные клетки по отношению к клеткам остальных тканей. При неблагоприятных условиях развития дробление клеточного материала также протекает ненормально: образуются мультиполярные митозы. Такие аномалии в дроблении blastomeres под воздействием температуры и других факторов, например, дефицита кислорода, неизбежно приводят к появлению уродств.

## 7.5. Чувствительность эмбрионов сиговых рыб к воздействию температуры на разных стадиях развития

Экспериментальные наблюдения позволяют расчленить эмбриональный период на этапы и дифференцированно взглянуть на температурные воздействия (Лебедева, 1974). Целым рядом авторов установлено, что не все этапы и стадии эмбриогенеза рыб одинаково чувствительны к воздействию температуры: такие моменты развития, как начало дробления, бластула, начало гастрюляции и образование зародышевой полоски характеризуются повышенной чувствительностью (Никифоров, 1937, 1956; Привольнев, 1935; Вернидуб, 1949; Трифонова и др., 1948). Эксперименты Городилова (1969) выявили, что существует еще одна очень чувствительная стадия развития — замыкание желточной пробки. Этим автором также обнаружено, что при воздействии высокой температурой на ранних стадиях дробления гибель зародышей происходит спустя значительный отрезок времени, а на стадии бластулы и в момент замыкания желточной пробки гибель эмбрионов наступает незамедлительно. Многие авторы указывают, что стадия начала роста хвостовой почки также очень чувствительна к воздействию повышенных температур (Tanning, 1946; Любицкая, 1956; Orska, 1957; Swarup, 1956; Турдаков, Никитин, 1972).

**Таблица 23.**  
Биологические показатели развития икры сиговых рыб, чувствительные стадии и этапы развития<sup>1</sup>  
(по Лебедевой, 1974 и Черняеву, 1968)

Показатели	Чир	Пелядь	Муксун	Чудской сиг	Рипус ладожский	Волховский сиг	Сиг лудога	Ряпушка	Омуль
Сутки развития	167,0	165,0	175,0	169,0	179,0	182,0	186,5	171,7	220
Градусодни	130,2	163,9	174,5	179,5	203,8	234,0	236,0	240,0	242,4
Процент отхода	89,0	22,8	55,7	14,7	16,7	25,7	18,7	48,0	18,0
Диаметр яйцеклетки	3,5	2,25	2,40	2,86	2,4	3,0	3,21	1,60	2,20
Соотношение объема плазмы и желтка	0,14	0,20	0,19	0,17	0,26	0,13	0,15	0,33	0,29
Чувствительные стадии и этапы развития икры	I. II. III V. XII XIV (6)	I. III. V. IX. XII. XIV (6)	I. II. III. VI. X. XIV (6)	I. II. III. VI. X. XII. XIV (8)	I. II. III. IV. V. VI. VIII. IX. X. XII (10)	I, II. III IV. V. IX. X. XII. XIV (9)	I. II. III. IV. V. VIII IX. X. XII XIV (10)	I. V. VII IX. XIV (5)	I. II. III. IV. V. VIII. IX. XII. XIV (9)

<sup>1</sup> О стадиях развития см. гл. Размножение.

Данные наблюдений свидетельствуют о том, что каждая постоянная температура, действующая непрерывно в течение всего эмбриогенеза, по-своему регулирует прохождение стадий. При одних температурах стадии следуют друг за другом в одном порядке, при других — в другом и могут идти одновременно или опережать одна другую, как, например, на этапе вылупления (Мунтян, 1975). Таким образом, проявляется закономерность коррелятивных связей, которым подчиняется весь комплекс формирующихся органов (Мешков, Лебедева, 1976).

Под воздействием неблагоприятных факторов происходит повышенный отход икры сиговых рыб на чувствительных стадиях развития (Лебедева, 1974), которых у чира — 6, пеляди — 6, муксуна — 6, чудского сига — 8, рипуса — 10, волховского сига — 9, сига лудоги — 10, ряпушки — 5, и по нашим данным (Черняев, 1965, 1968), у байкальского омуля — 9. Наиболее чувствительные стадии развития у перечисленных видов сиговых рыб по частоте встречаемости следующие: оплодотворение — 100%, дробление — 90%, начало формирования эмбрионов — 100%, образование хвостовой почки — 90%, бластула — 90%, начало пигментации глаз — 90% и вылупление — 100%. Остальные чувствительные стадии развития специфичны для каждого вида рыб и отражают их экологические особенности (табл. 23).

## 7.6. Температура и сроки вылупления

Как и на ранних стадиях эмбриогенеза, температура воздействует также на сроки вылупления эмбрионов сиговых рыб из оболочек. При снижении температуры инкубации на этапе развития, предшествующем вылуплению эмбрионов из оболочки, наблюдается замедление развития, а сроки вылупления сильно растягиваются. Личинки вылупляются из оболочек с полностью сформированным жаберно-челюстным аппаратом, со значительно сокращенными запасами желточного мешка, длина их превышает нормально вылупившиеся эмбрионы. Эти свободные эмбрионы — практически личинки — сразу переходят на активное питание.

Инкубация икры сиговых рыб при постоянно повышенных температурах на завершающих этапах развития приводит к ускорению вылупления эмбрионов из оболочки. Оно, как правило, происходит дружно, за короткий срок, эмбрионы вылупляются с еще недоразвитым жаберно-челюстным аппаратом, с большим желточным мешком и могут некоторое время существовать за счет его запасов, длина этих эмбрионов меньше, чем у нормально развивающихся. Очевидно, что в зависимости от температуры развития, вылупление эмбрионов из оболочки происходит на разных стадиях и даже этапах развития: от эмбрионального этапа формирования жаберно-челюстного аппарата до личиночного этапа перехода на активное питание. Такой механизм сдвига этапов вылупления в зависимости от температуры, когда эмбрион находится на разных стадиях развития и готовности к существованию во внешней среде был детально исследован С.П. Мунтяном (1978) на икре судака *Sander lucioperca* (L.) на термостатированных инкубаторах с различными заданными программами температурного режима.

Все вышесказанное позволяет утверждать, что, в норме, икра омуля, как и остальных 26 видов сиговых рыб, от момента оплодотворения и до вылупления приспособлена к развитию при низких температурах порядка 0,5–1,5°С, причем от этапа дробления до этапа образования эмбриональной системы кровообращения эмбрион успешно развивается на фоне снижения температур, а после появления эмбриональной системы кровообращения и до вылупления — при повышении температуры. Особенность омуля и других нере-

стящихся осенью рыб состоит в том, что повышение температуры в начальный период развития приводит к замедлению его темпа, а после завершения этапа органогенеза к ускорению.

В последнее время ряд исследователей посвятили разработкам биотехнических приёмов в зависимости от внешних факторов. Среди них: Т.М. Ларина (2011) исследовала мальформации у молоди подращиваемой трески, нарушения на гистологическом уровне в раннем онтогенезе осетровых рыб изучала А.В. Новосадова (2013), а А.А. Лютиков (2016) отрабатывал биотехнику воспроизводства кубенской нельмы. Таким образом, с позиции практического рыбоводства для сиговых рыб, особенно в весенний период, при акклиматизационных работах, небезразлично, какова будет температура доинкубации. Температурный фактор может стать решающим для успешного проведения рыбоводных мероприятий, а сроки вылупления будут определять, перейдут ли успешно на активное питание выпущенные личинки. Будут ли они готовы к активному питанию, будет ли к этому моменту развит в водоеме зоопланктон, и будут ли размеры этого зоопланктона соответствовать размеру личинок.

Итак, повышение температуры в процессе развития омуля, как представителя сиговых рыб, проявляется в следующем:

а) ускоряет эмбриогенез в целом;

б) вызывает торможение процесса обрастания желточного мешка бластодермой (перидермой) зародыша, а после замыкания желточной пробки замедляет процесс сегментации — образование миотомов в теле зародыша;

в) ускоряет последующую сегментацию мезодермы с образованием меньшего числа сегментов в теле эмбриона, по сравнению с зародышами, развивающимся при более низкой температуре.

г) Постоянно действующая повышенная от нормы температура увеличивает процент уродливых и нежизнеспособных эмбрионов.

д) Развитие эмбрионов сиговых рыб, их нормальное формирование зародыша (морфогенез) на ранних этапах развития в условиях повышенных параметров нерестовой температуры обеспечивается прогрессивным снижением температуры воды с 8.0 до 0.5°С.

## ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОГЕНЕЗА СИГОВЫХ РЫБ ПРИ ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

### 8.1. Эколого-физиологические предпосылки нормального развития эмбрионов сиговых рыб во льду

Подавляющее число видов сиговых рыб адаптировано к нересту осенью и зимой до, во время или после ледостава и их икра, как правило, весь зимний период развивается подо льдом. Встречаются некоторые виды сиговых рыб, сохранившие отдельные признаки своих тепловодных предков, как например, баунтовский сиг и баунтовская ряпушка (*Coregonus lavaretus baunti*, и *C. sardinella*), которые нерестуют в весенний период подо льдом Баунтовских озёр Ципо-Ципиканской речной системы Витима (Мухомедиаров, 1942, 1948; Анпилова, 1967; Калашников, 1968; Венглинский, 1977; Скрябин, 1979; Решетников, 1980; Карасёв, 1987; Черняев, Пичугин, 1999). В озерах Швеции и Финляндии обитает ряпушка с зимне-весенним икрометанием (в марте-апреле) на глубине 25–28 м (Airaksinen, 1966). В озере Байкал существует озёрная форма сига *Coregonus lavaretus baikalensis* Dyb. или *C. Lavaretus* — согласно новейшей классификации (Решетников, 2000), нерест которого растянут с октября по март (Крогиус, 1933; Черняев, 1973; Скрябин, 1979).

Канадские ихтиологи (Henault, Fortin, 1990), исследуя размножение ряпушки Артеди (*Coregonus artedii* Lesueur) в Корочьем озере (Lac des Ecorces) в провинции Квебек, обнаружили нерест этого вида с конца мая до середины июня на глубинах свыше 20 м. Икрометание происходило ниже зоны температурного скачка, при температуре воды 5.7–6.8°C. Развитие икры продолжалось около 72 суток на поверхности жидкого ила при концентрации кислорода 7.52–11.04 мг/л. Вылупление личинок длиной 9.9 мм произошло в августе при температуре воды у поверхности озера 24° С.

Исследования эмбрионально-личиночного развития байкальского омуля и байкальского озёрного сига (Черняев, 1968, 1971, 1973, 1984), а также чира, сига-пыжьяна и пеляди реки Манья на Северном Урале (Богданов, 1983, 2006; Богданов и др., 1984) и валька реки Мама бассейна реки Лены (Русанов и др., 2003) убедительно показали, что часть икры данных видов сиговых рыб во время нереста вмерзает в ледяной покров водоёмов. Во время икрометания в шугоход икра, например, омуля, опускающаяся на дно нерестилища и на донный лёд и набухающая после оплодотворения, инкапсулируется в него, раздвигая ледяные иглы шуги. Через некоторое время донный лёд вместе с инкрустированной икрой всплывает и смерзается с ледяным покровом реки. В озёрах же после нереста производителей икра сигов вмерзает в придонную часть нарастающего в глубину ледяного покрытия. Именно в толще льда, даже при промерзании нерестилищ, икра нормально развивается до весны вплоть до вылупления жизнеспособных личинок (Черняев, 1973, 2013).

И.Г. Юданов (1939), изучая условия нереста и развития икры сибирской ряпушки (*Coregonus sardinella*) в заморной зоне Обской губы в 1926 году, установил, что нерест этой рыбы происходит в береговой полосе бухты Новый Порт. Начало нереста ряпушки совпадает с ледоставом, а само икрометание происходит подо льдом. В этом районе к середине зимы толщина льда составляет не менее 1,5 метров, а так как большая часть нерестилищ расположена на глубинах менее 1 метра, то водная толща губы промерзает до дна. Весной 1936 г. И.Г. Юдановым было установлено, что оплодотворенная икра ряпушки успешно пе-

ренесла во льду отрицательные температуры, и из неё весной вылупились жизнеспособные личинки. В связи с этими наблюдениями И.Г. Юданов сделал вывод: «Становится понятным существование туводных форм сиговых рыб в замкнутых тундровых и таёжных озерах Обского севера, где гидрохимический режим и характер дна водоемов (заморы, жидкий ил, мелкий песок в промерзающей части) неблагоприятны для развития икры» (Юданов, 1939).

Академик С.А. Зернов (1928), рассматривая вопросы, связанные с зимовкой водных организмов во льду и мёрзлой земле, назвал данное явление «пагоном». «Лёд является хранилищем жизни, и особенно важен «пагон» там, где имеются заморы, он сравним с зимовкой озимых культур: зимой растения промерзают вместе с грунтом и переносят отрицательные температуры, не погибая. Однако в суровые малоснежные зимы при более низких температурах происходит вымерзание посевов» (Зернов, 1928). Термин «пагон» принимается автором, как состояние живых организмов, при котором они сохраняют жизнеспособность, а эмбрионы рыб продолжают свое развитие, будучи замороженными или инкапсулированными в лёд, т.е. в «ледяном плену» (Черняев, 2004, 2013).

Развивая исследования Л.К. Лозино-Лозинского (1972) по выживанию беспозвоночных животных в условиях зимних отрицательных температур в условиях пагона, гидробиологи Ярославского университета В.П. Семерной и У.М. Фомичёва (2010, 2013) провели сравнение состояния сообществ червей, моллюсков, ракообразных и личинок насекомых речных грунтов берегов впадающей в Рыбинское водохранилище реки Улеймы. Исследования были осуществлены в так называемой «рипали», которая обсыхает зимой при межени и подвергается воздействию отрицательных температур. Было установлено, что в пробах грунта, взятых на глубинах 10, 20, 50 и 100 см в августе 2007 г. и в марте 2008 г., в зоне промерзания погибают главным образом не успевшие уйти глубже черви — олигохеты (*Oligocheta*). Наиболее многочисленной группой, адаптированной к выживанию в условиях пагона, оказались представители: ракообразных — *Ostracoda* (*Cyclops*), малощетинковых червей *Nematoda* (*Tubifex* — *Limnodrillus* и *Lumbriculus*), моллюсков (*Spherium*, *Pisidium*, *Limnea*), а также водные личинки насекомых — мотыль (*Chironomidae*), ручейники (*Trichoptera*), подёнки (*Ephemera*), веснянки (*Plecoptera*) и, наконец, коловратки (*Rotatoria*). Авторы подчёркивают, что прохождение зимовки в пагоне, сопровождается значительной дегидратацией — «ангидробиозом» беспозвоночных животных. Кроме того, исследователи указывают, что на этапах онтогенеза выживание яйца или личинки в неблагоприятных условиях более эффективно, в сравнении со взрослыми организмами (*imago*). При этом под воздействием ангидробиоза синтезируются биохимические протекторы, такие как LEA, среди которых — дисахарид трегалоза, защищающий на мембранном уровне белковые молекулы при обезвоживании и воздействии отрицательных температур.

Развитию представлений о широких адаптационных возможностях размножения и развития представителей ихтиофауны способствовали исследования и обобщающие работы отечественных учёных: Б.С. Матвеева (1940), С.Г. Крыжановского (1950), А.И. Смирнова (1950), В.В. Васнецова (1953), А.И. Зотина (1961), Г.В. Никольского (1961, 2013), С.Г. Соина (1968), Махотина (1982), А.П. Макеевой (1992), Д.А. Павлова (2007) и многих других специалистов.

## 8.2. Фактор промерзания нерестилищ сиговых рыб

Долгое время у отечественных ихтиологов существовало мнение, высказанное профессором В.К. Солдатовым (1912), что представитель сиговых рыб — байкальский омуль подобно дальневосточным лососям рода *Oncorhynchus* закапывает свою икру в грунт не-

рестилищ. Позже сотрудники Красноярского отделения НИОРХ П. В. Тюрин и П. Н. Социнович (1937) обнаружили на поверхности нерестилищ впадающих в Северный Байкал рек Верхняя Ангара и Кичера живую, развивающуюся икру омуля.

Исследуя условия размножения омуля, К. И. Мишарин (1953) установил, что до 60% площадей нерестилищ байкальского омуля рек Верхняя Ангара и Кичера, в зимний период промерзают до дна. По сообщению И. П. Шумилова (1971), при обследовании нерестилищ омуля на р. Верхняя Ангара зимой на поверхности промерзших нерестилищ им была обнаружена живая икра омуля. Нашими исследованиями (Черняев, 1973, 1971, Tcherniaev, 1977) выявлено, что значительная часть икры байкальского озёрного сига на нерестилищах, расположенных на прибрежных песках эвтрофированных заливов, таких как Мухор в Малом Море Байкала и Чивыркуй (Крогиус, 1933), вмерзает в лёд, пассивно защищаясь от выедания донными байкальскими широколобками (Cottidae), ракообразными — гаммаридами (Gammaridae) и хищными плоскими червями — планариями (Turbellaria).

По наблюдениям В. Д. Богданова (1983), период шугохода и ледостава на р. Мань (приток р. Оби, Северный Урал) совпадает по времени с массовым нерестом чира, в результате чего в толще льда оказываются «замурованным» значительное количество икринок этого вида. Икра других видов сигов встречается в смёрзшейся шуге значительно реже. Так, в 45 литрах воды, полученной из растаявшего льда, взятого 9 мая 1980 г., было обнаружено: 932 живых икринки и 18 мертвых личинок, Среди пробы были определены 26 погибших икринок чира, 7 живых личинок пеляди и 2 личинки сига-пыжьяна (Богданов, 1983). Выметанная во время нереста икра чира, по мере набухания, опускается на глубину около 1 метра к покрывающей нерестилища шуге и инкапсулируется в лёд. Как правило, через некоторое время донный лёд всплывает и примораживается к поверхностному ледяному покрову. Живые икринки начинают встречаться в 0,4 м от поверхности льда. Большая часть икры (около 95%) благополучно развивается. Температура льда в течение зимы на глубине 0,5 м и ниже стабильно равна 0°С. При этом, минимальная температура воздуха –30°С, а толщина снегового покрова составляла порядка 0,2 м (Богданов, 1983).

При исследовании условий размножения и развития валька (*Prosopium cylindraceum* Pallas et Pennant, 1784) на реке Мама (бассейн р. Лены) установлено (Русанов и др., 2003), что нерест этого вида сига происходит непосредственно в момент шугохода, перед ледоставом реки, а его эмбриогенез осуществляется по хариусовому типу (Соин, 1976). Икра валька диаметром 3.25 до набухания и 3.75 мм после набухания, может развиваться только будучи фиксированной во льду. Это обеспечивает ей защиту не только от механических воздействий, но и от выедания хищниками и заморных явлений. Соотношение объемов плазмы зародыша и массы желтка икры валька составляет порядка 1:70, а перивителлиновое пространство при набухании и вмерзании в лёд образуется столь же обширное, что и у икры хариусовых рыб (Черняев, 2004). У сиговых рыб обычно соотношение белок / желток в оплодотворенном и набухшем яйце колеблется в пределах 1:3–1:30 (Мешков, Лебедева, 1976, 1984).

Значительные запасы питательных веществ желтка зародышей семейств лососёвых (Salmonidae) и хариусовых (Thymallidae) рыб обеспечивают прохождение эмбриональных этапов развития внутри оболочки икры. Вылупление зародышей из оболочки с большими запасами желточного мешка позволяет им пройти личиночные этапы развития под галечным укрытием, так что их выход в водную среду и переход на внешнее питание происходит практически на этапе мальков, способных к внешнему питанию достаточно крупными кормовыми объектами. Икра чира и муксуна, обладая сравнительно крупны-

ми размерами и значительным запасам желтка, также развивается по хариусовому типу и для нормального осуществления эмбриогенеза нуждается в полном обездвиживании зародыша путем инкапсулирования в лёд. Искусственное воспроизводство таких видов рыб, как муксун, чир и валец, в проточных инкубационных аппаратах Вейса сопряжено со значительной смертностью эмбрионов по причине разрыва цитоплазматической оболочки крупного желтка из-за гидравлического удара проходящей через аппарат водной струи. Гибель зародышей в икре происходит на этапах развития, наиболее чувствительных к механическому воздействию, то есть начиная с бластулы и до замыкания желточной пробки, например, с 8 до 35 суток развития для байкальского омуля при температуре развития порядка 0,5° С.

Рассматривая вопросы филогении морфогенеза личинок рыб, Б.С. Матвеев (1940) обратил внимание ихтиологов на два пути эмбрионального и постэмбрионального развития рыб. Первый и наиболее исследованный путь это эмбриогенез по лососёвому типу (Павлов, 1989). Значительные запасы питательных веществ (Kamler E. 1992) в достаточно крупной яйцеклетке (что снижает плодовитость самок) позволяют зародышу лососевой рыбы по сравнению с меньшим содержанием питательных веществ сиговых рыб (Петренко, 1977), осуществлять морфогенез. Эмбриональные этапы развития лососевых рыб внутри оболочки икры и постэмбриональный метаморфоз уже после выклева, под прикрытием галечного грунта гнезда («бугра») позволяет переход во внешнюю среду практически на XII этапе — «смешанного» и XIII — «полного экзогенного питания» — мальковых этапов развития (по Д. А. Павлову, 1989). Сиговые рыбы пошли другим путём. Запасы питательных веществ желтка позволяют обеспечить морфогенез только до вылупления и первого личиночного «смешанного» этапа развития (по Ж. А. Черняеву, 1982), а дальнейший морфогенез может осуществляться исключительно за счёт экзогенного (внешнего) питания. Естественно, этот путь размножения связан с большими потерями личинок, компенсирующийся высокой плодовитостью самок.

### **8.3. Морфо-физиологические особенности адаптации эмбрионов сиговых рыб к отрицательным температурам**

Выживанию икры сиговых рыб во льду, способствуют выработанные в процессе эволюции (вероятно, в Ледниковые периоды) приспособления к крайне специфическим условиям развития, таким как высокая прочность первичной (*zona radiata*) и кратковременная клейкость вторичной (*chorion*) оболочки, достаточно обширный объём перивителлинового пространства, а также необходимое и достаточное соотношение между массами плазмы и желтка зародыша. Химические же особенности, количество и расположение жировых капель, обеспечивают своевременный выклев свободных эмбрионов из оболочек, способных быстро перейти на внешнее питание.

Также следует принять во внимание степень пигментации и состав каротиноидных пигментов яйца (Микулин, 2000). Главное же отличие яйцеклеток сиговых рыб от остальных представителей этого класса животного царства — это наличие в желтке водорастворимого цитохрома  $\beta_{560}$ . Вероятней всего этот фермент регулирует физиологические функции развития зародышей сиговых рыб, определяющих водо- и газообмен с внешней средой, реакцию на температурный фактор, а также изменение темпа развития эмбриона под воздействием светового облучения. Здесь необходимо отметить важную публикацию двух англичанок (Смит, Хенсуолт, 1972), исследовавших на молекулярном уровне фотобиологические процессы. Ими приведены данные о том, что в случае наличия в эм-

бриональных клетках пигментов, обладающих циклическими структурами, процессы развития и синтез белков может происходить в анаэробных условиях, используя энергию ионов водорода, получаемых из молекул воды. Такими пигментами в икре сиговых рыб являются каротиноиды, у которых молекулярные полиеновые цепочки состоят из изопреновых остатков в количестве не менее 9, с двойной связью, а концы молекул несут кольцевые фенольные группы с алленовыми, либо ацетиленовыми связями (Микулин, 2000).

Кроме того, в яйцеклетках сиговых рыб обнаружен цитохром группы b — цитохром  $\beta_{560}$ , специфичный только для семейства сиговых рыб (Черняев и др., 1988). Простетическая группа цитохрома b-типа представляет собой протогем IX, состоящий из металлопорфиринового комплекса железа ( $Fe^{3+}$ ), в котором протогем связан двумя ковалентными связями с атомами азота с остальными 4-мя пирольными кольцами (Строев, 1986). В клетках животных цитохромы выполняют функцию переносчиков электронов от кислорода к водороду, обеспечивая тканевое дыхание.

Таким образом, суммарное проявление и взаимодействие указанных адаптационных и многих других свойств и определяют темп и тип эмбриогенеза этих обитателей пресных вод Голарктики, подтверждая мнение, что икра сиговых рыб факультативно приспособлена к успешному развитию после инкапсулирования в лёд — в состояние «пагона».

#### 8.4. Воздействие отрицательной температуры на эмбриогенез

Для выяснения воздействия отрицательных температур на икру сиговых рыб (Черняев, 1971; Tcherniaev, 1977) были проведены опыты с икрой байкальского омуля на этапе образования подвижного жаберно-челюстного аппарата (120 суток развития). Две серии экспериментов с быстрым и медленным замораживанием икринок в лабораторных термо-электрических микрохолодильниках (ТЛМ) были осуществлены в интервалах отрицательных температур  $0^{\circ} — -2^{\circ}C$ ,  $-2^{\circ} — -4^{\circ}C$  и  $-4^{\circ} — -6^{\circ}C$  с выдержкой на заданной температуре в 2 часа. После оттаивания на следующие сутки икра просматривалась под микроскопом. Опыты показали, что при медленном замораживании (выход на заданные температуры составил 1,5 часа) уже при  $-2^{\circ}C$  наступила гибель значительной части икры (84,8%), а при  $-4^{\circ}C$  гибель составляла 98–99%. При снижении температуры до  $-6^{\circ}C$  как при быстром, так и при медленном замораживании произошла полная гибель зародышей из-за выхода перивителлиновой жидкости при  $0^{\circ}C$  сквозь оболочку икры наружу.

При быстром замораживании (время выхода на заданную температуру составляло менее 1 часа) выживаемость составила 100%. Объяснить это можно тем, что при быстром замораживании до  $-2^{\circ}$  и  $-4^{\circ}C$  также наблюдается обезвоживание перивителлинового пространства, но инкапсулирование в лёд наступает столь быстро, что оболочка икры остается практически сферической, и она не соприкасается с телом эмбриона, что препятствует процессу обморожения. Температура же  $-6^{\circ}C$  для икры и даже для подвижного эмбриона является летальной (Черняев, 1971, 2004, 2013; Tcherniaev, 1977).

Анализ термограммы замораживания икры байкальского омуля в водной среде (рис. 65) даёт полное представление о фазовых превращениях системы, происходящих при её замораживании: степень переохлаждения воды (S), температуры начала (K, K') и окончания (P, P') кристаллизации, её продолжительности (T), наличия одного или нескольких температурных скачков. Время остановки и задержки снижения температуры определяется не только точкой замерзания раствора, но и количеством замерзающей воды и скоростью охлаждения. На термограмме хорошо видно, что после переохлаждения перивителлиновой жидкости и последующего повышения температуры до точки

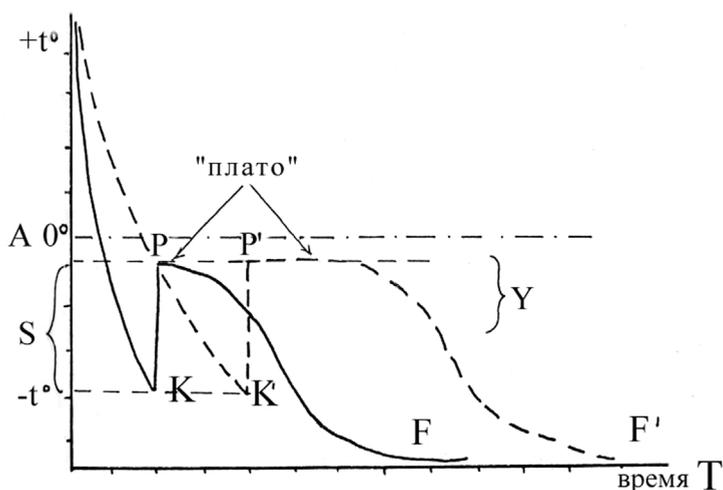


Рис. 65. Термограмма замораживания икры байкальского омуля в водной среде  
 — быстрое охлаждение  
 --- медленное охлаждение

замерзания, при достижении температуры, соответствующей температуре депрессии ( $\Delta$ ), происходит замерзание воды. Этот подъём, или температурный скачок, описанный у животных впервые П. И. Бахметьевым в 1898 г., возникает в результате выделения тепла при кристаллизации, которое продолжается до тех пор, пока не кристаллизуется вся вода, способная превратиться в лёд при данной температуре. Серьёзный обзор исследований по воздействию переохлаждения и замораживаний содержится в монографии Одри Смит (1963), в которой эта англичанка проводила исследования протекторных свойств глицерина при консервации тканей и яиц животных различных систематических групп. Она предполагала существование неких антифризных соединений, открытых позже Де Фризом и его сотрудниками (De Vries et al, 1982).

Л. К. Лозина-Лозинский (1972) объясняет это явление следующим образом. Если при достижении точки замерзания температура некоторое время остаётся постоянной, образуя «плато», то при этом сохраняется равновесие между жидкой фазой и образующимися кристалликами с абсолютным преобладанием жидкой фазы. Организмы и их ткани на этой стадии замерзания, как правило, не повреждаются. Жизнеспособность сохраняется и после некоторого дальнейшего снижения температуры объекта, т. к. не вся вода сразу превращается в лёд. Конец «плато» еще не означает окончания процесса кристаллизации. Это обуславливается тем, что количество образующегося в организме или тканях льда является функцией температуры, и только охлаждение до  $-20$ – $-30^{\circ}\text{C}$  вызывает замерзание почти всей массы способной к замерзанию воды (Moran, 1926).

При переходе температуры воды вокруг икринки из положительных значений в отрицательные, из-под оболочки икры в окружающее икринку водное пространство начинается отток воды, что приводит к обезвоживанию перивителлиновой жидкости. Согласно Е. Ohtsuka (1958) и А. И. Зотину (1961), перивителлиновая жидкость содержит ряд аминокислот: цистин, тирозин, лизин, глютаминовую и аспарагиновую кислоты, аргинин и лейцин, однако нельзя приписывать белкам значительную роль в создании тургора. Перивителлиновая жидкость представляет собой гидрофильный коллоид, содержащий

полисахариды (галактозу, маннозу и сахара), идентифицированные по цитохимическим реакциям как мукополисахариды. Таким образом, потеря воды перивителлиновой жидкостью под воздействием отрицательных температур вызывает повышение концентрации в ней веществ, главным образом полисахаридов, что приводит в свою очередь к снижению температуры её точки замерзания.

При медленном замораживании процесс обезвоживания икры происходит быстрее, чем инкапсулирование икры в образующийся кругом лёд в момент кристаллизации водной среды. Вследствие значительного обезвоживания перивителлинового пространства оболочка икры сморщивается и соприкасается с телом зародыша, обжимая его. После оттаивания икры части тела эмбриона, соприкасавшиеся с оболочкой, несут следы обморожения, особенно головной отдел и хвост, что и приводит к полной гибели икры. Этот эффект также был отмечен О. Смит (1963) при нахождении перемороженных рыб в ёмкости вместе со свежельвовленными: в местах соприкосновения тел произошла кристаллизация окружающей воды и замерзание (витрификация) тканей рыб. Очень примечателен приводимый этим автором, со ссылкой на работы П. Ф. Шоландера (Scholander P. F. et al. 1953), факт полного промерзания чёрных шук (*Dallia pectoralis*). В 1886 г. Тернер описал, как однажды в экспедиции на Аляске он накормил ездовых собак мелкими чёрными щуками из вырубленных пешнями кусков льда, в котором они были заморожены в течение нескольких недель. Вскоре собак вырвало оттаявшей и ожившей рыбой.

В серии опытов с быстрым замораживанием икры омуля процесс обезвоживания перивителлинового пространства также имел место, но кристаллизация воды и инкапсулирование икры в лёд наступали столь быстро, что оболочка икры оставалась почти круглой, сохраняя в перивителлиновом пространстве достаточное количество жидкости, которое препятствовало соприкосновению оболочки и тела эмбриона. Вероятно, на данном этапе развития икры омуля летальная температура  $-6^{\circ}\text{C}$  соответствует наблюдаемой в природе. В естественных условиях переход икры в состояние «пагона» происходит раньше — на этапах дробления и гастрюляции, когда тургор у икры наивысший, и она выдерживает нагрузку на раздавливание до 1,5 кг у омуля и 2,5 кг у сига. Описываемые исследования проводились на икре омуля, у которой, ввиду действия фермента вылупления гиалуронидазы на этапе образования эмбриональной системы кровообращения, прочность оболочки не превышала 1,0 кг. Кроме того, на этапах дробления, бластулы и органогенеза у зародышей нет значительно выступающих частей, которые могли бы быть подвергнуты обжиму первичной оболочкой икры и обморожению. Возможно, на этих этапах развития икра омуля и сига выдерживает и более низкие температуры.

Согласно исследованиям Л. К. Лозина-Лозинского (1972), в биологических системах существуют механизмы, предотвращающие повреждающее действие отрицательных температур. В икре сиговых рыб, в частности, омуля, развивающейся при отрицательных температурах в состоянии «пагона» могут иметь место следующие процессы и механизмы.

В случае чрезвычайно высокой вязкости биологических жидкостей, например, при большой потере воды у организмов, ткани которых адаптированы к дегидратации, температура кристаллизации находящейся в тканях воды значительно снижается, а замерзание вообще может не наступить, и происходит переохлаждение. Очень важным при этом является тот факт, что наружная кристаллизация наступает раньше, чем внутри организма. Как правило, при быстром охлаждении очаги кристаллизации, образующиеся вне клеток или вне организма, ограничивают степень переохлаждения внутриклеточной протоплазмы.

У пресноводных животных осмотическое давление тканевых жидкостей всегда значительно превышает осмолярную концентрацию пресной воды, и они обладают регуляторными механизмами, позволяющими им жить при разных осмолярных концентрациях внутри и вне тела (гипотонический тип осморегуляции). По данным Уммингера (Umminger, 1967), адаптация рыб к перенесению отрицательных температур, вероятно, происходит так же, как у тропической карпозубой рыбки фундулюса (*Fundulus heteroclitus*), путем перестройки метаболизма под воздействием резкого повышения температуры при пересыхании водоёма. В результате этого в сыворотке крови происходит увеличение почти всех компонентов: натрия — на 7,4%; кальция — на 43,8; магния — на 35,8; хлоридов — на 15,5; небелкового азота — на 41,3; общего холестерина — на 73,1%, кроме калия, бикарбоната, неорганического фосфора и общего белка, количество же глюкозы увеличивается в пять раз.

При изучении воздействия отрицательных температур на насекомых (Ушатинская, 1980) выявлено, что для того чтобы состояние переохлаждения у диапаузирующих насекомых стало устойчивым на молекулярном уровне должно произойти накопление энергетических запасов — жиров, углеводов, белков и редуция количества воды в теле. При похолодании перед зимовкой происходит трансформация части резервных жиров в углеводы, увеличивается количество ненасыщенных жирных кислот. При температуре близкой к 0°С в гемолимфе насекомых содержание глюкозы увеличивается, а у некоторых видов часть углеводов преобразуется в глицерин. Многие виды насекомых зимуют на стадии богатого жиром яйца — наиболее устойчивой к переживанию недостатка тепла и пищи (Ушатинская, 1960).

Исследования смертности энхитреид (*Enchitreus albi*) и дождевых червей (*Lumbriculus terrestris*) установили, что сильные морозы в сочетании с бесснежной зимой уничтожили в Финляндии популяцию почвообитающих олигохет. Однако их яйца выжили, и через два года численность червей восстановилась (В. Хухта, 1980).

У зимующих в Финляндии лягушек С. Пасаненом (1980) было выявлено, что активность ферментов фосфорилазы и липазы-эстеразы в печени и жировых тканях осенью и зимой очень низкая. Это указывает на то, что в этот период преобладает углеводный обмен. В зимний период также происходит обезвоживание их организма. По данным С.Х. Гузаировой и её коллег (1977), у зимующих лягушек в Якутии в этот период содержание в тканях витамина С минимальное (за исключением печени). В то же время запасы гликогена в печени и мышцах возрастают к зиме в 5 раз, по сравнению с началом лета (июль) (Гузаирова и др., 1977).

Таким образом, в случае дегидратации организма во время его активного состояния, повреждения возникают на организменном или надклеточном уровне. При этом, с одной стороны, нарушается обмен веществ, а с другой, происходит необратимая потеря воды, тогда как в случае замерзания (в воде) большая часть воды после таяния снова всасывается клетками и соединяется с протоплазмой. Л.К. Лозина-Лозинский (1972) подчеркивает, что яйца рыб и птиц чувствительны к отрицательным температурам, так как в желтке содержится большое количество липопротеиновых комплексов. Например, лецитовителлин куриного желтка чувствителен к замораживанию при  $-3^{\circ}\text{C}$ . Однако, дегидратация, которую мы наблюдаем у яиц сиговых рыб, вероятно, способствует повышению устойчивости к замораживанию липопротеинового комплекса (Черняев, 2004, 2013).

При замораживании икры омуля, в зависимости от скорости этого процесса, согласно Л.К. Лозино-Лозинскому (1972), происходит кристаллизация внеклеточной и внутриклеточной воды. Однако механизмы, способствующие устойчивости к состоянию переохла-

лаждения, препятствуют образованию в тканевых жидкостях эмбриона зародышей кристаллов — нуклеусов. Форма кристаллов льда варьирует в зависимости от температуры и скорости охлаждения, а также от состава раствора. Наиболее быстрый рост кристаллов происходит в направлении более разбавленного вещества. Вероятно, в связи с этим в биологических системах, имеющих гетерогенный характер, происходит одновременное замерзание и образование разных по величине температурных скачков с неодинаковыми точками замерзания.

Описывая механизм кристаллизации льда, Т.В. Одрова (1975) приводит следующие сведения: «При понижении температуры более плотная структура воды заменяется более рыхлой структурой льда. Это происходит в отдельных немногочисленных точках (центрах) кристаллизации, минимальный размер которых порядка 300–400 молекул воды. Чем ниже температура кристаллизации воды, чем быстрее идёт охлаждение, тем больше образуется кристаллов льда и тем меньше их размеры».

Главную опасность для икры при замерзании представляет характер кристаллизации и количество замерзающей в ней воды. Обычно в клетке много «свободной» воды, и кристаллизуется большая её часть, это и является причиной её гибели. Также показано, что на разных стадиях и этапах развития устойчивость к переохлаждению различна: наиболее устойчивыми являются самые ранние и самые поздние этапы эмбриогенеза (Лозина-Лозинский, 1972).

Исследования А.И. Любичкой (1940) по выявлению чувствительных к переохлаждению стадий развивающейся икры окуня установили, что наиболее устойчивыми являются оплодотворенные яйца до дробления, в период дробления и на стадии бластулы. Плохо переносит икра переохлаждение в начале бластулы и на стадии эмбриона с тремя мозговыми пузырями. В конце этапа органогенеза устойчивость к переохлаждению вновь увеличивается.

Де Фриз и его коллеги (De Vries et al., 1982) исследовали приспособленность нототениевых рыб (Nototheniidae) к существованию в водах Антарктики при температурах, снижающихся до  $-2,2^{\circ}\text{C}$ . Ими было установлено, что у нототениевых рыб пролива Мак-Мёрдо хлористый натрий и другие ионы и мелкие молекулы обеспечивают только 40–50% депрессии (т.е. снижения температуры замерзания воды) ниже  $0^{\circ}\text{C}$ , несмотря на то что у антарктических рыб концентрация этих веществ несколько выше, по сравнению с рыбами морских вод умеренных широт. Выяснилось, что низкая точка замерзания жидкостей тканей антарктических рыб ( $\Delta$ ) обусловлена, главным образом, восемью биохимическими соединениями — антифризами, обнаруженными у большинства нототениевых рыб. Полный набор этих соединений содержится почти во всех жидкостях организма рыб (кроме мочи и жидкости глаз) и по весу составляет 3,5% от общего веса жидкостей тела (Истмен, Де Фриз, 1987).

Обнаруженные антифризы представляют собой гликопептиды, состоящие из повторяющихся трех аминокислот (аланин-аланин-треонин) и дисахарида, ковалентно связанного с третьей аминокислотой (треонином). Отличие этих антифризов заключается, главным образом, в длине цепочки молекул. Самая крупная молекула имеет молекулярную массу в 33700 дальтон, а самая короткая — 2600 дальтон. Установлено, что с увеличением молекулярной массы способность снижать точку замерзания возрастает. Эти соединения оказывают антифризное действие не коллегативно, т.е. не за счет растворения составляющих молекулу частиц, а за счет адсорбции молекул на центрах кристаллизации, что позволяет усилить антифризную активность в 200–300 раз по сравнению с растворами той же концентрации, но лишенных гликопептидов. Вероятно, антифризная активность

гликопептидов связана с гидроксильными (ОН) и другими, «торчащими» в стороны от «скелета» молекулы, полярными группами. Именно эти группы и связываются со льдом (Истмен, Де Фриз, 1987).

В икре сиговых рыб аналогичных антифризов не обнаружено, но высокое содержание белков, жиров и углеводов в желтке сиговых рыб и, особенно мукополисахаридов в перивителлиновой жидкости, по нашему мнению, должно способствовать ее высокой антифризной активности. Больше половины жировых включений в икре сиговых рыб составляют холестерин и лецитин (Петренко, 1977).

Уместно добавить наблюдения В.П. Серебрякова (1967), когда он обнаружил нормально развивающиеся личинки трески в струях Лабрадорского течения при температуре морской воды  $-1,75^{\circ}\text{C}$  (Черняев, 2013). Никаких следов антифризов в телах личинок трески пока не обнаружено, вероятно, что антифризы и тресковых, и сиговых рыб строятся на иной биохимической основе.

До определенного температурного предела икра сиговых рыб адаптирована к перенесению отрицательных температур путем авторегуляции. Для осуществления обратимости функций у икринок необходимо, чтобы структуры клеток и внеклеточное вещество не разрушались под действием охлаждения, замораживания, дегидратации, оттаивания и были способны восстанавливать нарушенное равновесие. В случае холодового анабиоза на биосистему действуют два противоположно направленных фактора: с одной стороны, при усилении охлаждения увеличивается повреждаемость, а с другой, снижение метаболизма приводит к повышению выживаемости.

С помощью электротермометра В.Д. Богдановым (2007) был прослежен температурный режим льда на нерестовой реке Манья в точках 0,5 и 0,8 м от его поверхности. Установлено, что температура нижних слоев льда в течение зимы, при минимальной температуре воздуха  $-36^{\circ}\text{C}$  и толщине снегового покрова 0,2 м, стабильно равна  $0^{\circ}\text{C}$ . В поверхностных слоях льда, имеющих более низкую температуру, икры сигов почти нет, так как в шугоход икра сигов при нересте опускается и вмерзает в донный лед, который после ледостава всплывает и смерзается со льдом поверхности реки. Кроме того, на многих сибирских реках увеличение толщины льда часто происходит за счет образования наледей.

Известно, что вода при температуре, близкой к точке замерзания, подвижна, как и при более высокой температуре. Вследствие этого молекулы воды группируются вокруг ядер кристаллизации, а основная среда не затрудняет происходящую при кристаллизации перегруппировку молекул. В процессе кристаллизации воды ионы растворенных веществ вытесняются, располагаясь за гранями образующихся кристаллов. В результате процесса замерзания воды в кристаллическом льду остается очень небольшое от исходного количество солей, газов и других примесей (Одрова, 1976).

Исследования К.К. Вотинцева и Г.В. Овчаровой, проведенные в 1960 г. в лаборатории гидрохимии Лимнологического института СО АН СССР, определили содержание кислорода в метровом слое кристаллического прозрачного байкальского льда. В феврале-марте в верхнем слое было обнаружено 3,9, в среднем слое 2,2 и в нижнем 3,7 мг/л, в то время как до ледостава содержание кислорода в воде было порядка 12–14 мг/л (Черняев, 1971; Tcherniaev, 1977). Эти данные согласуются с мнением В.Л. Цурикова (1980), показавшим, что при образовании льда происходит вымораживание газов, солей и мелких частиц в виде рассолов по каналам стока, пронизывающим всю толщу льда и позже способствующим диффузии газов сквозь ледяной покров, как с границы атмосфера — лёд, так и с раздела лёд — вода. Тем не менее, диффузия газов через лёд имеет место, но крайне замедлена.

## 8.5. Дыхательная активность зародышей

Исследования на икре байкальского омуля (Мещерякова, Черняев, 1963) и белорыбцы (Строганов, 1987) выявили исключительно низкий уровень дыхательной активности икры, особенно на ранних этапах развития, что способствует длительному существованию икры сиговых рыб в состоянии «пагона» при незначительных концентрациях кислорода, которые и наблюдаются во льду.

Согласно приводимым Л.К. Лозино-Лозинским (1972) данным, при снижении температуры происходит неукоснительное падение интенсивности дыхания у всех исследованных животных до полного его прекращения при  $-4-6^{\circ}\text{C}$ . Вероятно, при отрицательных значениях температур резко снижается интенсивность обменных процессов, и замедляется темп развития инкапсулированной в лед икры.

Как нами установлено (Мещерякова, Черняев, 1963), общее потребление кислорода в процессе развития постепенно возрастает, без значительных перепадов интенсивности дыхания от этапа к этапу, начиная с 0,1 мг на этапе дробления и до 0,54 мг кислорода на 1000 икринок в час. Опыты в замкнутых сосудах при постепенном снижении содержания кислорода выявили значительные возможности преодоления эмбрионами кислородной недостаточности (до 1,3–1,5 мг/л кислорода) в течение длительного времени. Это указывает на приспособленность икры омуля к развитию в условиях низкого содержания кислорода, слабой проточности и пониженного уровня общего газообмена, т.е. в условиях, наиболее характерных для «пагона».

В.П. Билько (1973) показал, что углекислый газ является необходимым компонентом дыхания развивающихся зародышей — его определенное количество стимулирует двигательные центры центральной нервной системы к мускульной активности эмбриона, без чего нормальный процесс вылупления невозможен. В наших опытах значительное выделение углекислого газа наблюдалось только после образования эмбриональной системы кровообращения зародыша, а также после вылупления из оболочки (0,65 мг углекислого газа на 1000 икринок в час).

Согласно исследованиям П. Шоландера (Scholander et al, 1953), диффузия  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  через лед обеспечивает поддержание дыхательной активности личинок водных насекомых в мелких промерзающих водоемах в Арктике. Можно предположить, что уровень дыхательной активности данных насекомых близок к таковому у икры сиговых рыб.

Существенную роль в обеспечении дыхательной функции зародыша при низком содержании кислорода в воде играет эмбриональная моторика, а также развитие сети сосудов на поверхности желточного мешка и временных органов дыхания, связанных с эмбриональной системой кровообращения (Резниченко, 1982; Черняев, 2013). (Подробнее в главе Дыхание. Эмбриоадаптации)

## 8.6. Значение льда и влияние солнечного света

Солнечная радиация, проникающая через лёд за время развития икры сиговых рыб, постепенно вызывает изменения его мелкокристаллической структуры на крупнокристаллическую. При температуре близкой к  $0^{\circ}\text{C}$  межкристаллические прослойки протаивают по граням кристаллов, что приводит к увеличению мутности льда и повышению его газопроницаемости именно к периоду повышения дыхательной активности икры (Одрова, 1975). Следовательно, икра сиговых рыб в состоянии «пагона» не должна испытывать трудностей с газообменом, т.к. диффузия газов через лёд и непосредственное содержание в нём кислорода достаточны для поддержания необходимого уровня дыхательной активности икры сиговых рыб.

О значении льда для гидробионтов существовало мнение, что лёд однозначно действует губительно. Такие выдающиеся исследователи, как Н.М. Книпович (1906) и К.М. Дерюгин (1928), изучая воздействие льда на гидробионтов Белого и Баренцева морей, пришли к выводу о его отрицательном воздействии на прибрежную фауну и флору, механически действуя на литораль при приливно-отливных циклах.

Однако последующие исследователи начали менять свое отношение к воздействию льда и холода. Так, исследуя воздействие ледяного покрова на население литорали, В.В. Кузнецов (1960) показал, что усоногие раки — калянусы после вмержания в лёд припая на 5–7 месяцев, сохраняют жизнеспособность. О.Г. Кусакин (1958), изучая воздействие льда на сообщества литорали южных Курильских островов, установил, что неподвижный лёд защищает население литорали, а подвижный простым механическим воздействием уничтожает гидробионтов. К такому же двойственному значению льда пришел Ю.М. Савоськин (1967). Исследуя сообщества литорали Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря, он выявил, что действие приливно-отливных волн не допускает длительного налегания льда на литораль, однако в сизигийные (максимальные) отливы сообщества литорали подвергаются значительному воздействию отрицательных температур.

По данным И.А. Мельникова (1980), проводившего исследования экосистем арктического льда на дрейфующей станции СП-23, вегетация снежной флоры начинается после окончания полярной ночи, во время которой температура воздуха снижалась до  $-10$ – $-15^{\circ}\text{C}$ . Вегетация вызвана, как полагает автор, тем, что пигменты этих водорослей, главным образом, каротиноиды, поглощают солнечную радиацию, трансформируют её в тепло, которое, помимо затрат на обмен, частично расходуется на нагрев окружающего льда, способствуя образованию талой воды. Наибольшей проникающей способностью сквозь снег и лёд обладает излучение желто-зеленой части спектра в области 430–550 нм, на которую приходится и максимум поглощения у хлорофилла «а» и каротиноидов. При определённых условиях диапазон проникающей через лёд солнечной радиации может расширяться до 400–600 нм. Области спектра за пределами этих параметров (выше и ниже), срезаются даже тонким слоем льда (Мельников, 1980). Наблюдения на СП-23 показали, что проникновение света под лёд происходит задолго до таяния снега (в апреле) и имеет место при высоте солнца над горизонтом  $0$ – $5^{\circ}$ , а лёд покрыт слоем снега в 15–20 см. При этом под лёд проходит не менее 1% солнечной радиации, падающей на поверхность снежно-ледяного покрова.

В условиях пресноводных экосистем Сибири, а конкретнее, Байкальского региона, икра омуля и сига, вмержая в лёд дна нерестилищ (в состоянии «пагона»), находится на пути переноса тепла от незамерзшей воды водоёма с температурой выше  $0^{\circ}\text{C}$ . Перенос тепла осуществляется через толщу льда над промерзшим нерестилищем, в которой температура будет всё ниже по мере приближения к поверхности льда, находящегося в соприкосновении с морозным воздухом. Естественно, теплотери через поверхность льда будут тем интенсивнее, чем тоньше снеговой покров.

С термодинамической точки зрения лёд можно рассматривать как систему открытого типа, в которой поток энергии направлен снизу вверх (Мельников, 1980). Нижняя кромка ледяного покрова (по наблюдениям В.Д. Богданова, 1983) постоянно сохраняет температуру  $0^{\circ}\text{C}$ , т.к. сюда приходит поток тепла от водоёма. С верхней, соприкасающейся с воздухом, поверхности уходит поток тепла, определяющийся температурой воздуха, скоростью ветра, толщиной снегового покрова и радиационным балансом. Разность этих потоков компенсируется за счет тепла кристаллизации нарастающего (или подтаивающего)

го) ледяного покрова. Тепловой поток через лёд и снег в атмосферу определяется теплопроводностью льда и градиентом температур в его толще (Одрова, 1976).

Судьба икры нерестующих осенью сиговых рыб зависит от суровости и снежности зимы, с одной стороны, и от количества воды, накопленной в бассейне рек в теплый период года. При наличии значительного снегового покрова отдача тепла через лед в атмосферу уменьшается, значительного промерзания грунта нерестилищ не происходит, и икра благополучно переносит зимовку (рис. 66).

В литературе (Тресков, 1926; Зайков, 1955) приводятся методы расчета нарастания и определения толщины ледяного покрова в зависимости от метеорологических факторов, которые позволяют с достаточной точностью провести определение промерзающих и перемерзающих нерестилищ сиговых рыб по изотерме  $-5^{\circ}\text{C}$  и, таким образом, прогнозировать урожайные поколения с учётом не только фонда отложений икры от зашедших на нерест производителей и величины скатившихся личинок, но и условий развития.

Необходимо отметить, что вмороженная в лёд икра сиговых рыб подвергается интенсивному облучению солнечным светом. Лёд практически прозрачен для световых лучей и только Альбеда льда и снегового покрова отражают некоторое количество световой энергии. Тем не менее, как показывают исследования (Богданов, 2007), икра сиговых рыб от поверхности до глубины льда порядка 20 см при отсутствии снега полностью погибает, на наш взгляд, от избыточной инсоляции.

## 8.7. Экологические группы размножения

С.Г. Крыжановский (1948) предложил классифицировать рыб по экологическим особенностям размножения. **Пелагофилы** — рыбы, эмбриогенез которых проходит в свободном парении в толще водной среды или у её поверхности (нейстон). **Фитофилы** вымётывают свою икру на живой или отмерший растительный субстрат. **Литофилы** откладывают свою икру на каменистую поверхность россыпью, либо кладкой, а **псаммофилы** рассеивают свою икру в песке. **Остракофилы** размещают свою икру в мантийную полость двустворчатых моллюсков или под панцирь крабов. Группа **живородящих** рыб, вынашивающая развивающуюся икру в полости тела до вылупления зародышей из оболочки, является особой экологической группой. Ученик и последователь С.Г. Крыжановского — чешский эмбриолог рыб, а в настоящее время ведущий ихтиолог-теоретик Канады Е.К. Балон, разработал наиболее полную классификацию **репродуктивных групп** рыб (Balon, 1975, 2002). Все известные виды рыб объединены им в три этологические секции: 1) **не охраняющие** икру, 2) **охраняющие** икру и 3) **вынашивающие**. Первая этологическая секция подразделена на две экологические группы — разбрасывающих икру и прячущих. Вторая секция рыб, **охраняющих** кладки икры, подразделена на проявляющих заботу о кладке и прячущих икру — гнездящихся. Третья этологическая секция — **вынашивающие** — также подразделена на две экологические группы: вынашивающие вне полости тела, включая ротовую полость (цихлиды — *Cichlidae*) и желудок (сомовые- *Bagridae*), и вынашивающие внутри полости тела (живородящие). В каждую экологическую группу входит несколько репродуктивных гильдий (*reproductive guilds*), характеризующихся типом нерестового субстрата и особенностями раннего онтогенеза.

По мнению Балона, эволюция способов размножения рыбообразных происходила с Нижнего Кембрия от пелагофильного типа к охраняющим и вынашивающим потомство видам рыб, начиная с Силура. Концепция репродуктивных гильдий рыб в определенной степени находится в корреляции с эволюцией стратегий размножения рыб, состоящей

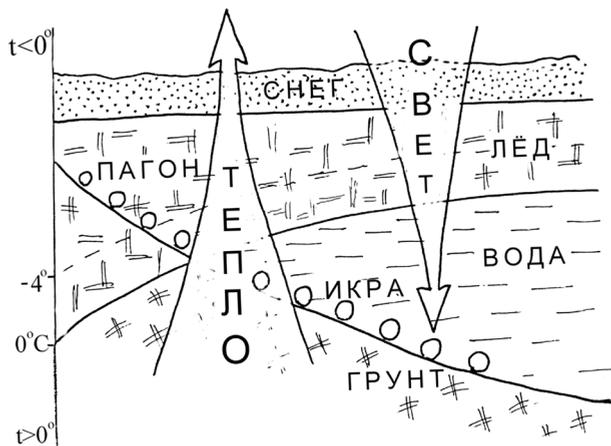
в переходе размножения от мелких и незащищенных яиц рыб с высокой плодовитостью производителей к способу воспроизводства рыб с крупной икрой и низкой плодовитостью самок. Крупная икра и вылупившаяся из неё молодь оснащена более эффективными механизмами защиты от внешних неблагоприятных факторов воздействия по сравнению с рыбами, размножающимися по личиночному типу с мелкой икрой. Данный подход позволил Е.К. Балону (Balon, 1975), вслед за Б.С. Матвеевым (1940) и Т.С. Рассом (1948), обосновать существование двух типов онтогенеза — прямой (*direct*) и непрямой (*indirect*), т.е. мальковый и личиночный типы постэмбрионального развития.

Выживанию икры сиговых рыб, вмороженной в лёд, способствуют выработанные в процессе эволюции приспособления к особенностям условий развития: прочность и диаметр первичной и степень клейкости вторичной оболочек (Зотин, 1961; Рубцов, Черняев, 1979), размеры перивителлинового пространства и соотношение масс плазмы и желтка зародыша. Различная степень окраски икры и состав каротиноидных пигментов (Макеева, 1992; Микулин, 2000), в том числе присутствие цитохрома  $\beta_{560}$  в желтке, также определяют уровень пассивной сопротивляемости зародышей рыб внешним повреждающим факторам среды. Структура и состав желтка, наличие, количество и расположение жировых капель, отношение зародыша к водо- и газообмену с внешней средой, к изменению температуры, его реакция на световое и механическое воздействие, на температурный фактор, рН и минеральный состав водной среды определяют возможные границы условий размножения (Мешков, Лебедева, 1976). Совокупность этих и многих других факторов определяют темп и тип эмбриогенеза сиговых рыб (Черняев, 2007).

Познанию и осмыслению аспектов, связанных с особенностями экологических групп размножения рыб, посвящены работы авторов, продолживших разработки С.Г. Крыжановского (1948) и В.В. Васнецова (1953). Это исследования А.И. Зотина (1961), М.В. Гулидова (1963), И.И. Смольянова (1957, 1966), С.Г. Соина (1968, 1981), А.И. Смирнова (1975), Б.М. Медникова (1962), А.Е. Микулина (1978, 2000), В.В. Махотина (1982), П.Н. Резниченко (1982), А.П. Макеевой (1992), Д.А. Павлова (2007) и ряда других отечественных и зарубежных исследователей эмбриологии рыб.

## **8.6. Сиговые рыбы — представители пагофильной группы размножения**

Предлагая выделить новую экологическую группу рыб, чье развитие на определенных этапах происходит при нулевой или отрицательной температуре, в «ледяном плену», в соответствии с классическим подходом к наименованию биологических явлений и понятий, при котором субстраты обозначались греческими именами («литос» — камень, «пелагос» — вода, «фитос» — растение, «псаммос» — песок, «остракос» — раковина) мы принимаем термин «пагон» (от греческого «пагос» — лед) как наиболее близкий по смыслу, учитывая приоритет С.А. Зернова (1928), предложившего его по аналогии с «планктоном», «сестоном», «перифитоном» и пр. Дополнительно к названным С.Г. Крыжановским (1948) по типу размножения экологическим группам рыб — фитофильным (откладывающим икру на растительность), пелагофильным (развивающимся в толще воды), литофильным (откладывающим икру на камни), псаммофильным (закапывающим икру в песок), остракофильным (откладывающим икру в раковины моллюсков или под панцирь крабов) и живородящим рыбам, нами предлагается (Черняев, 2004) выделить «пагофильную» экологическую группу размножения.



**Рис. 66.** Схема расположения икры сиговых рыб в водоеме при развитии в осенне-зимних условиях

Кроме сиговых, к «пагофильной» группе можно отнести ряд арктических и антарктических рыб, мечущих свою икру под или на лед, как это делает полярная камбала (*Leopsetta glacialis* (Pallas), выметывающая свою икру под нижнюю кромку льда (Aronovitch & al. 1975), а также икра и личинки трески (*Gadus morhua*), которые выдерживали температуры морской воды у берегов Ньюфаундленда  $-4^{\circ}\text{C}$  (Paul & al, 1992) Гибель икры и личинок трески наблюдалась в диапазоне температур  $4,1-17^{\circ}\text{C}$ .

## Глава 9.

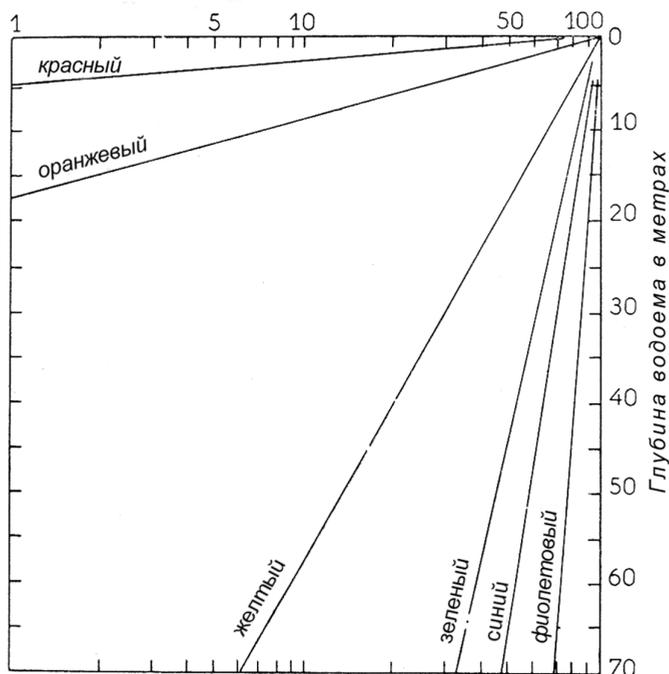
# ВОЗДЕЙСТВИЕ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ НА РАЗВИТИЕ ИКРЫ СИГОВЫХ РЫБ

### 9.1. Особенности прохождения солнечной радиации в водоемы

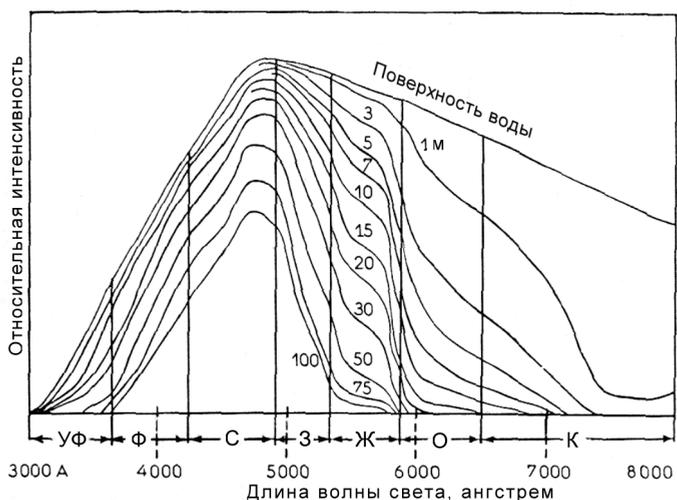
Приходящая к поверхности земли солнечная энергия представляет собой электромагнитное излучение в диапазоне волн от 350 до 700 нм в видимой части спектра. Диапазон солнечного спектра включает в себя инфракрасное излучение (700–100000 нм), которое практически не проникает на глубину и поглощается в поверхностном слое воды или в толще льда.

Из общего потока солнечной радиации в диапазоне от 100 до 100 тыс. нм, доходящего до поверхности воды, минимум 10% отражается (альbedo –А) обратно в атмосферу. Остальные 90% проникают в водную толщу, претерпевая изменения в зависимости от глубины, степени поглощения водой различных участков спектра, а также прозрачности самой водной массы и ее химического состава. Поглощение света в различных участках видимого диапазона возрастает по мере увеличения длины волн (рис. 68).

На рис. 67 и 68 отражено проникновение различных участков спектра солнечного света в зависимости от глубины. В идеальном случае в дистиллированной, свободной от



**Рис. 67.** Пропускание света (экстинкция) в различных участках видимого спектра в% в логарифмической шкале, в зависимости от глубины в случае идеальной прозрачности пресной воды (по Clarke, 1939)



**Рис. 68.** Спектральное распределение солнечного света в зависимости от глубины пресноводного водоема (Clarke, 1939; 1954).

рассеивающих свет частичек взвесей, воде (что может наблюдаться в ультраолиготрофных озерах), резкое падение интенсивности радиации (экстинкция) видимого диапазона в воде по мере нарастания глубины, происходит, как в его длинноволновой (красной) части, так и в коротковолновой — фиолетовой и ультрафиолетовой (невидимой) областях спектра. Согласно коэффициенту экстинкции, составляющему 3,8% ослабления освещённости на 1 метр глубины, ультрафиолетовое излучение (400–100 нм) проникает в воду до 100 м. В период ледостава свет с длиной волны 360 нм полностью поглощается непосредственно под поверхностью льда. Г. Кларк показал, что световые лучи от красного спектра к фиолетовому тем легче проникают в толщу воды, чем меньше длина волны (Clarke, 1954). Однако от синего к ультрафиолетовому свету всё происходит наоборот. Ультрафиолетовые лучи длиной 310 нм на глубине 15 метров в Средиземном море составляют только 10% от исходного значения, а синий участок светового спектра проникает глубже всех, превышая глубины в 100 м. В прибрежных замутненных водах морей и озёр их проникающая способность сокращается до нескольких десятков сантиметров. Из рисунка 68 можно предположить, что световая радиация в жёлтой (560–620 нм), зелёной (500–560 нм), синей (450–500 нм) и фиолетовой (380–450 нм) областях видимого диапазона обладает наибольшими возможностями воздействия на физиологические отправления гидробионтов и интенсивность фотосинтеза, соответствуя спектральным характеристикам поглощения световой энергии зелёными, синезелёными и бурыми водорослями (Кизеветтер и др. 1981).

Прохождение светового потока в условиях ультраолиготрофного озера Байкал исследовали П. П. Шерстянкин (1975) и Т. Н. Довгий (1977), в работах которых определена зависимость средних величин проникающей в воду солнечной энергии от глубины (в процентах от падающей на поверхность водоема). Было показано, что максимальное пропускание солнечного излучения в полдень имеет два максимума: первый в спектральной области 480 нм (синий цвет), а второй в интервале 500–535 нм (голубой) (Шерстянкин, 1975). Самое значительное поглощение излучения солнца происходит в верхнем

слое воды (5–20 м), в котором в основном поглощаются и рассеиваются длинноволновые участки спектра: красного (700–600 нм), оранжевого (600 нм) и жёлтого (600–500 нм). Минимальные значения показателя поглощения и рассеивания светового потока наблюдаются в области спектра 480–500 нм (зелёный и синий). На глубину 100 м проникает солнечное излучение в спектральной области от 380 до 630 нм, т.е. от жёлтого до фиолетового, а также ультрафиолет, проникающий значительно глубже 100-метровой отметки (Clarke, 1954; Шерстянкин, 1975).

## **9.2. Общебиологические механизмы воздействия солнечной радиации на живые организмы**

«Кажется невероятным, чтобы столь ничтожные с энергетической точки зрения внешние возмущения (каковыми являются электромагнитные излучения Солнца) могли бы вызвать сколь-нибудь заметные отклонения в течении биологических процессов» (Чижевский, 1976). Тем не менее, фотобиологический эффект представляет собой сложную последовательность различных процессов и явлений: фотофизика > первичная фотохимия > образование и превращение промежуточных фотопродуктов > молекулярные механизмы реализации физиологических реакций > конечный биологический эффект. Эти процессы и явления настолько сильно отличаются по своей природе, что требуют последовательной смены подходов в исследовании, поскольку фотобиологическая реакция имеет сначала чисто физический, а в конце определенно биологический характер. Каждый из этих процессов представляет самостоятельный интерес для физиков, химиков и биологов. Из этого следует, что фотобиология находится на стыке физической, химической и биологических наук, и по мере удаления от первичного инициируемого светом физико-химического процесса мы имеем дело все больше с физиологическими явлениями, чем биофизическими (Конев, Волотовский, 1974).

С 1930-х годов описательная фотобиология, изучавшая конечные ответные реакции организма на действие солнечной радиации, оставляла без рассмотрения внутренние процессы, разделяющие «вход» и «выход» биологической системы. Позже фотобиология обогатилась новыми данными на квантово-механическом и молекулярном уровнях. Расшифровка молекулярных механизмов фотобиологических реакций стала возможной благодаря появившимся техническим возможностям расчленения клетки на фрагменты с выделением органелл, мембран, макромолекул, пигментов в чистом виде путем ультрацентрифугирования, хроматографии, электрофореза. Кроме того, были созданы прецизионные физические, физико-химические и биохимические методы исследований, такие как дифференциальная спектроскопия, фотометрия, дихроизм, люминесцентный анализ, электронный парамагнитный резонанс, спиновая метка, лазерная техника, электронная микроскопия и т.д. (Конев, Волотовский, 1974).

По современным представлениям фотобиологические явления в организме живых существ проходят ряд стадий: поглощение фотонов с переходом молекул в электронно-возбужденное состояние, фотохимическую реакцию, биофизические, биохимические и физиологические изменения в клетках, т.е. биологический ответ. Как правило, фотодинамически активными соединениями являются пигменты, состоящие из антраценовых ядер или иононовых колец (в случае с каротиноидами), а также протогем-IX, как это имеет место с цитохромом  $\beta_{560}$  (Бриттон, 1986). Установлено, что проявление фотодинамического эффекта световой энергии осуществляется в диапазоне длин волн 300–800 нм — области поглощения большинства пигментов (Смит, Хэнсуолт, 1972). Первичными

акцепторами солнечной энергии служат фото-сенсбилизаторы — соединения, не подвергающиеся необратимым химическим изменениям. Не растрчиваясь на реакциях, они запускают цепь дальнейших событий при воздействии солнечной радиации на организм (Владимиров, Литвин, 1964).

Фотобиологические процессы подразделяются на регуляторные, защитно-репаративные и повреждающие (Рощупкин, Потапенко, 1977). Как регуляторные процессы, включающие в себя неспецифическую фотобиостимуляцию и фотопериодическую регуляцию, так и защитно-репаративная реакция, приводящая к фотореактивации клеток и пигментации кожных покровов, могут быть отнесены к «полезному» эффекту воздействия солнечной радиации (Казаков, Мельникова, 1982). Анализируя воздействие светового фактора, В.Н. Жукинский (1986) разделил результаты исследований на четыре категории: негативное, позитивное, индифферентное и дифференцированное воздействие.

Наши исследования (Черняев, Довгий, 1969; Черняев, 1971; Tcherniaev, 1977; Черняев, 1983; 1984; 1986, 1992, 2007) были нацелены на выяснение различных аспектов воздействия светового фактора на развивающуюся икру сиговых рыб, что позволило выявить некоторые причинно-следственные связи в процессе эмбриогенеза.

### 9.3. Влияние солнечной радиации на темпы эмбриогенеза рыб

Влияние световой энергии в различных участках видимого диапазона на развитие икры рыб исследовалось В. Смит (Smith, 1816), А.И. Любичкой (1956, 1961), О. Линдсеєм (Lindsey, 1958) и другими. Было показано, что солнечная радиация в видимом диапазоне активизирует метаболизм у животных (в том числе рыб) так же, как и повышенная температура. Отмечена и обратная зависимость между интенсивностью солнечной радиации и количеством формирующихся позвонков в теле эмбриона рыб.

В работах А.И. Любичкой (1951, 1956); R. Viber (1954), А.И. Любичкой и В.А. Дорофеевой (1961 а, б, в) детально исследовано влияние видимой части спектра и ультрафиолетовых лучей на эмбриональное развитие щуки (*Esox lucius*), ерша (*Gymnocephalus cernuus*), корюшки (*Osmerus eperlanus*), окуня (*Perca fluviatilis*), ручьевой (*Salmo trutta*) и радужной форели (*Salmo gairdneri*). Установлено, что солнечная радиация в видимом диапазоне, не менее чем температура, влияет на скорость развития зародышей, их выживаемость, процессы дифференцировки тканей и другие биологические признаки, определяя жизнеспособность эмбрионов рыб.

Икра щуки и окуня независимо от температуры выживает лучше при воздействии, как видимой части спектра, так и ультрафиолета. Темнота приводит к увеличению отмирания икринок. Икра корюшки и ерша больше реагирует на температуру, чем на свет: у ерша при низкой температуре в темноте наблюдается наибольший процент вылупления. У корюшки, наоборот, массовое вылупление происходит при высокой температуре и на свету.

При развитии в темноте у корюшки, окуня и ерша общее число метамеров (туловищных сегментов) увеличивается в основном за счет хвостового отдела, по сравнению с развитием на свету, а у щуки в темноте наблюдается недоразвитие хвостового стебля. При низкой температуре происходит увеличение общего числа миотомов у корюшки и ерша в темноте, а у щуки при свете. У окуня отмечено увеличение общего числа миотомов при высокой температуре и на свету. На скорость образования хрящевых элементов позвоночника личинок отсутствие света (темнота) оказывает более существенное воздействие, чем температура (Любичкая, 1961).

В опытах свет в видимом диапазоне оказывает благоприятное воздействие на выживаемость и темп развития зародышей, наличие всех частей его спектра необходимо. Исключение отдельных участков спектра или, наоборот, воздействие энергии одного какого-либо участка вызывало замедление или гибель зародышей (Любицкая, 1956).

Характер процессов при неспецифической фотостимуляции зависит от дозы облучения, стадии развития и состояния облучаемых эмбрионов. Так, по данным А.И. Любицкой (1951), облучение эмбрионов ручьевой форели ультрафиолетом (УФ) лампами ПРК-2 и ПРК-4 без светофильтров с расстояния 70–140 см и временем экспозиции от 2 до 20 мин вызвало ускорение их развития, 40 мин — гибель после вылупления, 80–160 мин — летальный исход непосредственно после воздействия. В опытах по облучению УФ зародышей корюшки и сига-лудог в течение 10–20 мин приводило к ускорению развития и раннему вылуплению. В то же время такое же облучение икры ерша в течение 10 мин вызывало торможение развития, а 20-минутное воздействие — их гибель (Любицкая, 1951). Исследования Е.М. Коханской (1973) с лампами ПРК-7 без светофильтров с интенсивностью облучения 155,6 мквт/см<sup>2</sup>, создававшие дозы 1051,7 мквт/см<sup>2</sup>сек, показали, что ультрафиолет, воздействуя на зародыши яиц севрюги, вызывал нарушения эмбрионального развития (особенно при облучении на ранних стадиях развития) даже при экспозиции в 60 секунд.

Отрицательное воздействие светового фактора на эмбриогенез рыб (фотофобия) было отмечено А.С. Лещинской (1954) при исследовании развития икры азовской хамсы (*Engraulis encrasicolus* L.), у которой избыточное освещение хотя и вызывало ускорение развития, однако, при этом наблюдалось значительное количество уродств и гибель эмбрионов. В работе К. Хамдорфа (Hamdorf, 1960) было показано, что повреждающее воздействие солнечной радиации находится в прямой зависимости от её интенсивности, вызывая раннее вылупление предличинок, высокую смертность и низкий темп роста молоди радужной форели.

Группой авторов при изучении воздействия света на зародыши кумжи, форели (*Salmo trutta* L.) и атлантического лосося — семги (*Salmo salar* L.) установлено, что солнечная радиация тормозит морфогенез настолько, что вылупление эмбрионов лосося и кумжи в темноте происходит соответственно на 8 и 15 суток раньше, чем на свету (Любицкая, 1956; Коровина, Любицкая, Дорофеева, 1965).

Исследуя воздействие солнечной радиации на икру атлантической сельди (*Clupea harengus harengus* L.), которая в морской среде развивается в темноте в придонных слоях, Ж. Блэкстер (Blaxter J.H., 1969) установил, что относительно высокая интенсивность солнечной радиации вызывает замедление развития и торможение вылупления личинок.

Л.П. Рыжков (1968, 1975), анализируя воздействие освещенности на эмбриогенез трёх рас севанской форели (*Salmo ischchan* Kessl.), выявил, что в темноте на этапе дробления интенсивность дыхания выше, чем на свету. На этапах развития после бластулы потребление кислорода зародышами и скорость их морфогенеза на свету выше, чем в темноте. Наибольшую чувствительность к прямым солнечным лучам эмбрионы проявляют на этапах бластулы, «гаструлы» (начало обрастания желточного мешка) и замыкания желточной пробки.

Позитивное воздействие светового фактора на эмбриогенез сиговых рыб установлено в исследованиях А.И. Любицкой (1956). В экспериментах по смертности икры чудского сига и сига лудог (*Coregonus lavaretus*) на свету гибель зародышей была меньше, а в темноте выше, что позже подтвердилось исследованиями немецких рыбоводов (Кох и др., 1980).

По данным Т.А. Детлаф, А.С. Гинзбург и О.И. Шмальгаузен (1981), икра севрюги (*Acipenser stellatus* Pal.) при относительно низкой интенсивности солнечной радиации развивается на 18–26 часов быстрее, чем в темноте, а вылупившиеся предличинки имеют большую массу и размеры, чем развивавшиеся в темноте.

Зависимость, обнаруженная А.В. Поповым и А.И. Зотиным (1961), при которой рассеянный свет вызывает замедление вылупления личинок сиговых рыб по сравнению с темнотой. Через 2 часа после начала воздействия света вылупление личинок сокращалось на 12%, а через 4 часа на 33%. Данное явление не может быть отнесено к физиолого-биохимическому воздействию света. Вероятно, в этом эксперименте проявилась поведенческая реакция, выраженная как адаптивное поведение, направленное на предотвращение вылупления личинок в светлое время суток и защита личинок от выедания во время ската с нерестилищ голяном (*Phoxinus phoxinus*) и хариусом (*Thymallus arcticus*) (Топорков, 1966). Вылупление личинок сиговых рыб в темноте позволяет им при наступлении светлого времени суток приобретать покровительственную окраску за счёт изменения интенсивности окраски эпителиальных пигментных клеток (меланофоров, ксантофоров и иридоцитов), становясь малозаметными для хищников.

Индифферентное и дифференцированное реагирование зародышей на воздействие светового фактора (Жукинский, 1986) рассматривается нами в дальнейшем на основе результатов экспериментов с икрой сиговых рыб путём воздействия различных режимов интенсивности, длительности и периодичности во время эмбрионального развития.

#### **9.4. Количество солнечной энергии, поступающей в районы обитания сиговых рыб**

Для иллюстрации специфики условий воздействия солнечной радиации в период эмбрионального развития сиговых рыб в азиатской части их ареала ниже нами приведены данные актинометрических станций (Справочник по климату СССР, 1967). Эти материалы охватывают бассейн реки Енисей, имеющей длину 4092 км, площадь водосбора 2580 тыс. кв. км и наибольшую протяженность в широтном измерении: от 54,0° СШ у истоков на юге и до 73,6° СШ у устья на севере (табл. 24, рис. 69).

Таблица 24 выявляет значительные различия в поступлении солнечной энергии между северной и южной границами ареала: разность составляет 35,8 ккал/см<sup>2</sup> в год. Однако, если учесть только месяцы эмбрионального развития сиговых рыб с октября по май на юге (50,3 ккал/см<sup>2</sup>) и с сентября по июнь на севере (47,3 ккал/см<sup>2</sup>), то разница в сумме поступления световой энергии составит, всего 3 ккал/см<sup>2</sup>. Такая небольшая разница наблюдается даже в случае отсутствия зимой солнечного света у северной границы ареала, где в ноябре, декабре, январе и части февраля имеет место полярная ночь.

Для более детального рассмотрения условий воздействия светового фактора в таблице 26 приведены часовые и дневные значения суммарной солнечной радиации по трем точкам ареала по широтам с севера на юг: остров Диксон — 73,6° сш, Тура — 64,2° сш и г. Иркутска — 52,17° сш. Взятые нами данные по г. Иркутску позволяют сопоставить условия освещенности на нерестилищах среднего и южного Байкала с верхним течением Енисея, верховьями Лены и Амура.

За период эмбрионального развития сиговых рыб на широте о. Диксон приход солнечной радиации (Q) составляет с сентября по июнь включительно 47,7 ккал/см<sup>2</sup> (с учетом двух месяцев полярной ночи). Для региона среднего течения Енисея в Туре с сентября по

**Таблица 24.**

Месячные и годовые значения суммарной солнечной радиации — Q в ккал/см<sup>2</sup>,  
радиационного баланса — B и Альбеде в % — A

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	ГОД
Диксон остров 73,6° сш													
Q	0,0	0,5	4,0	9,9	14,8	13,9	12,2	7,4	3,2	1,0	0,0	0,0	66,9
B	-1,7	-1,6	-1,3	0,2	2,6	7,7	8,4	4,6	1,1	-1,1	-1,6	-1,7	15,6
A	-	78	81	81	78	36	18	18	33	71	81	-	50
Игарка 67,4° сш													
Q	0,1	1,3	5,5	10,9	15,8	15,8	15,9	10,5	4,4	1,9	0,4	0,0	82,2
B	-0,7	-0,7	-0,5	1,3	7,3	8,1	7,5	5,1	2,5	-0,3	-0,9	-0,8	27,9
A	83	83	84	84	56	17	20	20	21	69	83	-	42
Енисейск 58,6° сш													
Q	1,2	3,2	7,5	11,4	12,7	14,5	14,5	10,6	6,1	3,1	1,5	0,9	87,2
B	-0,9	-0,8	-0,3	3,2	7,6	8,0	8,0	5,8	2,5	0,0	-0,8	-0,8	31,5
A	82	82	77	51	19	20	20	22	22	44	77	80	35
Хакасская 54,0° сш													
Q	2,2	4,2	8,9	11,3	14,4	15,4	15,7	12,9	8,4	5,0	2,5	1,6	102,7
B	-0,5	0,2	2,6	5,6	8,0	8,5	8,6	6,6	3,9	1,0	-0,5	-0,8	43,2
A	62	55	40	16	15	15	16	17	17	21	45	55	22

май сумма Q составляет 44,6 ккал/см<sup>2</sup>, а для широты Иркутска (на которой омуль развивается с октября по апрель в притоках Байкала) — 47,6 ккал/см<sup>2</sup> (таблица 26).

Если принять во внимание величину Q только в месяцы фотоактивного периода развития сиговых рыб (т.е. после образования миотомов в теле зародыша, а затем эпифиза в головном отделе эмбриона, появления форменных элементов крови и системы меланофоров на поверхности зародыша), то суммы поступающей световой энергии в ареале сиговых рыб, воздействующей на темп эмбриогенеза, характеризуются еще более близкими значениями. Так, на широте Иркутска с декабря (когда уже сформированы все основные провизорные органы фоторецепции эмбриона) по май суммарная радиация составила 38,3 ккал/см<sup>2</sup>, в Туре с января по июнь — 35,6 ккал/см<sup>2</sup>, а на широте Диксона с сентября по июнь включительно — 39,3 ккал/см<sup>2</sup>. Таким образом, независимо от широтного расположения нерестилищ сиговых рыб (находятся ли они за Полярным кругом, где солнечное сияние полярного дня компенсирует недостачу световой энергии в полярную

**Таблица 25.**  
 Часовые и дневные значения суммарной солнечной радиации кал/кв.см/час

Мес	Ч а с ы																								За сутки	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
	Остров Диксон																									
I	Полярная ночь																								0	
II										1	3	4	4	3	1											16
III						0	2	5	9	13	17	19	19	17	14	9	4	2								130
IV				1	3	7	12	19	24	30	34	36	36	34	30	24	19	12	7	3	1					332
V	2	2	4	7	10	15	21	26	32	37	41	43	42	41	37	32	27	20	15	10	7	4	2	2	479	
VI	4	4	6	8	11	16	20	25	30	33	36	38	38	36	34	30	26	21	16	12	9	6	4	4	467	
VII	2	3	6	6	9	13	16	21	25	29	31	33	33	32	30	27	22	18	13	10	7	4	3	2	393	
VIII			1	2	4	6	9	13	16	19	21	23	23	22	20	17	14	10	6	4	2	1			233	
IX						1	3	5	8	11	13	14	14	13	10	8	5	3	1						109	
X									2	2	5	6	6	5	3	2									32	
XI												1	1												2	
XII	Полярная ночь																									

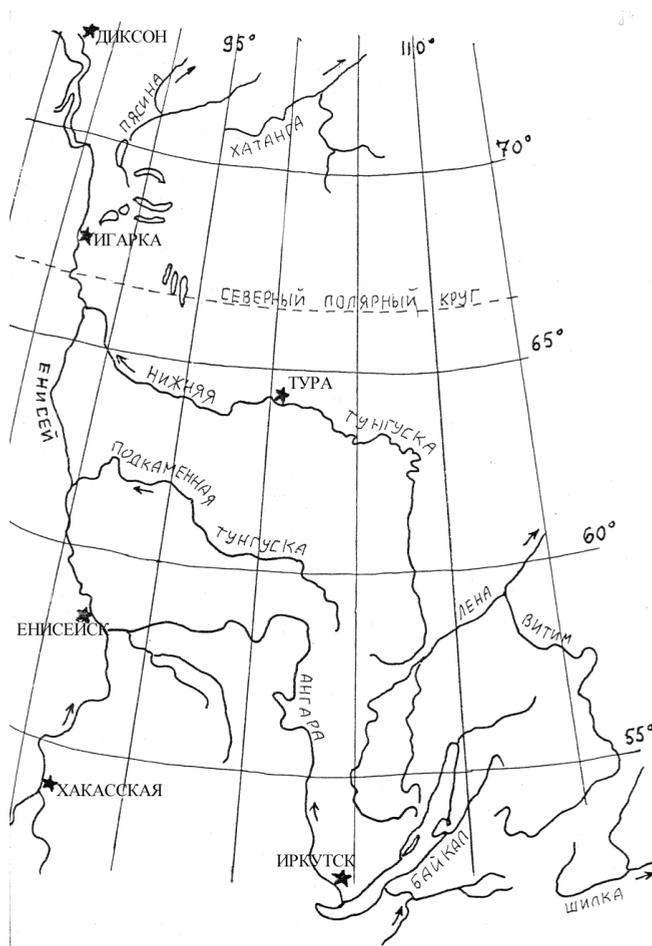
Таблица 25.  
Продолжение

Мес	Часы																								За сутки
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
Тура																									
I									1	2	3	3	2	1											12
II							0	2	5	9	11	11	10	7	3	0									58
III						0	2	6	13	19	23	26	24	19	13	7	2	0							180
IV					2	6	12	20	28	35	41	44	44	34	28	20	13	6	1						375
V			0	2	7	13	20	30	35	41	46	48	47	42	37	29	21	14	7	3	1				491
VI	0	1	2	5	8	14	20	26	32	37	42	43	41	39	34	28	23	16	10	6	2	1	0	479	
VII			0	1	4	8	12	20	27	34	40	46	44	40	35	29	23	15	9	4	2	0		484	
VIII				1	2	6	12	18	25	30	34	36	35	31	26	20	18	12	3	1				336	
IX					0	1	3	6	11	14	16	17	16	14	10	7	3	0							135
X							0	1	4	7	10	12	10	7	4	2	0								69
XI								0	2	4	5	5	3	2	0										21
XII										1	1	1	1	0											4

Мес	Ч а с ы																								За сутки				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24					
	Иркутск																												
I									3	7	13	15	15	14	8	3													77
II								2	10	18	24	28	27	25	18	10	2												164
III							3	11	22	32	38	42	43	40	32	22	11	3											299
IV						2	10	19	31	39	47	50	49	47	40	30	19	10	2										395
V					1	7	16	25	34	43	50	53	52	49	43	34	25	15	8	1									456
VI				0	3	9	18	27	36	43	50	53	54	51	44	37	27	18	9	3	0								482
VII				0	2	8	16	25	34	42	48	51	53	49	43	34	26	26	8	2	0								457
VIII					0	4	11	19	28	37	43	47	48	45	38	30	21	11	4	2									386
IX						0	4	11	21	30	36	39	41	37	32	23	13	5	0										292
X							0	5	11	19	26	29	29	26	20	12	5	0											182
XI							0	4	9	15	18	18	15	10	4	1													94
XII								1	5	9	12	13	10	5	1														56

**Таблица 26.**  
Суммарная солнечная радиация за периоды развития сиговых рыб  
на различных широтах ареала в кал/см<sup>2</sup> — Q

Место наблюдений	о. Диксон	Тура	Иркутск
Месяцы развития	IX–VI	IX–(V–VI)	(IX–X)– (IV–V)
Суммарное Q <sub>1</sub>	47.686	44.583	47.552
Месяцы фотоактивного периода развития	III–VI	II–(V–VI)	XII–(IV–V)
Суммарное Q <sub>2</sub>	39.255	35.644	38.310
Разница Q <sub>1</sub> — Q <sub>2</sub>	8.431	8.939	9.242



**Рис. 69.** Карта-схема бассейна реки Енисей с расположением актинометрических станций ГМС (звездочки)

ночь, или на южной границе ареала, где в центре азиатского материка смена сезонов года происходит стремительно, воздействие факторов среды выражается крайне интенсивно, а смена фаз осуществляется в считанные дни), развивающиеся эмбрионы получают почти одинаковое количество солнечной энергии (Черняев, 1965, 1984).

## 9.5. Особенности влияния солнца на развитие сигов

Исследованиями многих отечественных и зарубежных ихтиологов установлено, что световая энергия суммарно действует на зародышевое развитие рыб подобно температуре. Это выражается в том, что повышение уровня освещенности в период эмбриогенеза вызывает сокращение числа формирующихся туловищных сегментов, позвонков, прободённых чешуй в боковой линии и количества лучей в непарных плавниках (Smith, 1916; Scheffelt, 1926; Lindsey, 1958; Рошупкин, Потапенко, 1977). Таким образом, подтверждается, что «Второе правило Джордана» (1892) в отношении температурного фактора — чем выше температура развития, тем меньше значения меристических признаков, — применимо и к воздействию света. Доказано, что солнечная радиация в видимом диапазоне не менее чем температура, определяет жизнеспособность эмбрионов рыб, темпы развития и процессы дифференцировки тканей (Viber, 1954; Любичкая, 1961; Любичкая, Дорофеева, 1961; Коровина, Любичкая, Дорофеева, 1965).

С. Шеффельт (Scheffelt, 1926), исследуя воздействие света на эмбриональное развитие сиговых рыб, отметил, что увеличение уровня освещенности вызывает снижение числа позвонков и других меристических признаков. Это подтвердили работы К. Джона и А. Хаслера (John, Hasler, 1956) о влиянии светового фактора на эмбриогенез и выживаемость икры сиговых рыб озера Мендота. Проводя опыты по воздействию солнечной радиации на эмбриогенез озёрного сига (*Coregonus wartmanni* Bloch), немецкий учёный Е. Браум (Braum, 1964), констатировал, что солнечная радиация в видимом диапазоне положительно влияет на выживаемость икры сиговых рыб и ускоряет темп развития и вылупления личинок из оболочек.

Исследования оптических характеристик икры омуля при помощи спектрофотометра показали (Черняев и др., 1988; Валюшок и др., 1993), что поглощающая способность икры в различных участках спектра по мере её развития возрастает. Наибольшая оптическая плотность икры находится в синей и фиолетовой областях видимого диапазона спектра (300 нм), наименьшая — в желтой (450 нм) и красной (500 нм). Икра омуля (и других сиговых рыб) окрашена содержащимися в ней каротиноидами и цитохромом в светло-оранжевый цвет (600–580 нм). Зеленый (520 нм), синий (470 нм) и фиолетовый (460 нм) цвета спектра проникающей под лёд в воду световой радиации являются дополнительными к оранжевому и жёлтому, что способствует более полному поглощению зародышем сиговой рыбы лучистой энергии солнечного света.

В осенние месяцы развития, когда в теле зародышей осенне-нерестующего омуля еще не сформированы специализированные органы фоторецепции (и, главным образом, отсутствуют миотомы), степень освещенности практически не оказывает влияния на темп эмбриогенеза, как в природных, так и в искусственных условиях (Черняев, 1993, 2007).

К декабрю на этапе органогенеза, с начала сегментации мезодермы в теле эмбриона формируются нервная трубка, кишечный тяж, хорда и другие осевые органы. В формирующихся мышечных сегментах происходит интенсивная пролиферация (размножение) клеток, сопровождающаяся выработкой нейротрансмиттеров, которые совместно с нейрорепептидами (энкефалинами) в переданной самкой яйцеклетке воздействуют на темп

и последовательность морфогенетических процессов (Бузников, 1967, 1987, Макеева, 1992, Черняев, 2007). Позднее появляются другие более сложно организованные фоточувствительные образования: в теменном отделе головного мозга — эпифиз, а по бокам головы — глазные бокалы. На желточном мешке, вдоль кишечной трубки и тела зародыша появляются меланофоры, а в сосудах эмбрионального кровообращения формируются окрашенные гемоглобином форменные элементы крови.

С февраля, по мере возрастания уровня инсоляции, всё в большей степени проявляется воздействие солнечной радиации на эмбриогенез омуля. В результате этого вылупление эмбрионов на естественных нерестилищах происходит в апреле при низкой температуре воды (1,7°С) сразу после ледохода, а инкубируемая на рыбоводном заводе икра омуля в условиях низкой освещенности продолжает развиваться до конца мая. Вылупление эмбрионов происходит за счет весеннего прогрева речной воды (7,5°С), поступающей в инкубационный цех (Черняев, Довгий, 1969, Черняев, 1982, 1984, 2010).

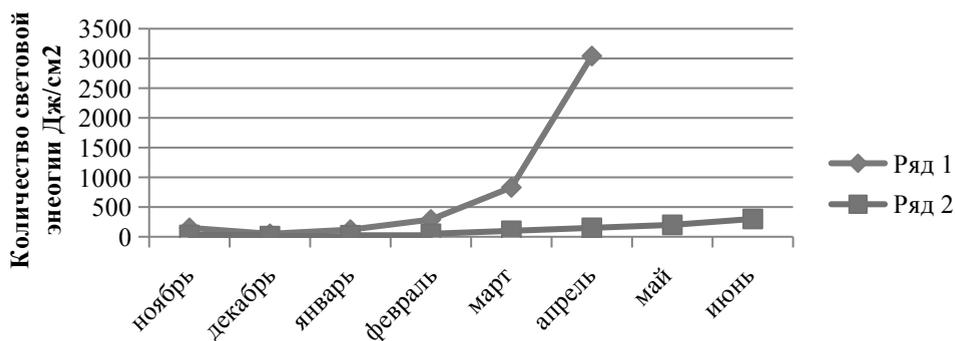
Ниже приведены результаты измерений солнечной радиации, проходящей под лед и достигающей поверхности нерестилищ, проведенные с помощью подводного пиранометра системы Янишевского, оснащённого черно-белой термобатареей площадью термодатчика 7×7 см и «зайчиковым» высокочувствительным гальванометром (Черняев, Довгий, 1969) (табл. 27).

Эти исследования проводились в исключительно неблагоприятных для прохождения света условиях — лёд над нерестилищами омуля был мутным, пористым, многослойным. Между слоями льда в результате ледяного затора реки образовалась «шуга», затем в середине зимы появились наледи. Общая глубина от поверхности льда до дна была около 180 см, а поверхность льда покрыта снегом толщиной от 40 до 60 см. При условиях прозрачного кристаллического льда, через который солнечный свет проходит практически беспрепятственно, показатели освещенности у дна были бы значительно выше. Тем не менее, даже в столь неблагоприятных для прохождения в воду солнечной радиации до дна нерестилищ условиях, зафиксированные значения поглощённой световой энергии в природных условиях (5851,7 Дж/10<sup>-4</sup> на м<sup>2</sup> или 1396,6 кал/см<sup>2</sup>) многократно превосходили суммарные значения солнечной энергии, получаемой икрой в условиях искусственного разведения (Черняев, Довгий, 1969).

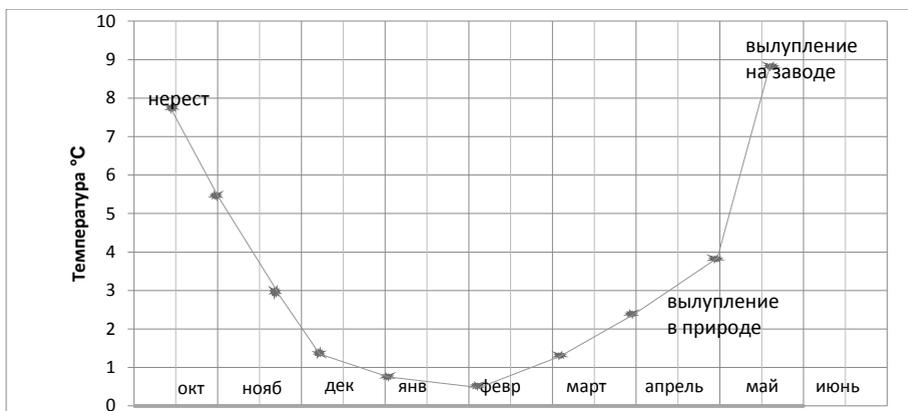
**Таблица 27.**

Количество световой энергии, прошедшей под лед реки Большой в 1964–65 г.

Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Сумма XII–IV	Апрель, после ледохода	Всего
150,8	51,5	120,7	293,3	829,6	1366,4	2812,3	3039,4	5851,7
36,0	12,3	28,8	70,0	198,0	326,1	671,2	725,4	1396,6
Верхняя строка — Дж/10 <sup>-4</sup> на м <sup>2</sup> ; нижняя строка — кал/см <sup>2</sup> )								
Длина светового дня (для широты Москвы — Иркутска)								
Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	средняя
9:17	7:28	7:07	8:38	10:41	13:04	15:19	17:08	12:40

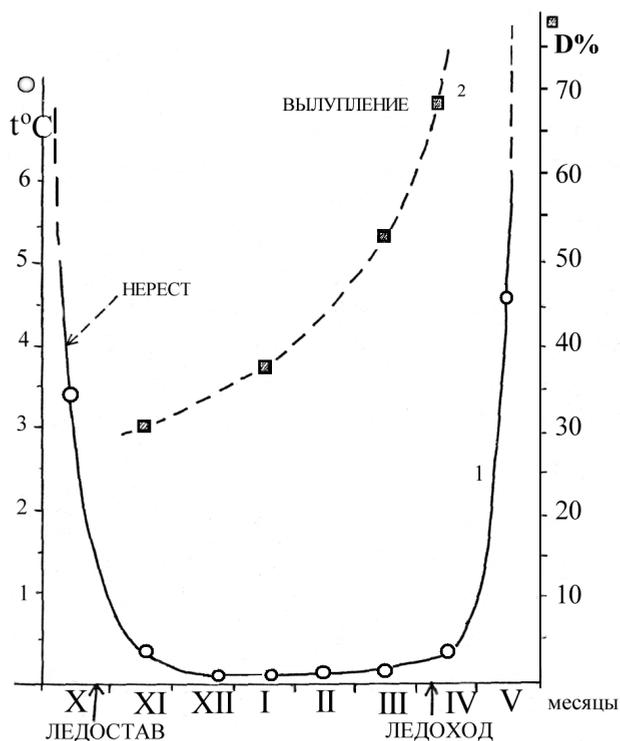


**Диаграмма 1.**  
 Количество световой энергии, полученной развивающейся икрой:  
 Ряд 1 — на естественном нерестилище  
 Ряд 2 — при искусственном инкубировании



**Диаграмма 2.** Изменение температуры воды в период от нереста до вылупления

Замеры световой радиации в цехе Большереченского рыбоводного завода на наружной поверхности и внутри инкубационных аппаратов Вейса, содержащих по 250000 икринок омуля, показали, что за время инкубации (210–220 суток) на поверхность аппарата при естественном освещении солнечным светом поступило  $251,4 \text{ Дж}/10^{-4}/\text{м}^2$  или  $60 \text{ кал}/\text{см}^2$ , что в 23,3 раза меньше, чем получила икра на нерестилище (Черняев, 1982, 1990). При этом за счет процесса перемешивания икры в аппарате Вейса количество световой энергии, доступное для каждого эмбриона, составило лишь незначительную часть (в среднем 6,5%) от поступающей к инкубационным аппаратам! Водоснабжение стоек с аппаратами Вейса на заводе осуществляется непосредственно с нерестилищ реки Большой, что обеспечивает естественный температурный режим инкубации икры. Икра в цехах рыбоводного предприятия, недополучая солнечную энергию, развивается на полтора-два месяца



**Рис. 70.** Изменение оптической плотности икры D%  
1 — температура среды; 2 — оптическая плотность икры

дольше, и вылупление эмбрионов происходит только при значительном повышении температуры воды, закачиваемой из реки (Черняев, 2010). Согласно расчетам К. И. Мишарина (1953), за счет удлинения сроков инкубации, при весеннем прогреве речной воды, икра на рыбоводных заводах дополнительно получает 20% тепла, которые очевидно восполняют недостаток солнечной энергии, необходимой для завершения эмбриогенеза и вылупления эмбриона из оболочки.

Диаграммы 1 и 2 отображают динамику температуры и светового излучения в период эмбрионального развития байкальского омуля как в естественных условиях нерестилищ, так и в цехах Большереченского рыбоводного завода.

Диаграммы позволяют вычленить приоритет светового фактора над температурным (по разнице поглощённой световой энергии) при одинаковой температуре как в естественных условиях развития икры на нерестилищах, так и при искусственной инкубации. То есть для осенненерестующих рыб на поздних этапах эмбриогенеза ведущим фактором воздействия на темп развития и сроки вылупления является световой, а не температурный.

Оптическая плотность икры по мере развития эмбриона возрастает. Так, на этапах дробления и гастрюляции (рис. 70) икра омуля поглощает в среднем 30,1%, на этапе органогенеза — 53,8%, а на последующих этапах развития вплоть до вылупления порядка 76,4% поступающей радиации. Измерения проводились при помощи спектрофотометров СФ-4а и СФ-10 (Черняев, Довгий, 1969).

В работах Т. Линдстрема (Lindström, 1970) по исследованию условий размножения и развития сиговых рыб Швеции показано, что температура и освещённость в реках и озёрах значительно отличаются, а энергия солнца ускоряет и регулирует темп развития икры сиговых рыб. Немецкими рыбоведами (Кох и др., 1980) установлено, что икра лососеобразных рыб — семги (*Salmo salar*), кумжи (*Salmo trutta*), ручьевой форели (*Salmo trutta trutta*), дунайского тайменя (*Hucho taimen*), гольца (*Salvelinus alpinus*), палии (*Salvelinus lepechini*) и хариуса (*Thymallus thymallus*) в заводских условиях под влиянием солнечной радиации ускоряет свое развитие, но увеличивается и количество аномально развитых зародышей.

## 9.6. Оптимальные значения освещенности

Изучение влияния светового фактора с целью поиска оптимальных границ освещенности показало (Черняев, 1986; Рубенян. 1988, Рубенян и др. 1990), что в результате инкубации икры севанского сига при полном отсутствии света, в момент вылупления обнаружилось 100% уродливых личинок. Аномалии представляли собой скрюченные хвосты, омертвление головного и хвостового отделов, недоразвитие системы эмбрионального кровообращения, редуцирование сети пигментных клеток-меланофоров и слабую подвижность эмбрионов.

Серия экспериментов по изучению эмбриогенеза севанского сига в разных условиях освещенности (от 2 до 450 лк) при равной длительности светового воздействия (12 ч) в течение суток (Черняев, 1990, 1993) показала, что увеличение освещенности, как и температуры, приводит к ускорению процессов дробления и сегментации мезодермы. Световое воздействие вызывает ускорение процесса дробления: на этапе замыкания желточной пробки у зародышей, развивавшихся на свету, в теле было образовано 10–15 миотомов, а в темноте — 7–10

**Таблица 28.**

Результаты экспериментов по воздействию света на эмбриональное развитие икры севанского сига

Средняя температура t°C	Освещенность (люкс)	Среднее количество сегментов, амплитуда	Освещенность (люкс)	Среднее количество сегментов, амплитуда
3,9	500	55,04(±0,255) 52–59 n = 100	0	59,19(±0,314) 55–62 n = 100
3,1	450	58,72(±0,515) 56–63 n = 43	40	60,22(+0,501) 58–63 n = 41
4,1	70	56,73(+0,482) 52–60 n = 70	2	58,79(±0,406) 56–63 n = 73
<p>Чередование светового воздействия и темноты — 12 часов  n — количество просмотренных личинок.  Примечание: Эксперименты с икрой при освещенности в 500 и 0 люкс проводились на порциях икры, полученных от одной самки, оплодотворенной спермой нескольких самцов.</p>				

(средняя температура развития данной серии опытов была 3,9°C). Однако в дальнейшем развитие шло в соответствии с правилом Джордана (согласно которому в условиях низких температур образуется большее число туловищных элементов и наоборот): в момент выплывания у эмбрионов, развившихся на свету, общее количество миотомов варьировало от 52 до 58 (среднее 55,2), а у развивавшихся в темноте — от 55 до 62 (среднее 59,6). Туловищные сегменты — миотомы формируются по мере обрастания желтка за счет миграции из зародышевого кольца мезодермальных клеток, которые расположены по обе стороны зачатка тела эмбриона в виде пластов (Махотин, 1982; Макеева, 1992; Павлов, 2007).

Эти данные хорошо согласуются с результатами опытов А. Р. Рубеняна (1988) по исследованию воздействия светового фактора на эмбриогенез севанского сига. Установлено, что увеличение интенсивности освещения от 5 до 50 люкс приводит к сокращению сроков эмбриогенеза сига на 25–30% при температуре 1,0°C. При увеличении температуры инкубации с 1,0 до 7,0°C ускоряющее воздействие светового фактора становится менее заметным из-за общего сокращения сроков эмбриогенеза.

Ускорение эмбрионального развития сига при данной температуре путем увеличения интенсивности освещения можно вызвать лишь в известных пределах. Дальнейшее увеличение освещенности не приводит к ощутимому сокращению сроков эмбрионального развития. Как низкая (менее 5 лк), так и высокая (более 700 лк) интенсивность освещения икры приводит к увеличению процента гибели икры (табл. 29).

Разносторонний обзор исследований по воздействию света на эмбриогенез рыб сделан в публикациях (Черняев, 1993, 1995), где были рассмотрены пороги, ограничивающие воспроизводство сиговых рыб в высокогорных водоемах из-за высокой интенсивности инсоляции нерестилищ, превышающей 700 лк (Рубенян, 1988; Рубенян и др., 1990; Черняев, 1990). В этих работах показано, что в пределах от 5 до 500 лк в видимом диапазоне солнечный свет жизненно необходим развивающимся зародышам сиговых рыб и действует аналогично теплу. Однако интенсивное облучение выше 700 лк сначала приводит к ускорению развития зародыша, а затем, после развития эмбриональной системы кровообращения и пигментации тела меланофорами, в момент начала формирования жаберно-челюстного аппарата происходит резкое снижение количества форменных элементов крови и их последующее полное исчезновение, пикнотирование меланофоров, потеря пигментации и гибель эмбрионов. Такие элементы крови как гемоцитобласты, эритро-

**Таблица 29.**

Гибель личинок сига в эксперименте при различной освещенности (по А. Р. Рубеняну, 1988)

Освещенность, лк	Гибель личинок, %	Освещенность, лк	Гибель личинок, %
0	49 ± 5	500	28 ± 6
3	38 ± 3	700	34 ± 5
5	28 ± 3	800	40 ± 4
50	25 ± 4	1000	50 ± 4
100	22 ± 4	2000	80 ± 5
300	24 ± 5	3000	91 ± 4

бласты и эритроциты погибают от избыточной освещенности вследствие разрушения ею растворённого в плазме гемоглобина. Эти данные были подтверждены результатами исследований на икре сигов озера Севан в Армении (Рубенян, 1988).

Сиговая икра, откладываемая в Малом Севане (высота озера над уровнем моря составляет порядка 2000 м) до глубин 8–9 метров и в Большом Севане до 5–6 метров, в течение дня подвергается воздействию солнечной радиации с интенсивностью, вызывающей фотоповреждения эмбрионов. Икра, отложенная у нижней кромки нерестилищ (до 30 м в Малом Севане и до 12 м в Большом Севане), получает оптимальное количество солнечной энергии (Гезальян, Мурадян, 1984, Рубенян, 1988).

В опытах по влиянию различной освещенности при одинаковой длительности воздействия (12 ч в сутки) установлено, что степень освещенности влияет не только на количество сегментов в теле зародыша, но и на темп развития, интенсивность расходования запасов питательных веществ, а также на количество образующегося в глазах и меланофорах меланина (табл. 30). Такой анализ позволяет получить более детальную и в то же время целостную картину воздействия светового фактора на весь процесс эмбриогенеза. Так, при увеличении освещенности происходит более быстрое расходование запасов питательных веществ (при одинаковой температуре), уменьшается количество сегментов, сокращается время развития и значительно увеличивается скорость образования и накопления меланина в организме эмбриона (Черняев, 1990; Черняев Донцов, Островский, 1990).

При одинаковой температуре избыточное освещение угнетало и замедляло развитие. Так, на свету вылупление наблюдалось с 1 по 18 апреля с максимумом вылупления с 4 по 13 апреля (10 суток), а в темноте — с 27 марта по 20 апреля с максимумом вылупления с 1 по 12 апреля (12 суток). В экстремальных вариантах эксперимента выявлено довольно значительное отличие в сроках развития: 93 и 102 суток соответственно (табл. 30).

**Таблица 30.**

Результаты воздействия световой радиации газоразрядными лампами ЛДС на эмбриогенез сига за период 1985–1986 гг. (Черняев, Донцов, Островский, 1990)

Освещенность, лк	Средн темп. разв., С°	Среднее количест. сегментов в теле эмбрионов	Пределы варьирования коли- чества сегментов	Индекс среднего содержания меланина у эмбриона*)	Средн масса икринки, мг	Время разв. эмбр. сутки	Градусодни (сумма тепла)	Индекс средн. содержан. меланина в личинке	Сред. масса личинки, мг
450	3,13	58,69 (±0,515)	56–63	$3,7 \cdot 10^{15}$	1,33	93	291,09	$3,10 \cdot 10^{16}$	0,52
125	4,13	57,30 (±0,482)	52–60	$1,7 \cdot 10^{15}$	2,10	92	379,96	$1,70 \cdot 10^{16}$	0,73
40	3,13	60,25 (+0,501)	58–63	$0,6 \cdot 10^{15}$	2,20	98	306,74	$1,50 \cdot 10^{16}$	1,05
2	4,13	59,04 (+ 0,314)	56–63	0,0 ·	2,96	102	421,26	$1,00 \cdot 10^{16}$	1,17

\*) Концентрация спинов на грамм сухого вещества эмбриона или личинки.

N — количесиво исследованных эмбрионов и личинок = 20

Результаты всех исследований эмбриогенеза сиговых рыб с различным освещением и температурой (таблицы 28, 29, 30) приводят нас к выводу, что после образования специализированных фоторегулирующих систем главным (ведущим) эколого-физиологическим фактором выступает световой. Однако при всех вариантах освещенности (от 0 лк до 680 лк) количество сегментов у вылупившихся эмбрионов сига не выходило за пределы показателей, свойственных данному виду: оно было не выше 63 и не ниже 51 сегмента, составив среднее значение 57,46.

В работе Е. Л. Мельниковой (1982), приводятся данные о влиянии освещенности на развитие эмбрионов атлантического лосося. Так, длительное и интенсивное воздействие световой радиации в интервале 300–450 люкс на ранних этапах развития приводило к ускорению темпа развития, но вызывало значительное количество уродств и снижало выживаемость молоди. Кратковременное воздействие такой же освещенности на поздних этапах развития приводило к ускорению вылупления и повышению выживаемости личинок. Умеренная доза (30–150 люкс) также вызывала общее ускорение развития, но без повреждающего эффекта.

## 9.7. Влияние фотопериодичности на эмбриогенез сиговых рыб

Наиболее точно и стабильно воспроизводимым внешним сигналом является периодичность освещенности. Поэтому наряду с температурой и другими экологическими факторами режим освещенности служит важным синхронизатором сезонных и суточных ритмов жизнедеятельности рыб. Изменение фотопериода (соотношения длительности светлого и темного времени суток) играет роль сигнала о состоянии среды (Казakov, Мельникова, 1982).

Исследуя экологические границы репродуктивного периода и, в частности, световые границы, Н. Н. Хмелева (1988), обобщая имеющийся по беспозвоночным животным материал, полагает, что самым надежным и строго регламентированным показателем радиационного режима является длина дня, т. е. продолжительность светлой части суток, чередование светлой и темной фаз суток — фотопериод. Этот фактор ограничен 24 часами, в пределах которых с учетом сезонных и широтных особенностей происходит индуцирование размножения водных беспозвоночных. В результате цикличности фотопериода ракообразные с длительным жизненным циклом на протяжении года сталкиваются с минимальной и максимальной величинами фотопериода и дважды с одними и теми же его значениями, но при сменяющейся направленности: весной — при нарастающем, а осенью — при убывающем фоторежиме.

Своеобразие условий жизни в водоемах Арктического бассейна выражено в наличии продолжительного периода низкой температуры и чередовании длительных периодов света и темноты — полярного дня и ночи, когда репродуктивные процессы гидробионтов направлены на сохранение существования популяции в экстремальных условиях (Мельников, 1980). У рыб, как у амфибий и рептилий, на ранних этапах онтогенеза роль фоторецептора выполняет эпифиз. Его концевая часть окружена пигментными клетками кожи, образуя теменное пятно. Эта часть эпифиза содержит сенсорные клетки похожие на ретиналь-содержащие клетки глаза (Hoffman, 1970; Рошупкин, Потапенко, 1977). Позвоночным животным эпифиз дает способность ориентироваться в циркадном ритме — смене дня и ночи, приспосабливаясь, подстраиваясь под суточные и сезонные биологические ритмы (Чазов, Исаченко, 1974).

Для определения момента включения механизма, регулирующего темп развития на ранних стадиях онтогенеза, по разработанной автором методике были поставлены экс-

перименты по воздействию фотопериодичности на темп эмбриогенеза озерного сига (Черняев, 1984, 1993).

Инкубирование икры сига осуществляли в бытовых холодильниках, в дверцах которых были вмонтированы плексигласовые окна, с закрепленными на них газоразрядными лампами ЛБУ-30, применяемыми для освещения аквариумов. Режим освещения икры в холодильниках регулировался двухпрограммным реле времени РВМ-2. Внутри холодильных установок, кроме кювет с развивающейся икрой сиговых рыб и микрокомпрессоров АЭН-4, подающих воздух для продувки воды в кюветах, помещались самописцы-термографы (М-16А), регистрирующие температурный режим внутри холодильника в течение недели. Кроме того, некоторые кюветы покрывались светофильтрами для получения различной степени освещения и поиска верхнего и нижнего уровней оптимального диапазона освещенности (Черняев, 1993). Уровень освещения икры сиговых рыб в кюветах определяли люксметром ИЮ-116. Микроскопирование проводили на живой, развивающейся икре сиговых рыб по разработанной автором методике бокового микроскопирования (Черняев, 1962; 1981, 1985) с применением вертикальной камеры.

В первом варианте икра освещалась 12 часов в сутки непрерывно, с интенсивностью 360–80 лк (в зависимости от размещения внутри холодильника), затем 12 часов — темнота. Во втором чередование светлого и темного периодов происходило каждые 6 часов. Таким образом, была обеспечена равная суммарная длительность освещенности 12 часов в сутки.

Результаты экспериментов оказались неожиданными: начиная с этапа органогенеза, развивающийся эмбрион реагировал на изменения частоты воздействия света изменением темпа развития. В экспериментах с более редкой сменой освещения (12/12) личинки сига вылупились из оболочек в среднем на 131-е сутки (амплитуда 102–135), а с большей частотой (6/6/6/6) смены светового воздействия — на 90-е (амплитуда 87–116), то есть на 41 сутки раньше.

Полученные результаты отражены в сравнительной таблице (табл. 31), учитывающей достаточно тонкие и порой незначительные отличия в морфогенезе и позволяющей выявить момент включения механизма реагирования эмбриона на частоту светового воздействия (Черняев, 1984).

На основании полученных данных составлена сравнительная диаграмма развития эмбрионов сига при разной периодичности светового воздействия (фотопериоде) (рис. 71).

После замыкания желточной пробки (16-е сутки с момента оплодотворения) и формирования первых миотомов эмбрионы в обоих вариантах приобрели способность к движению — они изгибали тело то вправо, то влево («поёживались»), смещая центр тяжести, и начинали переваливаться с боку на бок внутри оболочки вместе с желточным мешком, перемешивая тем самым перивителлиновую жидкость. При этом эмбриональная моторика за счет сокращения цитоплазматического слоя поверхности желтка полностью прекратилась (Черняев, 1968, 1983). Начиная с 18-суточного возраста в обоих вариантах эксперимента, стали проявляться различия по темпу их развития, которые в дальнейшем становились все более заметными. Из икры сига, облучаемой светом с частотой 6 часов, личинки вылупились в среднем на 41 сутки раньше, чем из икры, облучавшейся с периодичностью 12 часов.

Таким образом, в этих экспериментах был выявлен факт ускорения темпа эмбрионального развития сига (Черняев, 1993) в зависимости не от интенсивности и длительности светового воздействия на икру, а от его частоты (периодичности). А именно: **начиная с этапа органогенеза**, двукратное увеличение частоты воздействия света, сопровожда-

**Таблица 31.**  
Влияние периодичности воздействия светового фактора  
на эмбриогенез сига *Coregonus lavaretus* из оз. Севан

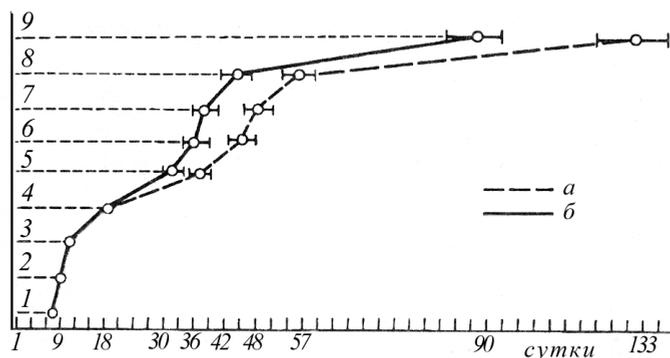
Этапы, стадии развития, морфологические состояния	Фотопериод (свет: темнота), ч	
	12: 12	6: 6: 6: 6
Продолжительность, сут:		
- дробления	6	6
- бластуляции	1	I
- обрастания желточного мешка бластодермой	9	9
Замыкание желточной пробки, сут после оплодотворения	16	16
Число сегментов в момент замыкания желточной пробки	1–3	5–7
Продолжительность процесса сегментации мезодермы, сут	30–32 (31)	26–28 (27)
Начало пигментации глаз, сут п. о.	35–36	30–31
Начало пульсации сердца, сут п. о.	40–43	33–36
Образование замкнутого кровообращения, сут п. о.	45–47	35–37
Начало пигментации тела, сут п. о.	52–54	41–43
Вылупление: начало-конец (пик), сут п. о.	102–135 (131)	87–116 (90)
Число туловищных и хвостовых сегментов у вылупившихся личинок	54–62 (56.9)	55–60 (59.2)
Средняя температура развития, °С	4.7*	3.6*
Сумма тепла (градусо-дни)	635.5	330.0

*Примечание.* За скобками — предельные значения, в скобках — среднее;

\* — диапазон температурной адаптации севанского сига — 0.1–8.0 °С (Турдаков, Никитин, 1972).

лось **ускорением темпа развития в 1,5 раза**. Воздействие светового фактора на темп развития эмбрионов проявилось только после образования первых туловищных сегментов (при длине эмбриона 2 мм и диаметре желточной пробки 1 мм).

В природных условиях воздействие солнечной радиации на эмбриогенез сига начинает проявляться с февраля, по мере возрастания уровня инсоляции. В это время у эмбрионов уже сформированы фоточувствительные образования: в теменном отделе головного мозга — эпифиз, а по бокам головы — глазные бокалы; на желточном мешке, вдоль кишечной трубки и тела зародыша появились меланофоры, а в сосудах эмбрионального кровообращения — окрашенные гемоглобином форменные элементы крови. В результате резко возрастающего уровня освещенности на естественных нерестилищах вылупление эмбрионов происходит в апреле — при низкой температуре воды сразу после ледохода,



**Рис. 71.** Сравнительная диаграмма развития эмбрионов сига при разной световой периодичности:  
а — 12/12 часов, б — 6/6 часов.

- По вертикали — морфологическое состояние в процессе развития:  
 1 — дробление; 2 — бластула; 3–1/2 обрастания; 4 — замыкание ж.п.;  
 5 — начало пигментации глаз; 6 — начало пульсации сердца;  
 7 — образование сети кровообращения; 8 — начало пигментации тела;  
 9 — вылупление 50% личинок

в то время как инкубируемая на рыбоводном заводе в условиях низкой освещенности икра продолжает развиваться до конца мая (Черняев, Довгий, 1969; Черняев, 1982, 1984).

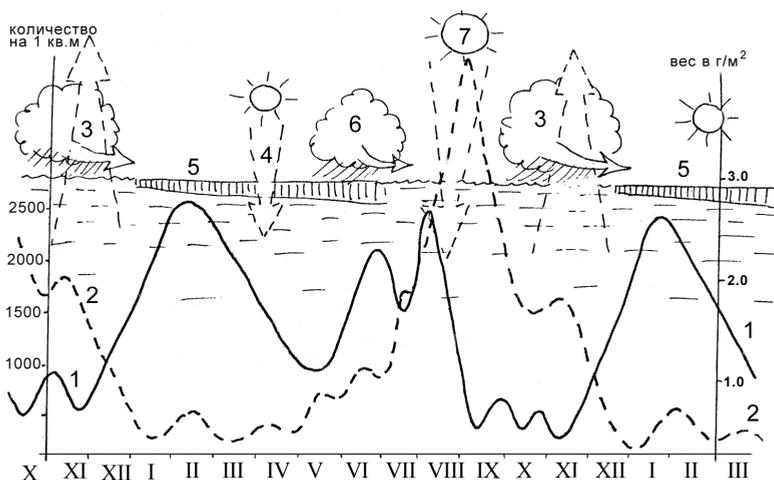
Экспериментальные исследования В. Флеминга (Victor de Vlaming, Mary Jo Vodicnik et al, 1978, 1979) по удалению эпифиза у самок золотой рыбки *Carassius auratus*, подвергающихся воздействию разных световых и температурных режимов в течение различных сезонов года, показали, что этот орган может быть как стимулятором, так и подавителем гонадогенеза в зависимости от фотопериодического режима, в котором содержатся рыбы. Эпифиз несомненно воздействует на гонадообразование, регулируя выделение гонадотропина.

Для выявления воздействия света нами также было исследовано влияние смены темноты и освещенности в 500 лк на частоту сердечных сокращений эмбрионов. В темноте время продолжительность 10 сокращений всегда была больше, чем на свету. Так, в начале работы сердца на 10 сокращений затрачивается в среднем 10,7 сек. при освещенности 500 лк и 11,4 сек. в темноте. Естественно, что по мере развития эмбриона происходит совершенствование его системы кровообращения, и частота пульса увеличивается, т. е. сокращается время, отмеряемое 10-ю сокращениями. Отклонения от средних значений частоты пульса у эмбрионов, развивающихся в темноте (10,7) только в 50% случаев имели превышения по сравнению с сердечным ритмом эмбрионов, развивающихся на свету (11,4).

Однако эксперименты выявили также, что частота пульса в значительной степени зависит от температуры инкубации. Так, в начале марта температура воды поднялась до 8°, и 10 сокращений сердца протекали за 4,5 секунды, а в середине марта температура инкубации снизилась до 5°, и время 10 сокращений увеличилось до 7,5 секунд. Таким образом, наблюдается прямая зависимость частоты сердечных сокращений эмбриона от температуры: чем выше температура (в допустимых пределах), тем чаще пульс.

## 9.8. Экологическое значение солнечной энергии

Подводя итоги в разделе о роли световой энергии, нельзя не согласиться с мнением о том, что солнечное излучение является таким мощным экологическим фактором, кото-



**Рис. 72.** Схема динамики основных компонентов экосистемы олиготрофного озера и смены погодных факторов (на примере озера Байкал) в течение года:

1 — число науплиусов рачкового планктона на  $1 \text{ м}^2$ ; 2 — сырой вес зоопланктона на  $1 \text{ м}^2$ ;  
 3 — потери тепла при осеннем выстывании озера; 4 — проникновение солнечной радиации сквозь ледовый покров; 5 — ледяной покров; 6 — весеннее перемешивание поверхностных вод; 7 — летний прогрев озера

рый воздействует с неукоснительным постоянством на биологические системы (Чижевский, 1976). Только световое воздействие может вызвать цветение низших водорослей подо льдом Байкала и одновременно за несколько сотен километров вверх по реке Селенге воздействовать на нерестилища омуля таким образом, чтобы выклюнувшиеся личинки скатились в Байкал в оптимальные для них сроки. Вылупление и скат личинок сиговых рыб происходит в тот момент, когда в нагульном водоеме, в котором личинки должны перейти на активное питание (для Байкала это прибрежно-соровая система озера), еще не сошел лед, под нижней кромкой которого развивается наннопланктон (Мазепова, 1957; Кожов, 1963, 1972; Черняев, 1966; Скрыбин, 1967).

Икра сиговых рыб является фотофильной, и развитие в полной темноте приводит к гибели зародышей или к вылуплению нежизнеспособных личинок.

Оптимальные значения освещенности для эмбриогенеза сиговых рыб (без учета изменяющейся фоточувствительности и потребностей развивающегося зародыша) находятся в пределах от 10 до 400 лк.

До появления специализированных органов фоторегуляции темпа развития зародыша имеет место простое поглощение потока солнечной радиации, проявляющееся в эмбриогенезе так же, как действие температуры. После образования эпифиза, системы кровообращения, сети меланофоров световой фактор выступает уже в роли ведущего физиологического стимулятора. Солнечная радиация в значительной степени определяет темп развития сиговых рыб и время вылупления личинок из икры. При этом температурный фактор становится подчиненным при определении темпов индивидуального развития и морфогенетических процессов.

По значимости воздействия на эмбриональное развитие сиговых рыб трех ведущих экологических факторов среды («большой тройки» по Ю. Одуму, 1986) — свет, температура и соленость — они должны рассматриваться именно в этой последовательности.

## ОСОБЕННОСТИ ДЫХАНИЯ ИКРЫ СИГОВЫХ РЫБ

### 10.1. Введение.

#### Обзор литературных данных по дыханию зародышей рыб

Анализ результатов исследований динамики дыхательной активности во время развития икры в пресной воде представителей сиговых рыб — байкальского омуля (Мещерякова Черняев, 1963) и белорыбицы (Строганов, 1987), в сравнении с дыханием икры других экологических групп, выявил ряд особенностей и, главное, — крайне низкое и чрезвычайно плавное повышение уровня газообмена развивающимися зародышами. При таких сопоставлениях необходимо принять во внимание, что икра сиговых рыб способна факультативно развиваться при низких температурах, как в водной среде, так и будучи инкапсулированной (вмороженной) в лед (Юданов, 1939; Черняев, 1971; 1984; 1990; Богданов, 1983, 1984). В наших экспериментах под руководством гидрохимика К.К. Вотинцева, икра байкальского омуля инкубировалась как в условиях проточности, близких к естественным, так и в изолированных объемах при постоянном перемешивании, на фоне плавного снижения содержания кислорода в воде (Мещерякова, Черняев, 1963).

Сравнение темпов потребления кислорода в период эмбрионального развития осенненерестующей салаки (*Clupea harengus membras* Linnaeus) из семейства сельдёвых рыб (Clupeidae), по своему строению отнесённой к пелагическому типу (Расс, 1977), с также осенненерестующими сиговыми рыбами (омуль и белорыбица) выявило существенные отличия (Володин, 1956). Икра салаки вымётывается в сентябре на донные заросли красных и бурых водорослей в морской воде Балтики на глубине более 10 м при температуре воды 14–16°C. Изучая дыхание икры осенней салаки, в сравнении с дыхательной активностью икры пресноводных видов рыб семейства карповых (Cyprinidae) — леща (*Abramis brama* L.) и карася (*Carassius carassius* L.), В.М. Володин (1956) показал, что уровень потребления кислорода эмбрионами салаки, оставаясь плавно возрастающим во время эмбрионального развития, намного (в 31 раз на этапе дробления) превосходит по своим значениям дыхательную активность икры этих весенненерестующих и более теплолюбивых видов.

Процессы дыхания и газообмена на ранних этапах развития детально изучены такими авторами, как В.В. Кончин (1971) — на икре щуки (*Esox lucius* L.), летнего бахтака (*Salmo ischchan* Kessler), балтийского лосося (*Salmo salar* L.), леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.); Г.Г. Новиков и А.Н. Строганов (1986) — на примере атлантического лосося (*Salmo salar* L), стальноголового лосося (*Salmo gairdneri* Rich.), трески (*Gadus morhua* L), зубатки (*Anarhichas lupus* L), пинагора (*Cyclopterus lumpus* L) и бестера (*Acipenser huso* L. (= *Huso huso*) x *Acipenser ruthenus* L). В результате этих исследований отечественных учёных была выявлена закономерность: интенсивность дыхания возрастает как по мере роста эмбриона, так и после вылупления зародыша из оболочки, а через некоторое время после перехода личинок на активное питание происходит его резкое снижение. Это явление обнаружено рядом авторов на таких видах как осетр (Коржуев, 1941), сёмга и щука (Lindroth, 1942; Шамардина, 1954), лосось (Привольнев, 1947). Н.Д. Озернюк (1985) предполагает, что этап развития, на котором происходит резкое снижение интенсивности дыхания, должен рассматриваться как переломный с точки зрения энергетического обмена.

Клеточное дыхание в процессе развития — это последовательность реакций, с помощью которых зародыш использует энергию связей органических молекул для синтеза макроэргических соединений типа АТФ. Молекулярной сущностью этих процессов является ступенчатое окисление углерода в составе молекул белка до углекислоты (СО<sub>2</sub>) и перенос водорода (протоны плюс электроны) к кислороду с образованием молекул воды (Мусил и др., 1984). Таким образом, присутствие кислорода является необходимым условием для обеспечения процессов аэробного дыхания. Нормально метаболизирующая яйцеклетка, лишенная специальных систем транспорта кислорода за счет диффузии газа, может в норме обеспечиваться кислородом при условии, что ее диаметр составляет не больше 1 мм (Krogh, 1941).

Как было показано выше (в главе 9), в процессе эмбриогенеза сиговых рыб определяющим темп развития фактором является световой. Согласно данным, изложенным К. Смит, Ф. Хэнсуолт (1972), «при фотодинамическом действии видимого спектра света на молекулы белка сенсibilизированные облучением пигменты могут способствовать реакциям фотоокисления на клеточном уровне без присутствия кислорода».

До второй половины XX века среди физиологов, исследовавших функции газообмена, господствовало мнение, что уровень дыхательного обмена зародышей зависит от содержания в дыхательной цепи цитохромов, локализованных в мембранах или матриксе органелл клеток-митохондрий (Озернюк, 1985). Однако экспериментами по дыхательной активности вьюна (*Misgurnus fossilis* L.) (Абрамов, Васильева, 1973) установлен тот факт, что количество митохондрий, определяемых по массе общего белка этих органелл, а также количество цитохромоксидазы — фермента внутренней мембраны митохондрий — в период эмбриогенеза остается на постоянном уровне, так же как и активность других митохондриальных ферментов. Из этого следует вывод, что во время эмбриогенеза, в отличие от периода оогенеза, возрастание интенсивности дыхания не связано с увеличением митохондриальных белков. Н.Д. Озернюк (1985) отдает предпочтение популярной гипотезе о ведущей роли аденилнуклеотидов в регуляции зародышевого развития от момента оплодотворения вплоть до завершения процесса обрастания желтка перидермой зародыша (Immers, Runnstrom, 1960; Zotin et al., 1967; Vetter et al., 1983).

Сложный характер изменения содержания адениловых нуклеотидов в процессе эмбриогенеза ручьевой форели описал Н. Boulekbache (1981). Он обнаружил, что уровень АТФ от оплодотворения до поздней бластулы непрерывно снижается, а во время гастрюлы и нейрулы возрастает, чтобы снова снизиться к завершению процесса обрастания. Сходным образом меняется содержание АДФ на тех же стадиях развития, в то время как АМФ остается на постоянном уровне.

Обобщая собственные и литературные данные по дыханию зародышей рыб, Н.Д. Озернюк (1985) пришёл к выводу, что на поздних этапах эмбриогенеза и во время личиночного развития, при формировании основных тканевых структур и органов зародыша, изложенные выше подходы исследования дыхательных процессов непригодны. Это заключение сделано с учетом того, что во время зародышевого развития за довольно короткий отрезок времени одна оплодотворенная яйцеклетка превращается в высоко дифференцированный и крайне гетерогенный по своей структуре и составу организм, отдельные части которого (ткани и органы) имеют собственные специфические черты пластического, энергетического и дыхательного обменов (Новиков, 1980).

Сложными для интерпретации являются изменения интенсивности дыхания во время эмбриогенеза, т.к. масса собственно зародыша многократно увеличивается, а вес целой икринки незначительно снижается. Возникает закономерный вопрос: как корректно

пересчитывать скорость дыхания — на массу всей икринки или только на собственный вес отпрепарированного от желтка зародыша? Поскольку масса всей икринки за период развития снижается незначительно, то интенсивность газообмена достаточно плавно возрастает по мере качественных изменений дыхательных структур. Увеличение потребления кислорода эмбрионом наблюдалось при начале пульсации сердца, в начале активных движений зародыша под оболочкой, после образования эмбриональной дыхательной системы кровообращения на поверхности желточного мешка, при подготовке зародышей к вылуплению из оболочки икринки и непосредственно в процессе вылупления.

Для понимания процесса развития сиговых рыб особенно наглядными представляются исследования и обобщения М. В. Гулидова (1978) особенностей дыхания антарктических белокровных рыб сем. *Chaenichthyidae*. Анализируя литературные источники, этот автор установил, что утрата кровью содержащих гемоглобин форменных элементов эритроцитов, при сохранении телец лейкоцитарного ряда, является приспособлением к близким к 0°C условиям существования, сопряженным с низкими значениями энергетического и пластического обмена. Поддержание физиологических отклонений в организме «белокровных» рыб обеспечивается интенсивной сердечной деятельностью — 119 мл/кг массы тела (минутный объём), а у рыб с гемоглобином в крови — не выше 25 мл/кг! Относительная масса сердца у нототениевых рыб в 3–5 раз больше, чем у одноразмерных рыб с обычной красной кровью. Объём и масса крови (лимфы) у лишённых гемоглобина антарктических рыб составляет 7,6 (6,1–9,3)% от массы тела, как, например, у крокодиловой (ледовой) белокровки (*Chaenocephalus aceratus* LÖn.), в то время как у одноразмерных рыб других систематических групп эти значения не превышают 2–3%. Сопоставление площадей поверхности тела рыб и плавников, омываемых сосудами, через которые осуществляется газообмен, морской антарктической ледяной рыбы *Chaenichthys rugosus* с пресноводной щукой (*Esox lucius* L) сходных линейно-весовых параметров показывает, что общая площадь поверхности капилляров (в мм<sup>2</sup> на 1 г массы тела) у морского вида составляла 450, а у пресноводного — 107. На кожных покровах у первого вида (включая капилляры в плавниках) — 270, а у щуки — 75. Площадь жаберных сосудов была определена у ледяной белокровки в 322 мм<sup>2</sup>/г массы тела, а у щуки только 75 мм<sup>2</sup>/г (Гулидов, 1978).

Кроме того, при столь ограниченных возможностях газообмена в условиях гипоксии в крови белокровной ледяной рыбы содержание молочной кислоты (показатель степени анаэробных процессов аккумуляции энергии) повышается незначительно: с 0,031–0,063 г/л в состоянии покоя до 0,236–0,356 г/л после часового выдерживания в респирометре. У большинства же рыб с красной кровью в состоянии покоя уровень молочной кислоты в крови составляет 0,10–0,15 г/л, повышаясь при мышечной нагрузке до 0,60–0,90 г/л (Black, 1955) (цитировано по М. В. Гулидову, 1978). Рассмотренные примеры показывают, что в ходе эволюционных преобразований у рыб под воздействием внешних факторов утрата или возвращение к гемоглобинсодержащим форменным элементам крови сопровождалось сложными морфофункциональными изменениями, обеспечившими достаточный для жизнедеятельности рыб уровень энергетического обмена (Гулидов, 1978).

Дыхание в водной среде из-за особенностей растворения газов сопряжено с определенными физико-химическими закономерностями. Содержание кислорода при равных условиях температуры и давления в воде гораздо ниже, чем в воздухе: так, при 10°C и нормальном давлении в I литре пресной воды содержится в 26 раз меньше кислорода, чем в I литре воздуха. Растворимость кислорода в воде находится в сильной зависимости от температуры и солености. При увеличении температуры от 0° до 30°C содержание

кислорода при 100% насыщения снижается в 2 раза, а в морской воде содержание кислорода на 20–23% меньше, чем в пресной (Holeton, 1960; Кляшторин, 1982; Хлебович, 2012). В природных же условиях концентрация кислорода в воде может варьировать от 0 до 130% насыщения (Никольский, 1974).

## 10.2. Приспособления икры рыб для обеспечения условий газообмена — эмбриоадаптации

С.Г. Крыжановский (1949) установил, что для выживания икры рыб ведущим внешним фактором после защиты от выедания животными («предаторами» — пожирателями икры) является обеспечение условий дыхания. Расположенная на нерестилищах икра не может активно избегать неблагоприятных условий среды и, в частности, недостаточности водо- и газообмена, путем произвольного перемещения в более подходящие условия дыхания, и в силу этого обладает рядом приспособлений, обеспечивающих её, развитие в пределах возможностей, свойственных каждому виду рыб.

Сиговые рыбы, как правило, нерестятся осенью при низких температурах или в момент ледостава (Мишарин, 1953, Смольянов, 1966; Черняев, 1971, 1982; Богданов, 1983; Богданов и др., 1984), когда насыщение кислородом воды находится в пределах 100%. Однако, после замерзания поверхности водоемов, содержание кислорода в них начинает снижаться за счёт поступления бедных кислородом подрусловых вод и процессов деструкции органического вещества дна водоемов. Это приводит к значительному поглощению растворенного в воде кислорода и повышению содержания углекислого газа, нитратов, сульфатов, хлоридов, окислов железа и более сложных органических соединений (Мосевич, 1947; Крохин, 1966; Метелев, Канаев, Дзасохова, 1971; Моисеенко, 1992). В случае вмерзания икры в лёд и дальнейшего её развития в состоянии «пагона» происходит резкое ограничение диффузии газов, что вынуждает зародыш задействовать все имеющиеся у него приспособления для обеспечения газообмена (Черняев, 1971, 1982, 1984).

В соответствии с концепцией С.Г. Соина (1968), эволюция адаптации к условиям дыхания проходила по двум главным направлениям: эмбриональные приспособления, обеспечивающие возможность развития при оптимальных условиях беспрепятственного газообмена, и эмбриональные приспособления, способствующие более эффективному газообмену, особенно при низких концентрациях кислорода и ограниченности газообмена.

Первое направление — приобретение структурных особенностей строения икры, связанных с условиями ее развития:

а) Развитие в пелагиали икры рыб *пелагофильной* группы размножения, как например, икры камбал (Pleuronectidae) для морских рыб или икры белого амура (*Stenopharyngodon idella*), толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix*) и желтощёка (*Elopichthys bambusa*) для пресноводных рыб Амура, привело к уменьшению удельного веса икры путем увеличения за счёт предельного растяжения первичной оболочки перивителлинового пространства, оводнению желтка и включению в желток жировых капель, а также образованию нитевидных выростов вторичной оболочки икры — хориона (Зотин, 1961).

б) Условно пелагическая икра («*полупелагофил*») (Крыжановский, Смирнов, Соин, 1951) по строению мало отличается от пелагической икры, но прикрепляется к неподвижному субстрату или подводным макрофитам, находящимся либо на течении, либо в приливно-отливной зоне эстуариев. К этому типу можно отнести икру корюшек (Osmeridae), эмбриогенез которых описан Ю.М. Унаняном и С.Г. Соиным (1963) и икру салаки (Clupeidae), исследованную В.М. Володиным (1956). Икра корюшек обладает зна-

чительной клейкостью, выделяющейся наружной вторичной оболочкой (хорион), которая свободно налегает на внутреннюю первичную (радиальную) оболочку, прикрепляясь к ней только в области микропиля. После прикрепления оболочки к субстрату наружная оболочка под воздействием набухания яйца лопается и сползает «чулком» с внутренней, выворачивается наизнанку, оставаясь соединённой с внутренней оболочкой только в области микропиля. Будучи прикреплённой к субстрату как бы на стебельке, икра колыхается под воздействием омывающих её струй воды и в таком состоянии развивается до вылупления из неё личинок.

Для икры, развивающейся на быстром течении (те же представители амурского пелагического комплекса) характерно увеличение диаметра оболочек, различные способы прикрепления ее к подводным субстратам.

в) Развитие в гнездах из пены на или под поверхностью воды (змееголов *Channa argus argus*, макропод *Macropodus opercularis*), бойцовые рыбки (*Betta splendens* Regan).

В этих трёх случаях (реофильных, пелагофильных и создающих гнезда из пены лабиринтовых рыб) зародыши развиваются в условиях высокого кислородного насыщения и, как правило, не обладают провизорными органами дыхания. Из приспособлений, облегчающих диффузный газообмен через оболочку, на поздних этапах развития у них имеется только нервно-мышечная моторика, обеспечивающая подвижность зародыша внутри оболочки, являющаяся единственным компенсаторным механизмом при некотором снижении содержания кислорода в воде (Резниченко, 1982). Форменные элементы крови, содержащие гемоглобин, у таких зародышей появляются значительно позже, чем происходит закладка сосудов, и образуется плазма крови (John, 1932; Соин, 1941; Пестова, 1955; Крыжановский, 1956; Остроумова, 1957; Соин, Суханова, 1972; Черняев, 1971, 1974), обычно это происходит после вылупления.

Второе направление — адаптации, способствующие более эффективному получению кислорода и удалению углекислого газа. Эмбрионы, развивающиеся в условиях слабой проточности воды вокруг оболочки и пониженных концентраций кислорода (в частности, осенненерестующих сиговых рыб), имеют сложную систему дыхательных приспособлений. До перехода к жаберному дыханию эмбриона происходит последовательная смена механизмов, обеспечивающих доступ кислорода к тканям и удаление углекислого газа. Последовательное развитие и смена дыхательных функции, особенности их становления и приспособления для газообмена у разных видов рыб достаточно подробно освещены в литературе (Дорн, 1937; Соин, 1968; Гулидов, 1977; Резниченко, 1982).

Икра сиговых рыб по экологическим особенностям развития относится к трём типам: литофильному (Крыжановский, 1948), Смольянов, 1957), псаммофильному (Черняев, 1974) и пагофильному (Черняев, 2004). Благодаря малому содержанию в ней воды (60–70%) и относительно небольшому объёму перивителлинового пространства, попав в воду во время икрометания, набухая, икра опускается на дно и приклеивается либо к каменистому дну (литофильный тип), либо её вторичная оболочка (хорион) инкрустируется песчинками или илом (псаммофильный тип). В случае нереста в шугоход или в момент ледостава икра инкапсулируется в лед (пагофильный тип).

У развивающихся зародышей осенненерестующих рыб имеются следующие приспособления для обеспечения условий газообмена.

**Ориентация яйца анимальным полюсом вверх.** У большинства рыб (в том числе и сиговых) зародыш в оболочке расположен анимальным полюсом вверх, в наиболее обширной части перивителлинового пространства, то есть в направлении наилучшего обеспечения газообмена. Такое расположение зародыша определяется размещением жировых капель

внутри желточного мешка под анимальным полюсом. У керчаковых рыб (Cottidae), как показали исследования размножения подкаменщиков Байкала (Черняев, 1974, 1977, 1979, 1985), зародыш расположен в экваториальной плоскости желтка, ввиду того что эти виды рыб откладывают свои кладки икры на нижней стороне камней или под камнями.

Другим приспособлением для удержания зародыша в заданном положении, как нам представляется, является *перибластический синус* (Соин, Черняев, 1961). Расположенный на желточном мешке перед головным отделом эмбриона, он, вероятно, выполняет определённую гидростатическую функцию в тот момент развития, когда по мере обрастания желточного мешка жировые капли, следуя за бластодермой зародыша в процессе эпиболии клеточного материала, ухудшают «стойчивость» эмбриона. На поздних стадиях развития, когда зародыш становится подвижным и может произвольно менять свое положение внутри оболочки икры и активно перемешивать перивителлиновую жидкость, необходимость в перибластическом синусе отпадает, и он редуцируется, а жировые капли сливаются в одну крупную. Д. А. Павлов (1989), исследуя фазы развития перибластического синуса, усомнился в гидростатической функции этого временного образования. Этот автор не принял во внимание соотношение объёма перивителлинового пространства с относительными размерами и временем существования перибластического синуса. Тем не менее, прослеживается связь: чем меньший объём перивителлинового пространства, тем больше объём этого провизорного органа, вне зависимости от размеров набухшего яйца.

*Протоплазматическая моторика*, или вращение яйца и движение эмбриона внутри оболочки. Как показали исследования П. Н. Резниченко (1958, 1959), вращение яйца под оболочкой приводит к перемещению зародыша в перивителлиновой жидкости, что обеспечивает лучшую диффузию газов через оболочку икры — обогащение перивителлиновой жидкости кислородом из окружающей водной среды и своевременное удаление углекислого газа. Вращение осуществляется за счет сокращения поверхностного цитоплазматического слоя желтка, что вызывает волнообразную деформацию яйца и смещение его центра тяжести. При этом яйцо вращается не вокруг своей оси как волчок, а по окружности всей верхней частью, что обеспечивает бластодиску наиболее благоприятные условия диффузного обмена. Такая моторика у сиговых рыб начинается вскоре после оплодотворения яйца и завершается, как правило, после замыкания желточной пробки.

*Эмбриональная моторика*. Начиная с момента образования у зародыша мускульных элементов (Черняев, 1968, 1982), перемешивание перивителлиновой жидкости происходит под воздействием нервно-мышечных сокращений. Сначала движения зародыша ограничиваются изгибами (поёживаниями) вправо-влево, что приводит к смещению центра тяжести желточного мешка и к его медленным перемещениям под оболочкой. В дальнейшем мышечные движения усложняются, и зародыш активно поворачивается и переворачивается внутри оболочки икры. Существенную роль в перемешивании перивителлиновой жидкости играют хвостовая часть тела эмбриона и грудные плавники. Энергичными движениями в области головного отдела они обеспечивают интенсивное перемешивание околожелточной жидкости, омывающей дыхательную сеть капилляров желточного мешка и закладывающихся жаберных лепестков, еще не покрытых кожей жаберной складкой.

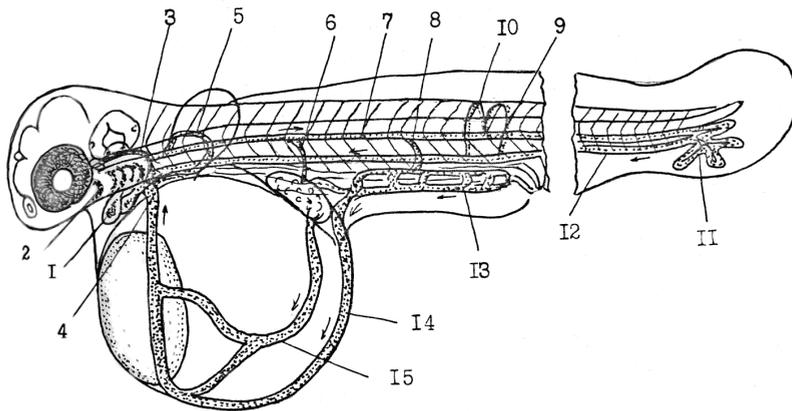
По мнению П. Н. Резниченко (1959, 1964, 1982), интенсивность цитоплазматической моторики яйца и нервно-мышечных сокращений зародышей рыб внутри оболочки закономерно связана с температурным режимом и условиями газообмена: при повышении температуры и сопряженным с этим снижением содержания кислорода активность эмбриональной моторики усиливается.

Формирование сосудистой системы капилляров сначала на поверхности желточного мешка эмбриона и образование форменных элементов крови. И гемоглобинсодержащие эритроцитарного ряда, и лейкоциты у зародышей сиговых рыб появляются практически одновременно с формированием сердца и кровеносных сосудов, из эндотелия которых и формируются клетки крови (Заварзин, 1945; Черняев, 1964, 1982).

Развитие специальных провизорных органов дыхания, связанных с кровообращением. С.Г. Крыжановский (1933), положивший начало орфофункциональному исследованию кровообращения у рыб, установил, что отдельные части кровеносной системы эмбрионов рыб выполняют функцию провизорных органов дыхания. Такими органами являются: сосудистая сеть желточного мешка, поверхности непарных (спинного, анального и преданального) плавников, а также парных грудных плавников, жаберной крышки, наружные жабры и псевдобранхии. С.Г. Соиным (1968) были дополнительно обнаружены сосудистая поверхность перикардия и сосудистая поверхность собственно тела зародыша. Нами (Черняев, 1964, 1968) на месте редуцированной у эмбрионов сиговых рыб правой желточной вены был обнаружен специализированный кроветворный орган, продуцирующий и накапливающий форменные элементы крови к моменту развития эмбриональной системы кровообращения (рис. 73). Кроме того, мощная сосудистая сеть образуется в лопасти хвостового плавника по мере уменьшения площади капилляров дыхательной сети на поверхности желточного мешка, значительно резорбированного при расходовании запасов желтка в процессе органогенеза (Черняев, 1982). Дыхательная сеть этих органов образуется следующими кровеносными сосудами: 1) на желточном мешке — подкишечной и печеночной венами, а также кювьеровыми протоками; 2) в спинной плавниковой складке — сегментальными сосудами; 3) в анальной плавниковой складке — хвостовой веной; 4) в лопасти хвостового плавника — спинной и хвостовой артерией, переходящей через сеть капилляров в хвостовую вену; 5) в преданальной складке — подкишечной веной; 6) в грудных плавниках — подключичной артерией; 7) в наружных жабрах — висцеральными сосудами; 8) в жаберной крышке и псевдобранхии — мандибулярной и гиоидной дугах аорты; 9) на перикардии — кювьеровыми протоками; 10) по поверхности тела зародыша — сегментальными сосудами. 11) Кроветворный орган (мешочек — *Sacculus sanginoinsularis*, названный так гематологом Иркутского мединститута В.А. Флоренсовым) образован рудиментом правой желточной вены в месте впадения правого кювьерова протока в венозный синус (рис. 73). (Подробнее о развитии системы кровообращения — в главе 4).

Степень развития эмбриональных органов дыхания находится в прямой зависимости от условий газообмена среды и интенсивности развития организма. Например, у сиговых и хариусов, разбрасывающих икру на нерестилищах, сосудистая сеть покрывает не более 2/3 поверхности желточного мешка, по сравнению с лососями, закапывающими свою икру в грунт, у которых вся поверхность желточного мешка покрыта густой сетью капиллярных сосудов. По устному сообщению С.М. Поповой, в начале 1950-х годов ею было отмечено, что интенсивность развития эмбриональной сети кровеносных сосудов у байкальского омуля была в обратной зависимости от содержания кислорода в воде: сеть капилляров на поверхности желточного мешка была тем гуще, чем ниже было содержание кислорода.

В отличие от лососевых, развитие сиговых рыб происходит по личиночному типу, правая желточная вена эмбриона редуцирована и представлена только в виде рудимента — провизорного органа кровообращения — кроветворного мешочка, о котором речь шла выше. У лососевых рыб, развитие которых происходит по мальковому типу, имеет



**Рис. 73.** Схема расположения отдельных участков кровеносной системы эмбриона сига (в возрасте 75 сут.), выполняющих провизорную функцию дыхания во время развития:

- 1 — сердечная трубка (*Cor*)
- 2 — мандибулярные дуги аорты (*Arcus mandibularis*)
- 3 — передняя кардинальная вена (*Vena cardinalis anterior*)
- 4 — кювьеровы протоки (*Ductus cuvieri*)
- 5 — подключичная артерия (*Arteria subclavia*)
- 6 — печеночная артерия (*Arteria hepatica*)
- 7 — спинная аорта (*Aortae dorsalis*)
- 8 — брызжеечная артерия (*A. mesenterica*)
- 9 — вена сегментального сосуда (*Vena segmentalis*)
- 10 — артерия сегментального сосуда (*Arteria segmentalis*)
- 11 — разветвление хвостовой вены (*Ramus vena caudalis*)
- 12 — хвостовая вена (*Vena caudale*)
- 13 — подкишечная вена (*Vena subintestinalis*)
- 14 — подкишечно-желточная вена (*Vena subintestinalis vitellinae*)
- 15 — печеночно-желточная вена (*Vena hepatica vitellinae*)

место мощное развитие эмбриональной желточной сети кровообращения, которое обеспечивается как левой, так и правой желточными венами (Дислер, 1957; 1969; Игнатьева, 1975; Павлов, 1979).

У близкородственных форм сиговых рыб наблюдается усиление развития сосудистой сети в связи с увеличением размеров эмбрионов при равных условиях газообмена. Так, во время вылупления эмбрионы ряпушки (длина 6,2 мм) и пеляди (8,4 мм) имеют сильно редуцированную систему капилляров желточного мешка, у сига (11,5 мм) и омулей (11,8–13,5 мм) сеть сосудов развивается и покрывает до 2/3 от площади поверхности желточного мешка. У личинок белорыбицы длиной 10,6 мм, нельмы (11,2 мм) и валька (13,2–15,0 мм при вылуплении при переходе на активное питание) этот провизорный орган покрывает намного более 2/3 желточного мешка (Смольянов, 1957; Лебедева, 1974; Черняев, 1968; 1982; Русанов и др., 2003).

Сходные явления отмечены и у живородящих рыб. В связи с инкубацией в полости тела сосудистая сеть эмбрионального кровообращения у них наиболее развита, причем у эмбрионов рыб северных (холодородных) видов органы дыхания развиты значительно слабее по сравнению с тропическими видами, что связано с более высоким содержанием кислорода, низкими температурами и меньшей интенсивностью (темпом) эмбриогенеза

(Гулидов, 1963). Эта закономерность убедительно прослеживается на примере живородящих керчаковых рыб Байкала — большой голомянки (*Comephorus baikalensis* Pallas) и малой голомянки (*Comephorus dybowski* Korotneff), освоивших всю полуторакиметровую толщу вод озера. У этих рыб, несмотря на высокую плодовитость, эмбриональная система кровообращения развивается на поздних этапах и остается в зачаточном состоянии (Черняев, 1971, 1974; Tcherniaev, 1972).

При развитии в экспериментальных условиях с различной степенью насыщения воды кислородом получают аналогичные наблюдаемым в природе результаты: плотность сосудистой сети усиливается при инкубации в воде с пониженным содержанием кислорода и ослабляется при высоких его концентрациях (Смирнов, 1953; Васильев, 1957; Бузников, 1964; Юровицкий, Резниченко, 1961; Юровицкий, 1954, 1965, 1973). Очень высокие концентрации кислорода вызывают задержку формирования гемоглобина и даже его полное отсутствие (Садов, 1946; 1950; Гулидов, 1970, 1974; Гулидов, Попова, 1977; Резниченко, 1982).

Как показал М.В. Гулидов (1977), при относительно кратковременном снижении содержания кислорода в водной среде компенсаторные реакции, направленные на поддержание необходимого уровня его поступления к тканям, проявляются у зародышей в изменении некоторых физиологических процессов. При более длительном действии пониженных концентраций кислорода могут произойти существенные морфологические изменения: гипертрофия временных органов дыхания и кроветворения, что также будет способствовать обеспечению поступления кислорода к тканям. Наконец, если физиологических и морфологических изменений оказывается недостаточно, развитие зародышей нарушается и становится невозможным.

**Интенсивность пигментации икры каротиноидами.** Одной из важнейших эмбриональных адаптаций является наличие в желтке и жировых каплях яиц рыб пигментов, в частности, каротиноидов, играющих роль протекторов зародыша при появлении неблагоприятных условий во время развития (Матвеев, 1940; Соин, 1956; Черняев, 1962; Микулин, Соин, 1975; Микулин, 2000). Ниже мы детально остановимся на различных аспектах функции этих пигментов в икре рыб и в особенности сиговых. Предположения о дыхательном значении каротиноидов в икре рыб высказывали С.Г. Крыжановский (1935), А.И. Смирнов (1950) и С.Г. Соин (1968). Однако, исследования А.А. Яржомбека (1970) и А.Е. Микулина (1976) показали, что устойчивость интенсивно пигментированной икры к кислородному голоданию никак не связана со свойствами каротиноидных пигментов. Будучи антиоксидантами, каротиноиды, по предположению В. Петруняки (1979), могут временно аккумулировать углекислоту и продукты метаболизма эмбриона внутри оболочки (Яржомбек, 1970). Обнаруженный нами (Черняев и др., 1987) в икре сиговых рыб цитохром b-типа является мощным восстановителем, но в обычных условиях развития икры свои физиологические качества не проявляет. Тем не менее, изначально находясь в зрелой яйцеклетке в восстановленном состоянии, при попадании в воду во время нереста цитохром переходит в окисленную форму и сохраняется в таком состоянии до вылупления эмбриона из оболочки (Черняев и др., 1988). Свойства и функции цитохрома  $\beta_{560}$  подробно освещены в соответствующем разделе.

### 10.3. Проникновение кислорода через яйцевые оболочки

Поступление кислорода к развивающемуся зародышу сиговой рыбы, вероятно, всецело осуществляется за счет диффузии через яйцевые оболочки по градиенту снижения на-

сыщения воды кислородом. В процессе эмбриогенеза поглощение кислорода зародышем повышается (Мещерякова, Черняев, 1963; Черняев, 1968), что связано с увеличением проницаемости оболочек для газов по мере развития.

Работами Г.А. Бузникова (1957, 1961) показано, что железы вылупления в ответ на снижение количества кислорода в перивителлиновой жидкости (вследствие увеличения дыхательной активности эмбриона) продуцируют фермент гиалуронидазу, который увеличивает проницаемость оболочек икры за счет частичного растворения последней и увеличения просвета радиальных канальцев оболочки икры (Рубцов, Черняев, 1976). Эти же железы вылупления в дальнейшем продуцируют фермент вылупления — хорионазу, растворяющую оболочку икры рыб. При сравнении развития икры лососевых и морских собачек, было установлено, что у лососевых рыб гиалуронидаза появляется под оболочкой в момент образования эмбриональной системы кровообращения, т. е. в период увеличения дыхательной активности, а затем уже только во время вылупления. У морского дракончика (*Trachinus draco* L.), развитие которого происходит в насыщенной кислородом воде, гиалуронидаза появляется в перивителлиновом пространстве только непосредственно перед вылуплением, а ее воздействие на яйцевые оболочки, вероятно, лишь облегчает их последующее разрушение хорионазой (Бузников, 1957, 1961). Опытами было также показано, что повышение содержания кислорода в воде подавляет деятельность желез вылупления и задерживает его, а снижение парциального давления кислорода в воде приводит к вылуплению эмбрионов на ранних этапах развития.

#### 10.4. Влияние концентрации кислорода на темп эмбриогенеза

Во многих работах, посвященных анализу действия различных кислородных условий на эмбриогенез животных, было показано, что наиболее ранним внешним проявлением этого действия является изменение скорости развития и роста. Исследователями, изучавшими влияние недостатка кислорода на эмбриогенез, установлено, что со снижением содержания кислорода в воде темп развития замедляется. Было также высказано предположение, что торможение начинается лишь в том случае, если насыщение воды кислородом оказывается ниже величины критической концентрации, характерной для каждого этапа развития эмбрионов различных по условиям размножения видов рыб (Гулидов, 1977). Нами установлено (Мещерякова, Черняев, 1963), что величина критической концентрации кислорода, ниже которой наступает гибель зародышей, возрастает пропорционально росту интенсивности их дыхания в процессе развития. (Данные о критической концентрации  $O_2$  для икры байкальского омуля в табл. 35).

Некоторые исследователи пытались сопоставить концентрации кислорода, при которых в опытах наступало замедление развития зародышей, с величинами критических концентраций, вычисленных на основании размеров изучаемой ими икры и количества потребляемого ею кислорода. При проведении расчетов они исходили из допущения, что на ранних этапах развития икра рыб представляет собой сферу, концентрация кислорода в центре которой равна нулю, а на поздних стадиях — систему двух сфер, вложенных одна в другую (внутренняя сфера — собственно зародыш, а наружная — оболочка) с нулевой концентрацией на поверхности внутренней сферы. Данное допущение основано на математической закономерности, согласно которой при изменении радиуса шара (икринки) его объем изменяется в кубической, а площадь в квадратичной зависимости (Резниченко, 1982). Взаимосвязь между параметрами названных систем — интенсивностью потребления кислорода и внешней концентрацией кислорода, обеспечивающей

необходимый уровень диффузии внутрь системы, описывается уравнениями: для первого случая — Гарвея (Harvey, 1928), а для второго — Крога (Krogh, 1941). Однако при сопоставлении расчетных данных с получаемыми в опыте выявлены значительные расхождения. Согласно Готвальду (Gottwald, 1965), для ранней стадии развития форели расчетная критическая концентрация кислорода должна быть равной 1,05 мг/л, а на самом деле отклонения в скорости развития от контроля были обнаружены уже при кратковременном помещении икры в воду с содержанием кислорода 3,75–4,75 мг/л.

Таким образом, уравнение Гарвея-Крога, которое основано на допущении только диффузного транспорта кислорода в икру, не принимает во внимание того факта, что с самого начала параллельно с диффузией имеет место активный конвекционный перенос кислорода от оболочки икры к поверхности зародыша за счет механизмов эмбриональной моторики (Резниченко, 1982). Кроме того, уравнение Гарвея-Крога не учитывает еще и то, что очень высокие концентрации кислорода тоже приводят к замедлению темпа развития эмбрионов.

Снижение содержания кислорода в воде вызывает, во-первых, усиление эмбриональной моторики, выражающееся в ускорении перемещения зародыша в перивителлиновой жидкости и в учащении движений плавниками эмбриона, что приводит к более интенсивному перемешиванию жидкости под оболочкой. Кроме того, у эмбрионов сиговых рыб наблюдается гипертрофия кроветворного мешочка, затем на поверхности желточного мешка развивается очень плотная сеть кровеносных сосудов, которая покрывает грудные плавники, непарные плавниковые складки и хвостовую лопасть. Также усиливается деятельность желез вылупления, что может привести к преждевременному вылуплению эмбрионов из оболочки на поздних стадиях развития.

Многие данные, имеющиеся в литературе, свидетельствуют о том, что ускорение эмбриогенеза животных с увеличением содержания кислорода имеет место лишь в определенном диапазоне концентраций, а слишком большой избыток кислорода вызывает замедление темпа развития зародышей. Так, в опытах Резниченко и Гулидова (1971), проведенных с икрой вьюна, было показано, что ее инкубация при концентрациях кислорода 29,2; 32,0; 37,0 и 44,8 мг/л вызывает отчетливое прогрессивное замедление развития зародышей по сравнению с контролем (естественное содержание  $O_2$  – 8,9 мг/л). При первых двух концентрациях отставанию в развитии предшествовал, однако, период ускоренного эмбриогенеза.

По данным М. В. Гулидова (1969), исследовавшего развитие икры щуки (близкой по экологическим условиям эмбриогенеза к сиговым рыбам), внешне морфогенез протекает тем быстрее, чем выше содержание кислорода в воде, причем это ускорение наблюдается во всем возможном для развития этого вида диапазоне концентрации — от нижней (2,3 мг/л) до верхней (40,4 мг/л) летальной границы. Однако при более низкой концентрации кислорода (3,1–8,0 мг/л) увеличение числа сегментов происходит быстрее, чем при высокой (8,0–39,3 мг/л).

Приведенные данные дают основание утверждать, что как низкое, так и высокое содержание кислорода в воде вызывает существенные изменения в сторону снижения скорости эмбриогенеза. Как мы видим, избыток кислорода в воде действует на зародыши рыб двояко, то ускоряя процесс развития, то угнетая его. То же можно сказать и о недостатке кислорода: в общем и целом, происходит замедление или полная остановка развития, а с другой стороны, низкое содержание кислорода в воде приводит к активации желез вылупления и к раннему вылуплению эмбрионов из оболочки.

Г.А. Бузниковым (1956, 1961) был сделан вывод о том, что снижение содержания кислорода в водной среде является адекватным раздражителем, стимулирующим секрецию желез вылупления. Согласно его точке зрения, при развитии зародышей в условиях естественного парциального давления кислорода в воде секреция желез вылупления происходит в ответ на уменьшение концентрации кислорода в перивителлиновой жидкости, наблюдающееся по мере эмбриогенеза и достигающее наиболее низкого уровня непосредственно перед выходом зародышей из оболочек. При ухудшении кислородного режима инкубации необходимое для активации желез вылупления содержание кислорода в подоболочечной жидкости приходится на более ранние, чем в норме, стадии развития, и соответственно раньше происходит выход зародышей из оболочек.

## 10.5. Потребление кислорода икрой сиговых рыб на разных этапах и стадиях развития

Этой теме посвящено значительное количество работ: по икре осетровых — Скадовский, Морозова, 1937; Коржув, 1941; Мухина, 1950; Вернидуб, 1951; по икре лососевых — Привольнев, 1938; 1941; Вернидуб, 1941; Остроумова, 1957; по карповым — Безлер, 1932, 1939; Привольнев, 1939, Гулидов, 1971, 1974; по окуневым — Трифонова, 1939; по сельдевым — Мухина, 1950; Володин, 1956; Григорьева, 1956; по щуке — Гулидов, 1969, 1972). Интересно отметить, что единого мнения о характере дыхания зародышей рыб не существует. Одни авторы (Безлер, 1939; Коржув, 1941) считают, что потребление кислорода развивающейся икрой возрастает постепенно, другие (Трифопова, 1939; Вернидуб, 1941; Привольнев, 1941; Олифан, 1945) полагают, что в ходе развития зародыша наблюдаются периоды, когда потребление кислорода резко возрастает, и периоды, когда оно скачкообразно падает, связывая эти изменения с критическими периодами развития.

Дыхание икры байкальского омуля в условиях проточности изучалось нами (Мещерякова, Черняев, 1963) на Большереченском рыбоводном заводе в рыбоводные сезоны 1959–60 и 1960–61 годов при средней температуре развития 0,5°С. Содержание кислорода в воде определялось по методу Винклера, результаты исследований представлены в таблице 32.

Как видно из представленных материалов, на этапе дробления (первые 10 суток развития) икра поглощает сравнительно небольшое количество кислорода (0,1 мг на 1000 икринок в час). В яйце в это время происходит увеличение числа blastomerov и одновременно уменьшение их размеров. Газообмен осуществляется диффузно общей поверхностью икринки. Благодаря сокращению цитоплазматического слоя оболочки желтка происходит вращение зародыша внутри оболочки икры, что способствует диффузии газов в перивителлиновой жидкости.

В процессе дробления blastodiska роста потребления кислорода по мере увеличения количества клеток с митозами не наблюдалось. Т.И. Привольнев (1936) установил, что увеличение количества клеток с митозами усиливает потребление кислорода икрой речной миноги (*Lampetra planeri*). Однако, этим же автором (Привольнев, 1941) не обнаружено резкого возрастания потребления кислорода при дроблении икры свирского сига (*Lavaretus lavaretus*).

На этапе обрастания желтка зародыша потребление кислорода икрой омуля несколько возрастает (до 0,13 мг на 1000 икринок в час). Это связано, очевидно, во-первых, с увеличением массы самого зародыша и, во-вторых, с происходящими в это

Таблица 32.

Потребление кислорода икрой омуля на разных этапах и стадиях развития в инкубационных аппаратах Вейса (при средней температуре 0,5°С, по 374 пробам)

Сутки развития	Этапы и стадии эмбрионального развития	Потребление O <sub>2</sub> мг/1000 икринок в час	Число наблюдений
2-е	2–4–8 бластомеров	0,10	15
4-е	Морула	0,10	20
10-е	Бластула	0,10	24
14-е	Обрастание	0,13	28
25-е	Замыкание желточной пробки	0,13	16
30-е	Начало роста хвостовой почки	0,13	30
40-е	Появление сердечной трубки	0,13	35
50-е	Начало движения туловища	0,15	17
65-е	Начало пигментации глаз, пульсации сердца	0,17	53
75-е	Появление форменных элементов крови и образование сети кровеносных сосудов	0,29	99
187-е	Вылупление	0,54	37

время важнейшими процессами обрастания и образования осевых органов зародыша. Они закладываются тогда, когда желточный мешок эмбриона только наполовину покрыт бластодермой. К моменту замыкания желточной пробки у эмбриона формируются глазные бокалы и намечаются основные отделы головного мозга, в туловище заметны хорда и 10–15 сомитов сегментированной мезодермы. Потребление кислорода сохраняется на прежнем уровне (0,13 на 1000 икринок в час) и удерживается до 50-х суток развития, т.е. до начала движения туловища эмбриона. К этому времени в глазах эмбриона появляется хрусталик, на переднем конце головы обонятельные ямки, закладывается сердечная трубка. На границе желточного мешка и туловища, близ головного отдела, в области первых миотомов, появляются зачатки грудных плавников, в туловище насчитывается около 60 миотомов, от кишечной трубки начинает обособляться печень.

С момента начала движения туловища зародыша потребление кислорода увеличивается до 0,15 мг на 1000 икринок в час. На этом этапе развития зародыш от протоплазматической переходит к мускульной моторике. Вследствие сокращения миотомов, происходят изгибы тела вправо и влево, что меняет центр тяжести зародыша и наблюдается «переваливание» его под оболочкой в перивителлиновом пространстве, что способствует перемешиванию околожелточной жидкости и ускоряет диффузию газов через оболочку. Следовательно, увеличение подвижности эмбриона сопровождается усилением дыхательной активности (рис. 73).

С началом пульсации сердца и циркуляции кровяной плазмы по сосудам потребление кислорода возрастает до 0,17 мг на 1000 икринок в час. К этому моменту в глазах зародыша появляется черный пигмент меланин, тело зародыша (особенно хвостовая часть) значительно вырастает в длину, и движения его становятся более энергичными.

С появлением форменных элементов крови в сосудах эмбриона (к концу декабря, на 75-е сутки развития) потребление кислорода снова резко увеличивается, достигая 0,29 мг на 1000 икринок в час. С этого этапа эмбрион от пассивного диффузного усвоения кислорода общей поверхностью тела переходит к активному дыханию за счет гемоглобина форменных элементов крови — сначала гемоцитобластов, потом эритробластов, а затем эритроцитов (Черняев, 1964). Жаберное дыхание пока отсутствует. Тело эмбриона покрыто многочисленными пигментными клетками — меланофорами. Эмбрион активно вращается внутри оболочки икры. Маховыми движениями хвоста и разросшихся грудных плавников создается сильный ток жидкости в перивителлиновом пространстве, направленный навстречу току крови по капиллярной сосудистой сети желточного мешка, что позволяет извлекать более половины доступного кислорода благодаря почти постоянно-му градиенту диффузии по всей длине противоточной системы (Смит, 1986).

При дальнейшем развитии эмбрионов омуля происходит их рост и подготовка к вылуплению. Содержащиеся в желточном мешке цитохром и каротиноидные пигменты по мере сокращения запасов желтка переходят в тело эмбриона и располагаются диффузно, окрашивая его в светло-желтый цвет. Повышение двигательной активности и начало функционирования жаберно-челюстного аппарата снова сопровождаются резким повышением потребления кислорода. Гиоидные и мандибулярные дуги аорты активно снабжают головной отдел и глаза кровью (рис. 73). Поступающая в глаза кровь дополнительно окисляется в формирующихся псевдобранхиях — вспомогательных глазных жабрах, детально исследованных С.Г. Крыжановским (1933).

На этапе вылупления при температуре 2–5°С потребление кислорода икрой омуля достигает максимальных значений и составляет 0,54 мг на 1000 икринок в час, то есть увеличивается в 5,4 раза по сравнению с начальными стадиями развития, в то время как дыхательная активность у лосося на том же этапе возрастает в 100 раз (Озернюк, 1985). Первичная оболочка икринки (*Zona radiata*) к этому моменту значительно размягчена и истончена под действием фермента желез вылупления. Активно вращающийся эмбрион хвостом прорывает оболочку икры и освобождается от нее путем стягивания оболочки «через голову», упираясь освободившимся хвостом в затылочную часть головы. Тело свободных эмбрионов интенсивно пигментировано, запасы питательных веществ желточного мешка сокращены более чем вдвое. Сокращение кровеносной сети на поверхности желточного мешка, выполнявшей дыхательную функцию, компенсируется разветвлением подключичных артерий в грудных плавниках и хвостовой вены в хвостовой плавниковой складке. К этому времени некоторую дыхательную функцию начинает выполнять и жаберный аппарат (рис. 73).

Для получения представления о потреблении кислорода икрой омуля в процессе эмбрионального развития, были симитированы условия ограниченного водо- и газообмена при вмержании в лёд в состоянии «пагона» и проведен анализ результатов опытов в замкнутых сосудах (Мещерякова, Черняев, 1963; Черняев, 1971, 1984). В банки объемом 1 литр помещали по 1000 развивающихся в аппаратах Вейса икринок омуля. Банки заполняли водой и закрывали пробками так, чтобы не было пузырьков воздуха. Для создания водообмена вокруг икринок сосуды вращали электромешалкой. Опыты продолжались 2, 4, 6, 8, 10, 12, 24, 48, 72, 96 и 120 часов. Содержание кислорода в воде определяли перед

заполнением банок водой и по окончании опыта. Контролем служили банки, заполненные водой без икры. Как показали исследования, снижение кислорода в «контроле» не превышало 0,05 мг/л за сутки.

Результаты опытов приведены в таблице 33. Очевидно, что на всех стадиях развития икры потребление кислорода снижается по мере удлинения времени опыта. В октябре (на этапе дробления икры) потребление  $O_2$  уменьшается до 0,04 мг на 1000 икринок в час за первые 6 часов. В последующие часы потребление кислорода замедляется при содержании  $O_2$  в воде 13,22 мг/л. В ноябре (на этапе обрастания желточного мешка blastодермой зародыша) потребление  $O_2$  в опытных сосудах заметно уменьшается в первые 4 часа — с 0,16 до 0,07 мг/л, а затем оно снова выравнивается при содержании кислорода в воде 12,99 мг/л.

Сокращение поглощения  $O_2$  как в октябре, так и ноябре объясняется тем, что в этот период развития во время опыта под воздействием вращательных движений электроме-

**Таблица 33.**  
Потребление кислорода икрой омуля на разных этапах и стадиях развития в изолированных сосудах (имитация «пагона»)

Продолжительность опыта час	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май
	Дробление	Гастрюляция	Органогенез	Начало движений	Начало желточ. дыхания	Желточное дыхание		
2	0,10	0,16	0,16	0,22	0,26	0,34	0,54	1,49
	13,49	13,12	12,63	12,88	12,06	11,82	10,88	7,65
4	0,10	0,07	0,14	0,22	0,25	0,32	0,48	1,09
	13,29	12,99	12,35	11,77	11,55	11,18	9,52	5,68
6	0,04	0,04	0,15	0,21	0,26	0,23	0,47	0,23
	13,22	12,91	12,06	11,36	11,03	10,65	6,97	5,23
8	0,02	0,04	0,13	0,12	0,25	0,23	0,43	0,31
	13,18	12,83	11,80	10,97	10,53	10,19	8,11	4,61
10	0,03	0,04	0,11	0,19	0,22	0,19	0,32	—
	13,12	12,74	11,59	10,58	10,09	9,81	7,48	
12	0,04	0,04	0,11	0,20	0,16	0,17	0,16	—
	13,04	12,66	11,37	10,16	9,77	9,46	7,16	
24	—	—	0,11	0,16	0,16	0,16	0,12	—
			9,99	8,25	7,77	7,48	5,64	
48	—	—	0,10	—	0,12	—	—	—
			7,54		4,81			
72	—	—	0,07	—	0,02	—	—	—
			5,84		4,37			
96	—	—	0,07	—	—	—	—	—
			4,19					
120	—	—	0,02	—	—	—	—	—
			3,59					

ПРИМЕЧАНИЕ: В числителе — потребление кислорода в мг на 1000 икринок в час, в знаменателе — остаточное содержание кислорода в мг на 1 литр в банке. Под «желточным дыханием» мы подразумеваем дыхательную активность эмбриона при наличии на поверхности желточного мешка сети капилляров, обеспечивающих газообмен.

шалки гибнет значительное количество икры ввиду её высокой чувствительности к механическим воздействиям, особенно на этапах дробления и обрастания желтка зародыша бластодермой.

В декабре эмбрион начинает активные мускульные движения внутри оболочки, и у него также наблюдается пульсация сердечной трубки. Тем не менее, несмотря на это, уровень потребления кислорода в опыте практически не увеличивается. В замкнутом сосуде снижение концентрации кислорода происходит не резко, а постепенно: от 0,16 до 0,07 мг  $O_2$  на 1000 икринок в час в течение 96 часов. Икра уже не гибнет от механического воздействия.

В январе потребление кислорода икрой за первые два часа опыта увеличивается по сравнению с декабрем до 0,22 мг на 1000 икринок в час. В крови эмбрионов появляются содержащие гемоглобин форменные элементы крови. В этот период в замкнутом сосуде, на фоне постепенного снижения содержания кислорода в воде, наблюдается достаточно высокий уровень его потребления, что указывает на дальнейшее совершенствование аппарата дыхания эмбриона.

В феврале благодаря развитию системы кровеносных сосудов желточного мешка, пока единственного провизорного органа дыхания зародыша, потребление кислорода возрастает до 0,26 мг на 1000 икринок в час. По мере роста эмбриона и развития желточной сосудистой сети кровообращения способность эмбриона к усвоению кислорода увеличивается. В силу этого в замкнутом сосуде по мере развития эмбрионов, мы наблюдаем все более быстрое падение концентрации кислорода по мере продолжения опыта. Это сокращение содержания  $O_2$  продолжается до определенного уровня, характерного для каждого этапа развития, ниже которого потребление кислорода резко сокращается, но эмбрионы еще живы. Через некоторое время, при максимальном развитии эмбриональной системы кровообращения, наступает равновесие между количеством оставшегося в воде кислорода и способностью дыхательной системы эмбриона к его поглощению. Так, в феврале потребление кислорода за 48 часов падает вдвое, и угнетение икры наступает при содержании  $O_2$  4,81 мг/л; в марте угнетение процесса дыхания наблюдается уже при 7,48 мг/л и при продолжительности опыта 24 часа.

В апреле потребление кислорода по мере увеличения продолжительности опыта уменьшается в 2 раза за 8–12 часов, а перед вылуплением в мае за 8 часов опыта потребление  $O_2$  снижается в 4,5 раза. Это явление можно объяснить тем, что по мере развития зародыша и совершенствования его органов дыхания общее потребление кислорода значительно *возрастает*. В случае прекращения процесса перемешивания наблюдается гибель от асфиксии всех подопытных икринок. При недостаточности кислорода, в первую очередь, поражаются органы центральной нервной системы, что выражается в помутнении тканей головного мозга, тогда как сердце продолжает пульсировать, а желточный мешок остается прозрачным.

Данные о потреблении кислорода икрой омуля по стадиям развития в замкнутых сосудах приведены в таблице 34. В экспериментах с замкнутыми сосудами поддерживать низкую начальную температуру воды не представлялось возможным. Обычно за время опыта она возрастала от 0,5° до 2–2,5° зимой и от 2 до 5–6° весной. Несмотря на это, потребление кислорода развивающейся икрой омуля на сходных этапах и стадиях развития в замкнутых опытных сосудах было лишь ненамного меньше, чем в проточных аппаратах Вейса с постоянной температурой, даже при отсутствии притока кислорода со свежей водой.

В последний месяц развития в опытах с замкнутыми сосудами икра потребляла значительно больше  $O_2$ , чем в проточных аппаратах Вейса (сравнить таблицы 33 и 34). Это

явление можно объяснить тем обстоятельством, что в мае уже в первые часы опыта из икры вылуплялось значительное количество личинок омуля, в результате чего кислород расходовался не только на дыхание икры, но и на активные плавательные движения вылупившихся эмбрионов. В то же время в аппаратах Вейса вылупления еще не наблюдалось.

Изучение потребления кислорода икрой в опытных условиях позволило установить порог угнетения и летальное содержание кислорода для икры и личинок омуля (таблица 35). На поздних этапах развития икра сиговых рыб быстро погибает, главным образом, из-за отсутствия проточности. Приводимые в таблице значения получены в условиях проточности (при постоянном перемешивании воды в стеклянных сосудах). При отсутствии водообмена вокруг икринки гибель эмбриона наступает при гораздо более высоких значениях концентрации кислорода.

В замкнутом неподвижном сосуде после двух-трехчасового выдерживания личинки переставали плавать и оседали на дно при концентрации кислорода 1,75–1,87 мг/л и начинали снова активно плавать в случае смены воды на свежую. При концентрации кислорода 1,26–1,48 мг/л при отсутствии перемешивания воды наступала гибель личинок. Если икра постоянно перемешивалась, то ее гибель на ранних стадиях кровообращения наступала при концентрации кислорода 1,13, а перед вылуплением — 1,44 мг/л.

На основании полученных нами данных можно утверждать, что у икры омуля на критических стадиях развития (бластула, гастрюла, рост хвостовой почки и т.д.) интен-

**Таблица 34.**

Потребление кислорода икрой омуля на разных этапах и стадиях развития (опыты в замкнутых сосудах в количестве 200 проб)

Дни развития	Эмбриональные стадии и этапы	Потребление кислорода, мг на 1000 икринок в час	Число опытов
2-й	2–4–8 бластомеров	0,08	19
4-й	Морула	0,08	19
10-й	Бластула	0,07	17
14-й	Гастрюла	—	—
25-й	Замыкание желточной пробки	—	—
30-й	Начало роста хвостовой почки	0,11	21
40-й	Появление сердечной трубки	0,13	20
50-й	Начало движения туловища	0,13	19
55-й	Начало пигментации глаз, пульсации сердца	0,15	15
75-й	Появление, форменных элементов крови (глаза пигментированы, развита сеть кровеносных сосудов)	0,29	55
187-й	Вылупление	1,11	15

Таблица 35.

Летальные для эмбрионов омуля концентрации кислорода  
(А.И. Мещерякова, Ж.А. Черняев, 1963)

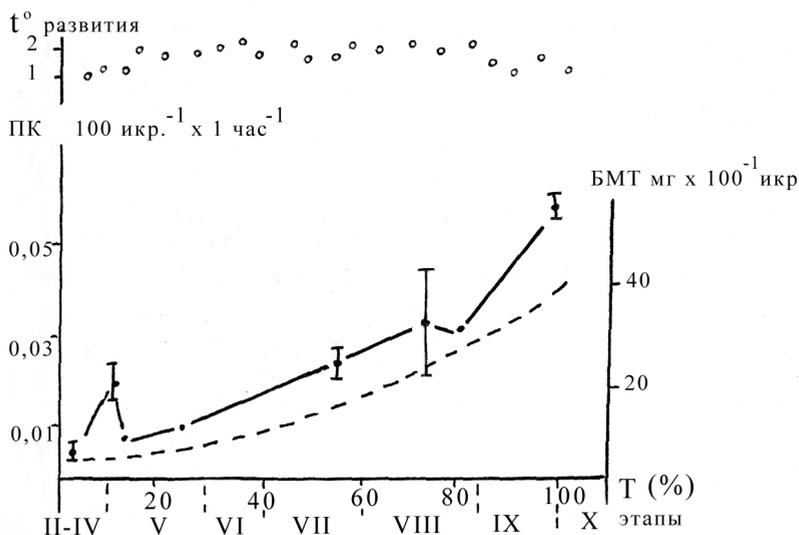
Стадии развития	Концентрация O <sub>2</sub> мг/л, при которой:	
	эмбрион жив	наступает гибель
Начало движения туловища	1,65	—
Начало пигментации глаз, пульсации сердца	1,53	1,13
Появление форменных элементов крови (глаза пигментированы, развита сеть кровеносных сосудов)	2,13	1,44
Личинка	1,87–1,75	1,48–1,26

сивность дыхания не снижается. Это согласуется с данными Т. Привольнева (1941) по свирскому сигу и А.Н. Строганова (1987) по белорыбице, у которых, так же как у омуля, уровень потребления кислорода возрастает постепенно. Это, видимо, является общим свойством икры сиговых рыб, содержащей значительное количество каротиноидных пигментов и цитохрома (Черняев, 1987; Черняев и др. 1988; Валюшок, 1988; Микулин, 2000), которые, участвуя в обменных процессах, сглаживают пики дыхательной активности, поддерживая жизнедеятельность зародыша в ледяном плену — в состоянии «пагона», где диффузия газов через лед замедлена. Такое плавное увеличение уровня дыхания, вероятно, адаптировано к развитию во льду. Проведенные А.Н. Строгановым (1987) исследования дыхательной активности икры другой сиговой рыбы — белорыбицы — с применением более точных методов регистрации кислорода «ин vivo» (при помощи герметичной, непроточной, термостатированной камеры, с нижним платиновым электродом, со съемом информации на полярографе) показали следующее.

Потребление кислорода эмбрионами и личинками сиговых рыб на примере белорыбицы проходило при средней температуре 2,05°С. (рис. 74).

Скорость потребления кислорода на IV этапе — гастрюляции — была равна 0,0051 мг O<sub>2</sub> × 100 экз<sup>-1</sup> × 1 час<sup>-1</sup>. Перед вылуплением из оболочки — 0,054, сразу после вылупления — 0,067 мг O<sub>2</sub> × 100 экз<sup>-1</sup> × 1 час<sup>-1</sup>. Характерная для зародышей сёмги и радужной форели стабилизация дыхания на этапах начала эритроцитарного (VII) и печёночно-желточного (VIII) кровообращения, у белорыбицы выражена слабо, что полностью подтверждает наши данные по байкальскому омулю (Мещерякова, Черняев, 1963) (рис. 75).

Дыхательная функция в эмбриогенезе претерпевает ряд превращений: происходит смена структур и механизмов, что наиболее ярко проявляется у видов рыб, развитие которых проходит при низком насыщении воды кислородом (Резниченко, 1982). Эти механизмы отличаются как эффективностью переноса кислорода, так и энергозатратами, связанными с их формированием и функционированием. По вопросу о связи между особенностями развития дыхательной функции и динамикой потребления кислорода в процессе развития существует две точки зрения. Согласно одной, смена механизмов дыхания достаточно хорошо прослеживается в динамике потребления кислорода (Без-

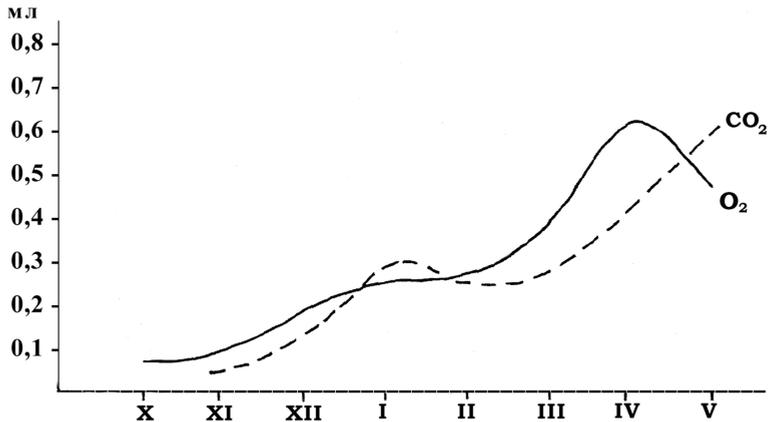


**Рис. 74.** Потребление кислорода и рост белковой массы тела во время эмбриогенеза белорыбицы:  
 ---- белковая масса тела в мг на 100 икринок (БМТ)  
 — потребление кислорода в мг на 100 экз. за 1 час (ПК)

лер, 1932, 1939; Олифан, 1939; Привольнев, 1939; Коржуев, 1941; Трифонова и др., 1948; Шаронов, 1957; Коржуев и др., 1960; Мещерякова, Черняев, 1963; Лукина, 1973; Черняев, 1982; Iway, Hughes, 1977; цит. по Hughes, 1960). Согласно другой концепции, особенности развития дыхательной функции никак не сказываются на динамике потребления кислорода в раннем онтогенезе (Phillips, 1940; Hayes et al., 1951; Нейфах, 1960; Никольская, 1965).

Исследование динамики потребления кислорода в эмбрионально-личиночном развитии сиговых рыб на примере белорыбицы в сравнении с семгой, форелью, пинагором и треской (Строганов, 1987) показало, что скорость потребления кислорода у всех исследованных и морских, и пресноводных видов возрастает по мере развития зародыша. Исходя из данных о росте белковой массы тела эмбрионов семги, форели, белорыбицы, пинагора и трески, выявлено наличие корреляционной связи между процессами роста и дыхания ( $r = 0,851-0,999$ ;  $P < 0,05$ ). На ранних этапах развития скорость потребления кислорода у представителей литофильной группы рыб, к которым относятся, лососевые и сиговые рыбы, изменяется очень слабо. Начиная с этапа органогенеза, потребление кислорода постепенно увеличивается, достигнув определенного уровня, стабилизируется (выходит на «плато») или даже может немного снижаться, а затем, на этапах развития дыхательной системы желточного мешка, растет вплоть до вылупления зародыша из оболочки (рис. 75).

Начало выхода на «плато» совпадает с приобретением кровью красной окраски гемоглобином (Игнатьева, 1975). К этому моменту завершается размножение клеток крови, их количество устанавливается на определенном уровне, снижается интенсивность синтеза гемоглобина, значительная часть клеток представлена нормобластами и полихроматофильными эритроцитами, имеющими, помимо большого ядра, довольно широкий слой цитоплазмы с гемоглобином в ней (Вернидуб, 1966; Wilt, 1967).



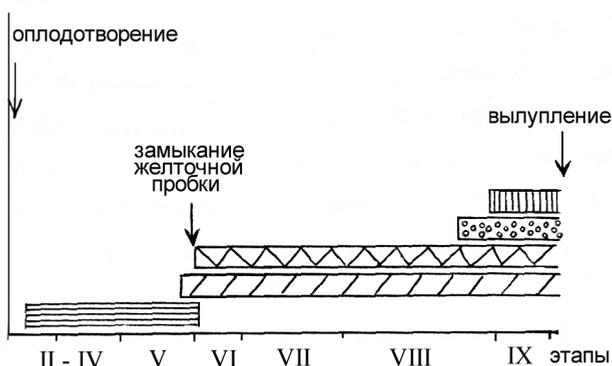
**Рис. 75.** Потребление кислорода и выделение углекислого газа в процессе развития икры омуля по месяцам (в мг/л на 1000 зародышей/ час), по А.И. Мещеряковой и Ж.А. Черняеву (1963)

Увеличение количества клеток крови (и особенно накопление гемоглобина в них<sup>5</sup>) расширяет возможности эмбриона в получении необходимого количества кислорода, однако, с другой стороны, процессы дифференцировки клеток крови и синтеза в них гемоглобина должны сопровождаться значительными энергозатратами и повышением уровня дыхания. Помимо этого, параллельно отмечается значительное увеличение массы тела эмбриона (Зайцева, 1985). Далее при снижении темпа размножения клеток и интенсивности синтеза гемоглобина наблюдается снижение его уровня, что, вероятно, и является одной из причин образования «плато» на графике и некоторого снижения потребления кислорода. Дальнейшее повышение скорости дыхания до вылупления является результатом увеличения потребления кислорода растущим эмбрионом и сопровождается учащением пульсации сердца, ускорением частоты взмахов грудных плавников, увеличением подвижности тела и включением в газообмен жаберного аппарата. У белорыбицы и омуля «плато» выражено очень слабо, что связано, на наш взгляд, с заблаговременным накоплением форменных элементов крови в кроветворном мешочке, а затем вбросом их в кровяное русло в момент образования желточной сети кровообращения (Черняев, 1964).

Интересно отметить, что А.Н. Строганов (1987), исследуя представителей литофильной группы рыб с хорошо развитой системой механизмов, облегчающих транспорт кислорода к тканям (моторика различных типов), не обнаружил изменений в потреблении кислорода, связанных с развитием какой-либо из моторик, что можно объяснить постепенной преемственностью развития этих механизмов (Резниченко, 1983; Klinkhardt et al., 1987) и перекрыванием их во времени (рис. 76).

Суммарное количество кислорода, потребляемое за период развития от оплодотворения до резорбции желточного мешка, находится в зависимости от размеров зародышей и продолжительности развития за счет эндогенных ресурсов. Так, наибольшее количество O<sub>2</sub> потреблено сёмгой, наименьшее треской. Представительница сиговых рыб — бе-

<sup>5</sup>) Кислородная ёмкость крови взрослой рыбы, состоящей из зрелых эритроцитов в 30 раз выше кислородной ёмкости плазмы крови (Коржуев, 1964, Штрауб, 1965)



**Рис. 76.** Эмбриональная моторика для сёмги, форели, белорыбицы (по Махотину, 1982)

-  цитоплазматическая моторика
-  подвижность тела эмбриона
-  пульсация сердца
-  подвижность грудных плавников
-  подвижность жаберно-челюстного аппарата

лорыбица занимала промежуточное положение, за счёт, на наш взгляд, личиночного пути развития (как и у трески) после вылупления из оболочки (табл. 36).

У литофилов, таких как белорыбица и омуль, на фоне подъема потребления кислорода, обусловленного увеличением общих энергозатрат развивающимся зародышем, могут быть определены энергозатраты, связанные с развитием провизорных органов дыхания. В частности, увеличение количества клеток крови, их дифференцировка и синтез гемоглобина сопровождаются временным увеличением скорости дыхания (например, псевдобранхия). Резорбция желтка, сокращение его поверхности приводят к снижению скорости потребления  $O_2$  несмотря на увеличении массы тела эмбриона (Куфтина и др., 1984; Куфтина, Новиков, 1982; Новиков, Строганов, 1986).

## 10.6. Динамика интенсивности дыхания

При сравнении икры рыб, отличающейся диаметром яйцеклеток, массой зародыша, особенностями процесса морфогенеза и роста, важным показателем является интенсивность потребления кислорода. Изучение этого вопроса, начавшееся еще в прошлом веке, позволило установить общую для всех организмов закономерность, в соответствии с которой интенсивность дыхания снижается по мере увеличения веса особи. Эта зависимость выражается уравнением вида  $q O_2 = A W^{k-1}$  (Винберг, 1956; Озернюк, 1985). Данное уравнение описывает взаимосвязь между дыханием и массой организма. Установлено, что интенсивность потребления кислорода в онтогенезе снижается. По одной версии высказано предположение относительно наличия связи между изменением площади дыхательных поверхностей и интенсивностью дыхания. Однако экспериментальные данные во многих случаях противоречат этому так называемому «закону поверхности» (Ломов, 1975).

По другой теоретической концепции, интенсивность дыхания падает вследствие снижения в организме доли «активной протоплазматической массы». Эта гипотеза

была высказана в 1954 году В. С. Ивлевым: «Интенсивность обмена у животного при соответствующем комплексе факторов внешней среды определяется относительной величиной активной протоплазматической массы». Как отмечает А. Н. Строганов (1987), «экспериментальные данные (Itazawa, Oikawa, 1983; 1984; 1986) не противоречат предложенной гипотезе и выявляют двойственную природу снижения интенсивности дыхания при увеличении массы рыб, обусловленного снижением интенсивности дыхания отдельных органов и тканей. Происходит изменение процентного соотношения в пользу «слабодышащих» тканей». Близкой точки придерживается В. Е. Заика (1985), который считает, что фактором, определяющим интенсивность дыхания (а также и удельную скорость питания) является скорость биосинтеза.

При изучении интенсивности дыхания в эмбриональный период сложность состоит в том, что яйца рыб содержат значительное количество желтка, поэтому расчёт интенсивности потребления кислорода производится: а) с учетом общей массы и желточного мешка и эмбриона; б) с учетом только массы эмбриона.

Первый способ методически более прост и потому наиболее распространен. В научной литературе имеется значительное количество данных и, в частности, по поводу интересующих нас лососевидных рыб: Lindroth, 1942, Олифан, 1945; Никольская, 1965; Неустров, Подымахин, 1966; Namor, Garside, 1978; Нагибина, 1983; Dabrowski et al., 1984. Так, в работах А. Линдрота (1952) и И. П. Шамардиной (1954) показано изменение интенсивности дыхания от оплодотворения до взрослого состояния. По мнению этих авторов, интенсивность потребления кислорода увеличивается до перехода личинок рыб на активное (внешнее) питание, после чего интенсивность потребления кислорода снижается. Переход на активное питание и есть тот отправной пункт, с которого начинается снижение интенсивности дыхания и набор массы тела.

Многие исследователи считают желток зародыша инертным (с точки зрения дыхания) материалом (Hayes et al., 1951; Боровик, 1970). По этой причине они полагают, что расчёт интенсивности дыхания необходимо производить с учётом только массы тела зародыша (Боровик, 1969; Зотин, 1974; Донцова, Грудницкий, 1977). При расчёте интенсивности дыхания на единицу белковой массы тела эмбриона (без учёта массы желточного мешка) и сопоставлении с расчётами для «целых» эмбрионов были получены сходные по динамике данные (Строганов, 1967). Этот факт свидетельствует в пользу представления, что общий уровень потребления кислорода определяется изменением массы тела зародыша. Аналогичные результаты были получены в работах Н. Д. Озернюка и А. И. Зотина (1983).

В связи с тем, что продолжительность развития и конечные размеры личинок тесно связаны с количеством запасного желтка, основную часть которого составляет белок, А. Н. Строгановым (1987) было рассчитано «удельное» потребление кислорода (суммарное количество потреблённого кислорода, делённое на исходный запас белка в яйце). Наиболее низким оно было у трески: 0,23 мл  $O_2$  / 100 мг белка, у сёмги оно составило 1,24, белорыбца занимала промежуточное положение 0,113–0,390. (Табл. 36)

Таким образом, по А. Н. Строганову (1987), общий характер увеличения скорости потребления кислорода в раннем онтогенезе всех исследованных видов рыб обусловлен, в первую очередь, величиной белковой массы тела зародыша.

Интенсивность потребления кислорода (ИПК) представителем сиговых рыб — белорыбцей (Строганов, 1987) характеризуется значительными отличиями от ИПК лососёвых рыб. Изменения ИПК зародышей белорыбцы на этапах VI — IX, т. е. после начала пульсации сердца и начала движения эмбриона и до этапа вылупления из оболочки, не-

значительны, и только в начале V этапа — завершения эпимболии — ИПК сначала резко увеличивается, а затем быстро падает до исходного уровня (рис. 77).

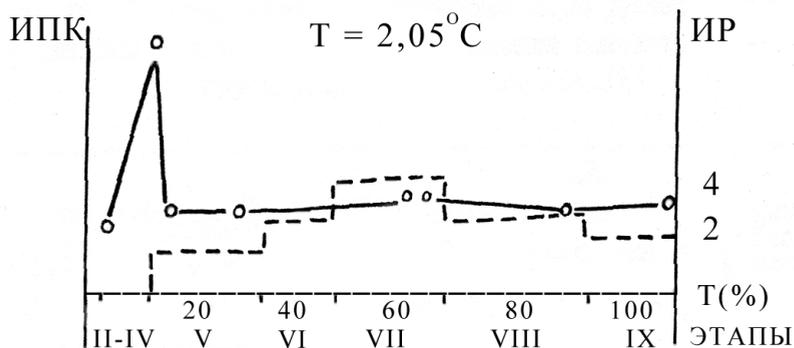
Сравнивая по интенсивности дыхания белорыбицу с сёмгой и форелью, А. Н. Строганов (1987) установил, что у лососёвых рыб ИПК в эмбриогенезе непостоянна: происходит её резкое увеличение на этапах от III-IV до VII этапа — начала VIII и потом резкое снижение до вылупления. У белорыбицы, как и у трески, — видов, имеющих личиночный тип постэмбрионального развития, наблюдались слабые изменения интенсивности дыхания под оболочкой при равномерном темпе роста эмбриона. Это было подтверждено исследованиями Н. Д. Куфтиной (1985) для эмбрионов трески. У белорыбицы изменения интенсивности роста в сторону ускорения наблюдались только на этапах с V по IX, то есть с органогенеза до подготовки к вылуплению, и то довольно незначительные (рис. 77).

**Таблица 36.**

Сравнительные характеристики минимальных и максимальных значений скорости дыхания, интенсивности дыхания и интенсивности роста эмбрионов рыб разных экологических групп развития (Строганов, 1987)

Вид	Температура развития t°C	ПК мл O <sub>2</sub> на 100 <sup>-1</sup> икринок × 1 ч <sup>-1</sup>	ИПК мл O <sub>2</sub> на 100 <sup>-1</sup> мг белка зародыша × 1 ч <sup>-1</sup>	ИБР в% к массе тела
Семга	2-9	0,006-0,536	0,06-0,514	1,8-10,6
Форель	4-12	0,0032-0,350	0,046-1,130	3,1-24,0
Белорыбица	2,0	0,0051-0,067	0,113-0,390	1,2-3,4
Пинагор	6-12	0,0040-0,230	0,190-1,875	5,8-25,0
Треска	5,0	0,00025-0,0066	0,350-0,702	10,2-19,7

ПК — потребление кислорода; ИПК — интенсивность потребления кислорода;  
ИБР — интенсивность белкового роста



**Рис. 77.** Интенсивность дыхания белорыбицы в эмбриогенезе (по А. Н. Строганову, 1987)  
4 — интенсивность потребления кислорода (ИПК) в мл/100  
2 — интенсивность белкового роста (ИР) в%

Как видно из таблицы 36, белорыбица занимает по скорости роста и газообмена последнее место, а по интенсивности дыхания стоит на предпоследнем месте перед треской. Интенсивность потребления кислорода у всех приведенных видов рыб постоянна. Уровень интенсивности дыхания в эмбриогенезе различается гораздо меньше, чем скорость потребления кислорода. Виды с более высокой интенсивностью роста имеют и более высокую интенсивность дыхания. Изменение же интенсивности потребления кислорода в зародышевом периоде развития обусловлено изменением темпа роста. Кроме того, изменение потребления кислорода (ИПК) влияет на процессы, связанные с затратами энергии, как то: непосредственно морфогенез, подвижность эмбриона, уровень сердечной деятельности, развитие кровеносной системы и пр. (Строганов, 1987).

В связи с этим необходимо иметь в виду, что развитие провизорных дыхательных органов тесно связано с особенностями энергетики зародыша и проявляется на фоне ограниченных эндогенных ресурсов. В ряде экспериментальных работ было показано, что развитие в условиях низких концентраций кислорода приводит к вылуплению из оболочек более мелких эмбрионов с меньшим остатком желтка, чем при инкубации в условиях стопроцентного насыщения (Васильев, 1957; Юровицкий, Резниченко, 1963; Юровицкий, 1965, 1973; Котляревская, 1967). Авторами сделан вывод, что адаптационные реакции к неблагоприятным условиям происходят с затратой энергии, что ведет к снижению прироста массы зародыша. Рациональное расходование энергии в эмбриогенезе имеет большое значение в связи с необходимостью достижения зародышем достаточной степени морфологической сформированности и определенных размеров к моменту перехода на активное питание внешней пищей. Таким образом, связь между содержанием кислорода в воде и степенью развития провизорных органов зародышей рыб очевидна.

По данным В.В. Кончина (1971), снижение потребления кислорода в группах икринок, предличинок, личинок и мальков наблюдается в случае замедленной диффузии кислорода к дыхательным поверхностям особей. При создании эквивалентных условий газового режима в замкнутых сосудах, обеспечивающих потребности объектов в кислороде, достоверных различий в интенсивности потребления  $O_2$  у одиночных и сгруппированных особей, как ведущих одиночный образ жизни, так и стайных, не наблюдается. В раннем онтогенезе исследованных автором видов рыб явление группового эффекта не обнаружено. Эти данные находятся в противоречии с результатами исследований М.Б. Григорьевой (1958) и Л.П. Рыжкова (1964, 1968) о наличии «стайного эффекта» у икры, личинок и мальков ряда видов рыб. Представляется ошибочным и вывод из работ Л.П. Рыжкова о том, что явление «группового эффекта», обнаруженное этим автором у неоплодотворенной икры, зародышей, личинок и мальков севанских форелей, необходимо учитывать при расчетах норм подачи воды в инкубационные аппараты и бассейны (Кончин, 1971).

## 10.7. Выделение углекислого газа

При изучении дыхания икры рыб чаще всего ограничиваются выяснением интенсивности поглощения кислорода развивающимися организмами. Это объясняется, в частности, тем, что применяемые методы определения содержания  $O_2$  в воде достаточно точны. Метод же определения  $CO_2$  в воде по Гюбляйну менее точен и недостаточно чувствителен. Поэтому литературных данных о выделении  $CO_2$  развивающейся икрой рыб доволь-

но мало. По В.М. Володину (1960) икра леща может нормально развиваться при высоком содержании  $\text{CO}_2$  в воде и погибает только при 60 мг/л. Сведения о выделении углекислого газа икрой свирского сига имеются у Т.И. Привольнева (1941). Менее подробные, но весьма интересные для нас данные о потреблении  $\text{O}_2$  и выделении  $\text{CO}_2$  развивающейся икрой байкальского омуля в работе П.Ф. Бочкарева, В.С. Шепетунина и К.К. Вотинцева (1938). Эти авторы не ставили своей целью изучить дыхание икры омуля, а преследовали чисто рыбохозяйственную цель: определить изменение газового состава воды, проходящей через инкубационные аппараты (стойки) рыбоводного завода, наблюдения были разовыми (один день в каждый месяц развития).

Параллельно с изучением потребления  $\text{O}_2$  развивающейся икрой омуля мы определяли выделение  $\text{CO}_2$ , как и П.Ф. Бочкарев и др. (1938), по месяцам развития (Мещерякова, Черняев, 1963). Это объясняется, с одной стороны, несовершенством самой методики определения содержания углекислого газа, а с другой, практикой искусственного рыбоводства. Развитие морфологических признаков зародышей сигов часто определяют не по стадиям и этапам эмбриогенеза, а по месяцам развития.

Полученные результаты проведенных нами детальных исследований дыхательной активности икры омуля, сведены в таблице 37, они основаны на 480 определениях кислорода и 365 определениях углекислого газа. Расчет данных сделан на один аппарат Вейса, загруженный 250 тыс. икринок омуля.

Как видно, содержащее  $\text{CO}_2$  в притекающей воде имеет сезонный характер. В начальный период инкубации икры, т.е. в октябре, количество  $\text{CO}_2$  в воде составляло 2,71 мг/л. Максимум оно достигало, в январе (4,65 мг/л), т.е. в подледный период, когда питание реки осуществляется главным образом грунтовыми водами. В мае содержание  $\text{CO}_2$  в притекающей воде снизилось до 2,59 мг/л, после того как река освободилась ото льда. Из приводимых данных явствует, что уровень содержания  $\text{O}_2$  в поступающей в аппараты воде практически не зависит от времени года, поскольку перед поступлением в инкубационные аппараты вода проходит через аэраторы и дополнительно обогащается кислородом.

Рассматриваемая таблица показывает, что потребление кислорода эмбрионами по мере развития увеличивается из месяца в месяц, в то время как выделение углекислоты растет с ноября (0,11 мг/л) по январь (0,62), в феврале и марте снижается (0,56 и 0,59), затем снова возрастает и в мае при вылуплении составляет 1,08 мг/л.

На рисунке 75 графически отображены результаты опытов по определению уровня дыхательной активности эмбрионов байкальского омуля в мг  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  на 1000 икринок в час. Из приводимого графика видно, что увеличение выделения  $\text{CO}_2$  совпадает с периодами развития желточной дыхательной сети капилляров, усиления деятельности желез вылупления (Попов, Зотин, 1961), и непосредственно перед вылуплением. Значительное выделение  $\text{CO}_2$  икрой в конце развития, во время массового вылупления эмбрионов отмечено при инкубации на рыбоводном заводе (Бочкарев и др., 1938).

Интересные опыты были проведены Е.И. Кружалиной и Т.И. Ильичевой (1977) по определению выделения  $\text{CO}_2$  и потребления  $\text{O}_2$  икрой сиговых рыб (в мл на 1 кг икры в час), с учетом воздействия температурного фактора. Получены данные, свидетельствующие, что потребление кислорода при повышении температуры возрастает более интенсивно, чем выделение углекислого газа. Это предполагает возможность связывания избытка углекислоты каротиноидными пигментами, содержащимися в желтке развивающегося эмбриона, на что указывают исследования В. Петруняки (1979).

М.В. Гулидов (1977) в своём обзоре о влиянии углекислого газа на зародыши животных приводит данные опытов Олдердайса и Викетта (Alderdice, Wickett, 1958), про-

**Таблица 37.**  
Потребление  $O_2$  и выделение  $CO_2$  икрой омуля в воде, проходящей через аппарат Вейса, в мг/л воды

Показатели	Октябрь дробление	Ноябрь органолиз	Декаб. начало кровообраще- ния	Январь развитие эм- бриональной системы кровообраще- ния	Февраль начало функ- ционирова- ния жаберно- го аппарата	Март рост эмбрио- на за счет за- пасов желточ. мешка	Апрель перед вылу- плением	Май вылупление
Потребление $O_2$	0,12 13,94	0,15 13,78	0,26 13,47	0,40 13,36	0,42 13,40	— —	0,95 12,68	0,72 12,41
Выделение $CO_2$	— 2,71	0,11 3,89	0,31 4,41	0,62 4,65	0,56 4,57	0,59 4,05	0,91 2,98	1,08 2,59

Примечание: Первая строчка — потребление, выделение  
Вторая строчка — остаточное содержание в воде

веденных на икре кеты. Они установили, что нормальное развитие зародышей возможно лишь в определённом диапазоне концентраций углекислоты: увеличение содержания в воде  $CO_2$  с 6,5 до 12,4 мг/л вызывало снижение выживаемости зародышей с 86,0 до 14,0%, при 20,3 мг/л выжили только 2,0%, а при 24,3 мг/л вылупление зародышей оказалось невозможным. В опытах Билько (1973) с плотвой (*Rutilus rutilus* L), густерой (*Blicca bjoerkna* L), синцом (*Abramis ballerus* L) и лещом (*Abramis brama* L) был сделан вывод о том, что свободная углекислота является необходимым компонентом для нормального развития рыб. Однако им также наблюдалось увеличения гибели эмбрионов как при повышении концентрации  $CO_2$  с 5,2–5,7 до 12,1–15,4 мг/л, так и при её снижении до 2,3–2,8 мг/л.

Необходимость  $CO_2$  для нормального развития, вероятно, в значительной степени объясняется тем, что этот газ играет важную роль в поддержании определенного уровня двигательной активности зародыша. Наконец, известно, что углекислый газ обладает сосудорасширяющим действием, что должно иметь значение для поддержания нормального уровня тканевого дыхания.

Перенос растворенных в воде газов, в большинстве случаев, требует значительных усилий из-за низкой их растворимости и высокой плотности воды. Двуокись углерода, являясь исключением из правил растворима в воде, прямо пропорционально давлению и обратно зависима от температуры. При 0°С растворимость  $CO_2$  в 35 раз выше, чем  $O_2$ . Диффузный градиент  $CO_2$  в крови рыб всегда направлен наружу, но изменение количества углекислого газа, выделяемого в воде ( $CO_2$  или  $HCO_3$ ), является способом регулирования рН крови рыб (Смит, 1986).

В заключение этого раздела можно сделать вывод о том, что по мере разви-

тия икры сиговых рыб (в частности, омуля, белорыбицы) потребление кислорода постепенно возрастает, и резких перепадов дыхания не наблюдается.

Малая дыхательная активность икры сиговых рыб на ранних этапах онтогенеза связана с приспособленностью к развитию в условиях низких температур, с невысоким содержанием кислорода, чему способствует пигментация икры в оранжевые цвета каротиноидными пигментами и наличие в желтке пигмента — цитохрома b-типа.

На поздних этапах развития икра очень чувствительна к недостаточной проточности воды и к низкому содержанию кислорода, что может привести к массовому вылуплению физиологически готовых эмбрионов и быстрой гибели эмбрионов, еще не готовых к вылуплению. Повышение содержания кислорода в воде вызывает, с одной стороны, ускорение развития, а с другой, подавляет систему эмбрионального кровообращения и действие желез вылупления, что задерживает момент вылупления. Пониженное содержание кислорода приводит к снижению темпа развития эмбрионов, но одновременно и к усилению эмбриональной моторики, мощному развитию эмбриональной системы кровообращения, и к раннему вылуплению эмбрионов из оболочек.

Как повышенное, так и пониженное по сравнению с нормой содержание  $\text{CO}_2$  отрицательно сказывается на эмбриональном развитии и должно находиться в тех пределах насыщения газами воды, которые свойственны каждому конкретному виду сиговых рыб.

Рассматривая приспособленность икры сиговых рыб к возможности развития в состоянии «пагона», т.е. будучи инкапсулированной в лед, мы отмечаем, что достаточно низкий уровень дыхательной активности, плавный ход процессов развития эмбриона и заблаговременное накопление форменных элементов крови в специализированном органе, позволяют зародышу существовать в ледяном плену и нормально развиваться. Отсутствие каких-либо выделений из икры сиговых рыб, в особенности азотосодержащих соединений, кроме углекислого газа, (предсказанное А.А. Яржомбеком, 1970) еще раз свидетельствует о приспособленности зародышей сиговых рыб развиваться в состоянии «пагона».

## ОСОБЕННОСТИ ПИГМЕНТАЦИИ ИКРЫ СИГОВЫХ РЫБ

### 11.1. Каротиноиды как основной компонент пигментации икры

Рыбоводам и исследователям известно, что окраска икры сиговых рыб одного и того же вида варьирует от ярко-оранжевого до светло-желтого цвета. Характерная цветовая гамма, как правило, свойственна определенным видам сиговых рыб. Так у ряпушки икра окрашена от слабо-лимонного до ярко-оранжевого, у рипуса — от жёлтого до розового, у пеляди — от лимонного до ярко-оранжевого, у муксуна — от слабо жёлтого, почти белого до ярко-оранжевого, у чудского сига — от жёлтого до почти коричневого, у чира — от молочно-белого до слабо-жёлтого, а у байкальского омуля — от светло-жёлтого до темно-оранжевого, почти вишневого (Лебедева, 1974; Черняев, 1982).

Разнообразие цветов и оттенков икры сиговых рыб обусловлено наличием в ней набора пигментов как каротиноидной, так и не каротиноидной природы, сосредоточенными в собственно желтке (Микулин, 2000).

Каротиноиды — пигменты растений и животных (один из них — каротин — впервые обнаружен в клетках корня моркови [Wakenroder, 1831]), обладая общим свойством хорошей растворимости в жирах, первоначально были названы липохромами. Выясняя роль пигментов, исследователи прошлого пришли к мысли, что каротиноиды должны являться важными участниками обменных процессов в организме (Мережковский, 1883; Arnaud, 1889). Из всех классов природных пигментов каротиноиды наиболее широко распространены у всех представителей растительного царства, как в фотосинтезирующих, так и в не фотосинтезирующих тканях. Они полностью или частично обуславливают окраску многих животных, особенно птиц, рыб и насекомых, часто встречаются у микроорганизмов.

Каротиноиды, являясь основой зрительных пигментов, ответственных за восприятие света и различение цветов, выполняют одну из главнейших функций в зрении животных (Гудвин, 1954; Карнаухов, 1973; Goodwin, 1980, 1984; Бриттон, 1986; Микулин, 2000).

К началу XXI века было идентифицировано от 500 (Бриттон, 1986) до 600 (Goodwin, 1980, 1984) природных каротиноидов (Излер, 1972, цит. по: Карнаухов, 1988). Согласно определению П. Каррера (Karrer, Jucker, 1948), каротиноидами являются жёлтые или красные пигменты алифатического или ациклического строения, построенные обычно из 8 изопреновых остатков. Эти вещества разделяются на 4 группы: (1) каротиноидные углеводороды известны под названием каротинов общим химическим составом  $C_{40}H_{56}$ ; (2) все производные с кислородсодержащими функциональными группами именуется ксантофиллами, являющимися окисленной формой каротинов ( $C_{40}H_{56}O_2$ ); (3) кислоты группы каротиноидов; (4) эфиры ксантофиллов (Физер и Физер, 1949). До настоящего времени в природе не обнаружены каротиноиды, включающие азот, серу и галогеносодержащие заместители. Концевые участки молекулы могут быть циклическими и ациклическими. Каротиноиды различаются между собой количеством и расположением двойных связей в полиеновой цепи или иононовых кольцах, количеством и местоположением кислородосодержащих группировок (радикалов) (Физер и др., 1949) и подвержены легкой стерео-изомеризации (Veeton, 1970, 1971).

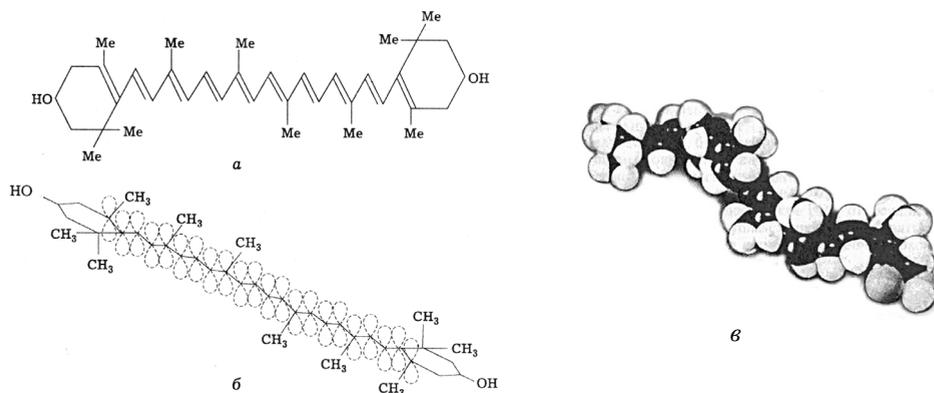
К каротиноидам относят изопреноиды с углеродным скелетом, содержащим 40 и менее углеродных атомов (апокаротиноиды), а также высшие каротиноиды, имеющие углерод-

ный скелет, состоящий из 45 или 50 атомов углерода (Davies, 1965; Феофилова, 1974). Каротиноиды весьма реакционно способны, они легко окисляются озоном, а также кислородом воздуха (Karrer, Jucker, 1949; Сапожников, 1964; Алексеев др., 1971) и могут давать с серной кислотой ярко-голубое окрашивание (Arnaud, 1889 — цитировано по Гудвину, 1954).

Наличие цепи двойных связей в молекуле каротиноидов определяет плоскую транс-конфигурацию молекулы (Вечер, 1966), а количество двойных связей обуславливают интенсивность и область поглощения света пигментами (Гаррисон и др., 1950; Годнев, 1952; Эглинктон и др., 1967). Однако, по мнению А. Микулина (2000), плоское состояние цепи сопряжения бывает только у кетокаротиноидов, находящихся в заряженных мембранах, обладающих одним максимумом поглощения. Во всех остальных случаях каротиноиды имеют три максимума поглощения света (например, 440, 471, 502 нм — у икры пинагора), что указывает на нелинейность цепи сопряжения (Микулин, 2000). Спектры поглощения света каротиноидами зависят от структуры и состояния молекулы пигмента (Castro, Soratain, 1972).

В животных организмах и растениях каротиноиды присутствуют в виде различных соединений: эфиров ксантофиллов (Физер, Физер, 1949), гликозидов каротиноидов (Zagalsky, Cheesman, Caccaldi, 1967; Феофилова, 1974), а также в виде белково-каротиноидных комплексов, которые весьма распространены у беспозвоночных животных. Они обнаружены в панцирях и яйцах ракообразных (Lee, 1966; Fox, 1973), в нервной ткани моллюсков (Татарюнас, Король, 1973). Белково-каротиноидные комплексы обнаружены у низших позвоночных животных, в том числе у рыб в крови (Троицкий, 1958), в икре и тканях тела рыб (Микулин, Соин, 1975; Микулин и др., 1978; 2000). Помимо нахождения в белково-каротиноидных комплексах, в организме рыб каротиноиды встречаются в свободном состоянии в плазменной (клеточной) части яйца и в этерифицированном состоянии в пигментных клетках — хроматофорах (Микулин, 1978).

У рыб обнаружено около 25 каротиноидных пигментов, наибольшее качественное разнообразие наблюдается в коже и печени рыб. В икре обнаружено 17 пигментов, а в мышцах около 14. В различных органах одного и того же экземпляра рыбы качественный состав каротиноидов отличается незначительно. Преобладающими пигментами рыб являются:  $\beta$ -каротин, изозеаксантин, зеаксантин, лютеин, тараксантин, астаксантин, кан-



**Рис. 78.** Структурная организация молекулы зеаксантина:

а — структурная формула; б — схема электронного облака  $\pi$ -орбиталей цепи сопряжения молекулы (по Микулину, 2000)

в — пространственная конфигурация молекулы в невозбужденном состоянии

таксантин (Гудвин, 1953, 1954; Боровик, 1962, 1966; Грачев, 1964; Яржомбек, 1966, 1970; Логинова, 1966, 1967, 1969; Czeczuga, 1971, 1976).

У лососевидных рыб каротиноиды, как правило, накапливаются в коже и мышцах — у окуневых, тресковых и других видов рыб в печени, откуда перед нерестом через кровь перемещаются у самцов в кожные покровы, а у самок в гонады по мере их роста и созревания (Гудвин, 1954; Яржомбек, 1966 а, б, 1970; Логинова, 1969).

Значительная изменчивость качественного состава свободных каротиноидов в икре разных видов рыб показывает, что кислородо-содержащие группировки иононовых колец молекул каротиноидов, не имеют самостоятельной нагрузки в общем метаболизме икры, а необходимы для образования эфиров каротиноидов и белково-каротиноидных комплексов. А так как все каротиноиды икры рыб имеют систему сопряжения, состоящую не менее чем из девяти двойных связей, то именно эта структура молекулы пигмента и несет основную функциональную нагрузку в обменных процессах развивающейся икры (Микулин, Петруняка, 1982; Микулин, 2000).

Каротиноиды не синтезируются в организме рыб, их наличие в икре и тканях рыб обусловлено полностью за счет усвоения пищи (Гудвин, 1954; Логинова, 1966, 1967). Полученные из пищи каротиноиды могут в организме рыб претерпеть значительные изменения в строении (Фох, 1957; Яржомбек, 1966, 1970).

Исследователями также было установлено, что в физиологическом отношении витамин А, который образуется из  $\beta$ -каротина, имеет большое значение как для молоди (Чудова, 1961), так и для взрослых рыб (Буров, 1938; Механик, 1954). Однако вопрос о возможности превращения каротиноидов в витамин А в организме рыбы до сих пор остается открытым.

Откуда берутся в организме рыб каротиноидные пигменты, не синтезирующиеся в организме животных, в том числе и рыб?

Каротиноиды синтезируются как высшими растениями, так и низшими (водными макрофитами — бурыми водорослями-ламинариями и фукусовыми, низшими водорослями: диатомовыми, хлорококковыми и синезелеными (Кизеветтер, Суховеева, Шмелькова, 1981), а также бактериями (Феофилова, 1974). Естественно, ихтиологов интересуют те растительные формы, которые являются источниками каротиноидных пигментов для рыб. Зеленые водоросли продуцируют  $\beta$ -каротин, лютеин (ксантофилл), диатомовые —  $\beta$ -каротин, лютеин и фукоксантин. Последний пигмент является наиболее распространенным в биосфере Земли. Бактерии, используя разрушающееся органическое вещество водоемов, вероятно, прямо или косвенно поставляют фильтрующим организмам водной среды значительное количество каротиноидных пигментов (Гудвин, 1954).

Как показали исследования С.Д. Муравейского (1951), после разложения растительных остатков значительное количество каротиноидов сохраняется в донных отложениях водоемов. Так, в илах подмосковного озера Бисерово (пос. Купавна) было обнаружено: каротина 1,67–0,33 мг и лютеина 2,62–0,60 / на 1 г сухого вещества. Несомненно, что роющая и иная активность у дна водными животными и турбулентная активность самих водных масс в придонном слое приводит к возврату в водную толщу не только биогенов, но и захороненных в илах органических соединений и, в частности, каротиноидов.

Веслоногие и ветвистоусые рачки, коловратки и инфузории, фильтруя фито- и бактериопланктон, содержащий каротиноиды, перерабатывают их главным образом в астаксантин и накапливают его в значительных количествах в жировых включениях организма. Таким образом, питающиеся зоопланктоном рыбы, получают в свой организм астаксантин. Так, в одном грамме смеси образцов пресноводного зоопланктона содержится 65,2 мг астаксантина, 1,4 лютеина и 0,12 каротина (Гудвин, 1954).

Икра лососевых рыб (Яржомбек, 1970) содержит один-два каротиноидных пигмента, которые во время её созревания перемещаются из печени самок, где до того они накапливались. Причем доминирующим, наиболее значимым и даже незаменимым пигментом является астаксантин. Ни один из других имеющихся у рыб пигментов не может превращаться в астаксантин, в то время как из него могут образовываться все остальные каротиноидные пигменты (Яржомбек, 1966; 1970; Микулин, 2000).

В икре сиговых рыб выявлено от 3 до 8 пигментов (Czeczuga, 1975), причем согласно данным Д.С. Валюшка (1988), астаксантин достоверно обнаружен не был, и либо данный пигмент в икре сиговых рыб отсутствует, либо количество его в икре крайне незначительно.

А.Е. Микулин (1978, 2000) обнаружил, что как икра разных видов рыб, так и икра, получаемая от различных самок одного вида, отличается большим разнообразием цветов и оттенков, что, очевидно, обусловлено их питанием. К. Такеучи (Takeuchi, 1960), исследуя процесс переноса каротиноидов из тела самок в ооциты, показал, что кормление самок *Orizias latipes* за три дня до нереста пищей, содержащей различное количество каротиноидов, приводило к значительным отличиям в окраске ооцитов. От самок, питавшихся красным перцем и червями, были получены икринки красной окраски, а от питавшихся водорослями и червями — жёлтые, а у самок, питавшихся исключительно червями, икра оказалась бесцветной.

Сопоставление качественного состава каротиноидов икры разных видов рыб выявило, что нет ни одного каротиноидного пигмента общего для всех. В икре разных видов может находиться от 2–3 (навага, сёмга) до 13 (пинагор) фракций каротиноидов. При этом в икре рыб из каротинов обнаружен только  $\beta$ -каротин, а из ксантофиллов — дикето- и дигидроксикаротиноиды (Микулин, Петруняк, 1982).

Около 80% от общего количества пигментов икры сиговых рыб составляют каротиноиды (Валюшок, 1988), анализ спектральных характеристик которых позволил идентифицировать их как зеаксантины-3, 4, 3; 4-тетрагидрокси- $\beta$ -каротин и лютеин. Остальные каротиноидные пигменты вносят незначительный вклад в формирование окраски икры (табл. 38, 39). Наиболее подробно исследована икра весенненерестующего баунтовского сига (*Coregonus lavaretus baunti* Muchomed.), осенненерестующего озерного севанского сига (*Coregonus lavaretus* (L.) и речного сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin)). С помощью тонкослойной хроматографии в икре баунтовского сига обнаружено шесть пигментов, причем в плазменной части зародыша — три каротиноидных пигмента, а в жировых каплях — шесть. В икре севанского сига обнаружено четыре, а в икре сига-пыжьяна три каротиноидных пигмента.

Б. Чечуга (Czeczuga, 1975), исследуя состав каротиноидов в икре лососёвых и сиговых рыб из водоемов Польши, обнаружил, что икра ряпушки содержит 6 пигментов:  $\beta$ -каротин, 4-кето-4-гидрокси- $\beta$ -каротин, астаксантин, зеаксантин, тараксантин и астацин. Икра сига содержала 8 пигментов:  $\beta$ -каротин, астаксантин, кантаксантин, изо- и зеаксантин, лютеин, тараксантин и астацин. В икре пеляди обнаружено 7 пигментов:  $\beta$ -каротин, 4-кето-4-гидрокси- $\beta$ -каротин, лютеин, зеаксантин, тараксантин и астацин.

## 11.2. Функциональная роль каротиноидов в эмбриогенезе сиговых рыб

Значительное содержание каротиноидов в ооцитах, а затем в зиготах рыб, их выявленные биохимические особенности и свойства делают важным вопрос о функциональном значении каротиноидов в метаболических процессах эмбриогенеза.

Установлена зависимость между окраской икры сиговых рыб и её размерами: у одного вида сиговых рыб яркоокрашенная, набухшая икра имеет меньший диаметр и относительно небольшое перивителлиновое пространство, в то время как слабоокрашенная набухшая икра по размеру всегда больше и обладает относительно большим перивителлиновым пространством. Однако выживаемость слабоокрашенной икры всегда ниже (Лебедева, 1974; Мешков и Лебедева, 1975).

Характерно, что икра сиговых рыб, имеющая светлую окраску, развивается значительно быстрее ярко окрашенной. В экспериментах первые этапы развития оплодотворенной икры с разной интенсивностью окраски проходят с одинаковой скоростью. Различия в темпе развития икры разной пигментации начинают проявляться с этапа обрастания желточного мешка бластодермой (с момента образования зародышевого валика). Скорость эпиболлии клеточного материала у слабо окрашенной икры сиговых рыб выше, чем у интенсивно пигментированной вплоть до замыкания желточной пробки. После окончания этапа обрастания, когда в теле зародыша сформированы зачатки хорды, мускульные сегменты, происходит формирование головных отделов мозга, глазных бокалов, закладываются слуховые и обонятельные плакоды, прекращается эмбриональная моторика за счёт сокращения цитоплазматического слоя перибласта и т.д., скорость эмбриогенеза всех зародышей на последующих этапах развития снова выравнивается. Однако интенсивно окрашенная икра по времени отстает в своем развитии, и вылупление личинок соответственно будет несколько позже слабо пигментированной икры (Лебедева, 1974).

Изменение темпа развития зародыша приводит к существенным различиям, как во внешнем, так и во внутреннем строении личинок при вылуплении их из икры с разной интенсивностью окраски. Это явление хорошо выявляется на межвидовом уровне. У видов, икра которых наименее пигментирована (ряпушка, рипус), личинки при вылуплении менее сформированы по сравнению, например, с икрой чудского сига, у которого икра крупная и интенсивно окрашена каротиноидами, а личинки при вылуплении наиболее сформированы (Лебедева, 1974). Этот факт подтвержден нашими исследованиями эмбрионального развития валька (Русанов и др., 2003). Наиболее крупная и ярко окрашенная среди сиговых рыб икра валька всю зиму развивается в «пагоне», а весной из оболочек вылупляются личинки, готовые к переходу на активное питание кормовыми объектами достаточно большого размера.

Анализируя данные Ю.И. Никанорова (1959) по озерной ряпушке (*Coregonus artedii* Lesueur), обитающей в Латвии, С.Г. Соин (1968) пришел к выводу, что усиление пигментации мелкой икры ряпушки по сравнению с крупной, связано с низким содержанием кислорода на нерестилищах. Кроме того, самой неустойчивой по отношению к неблагоприятному температурному воздействию во время инкубации оказалась слабо пигментированная икра ряпушки. У светлоокрашенной отход составил 80% к моменту вылупления. Следует отметить, что икра в эксперименте развивалась при крайних значениях допустимого для ряпушки диапазона температур: 0,2 и 10,0°С. При оптимальной температуре 4°С отход слабо пигментированной икры составил только 41%. Наиболее стойкой к температурному воздействию оказалась интенсивно пигментированная икра ряпушки, в температурном диапазоне 1,5–7,0°С ее отход составил около 15% (Лебедева, 1974).

Первые предположения о дыхательной функции каротиноидов были изложены в работах К.С. Мережковского (1883), С.Г. Крыжановского (1935, 1948, 1949), А.И. Смирнова (1947, 1950) и С.Г. Соина (1956, 1962, 1963), в которых была выявлена закономерность между интенсивностью пигментации икры и зародышей рыб и кислородными условиями развития. Изучая в 1935 г. эмбриональное развитие черноморских собачек, С.Г. Крыжа-

новский выдвинул гипотезу о дыхательной функции каротиноидных пигментов в икре рыб. Примерно в то же время Л.М. Баранчеев и А.И. Разумовский (1937) указали на связь окрашенности каротиноидами икры свирского сига с интенсивностью дыхания зародышей. Ими было установлено, что сильнее пигментированная икра обладает повышенным дыхательным обменом. В этот период и возникло предположение о дыхательном значении каротиноидных пигментов. С.Д. Балаховский (1934), Балаховский и Кузнецов (1955) предположили участие каротиноидных пигментов в окислительных процессах. Ф.Р. Дунаевский (1947) предположил, что каротиноиды могут служить катализатором в окислительных процессах дыхания икры на различных этапах эмбриогенеза. Также была выдвинута гипотеза об участии каротиноидов в белковом метаболизме (Гасанов, 1959). Позже все эти предположения были проверены экспериментально и признаны ошибочными (Микулин, 2000).

Дальнейшие расширенные поиски в этом направлении подтвердили, что существует тесная связь между содержанием пигментов в икре и качеством половых продуктов, а также между интенсивностью окраски икры и выживаемостью зародышей в процессе эмбриогенеза, т.е. чем интенсивнее окрашена икра, тем она устойчивей к неблагоприятным факторам среды (Никаноров, 1959; Боровик, 1962; Яржомбек, 1964, 1970; Логинова, 1969; Галкина, 1969; Карнаухов, 1973; Лебедева, 1973; Мешков, Лебедева, 1975; Микулин, Соин, 1975; Галактионова, 1983). Тем не менее, эта очевидная зависимость к процессу дыхания икры отношения не имеет (Микулин, 2000).

По мнению В.В. Петруняки (1979), каротиноиды и витамин А в животных организмах участвуют в механизмах накопления и транспорта кальция. Доказано участие каротиноидов в перекисном окислении липидов в качестве антиоксидантов (Мерзляк, 1972; Микулин, 2000).

Установлено, что суммарное содержание каротиноидных пигментов в икре костистых рыб за период развития практически не меняется. Но происходит их некоторое перемещение из желтка в плазменную часть зародыша (Микулин, Котик, Дубровин, 1978) Анализ динамики содержания каротиноидов в жировых каплях, в желтке и в плазменной части зародыша показал, что по мере развития содержание каротиноидов в плазменной части зародыша возрастает за счет запасов желточного мешка (табл. 38).

**Таблица 38.**

Изменение соотношения каротиноидов в плазменной части, желтке и жировых каплях в процессе развития пинагора (по Микулину, Котик, 1978)

Стадии развития	Содержание каротиноидов в %		
	Плазменная часть	Желток	Жировые капли
Плазменный бугорок	4,0	95,5	0,5
Начало обрастания	4,2	95,3	0,5
Начало пульсации сердца	9,4	90,1	0,5
Мощное развитие кровеносной системы желточного мешка	8,9	90,6	0,5
Перед вылуплением	15,6	83,9	0,5

Находясь в различных структурных элементах икры рыб — желтке, плазменной части яйца и жировых каплях желтка, каротиноиды выполняют различные функции. В собственно желтке и мембранах желтка каротиноидные пигменты находятся в виде белково-каротиноидных комплексов. В плазменной части икры каротиноиды находятся в свободном виде в мембранных структурах, обеспечивая кальциевый обмен, в жировых каплях они растворены в липидах и несут антиоксидантную функцию. А в хроматофорах тела зародыша каротиноиды представлены в форме эфиров с жирными кислотами (Микулин, Котик, Дубровин, 1978).

В жировых каплях находящиеся в свободном состоянии каротиноидные пигменты, растворенные в липидах, защищают эти жировые включения от спонтанного окисления (Микулин, 1978, 2000). Это происходит благодаря очень высокой антиоксидантной активности каротиноидов (Чернышов, Исуев, 1978). Именно это позволяет сохранять высокоэнергетические запасы питательных веществ нетронутыми до момента вылупления и использовать их не только для эндогенного питания, но и для увеличения плавучести личинок после вылупления (в частности, у сиговых рыб), и при больших тратах на обмен при скате с нерестилищ и переходе на активное питание (Крыжановский, 1949).

По мнению В.В. Петруняки (1979), каротиноиды локализуются в мембранах особых структур, являющихся модифицированными участкам митохондрий, обладающих способностью к обратимым накоплениям  $\text{CaCO}_3$ .

Как отмечает А.Е. Микулин (2000), «известна весьма важная роль двухвалентных металлов и, в частности, кальция, в адгезии клеток (Тринкаус, 1972), а также в регуляции водно-солевого обмена в клетке (Ташмухамедов, 1971; Гордон, 1976). Полученные А.Е. Микулиным данные указывают, что изменения интенсивности поглощения света каротиноидами коррелируют с изменениями оводненности икры в процессе эмбрионального развития исследованных видов и сопоставимы с изменениями адгезивности клеточного материала, отражающими этапность развития рыб. Это позволяет предполагать участие каротиноидов в кальциевом обмене икры рыб в процессе эмбриогенеза, а также в регуляции морфогенетических движений клеток в эмбриональном развитии рыб (Микулин, Котик, Дубровин, 1978; Микулин, 1979, 1993.а; Микулин, 1992, 2000).

А.Е. Микулиным в неопубликованной работе (Микулин, 1979) сделано предположение о возможном механизме участия каротиноидов в окислительном метаболизме развивающейся икры рыб. В публикациях А.И. Смирнова (1947, 1950), С.Г. Крыжановского (1948, 1948), С.Г. Соина (1954, 1961, 1968) в основу гипотезы было положено представление об участии каротиноидов в окислительно-восстановительных процессах путем активации кислорода и переноса его на субстрат. Но анализ литературных и собственных данных А.Е. Микулина по эмбриогенезу рыб позволил этому автору предположить возможность иного пути участия каротиноидов в процессах дыхания развивающейся икры рыб, а именно: через перенос водорода от веществ, подлежащих окислению, на кислород в соответствии с теорией В.И. Палладина (1912) и Г. Виланда (Wieland, 1925).

В публикации о строении оболочек икры омуля (Рубцов, Черняев, 1989) мы упоминали работы Н.С. Строганова (1938, 1939), М.Ф. Вернидуб и Х.А. Лейзерович (1959) о периодической гидратации и дегидратации желтка эмбрионов рыб и самой икры в целом во время развития. Имеются многочисленные исследования, связанные с выявлением «чувствительных» стадий развития икры рыб. Сопоставляя данные А.Е. Микулина и др. (1978) с материалами таблицы 17 (глава 7. Температура), составленной по исследованиям

**Таблица 39.**  
Состав каротиноидов в икре и тканях сиговых рыб (по Микулину, 2000)

№	Каротиноиды	Химическое название каротиноида
1	β-каротин	β,β-carotene
2	α-каротин	ε,β-carotene
3	ε-каротин	ε,ε-carotene
4	γ-каротин	ψ,β-carotene
5	Неоксантин	ε,ε-caroten-3-ol
6	β-криптоксантин	β,β-caroten-3-ol
7	Изокриптоксантин (стереоизомер)	β,β-caroten-3-ol
8	α-криптоксантин	β,ε-caroten-3-ol
9	Цинтиаксантин	
10	Лютеин	ε,β-carotene-3,3'-diol
11	Изолютеин (стереоизомер)	ε,β-carotene-3,3'-diol
12	Зеаксантин	β,β-caroten-3,3'-diol
13	Изозеаксантин (стереоизомер)	β,β-caroten-3,3'-diol
14	Тунаксантин	ε,ε-caroten-3,3'-diol
15	Полигидроксиксантофилл	3,4,3',4'-tetrahydroxy-β,β-carotene
16	Эхиненон	β,β-caroten-4-one
17	3'-гидроксиэхиненон	3'-hydroxy-β,β-caroten-4-one
18	4-кето-4'-гидроксен-каротин	4-hydroxy-β,β-caroten-4'-one
19	Адониксантин	3,3'-dihydroxy-β,β-caroten-4-one
20	Кантаксантин	β,β-carotene-4,4'-dione
21	Феникоксантин	3-hydroxy-β,β-carotene-4,4'-dione
22	β-дорадексантин	3,3'-dihydroxy-β,β-caroten-4-one
23	α-дорадексантин	3,3'-dihydroxy-ε,β-caroten-4-one
24	Идоксантин	3,3',4'-trihydroxy-β,β-caroten-4-one
25	Астаксантин	3,3'-dihydroxy-β,β-caroten-4,4'-dione
26	Астацин	β,β-caroten-3,4,3',4'-tetraone
27	Подобный астаксантину	
28	Этерифицированный астаксантин	3,3'-dihydroxy-β,β-carotene-4,4'-dione-3-acylate
29	2'-норастаксантин эфир	3,3'-dihydroxy-2-nor-β,β-carotene-4,4'-dione-3-acylate
30	2'-норастаксантин диэфир	3,3'-dihydroxy-2-nor-β,β-carotene-4,4'-dione-3-diacylate
31	β-каротин моноэпоксид	5,6-epoxy-5,6-dihydro-β,β-carotene
32	Антраксантин	5,6-epoxy-5,6-dihydro-β,β-carotene-3,3'-diol
33	Тараксантин (эпоксилютеин)	5,6-epoxy-5,6-dihydro-ε,β-carotene-3,3',6'-triol
34	Виолаксантин	5,6,5',6'-diepoxy-5,6,5',6'-tetrahydro-β,β-carotene-3,3'-diol
35	Сальмоксантин	5,6-epoxy-5,6-dihydro-ε,β-carotene-3,3'-diol

**Таблица 39.**  
Окончание

№	Каротиноиды	Химическое название каротиноида
36	Мутагохром	5.8-epoxy-5.8-dihydro- $\beta$ , $\beta$ -carotene
37	Мутатоксантин	5.8-epoxy-5.8-dihydro- $\beta$ , $\beta$ -carotene-3.3'-diol
38	Диатоксантин	7.8-didehydro- $\beta$ , $\beta$ -carotene-3.3'-diol
39	Родоксантин	4.5'-didehydro 4.5'-retro- $\beta$ , $\beta$ -carotene-3.3'-dione
40	$\beta$ -apo-2'-каротеналь	3.4'-didehydro-2-apo- $\beta$ caroten-2'-al
41	Парасилоксантин	

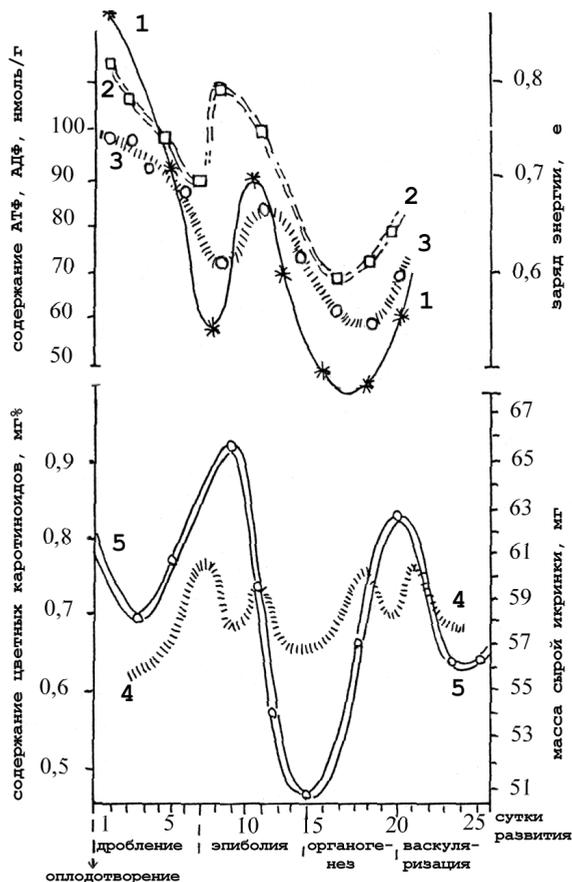
О.А. Лебедевой (1974), можно сделать предположение о том, что каротиноидные пигменты осуществляют исключительно важную роль при физиологических перестройках, происходящих в процессе развития эмбриона при переходе с этапа на этап.

### 11.3. Экологическое значение каротиноидов

Все упомянутые выше авторы, исследовавшие роль каротиноидов в эмбриональном развитии рыб, сходятся в одном: чем больше в икринке содержится каротиноидных пигментов, то есть чем ярче окрашена икра в оранжевый цвет, тем она лучше противостоит неблагоприятным воздействиям внешней среды, независимо от их природы. Как уже указывалось, каротиноидные пигменты образуются при вегетации водорослей и бактериопланктона. Урожайность фито- и зоопланктона определяется мощными климатическими факторами воздействия на фотосинтезирующую продукционную способность водоемов и подвержена значительным межгодовым флюктуациям, что было убедительно показано на межгодовых колебаниях численности и биомассы фито- и зоопланктёров (Вотинцев, Мещерякова, Поповская, 1975; Афанасьев, 1976; Шимараев, 1977; Шимараев, Афанасьева, 1977; Смирнов, Смирнова-Залуми, 1979). Естественно, что таким же изменениям подвержена продукция каротиноидов, которая потребляется через планктонных ракообразных производителями сигов в преднерестовый период. Усвоение кормовых объектов с большим или меньшим содержанием каротиноидов определяет соотношение нерестящихся самок сиговых рыб с большей или меньшей интенсивностью окраски икры в оранжевый цвет (Takeuchi, 1960; Сивцева, 1982; Черняев, 1982).

В случае искусственного разведения, когда роль нерестилищ выполняет рыбоводный завод, высокое содержание кислорода и хорошая проточность, отсутствие воздействия отрицательных температур и заморных явлений, обеспечивает к концу инкубационного периода тот процент выживания личинок от количества заложенной на инкубацию икры, который соответствует техническому оснащению завода и квалификации его сотрудников (Черняев, 1983).

В природных условиях, когда вся сумма благоприятных и неблагоприятных факторов воздействует на каждую икринку в отдельности, скорее всего и срабатывают механизмы подчинения благоприятным и нейтрализации или противодействия повреждающих факторов среды (Боровик, 1966; Чернов, 1984). Как нам представляется, каротиноиды, выполняя защитную функцию во время эмбрионального развития сиговых рыб, сглаживают воздействие неблагоприятных факторов внешней среды (Черняев, 1982; 1990).



**Рис. 79.** Динамика адениловых нуклеотидов (АТФ и АДФ) и их влияние на «адениловый заряд энергии» на фоне каротиноидных пигментов в икре семги в связи с изменениями оводненности икры при прохождении пяти этапов развития (Микулин и др., 1978; Boulekbach, 1981).

Обозначения: 1 — АТФ; 2 — АДФ; 3 — заряд энергии (e);  
4 — динамика содержания каротиноидных пигментов;  
5 — изменение сырой массы икринки в мг

Отложенная осенью или зимой на речные или озерные нерестилища слабоокрашенная икра сиговых рыб в маловодные годы, имеет невысокую вероятность выжить. Такие годы обычно характеризуются недостаточным накоплением грунтовых вод в бассейне нерестовой реки в летне-осенний период и незначительной толщиной снегового покрова зимой. Это приводит к её ограниченному питанию в зимний период ввиду недостаточного запаса воды, вымораживанию при сильных морозах больших площадей нерестилищ и гибели значительного количества отложенной икры (Мишарин, 1953; Стариков, 1953). В такие зимы питание нерестилищ осуществляется подрусовыми водами с низким содержанием кислорода (Крохин, 1960), и в данных заморных условиях из отложенной осенью сигами икры, вероятнее всего, выживают наиболее пигментированные икринки (Лебедева, 1974).

При благоприятных условиях развития в годы повышенной водности, с обильными дождями летом и осенью, толстым снеговым покровом в «тёплые» зимы, промерзания

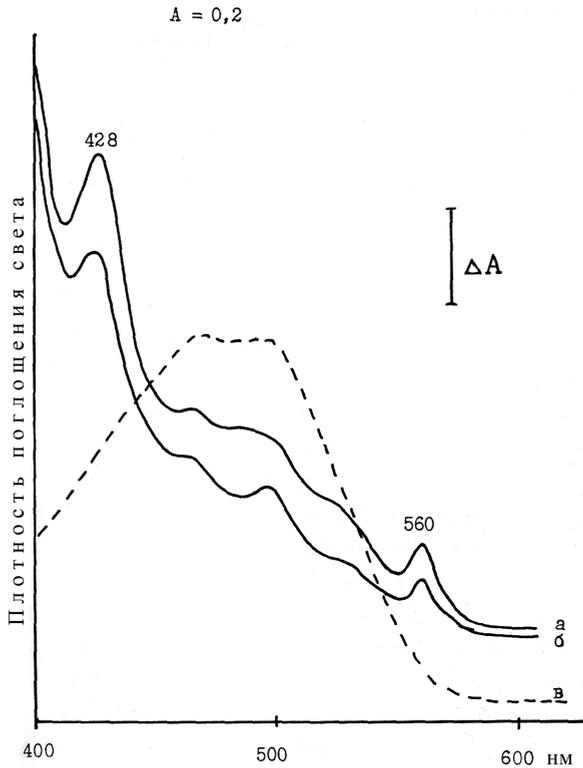
нерестилищ в столь значительных масштабах не происходит, а дефициту кислорода препятствует образование во льду множества промоин (Черняев, 1971). Естественно, что в таких условиях выживание икры будет более высоким. Разнокачественность икры, выражающаяся в разной степени её окраски каротиноидами, приведёт к растянутым срокам вылупления личинок на разных стадиях развития. Из слабоокрашенной икры, которая имеет более высокий темп развития (Лебедева, 1974), раньше вылупятся менее сформированные личинки и скатятся в районы нагула в более ранние сроки и встретят более мелкий зоопланктон (Черняев, 1984). Интенсивно окрашенная икра и, имеющая более крупные размеры, будет развиваться дольше, личинки вылупятся более сформированными (Лебедева, 1974). За промежуток времени между ранним и поздним скатом личинок увеличение размеров зоопланктона не станет непреодолимым препятствием для выживания более крупных личинок сиговых рыб, образовавшихся за счет более продолжительного развития внутри оболочек икры до вылупления (Матвеев, 1940).

Более того, в годы повышенной водности, смыв весной биогенов происходит с больших площадей водосборного бассейна нерестовых рек и притоков озёр. Весеннее цветение вод, которое в некоторых озёрах имеет место с января-февраля за счет сдува снега с поверхности водоёмов, обеспечивает кормом значительно большее число личинок сиговых рыб, чем в маловодные годы (Бекман, 1959; Черняев, 1984; Кухарчук, 1986).

Как известно, водность водоёмов связана с циклами активности солнца (Афанасьев, 1976; Шимараев, 1977). Непосредственное воздействие солнечной активности на водные экосистемы выражается прямой зависимостью: увеличением продукционных процессов при благоприятном сочетании абиотических факторов среды (Чижевский, 1976). Естественно, что с увеличением первичной продукции водорослей возрастает и количество продуцируемых каротиноидов. В годы хорошей вегетации водорослей наблюдается увеличение численности зоопланктона. Установлено, что общее количество продуцируемых ооцитов, созревающих к конкретному нерестовому сезону, определяется, как условиями нагула в первый год жизни, так и обилием корма в лето, непосредственно предшествующее нересту (Жукинский, 1965; Иванков, 1965; Анохина, 1969; Смирнов, Смирнова-Залуми, 1976, 1979; Кошелев, 1984).

## **11.4. Вклад пигментов в светопоглощающую способность икры сиговых рыб**

Изучение спектральных характеристик живой икры омуля и сига спектрофотометрическим методом выявило следующее. Помимо каротиноидных пигментов, которые поглощают свет в области спектра 420–510 нм и характеризующихся наличием от одного до трех максимумов поглощения. В этой же области поглощения, близкой к 400–450 нм, сходными спектрами обладает соединение липидной природы и пигмент, похожий на миоглобин (рис. 80). На поздних этапах развития в икре при формировании эритроцитов, появляется собственно гемоглобин. Кроме него в икре имеются другие пигменты некаротиноидной природы, с максимумами поглощения в сходных областях спектра. В частности, на примере вьюна *Misgurnus fossilis* (L.) установлено, что свойственный икре многих рыб фиолетовый оттенок обусловлен наличием фиолетовых белково-каротиноидных комплексов. В икре других рыб тот же оттенок вызван белковыми комплексными соединениями из класса желчных пигментов (Микулин, 1978, 1981, 2000).



**Рис. 80.** Спектры поглощения света икрой байкальского омуля и севанского сига.  
 а — живая икра байкальского омуля  
 б — живая икра севанского сига  
 в — жировые капли из икры севанского сига.  $\Delta A = 0,2$  ангстрем

У сиговых рыб значительный вклад в цветность икры вносит гемопротеид, содержащийся в водорастворимой части желтка, — цитохром  $\beta_{560}$  (Черняев, Арцатбанов, Микулин, Валушок, 1987, 1988 а, б; Tcherniaev et al., 1990; Микулин, 2000).

### 11.5. Обнаружение и выделение гемопротеида цитохрома $\beta_{560}$ в икре

С помощью спектрофотометрического обследования (применялись спектрофотометры СФ-14, СФ-26, Beckman-35, Hitachi-557) живой икры севанского сига, байкальского омуля, баунтовского сига и белорыбицы было установлено, что пигментация икры сиговых рыб обусловлена наличием каротиноидных пигментов (максимумы поглощения 462 и 492 нм) и гемопротеида с максимумами поглощения 428; 560 и плохо выраженным максимумом в области 530 нм (рис. 80). Для изучения локализации пигментов в икре последняя, после растирания в ступе с добавлением фосфатного буфера сахарозы, была разделена методом центрифугирования гемогената на плазму, жировые капли и собственно желток.

Спектральный анализ плазменной части икры (в супернатанте) обнаружил незначительное содержание в ней каротиноидных пигментов. Максимумы поглощения света каро-

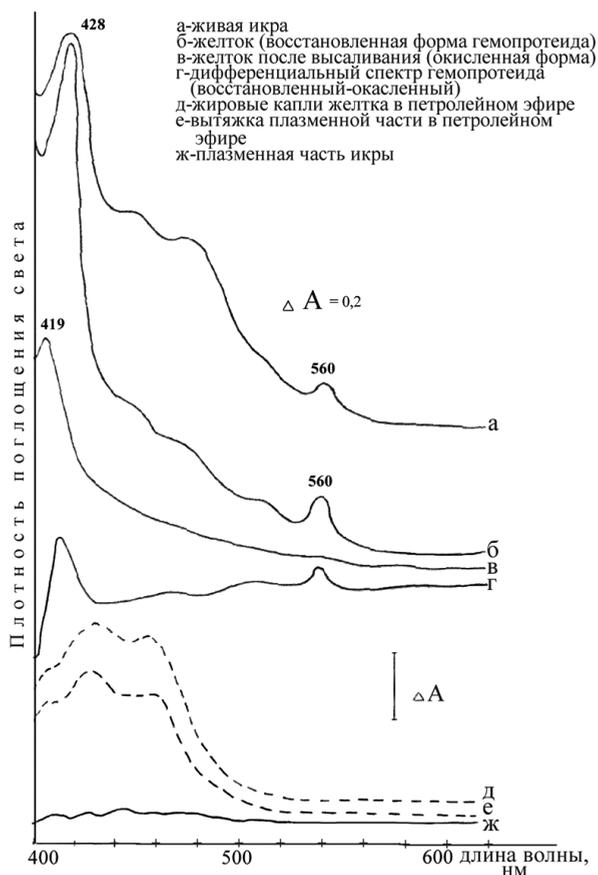


Рис. 81. Спектры поглощения света икрой баунтовского сига

тиноидными пигментами плазменной части икры баунтовского сига находились в области 428, 464 и 495 нм и полностью совпадали с максимумами поглощения каротиноидов живой икры (462, 492 нм). Первый максимум не выявлялся из-за наложения спектра гемопротейда и большого наклона спектра, вызванного значительным рассеиванием света. В плазменной части икры нами обнаружены в небольшом количестве каротиноидные пигменты.

Спектры собственно желтка показали максимумы, характерные для гемопротейдов, а также слабо выраженные каротиноидные максимумы (рис. 81). Для выяснения природы каротиноидных пигментов, содержащихся в самом желтке было проведено высаливание белков сульфатом аммония (Микулин, 1978). Полученные после высаливания спектры супернатантов желтков сиговых рыб показали отсутствие в них белково-каротиноидных комплексов, характерных для икры большинства лососёвых рыб. Обнаруженные на спектрограмме в водорастворимой части желтка каротиноиды, вероятно, были растворены в мельчайших каплях жира.

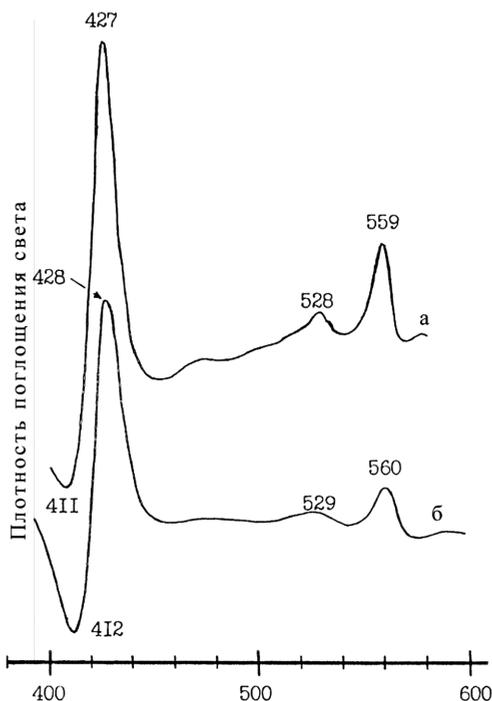
В желтке был обнаружен пигмент некаротиноидной природы, а именно водорастворимый гемопротейд, принятый нами сначала ошибочно за цитохром «О»-типа (Черняев, Арцатбанов, Микулин, Валюшок, 1987; Черняев и др., 1988). Позднее были приняты во внимание возражения А.А. Нейфаха, указывавшего на невозможность нахождения дан-

ного водорастворимого гемопротеида в желтке яиц рыб в растворённом состоянии. Цитохром «О» является самой распространенной оксидазой бактерий (Jurtshuk, Yang, 1960; Pool, 1983) и встречается у некоторых эукариотических микроорганизмов — трипанозом (Perlish, Eichel, 1971 и др.). Данные о цитохроме «О» в организмах и яйцах рыб в литературе отсутствуют.

Обнаруженный нами гемопроteid был идентифицирован как цитохром  $\beta_{560}$ , т.к. при комнатной температуре  $\alpha$ -максимум дифференциального спектра восстановленного гемопротеида находился в области 555–565 нм,  $\gamma$ -максимум — в области 427–432 нм и менее выраженный  $\beta$ -максимум — в области 520–525 нм (рис. 79–82). Соотношение между главными максимумами  $\gamma$ :  $\alpha$  = (7–9):1 (Wood, 1984).

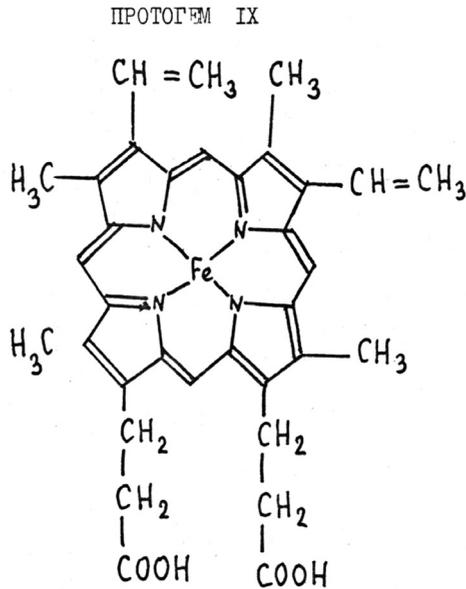
Цитохромами называют группу гемопротеидов, у которых атом железа, входящий в состав их гема, как и у гемоглобина, легко подвергается обратимому окислению и восстановлению (Бриттон, 1986). Данное свойство многим цитохромам придаёт очень важное биологическое значение в переносе электронов. Однако обнаруженный нами у сигов в желточном мешке цитохром  $\beta_{560}$  является водорастворимым и, следовательно, участвовать в переносе электронов в дыхательной цепи не способен.

Цитохромы содержатся в тканях всех животных, растений и в аэробных микроорганизмах. В настоящее время известно довольно много детально изученных цитохромов, которые по природе содержащейся в них простетической группы и способа связи с белками разделены на четыре главные группы: цитохромы a, b, c, d. Простетическая группа

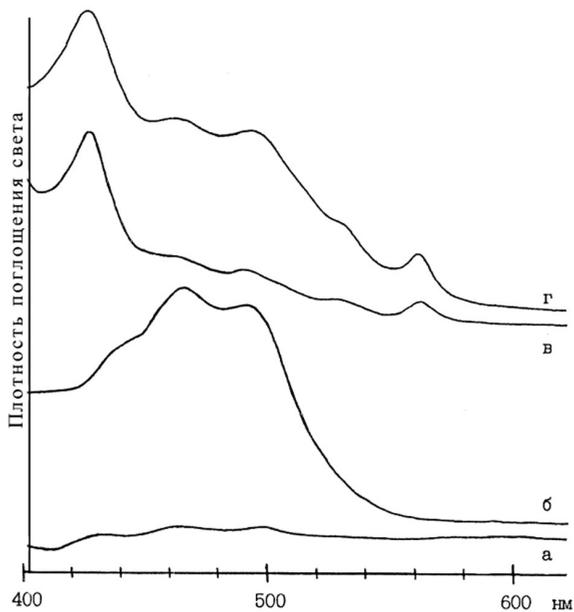


**Рис. 82.** Дифференциальные спектры цитохрома  $\beta_{560}$  (восстановленный окисленный). Максимально очищенный препарат при 77°K (а) и при 20°С (б), рН 6,5 (Валюшок, 1992)

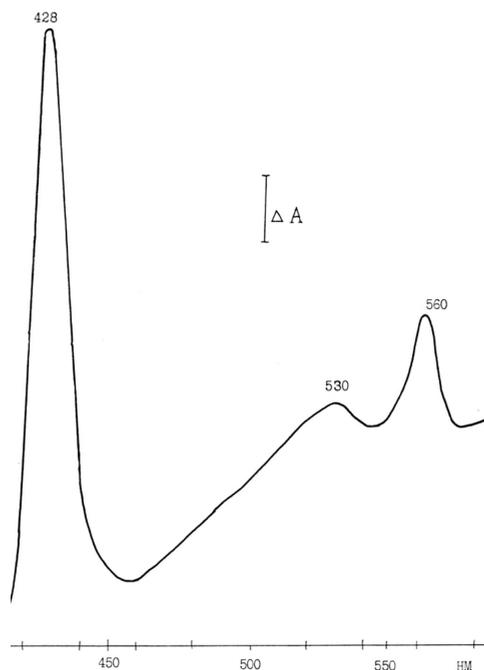
цитохрома b-типа, обнаруженная нами в икре сиговых рыб (Черняев и др., 1988 а), представляет собой протогем IX (рис. 83).



**Рис. 83.** ПРОТОГЕМ IX — протестическая группа цитохрома b-типа (Бриттон, 1986).



**Рис. 84.** Абсолютные спектры оптического поглощения целых яиц (г) и отдельных фракций яиц (а, б, в) баунтовского сига (Валюшок, 1992)



**Рис. 85.** Дифференциальный спектр восстановленного цитохрома  $\beta_{560}$  относительно окисленного

**Таблица 40.**  
Содержание пигментов в икре разных видов рыб (Черняев и др., 1988).

№№ Семейство, вид	Экологическая группа	Наличие белковокаротиноид комплексов	Наличие Цитохрома $\beta_{560}$	Места сбора материала
Осетровые, Acipenseridae 1. Сибирский осетр, Acipenser baerii Brandt	Литофильная	–	–	р. Лена
Сельдёвые, Clupeidae 2. Атлантическая сельдь, Clupea harengus harengus L. *)	Литофильная	–	–	Северная Атлантика
Корюшковые, Osmeridae 3. Европейская корюшка, Osmerus eperlanus L.	Литофильная	+	–	р. Лиелупе, Балтика
Лососёвые, <b>Salmonidae</b> 4. Кета, Oncorhynchus keta (Walb.)	Литофильно-гнездовая	+	–	р. Пенжина
5. Сёмга, Salmo salar L.	Литофильно-гнездовая	+	–	р. Кола

**Таблица 40.**  
Продолжение

6. Севанская форель, <i>Salmo ischchan</i> Kessl.	Литофильная	–	–	р. Личк, оз. Севан
7. Давачан, <i>Salvelinus alpinus erythrinus</i> (Georgi)	Литофильная	–	–	оз. Леприндо
8. Таймень, <i>Hucho taimen</i> (Pallas)	Литофильная	–	–	р. Енисей
9. Ленок, <i>Brachymystax lenok</i> (Pallas)	Литофильная	–	–	р. Енисей
10. Хариус сибирский, <i>Thymallus arcticus</i> (Pallas)	Литофильная	–	–	оз. Байкал, р. Енисей
Сиговые, <i>Coregonidae</i> 11. Тугун, <i>Coregonus tugun</i> (Pallas)	Литофильная	–	+	р. Сосьва
12. Сибирская ряпушка, <i>Coregonus sardinella</i> Valenc.	Литофильная	–	+	р. Лена
13. Ряпушка европейская, <i>Coregonus albula</i> L.				Плещеево озеро
14. Пелядь, <i>Coregonus peled</i> (Gmelin)	Литофильная	–	+	Низовья р. Обь, оз. Сон-Куль
15. Пыжьян, <i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (Gmelin)	Литофильная	–	+	Низовья р. Обь
16. Чир, <i>Coregonus nasus</i> (Pallas)	Литофильная	–	+	Низовья р. Обь
17. Баунтовский сиг, <i>Coregonus lavaretus baunti</i> Muchomed.	Литофильная	–	+	оз. Баунт, Забайкалье
18. Байкальский сиг, <i>Coregonus lavaretus baicalensis</i> Dyb.				оз. Байкал
19. Муксун, <i>Coregonus muksun</i> (Pallas)	Литофильная	–	+	р. Обь
20. Севанский сиг, <i>Coregonus lavaretus</i> (L.)	Литофильная	–	+	оз. Севан
21. Байкальский омуль, <i>Coregonus autumnalis migratorius</i> (Georgi)	Литофильная	–	+	оз. Байкал, р. Большая
22. Белорыбица, <i>Stenodus leucichthys</i> (Guld.)	Литофильная	–	+	р. Волга
23. Нельма, <i>Stenodus leucichthys</i> (Guld.)	Литофильная	–	+	р. Енисей

24. Валец, <i>Prosopium cylindraceum</i> (Pall. Et Pen.)	Литофильная	–	+	р. Мама
Щуковые, <b>Esocidae</b> 25. Щука обыкновенная, <i>Esox lucius</i> L.	Фитофильная	+	–	Низовья р.Оби оз. Бисерово, р.Волга
Харациновые, <b>Characinidae</b> 26. Слепая рыба, <i>Anoptichthys jordani</i> Hubbs	Литофильная	–	–	Аквариумная
Карповые, <b>Cyprinidae</b> 27. Густера, <i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	Фитофильная	+	–	Можайское водохрани- лище
28. Лещ, <i>Abramis brama</i> (L.)	Фитофильная	–	–	Там же
29. Карп, <i>Cyprinus carpio</i> L.	Фитофильная	+	–	
30. Белый амур, <i>Stenophringodon idella</i> (Val.)	Пелагофильная	+	–	р.Сыр-Дарья
31. Востробрюшка, <i>Hemiculter eigenmanni</i> (Jord.et Metz)	Пелаго- фитофильная	+	–	р.Сыр-Дарья
32. Серебряный карась, <i>Carassius auratus</i> (L.)	Фитофильная	+	–	р.Сыр-Дарья
Вьюновые, <b>Cobitidae</b> 33. Вьюн, <i>Misgurnus fossilis</i> (L.)	Фитофильная	+	–	р.Москва
Гамбузиевые, <b>Poeciliidae</b> 34. Гамбузия, <i>Gambusia affinis</i> (Baird et Gir.)	Живородящая	+	–	Р.Сыр-Дарья
Тресковые, <b>Gadidae</b> 35. Налим, <i>Lota lota</i> (L.)	Литофильная	–	–	Низовье р.Оби
Окуневые, <b>Percidae</b> 36. Ёрш, <i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.)	Фитофильно- псаммофильн.	–	–	р. Тура, при- ток Тобола
Зубатковые, <b>Anarhichadidae</b> 37. Зубатка, <i>Anarhichas lupus</i> L.	Литофильно- гнездующая	+	–	Белое море
Керчаковые, <b>Cottidae</b> 38. Красная широколобка, <i>Procottus jeittelesi</i> (Dyb.)	Литофильно- гнездующая	–	–	оз.Байкал
Пинагоровые, <b>Cyclopteridae</b> 39. Пинагор, <i>Cyclopterus lumpus</i> L.	Литофильно- гнездующая	+	–	Белое море

Таблица 40.  
Окончание

Голомянковые, <b>Comephoridae</b> 40. Малая голомянка, <i>Comephorus dybowskii</i> Korotneff	Живородящая	–	–	оз. Байкал
Камбаловые, <b>Pleuronectidae</b> 41. Ершоватка, <i>Limanda</i> <i>limanda</i> (L.)	Пелогофильная	+	–	Белое море

\*) Обнаружен цитохром «С»

От остальных цитохромов b-типа описанный нами цитохром отличается способностью образовывать устойчивые комплексы с ингибиторами дыхания CO и CN (Jurtshuk, Yang, 1960; Pool, 1983). CO-комплексы фермента диссоциируют под воздействием света, после чего цитохром снова способен взаимодействовать с кислородом, что подтверждает его оксидазную функцию (Castor, Chance, 1959).

Цитохромы b-типа, как правило, являются интегральными мембранно связанными белками, что и определяет трудности их изолирования и очистки. К настоящему времени лишь немногие цитохромы этого типа удалось очистить до гомогенного состояния.

В восстановленном состоянии цитохром  $\beta_{560}$  связывается с окисью углерода, образуя комплексы, дифференциальные спектры которых имеют в  $\alpha$ -полосе основной максимум в 565–558 нм и минимум в 547–560 нм. В  $\beta$ -полосе максимум наблюдается при 535–539 нм, а в хорошо выраженной полосе Core максимум при 412–420 нм, минимум же при 428–432 нм (Jurtshuk, Yang, 1960; Choc, Webster, Canghey, 1982; Pool, 1983; Baines, Hubbard, Pool, 1983; Wood, 1984). В окисленном состоянии цитохром b-типа реагирует с CN, и образует устойчивые комплексы, которые восстанавливаются дитионитом (Appleby, 1969).

## 11.6. Распространение цитохрома $\beta_{560}$ в икре рыб

В водоемах Евразии по современной классификации род Сиги насчитывает 22 вида, а всё семейство Сиговые — 30 видов (Решетников, 2008). В процессе проводимых нами исследований по пигментации икры рыб (Черняев, Арцатбанов, Микулин, Валюшок, 1987, 1988) было обнаружено, что цитохром b-типа содержится в икре исследованных 12 видов сегов: байкальского омуля, севанского сига, тугуна, пеляди, сибирской ряпушки, европейская ряпушка, сига-пыжьяна, чира, белорыбицы, нельмы, муксуна, валька и единственного пока изученного весенне-нерестующего вида сеговых рыб — баунтовского сига (табл. 40, 41).

Цитохром  $\beta_{560}$  содержался в различных количествах во всех пробах икры сеговых рыб, независимо от места, времени сбора, условий обитания, нереста, эмбрионального развития и способа фиксации (даже в солёной, копчёной, вяленой и маринованной рыбе!).

На наличие цитохрома была исследована икра рыб семейства Salmonidae: тайменя, ленка, кеты, семги, севанской форели, семейства Thymnidae: белого байкальского хариуса и сибирского хариуса, семейства Osmeridae — малоротой корюшки из реки Лены и корюшки из Балтийского моря. Была также изучена икра представителей других семейств: Clupeidae, Esocidae, Characinidae, Cyprinidae, Cobitidae, Peocilidae, Gadidae, Percidae,

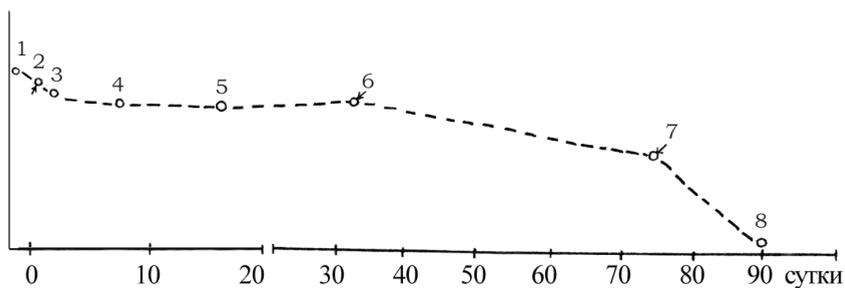
Anarchadidae, Cottidae, Comephoridae, Cyclopteridae, Pleuronectidae и даже чёрная икра сибирского осетра — *Acipenser baerii* Brandt.

Икра лососевых, хариусовых и корюшковых исследовалась по причине их генетической близости, это же касалось, но в меньшей степени, сельдевых, шуковых и харациновых рыб. Но ни в одной из исследованных порций икры цитохром b-типа не был обнаружен, и только икра сельдей рода *Clupea* содержала цитохром C-типа.

При исследовании динамики содержания цитохрома в икре севанского сига в процессе эмбрионального развития (Черняев и др., 1987, 1988) цитохром b-типа был обнаружен в ооцитах, начиная с 3-й стадии зрелости гонад трофоплазматического роста. Во время развития, начиная со стадии ранней морулы и до стадии пигментации глаз,

**Таблица 41.**  
Содержание цитохрома  $\beta_{560}$  в икре сиговых рыб (в мкмоль/г  $\times 10^{-2}$ )  
(по А. Е. Микулину, 2000)

№ В И Д	После оплодотворения		Перед вылуплением	
	Содержание	Средний диаметр желтка, мм	Содержание цитохрома	Средний диаметр желтка
1. Нельма, <i>Stenodus leucichthys</i> (Guld.)	0,952	2,7–2,9	–	2,0
2. Белорыбица, <i>Stenodus leucichthys</i> (Guld.)	0,083	2,2–2,4	–	1,9
3. Сиг-пыжьян, <i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (Gmelin)	0,635	–	0,190	–
4. Севанский сиг, <i>Coregonus lavaretus</i> (L.)	0,359	2,7	0,200	2,25
5. Пелядь, <i>Coregonus peled</i> (Gmelin)	0,345	1,2–1,5	0,190	1,05
6. Тугун, <i>Coregonus tugun</i> (Pallas)	0,239	–	–	–
7. Ч и р, <i>Coregonus nasus</i> (Pallas)	0,013	2,7	0,090	1,6
8. Байкальский омуль, <i>Coregonus autumnalis migratorius</i> (Georgi)	0,097	2,2	–	1,5
9. Баунтовский сиг, <i>Coregonus lavaretus baunti</i> Muchomedijarov	0,496	1,6–2,0	–	1,4
10. Муксун, <i>Coregonus muksun</i> (Pallas)	0,246	2,4	0,220	1,5
11. Сибирская ряпушка, <i>Coregonus sardinella</i> Valenc.	0,481	1,6	–	1,0
12. Валец, <i>Prosopium cylindraceum</i> (Pall. Et Pen.)	0,519	3,25	–	2,2



**Рис. 86.** Динамика содержания цитохрома  $\beta_{560}$  в желтке зародыша в процессе развития севанского сига по стадиям эмбриогенеза:

- 1 — зрелая яйцеклетка (набухание); 2 — дробление; 3 — бластула;  
 4 — обрастание; 5 — органогенез; 6 — развитие системы кровообращения;  
 7 — перед вылулпением; 8 — вылулпение

существенных изменений количества цитохрома, по сравнению с его содержанием в неоплодотворенной икре, обнаружено не было (рис. 86). После вылулпения наблюдалось резкое снижение содержания цитохрома и практически полное исчезновение его к моменту рассасывания желточного мешка, что указывает на специфичность локализации цитохрома в желтке развивающегося эмбриона и его функциональную роль в эмбриогенезе сиговых рыб.

В результате наших исследований цитохром  $\beta_{560}$  достоверно обнаружен только в желтке икры рыб семейства Сиговых. В плазменной части икры цитохром  $\beta_{560}$  отсутствовал, не было его и в жировых каплях, при высоком содержании в них каротиноидов.

В процессе эмбрионального развития цитохром  $\beta_{560}$  сосредоточен только в желтке и сохраняется до вылулпения личинок из оболочек, при этом его относительное количество уменьшается по мере резорбции запасов желточного мешка. Средний диаметр желтка икры пеляди, например, уменьшается в процессе эмбрионального развития с 1,5 на этапе дробления до 1,05 мм к моменту вылулпения, диаметр желтка икринки чира уменьшается с 2,7 до 1,6 мм. Содержание гемопротеида в икре этих видов рыб соответственно уменьшается в процессе развития у пеляди с  $0,345 \times 10^{-2}$  до  $0,190 \times 10^{-2}$  мкмоль/г, а у чира с  $0,115 \times 10^{-2}$  до  $0,090 \times 10^{-2}$  мкмоль/г (табл. 41). (рис. 86).

Значительное содержание цитохрома  $\beta$ -типа в икре сиговых рыб обусловило необходимость выявления наличия этого пигмента в органах и тканях взрослых особей. Исследования гомогенатов тканей мышц, печени, крови и почки севанского сига показали полное отсутствие в них цитохрома  $\beta_{560}$ .

Количество цитохрома в ооцитах сиговых рыб, как разных видов, так и в пределах одного вида, но из разных регионов (табл. 40), отличается в довольно значительной степени. Сравнение содержания гемопротеидов в икре разных видов сиговых выявляет тенденцию к возрастанию его концентрации у видов, нерестящихся на северо-востоке ареала, и к уменьшению у видов, размножающихся на юго-западе (при значительном разбросе данных). Наиболее наглядно это проявляется на содержании гемопротеида у представителей рода *Stenodus*: содержание цитохрома  $\beta_{560}$  в икре нельмы из Енисея ( $0,952$  мкмоль/г  $\times 10^{-2}$ ) на порядок превышает концентрацию цитохрома в икре белорыбицы из Волги ( $0,083$  мкмоль/г  $\times 10^{-2}$ ). Эмбриональное развитие и волжской белорыбицы, и енисейской нельмы протекает в «пагоне». Однако, ввиду существенной разницы климатиче-

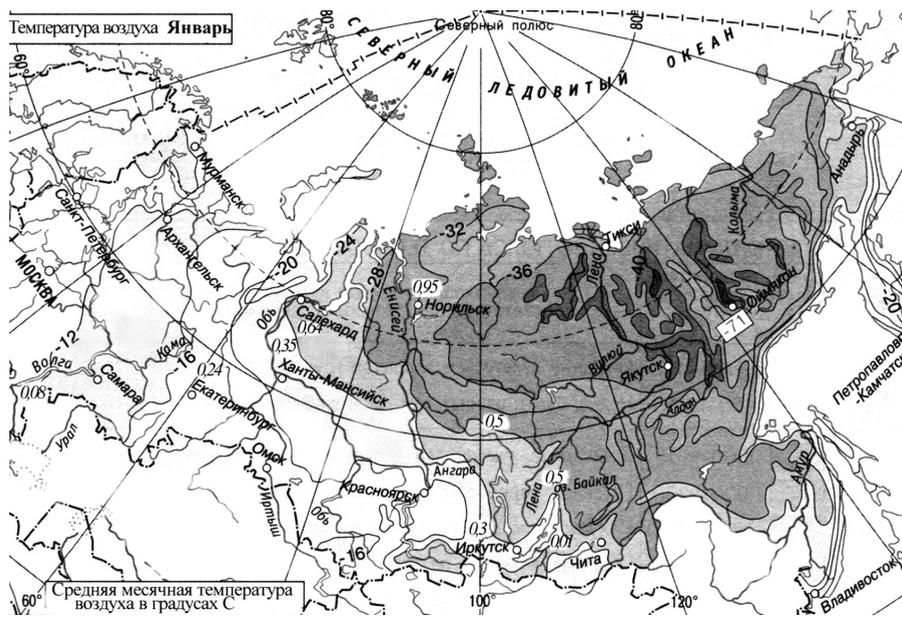


Рис. 87. Климатическая карта с изотермами января. Распределение сиговых рыб с различной концентрацией цитохрома в икре

ских параметров (более низкие зимние температуры, меньший уровень освещённости, и, как следствие этого, крайне ограниченный газообмен икринки с окружающей ледяной средой), время эмбрионального развития зародышей нельмы в бассейне р. Енисей более чем на месяц превышает срок развития белорыбцы в р. Волге. Вероятно, эти причины и объясняют столь высокое содержание цитохрома в желточном мешке нельмы.

## 11.7. Сравнительный вклад пигментов в создание окраски икры сиговых рыб

Интенсивность окраски икры, главным образом, обусловлена степенью окрашенности жировых капель, а сам желток и плазма яйцеклетки и зародыша пигментированы намного слабее. Цитохром  $\beta_{560}$  содержится только в водорастворимой части желтка и, в зависимости от концентрации в желтке, окрашивает его от слабо жёлтого до коричневого цвета. В чистом виде цитохром при его значительной концентрации окрашивает раствор в коричневый цвет. Результаты исследований, полученные Д.С. Валюшком (1988) по содержанию цитохрома и каротиноидов в икре различных видов сиговых рыб сведены в таблицу 42.

Приведённые данные свидетельствуют о том, что каротиноидные пигменты на ранних этапах развития являются главными цветообразующими пигментами в икре сиговых рыб, и что цветность икры прямо связана с количеством пигмента. Так, доля участия в создании окраски каротиноидами в икре тугуна составляет 81,4%, баунтовского сига — 90,5%, севанского сига — 90,8%, байкальского омуля — 95,3% и только у нельмы исключительную роль в окраске икры играет гемопротеид — 76,3% (Валюшок, 1992).

Сравнение пигментации яиц сиговых и лососевых рыб выявило значительные отличия как в качественном, так и в количественном отношении (табл. 43). Наличие цитохро-

**Таблица 42.**  
Вклад пигментов в создание окраски икры сиговых рыб (в мг%, нмоль/г)  
(Валюшок, 1992)

В и д	Сумма каротиноидов, мг%	Содержание Гемопротеида нмоль/г	Доля вклада каротиноидов, %	Доля вклада гемопротеида, %
Сиг-пыжьян	0,502	6,35	—	—
Севанский сиг	0,379	3,59	90,8	9,2
Баунтовский сиг	0,496	4,96	90,5	9,5
Тугун	0,109	1,88–2,39	81,4	18,6
Ч и р	—	0,13	—	—
Байкальский омуль	0,234–0,271	0,97	95,3	4,7
Нельма	0,037	9,52	23,7	76,3
Белорыбица	—	0,83	—	—
Пелядь	—	3,45	—	—
Валёк	—	5,19	—	—

**Таблица 43.**  
Сравнение пигментации яиц сиговых и лососёвых рыб (Валюшок, 1988, 1992)

Признак	Сиговые	Лососевые
Наличие в икре цитохрома b-типа	Есть	Нет
Количество каротиноидных пигментов	0,037–0,502 0,296	0,145–10,40 2,536
Пигменты, составляющие основу пигментации	Гидрокси-каротиноиды	Кетокаротиноиды

ма b-типа обуславливает цветовую гамму окраски икры рыб семейства Сиговых рыб (Coregonidae) и является отличительным признаком семейства.

В заключение раздела можно сделать следующие выводы о роли пигментов в эмбриогенезе сиговых рыб.

— Находясь в растворенном состоянии в жировых каплях, каротиноиды блокируют окислительные процессы и выступают в роли антиоксидантов.

— Играя активную роль в водно-солевом обмене икры, каротиноидные пигменты активно участвуют в физиологических преобразованиях развивающегося эмбриона при переходе с одного этапа на другой, о чём свидетельствуют изменения в соотношении их содержания при относительном сохранении их суммарного количества в процессе развития. Совпадения «чувствительных» стадий развития с моментами изменения содержания

каротиноидных пигментов и оводнённостью икринки предполагает их посредническую функцию при преодолении кризисных моментов развития.

— При воздействии неблагоприятных факторов внешней среды на эмбриогенез, каротиноиды, благодаря свойствам снимать или смягчать повреждающий эффект, очевидно, способствуют выживанию тех эмбрионов, в которых содержится большее их количество.

— Разнокачественность икры, выраженная, в частности, в степени содержания каротиноидов, отражаясь на темпе развития, обеспечивает разновременность вылупления эмбрионов из оболочек, сглаживая для популяции в целом элиминирующее воздействие неблагоприятных природных факторов в период ската личинок с нерестилищ. Данная растянутость процесса вылупления защищает популяцию от повреждающего фактора среды (поздние заморозки, повышенная мутность воды при весеннем паводке, занос личинок в пересыхающие полои и прочие), способного уничтожить целое поколение (Сытина, Тимофеев, 1973).

— Решающим фактором, определяющим популяционную численность сиговых рыб, каротиноиды выступают непосредственно в эмбриогенезе, обеспечивая выживаемость икры в неблагоприятных гидрологических условиях.

— Функция цитохрома  $\beta_{560}$  до настоящего времени не совсем ясна, но несомненно связана со специфическими особенностями развития сиговых рыб в условиях воздействия низких температур и ледяного плена, низкого уровня дыхательной активности, а также с реакцией на воздействие светового фактора путем изменения темпа эмбриогенеза при смене параметров освещённости (длительности, интенсивности, спектра и частоты экспозиции). По мнению А. Е. Микулина (2000), цитохром  $\beta_{560}$  способен вхолостую сжигать запасные вещества икры, не допуская, таким образом, её промерзания. Желтый цвет икры Сиговых обусловлен именно этим цитохромом, а не исключительно каротиноидными пигментами, как у большинства остальных Костистых рыб.

## **ФАКТОРЫ И ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ, ВЫЗЫВАЮЩИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПОВ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СИГОВЫХ РЫБ**

### **12.1. Гетерохронии или изменение темпов развития?**

При исследовании эмбрионального развития рыб семейств сиговых (*Coregonidae*), лососевых (*Salmonidae*) и бычковых (*Cottidae*), обитающих в озере Байкал, а также в условиях инкубации икры на рыбоводных заводах и в экспериментах, нами были отмечены факты изменения темпов эмбриогенеза. Обнаруженные сдвиги в скорости развития эмбрионов рыб первоначально были определены, с нашей точки зрения, как гетерохронии в соответствии с дословным значением термина — «разновременность». Смысл гетерохронии, то есть более ранней или более поздней закладки органа и более быстрого или более медленного его развития, представлялся как способ, дающий возможность органу раньше или позже начать дефинитивное функционирование (Емельянов, 1977).

Расширенная трактовка гетерохронии как неотъемлемой составляющей процесса развития, представляющего собой последовательность гетерохронных и синхронных процессов, наблюдаемых на протяжении каждого этапа, была высказана еще П.К. Анохиным. Им сформулирована концепция системогенеза, которая позволила вскрыть некоторые основные механизмы онтогенетического развития функций, в частности, такие как гетерохрония закладок и темпов развития структур для качественно различных функциональных систем, экологически необходимых животному на различных стадиях его онтогенетического развития (Анохин, 1977).

Согласно определению Э.И. Воробьевой и С.В. Смирнова (1985), под гетерохронией понимается сдвиг во времени закладки органа или изменение темпа его морфогенеза. Однако такое определение гетерохроний, очевидно, подходит и для случаев, когда сдвиг во времени закладки органа может быть обусловлен разной скоростью развития целостного организма, то есть для изменения, очевидно, не являющегося гетерохронным. Гетерохрониями, по-видимому, следует именовать изменения времени закладки и темпа морфогенеза одних структурных элементов организма по отношению к другим структурным элементам того же или родственного организма, т.е. все случаи изменений коррелятивных связей между органами (Павлов, 2004).

Таким образом, исследованные нами факты изменений в темпах эмбриогенеза сиговых и ряда других рыб в современном понимании не являются гетерохрониями. Тем не менее, причины и механизмы таких явлений до сих пор остаются не вполне выясненными.

Для решения поставленной ещё в 1971 г. С.В. Емельяновым перед автором задачи выявления причин, вызывающих изменения темпа развития эмбрионов рыб, необходимо было определить критерии, на основании которых можно констатировать такие изменения и сопоставлять их с аналогичными на внутри- и межвидовом уровнях. Целью исследований было выявление причинно-следственных связей в эмбриогенезе сиговых рыб, систематизации полученных ранее данных о влиянии на темпы эмбриогенеза таких факторов как температура, солнечный свет, фотопериодичность, условия дыхания и питания. Важно было определить этап морфологического состояния эмбриона, на котором происходит включение механизма ускорения или замедления темпа развития; оценить

значимость наблюдаемых в природе и в экспериментах изменений темпа развития на ранних этапах морфогенеза. И, наконец, нами была предпринята попытка поиска возможных механизмов, регулирующих морфогенетические преобразования зародыша и их скорость.

Материал по развитию байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* собирали на Большереченском рыбоводном заводе с 1959 по 1962 г.; обыкновенного сига *C. lavaretus* из оз. Байкал — на Сарминском рыбоводном заводе в 1960–1961 г. Икру баунтовского сига *C. lavaretus baunty* — в 1987 г. инкубировали в аквариальной Центрального производственно-акклиматизационного управления Главрыбвода (ЦПАУ). Икру сига, собранную в озерах Севан и Иссык-Куль в 1977–1985 гг., инкубировали в лабораторных условиях в Институте проблем экологии и эволюции РАН. Микроскопирование проводили на живой, развивающейся икре по разработанной автором методике бокового микроскопирования (Черняев, 1962, 1981, 1985) с применением вертикальной камеры.

Для сопоставления сроков наступления и продолжительности одноименных этапов раннего онтогенеза на видовом и межвидовом уровнях были разработаны таблицы, отображающие время наступления и продолжительность одноименных этапов эмбрионально-личиночного развития исследуемых видов. В качестве исходного образца использованы оригинальные таблицы для осенней кеты реки Амур (*Oncorhynchus keta*) (Дислер, 1953) и радужной форели (*Salmo gairdneri*) (Vernier 1969). Также были приняты во внимание разработанные чешскими ихтиологами-эмбриологами сравнительные поэтапные таблицы морфогенеза хариуса (*Thymallus thymallus*) (М. Peňáz, 1975), серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) (М. Peňáz, P. Ráb, M. Prokeš, 1979), голавля (*Leuciscus cephalus*) (М. Prokeš, М. Peňáz, 1980), карпа (*Cyprinus carpio*) (М. Peňáz, М. Prokeš, J. Kouřil, J. Namáčková, 1983) и дунайского тайменя (*Hucho hucho*) (М. Peňáz, J. Příhoda, 1981).

Сравнительному анализу было подвергнуто эмбриональное развитие эндемиков озера Байкал обыкновенного сига оз. Байкал (*Coregonus lavaretus baikalensis*) с растянутыми сроками нереста (с октября по конец января) (Черняев, 1973) и весенненерестующего (в марте — апреле) баунтовского сига (*C. Lavaretus baunti*). Каких-либо отличий в морфогенезе между этими видами обнаружено не было (Черняев, Пичугин, 1999), несмотря на то, что нерестующие осенью и зимой подо льдом байкальские сиги достигают метровой длины, массы более 10 кг и возраста, превышающего 20 лет (Крогиус, 1933), в то время как весенненерестующий баунтовский сиг редко превышает длину 10 см, массы порядка 50 г и возраста более 2–3 лет (Анпилова, 1967). Сравнение основных параметров развития этих форм сига отражены в таблице 44.

Выяснилось, что эти две формы сига придерживаются совершенно различных стратегий развития: эмбрионы озерного осенненерестующего сига развивались в течение 210 суток, в то время как эмбрионы весенне-нерестующего баунтовского сига, начиная с этапа дробления (при одинаковой температуре 3°С), в ускоренном темпе прошли этапы развития и вылупились на 78–81-е (в среднем 79-е) сутки. Ввиду того что морфологических отличий между этими двумя формами сиговых рыб систематиками не выявлено, оба представителя семейства сиговых отнесены к одному виду — *Coregonus lavaretus* (L.) (Решетников, 1980). В природных условиях они, как все сиговые рыбы, вылупляются весной, в период активного развития зоопланктона.

Анализ итогов наших многолетних исследований (Черняев, 1990, 1993, 2001, 2007), изложенных в предыдущих главах, как и работ многих других авторов, позволяет выявить степень влияния факторов среды обитания на скорость прохождения различных стадий (этапов) эмбриогенеза на примере сиговых рыб и сделать предположения о возможных механизмах воздействия на его темпы.

**Таблица 44.**

Время наступления и средняя продолжительность (сут) одноименных этапов эмбрионального развития баунтовского *Coregonus lavaretus baunty* и обыкновенного *C. lavaretus* сига оз. Байкал при температуре 3°С

Этапы развития	Баунтовский сиг		Обыкновенный сиг	
	начало	Продолжительность	начало	Продолжительность
Активация яйца, набухание, образование бластодиска	–	–	0.33	–
Дробление бластодиска	5–7	6	9–10	9.5
Бластуляция	7–8	1	9–12	2.5
«Гастрюляция»* — эпиболия до замыкания желточной пробки	8–15	9	12–27	15
Начало органогенеза, появление 1-го миотома	15–17	–	16–18	–
Образование замкнутой системы кровообращения	45–49	13	135–155	15
Вылупление	78–81	79	200–220	210

Примечание. «-» — нет данных; \* — у рыб с дискоидальным типом развития настоящей гастрюляции (инвагинации) нет, но традиционно этот этап сохраняет старое наименование (Тринкаус, 1972; Махотин, 1982; Макеева, 1992).

**Температура.** Повышение температуры среды обитания для осенненерестующих рыб, помимо общего ускорения органогенеза, на определенных этапах приводит к торможению развития (Медников, 1962, Черняев, 1968, Городилов, 1969). Так, повышенная температура инкубации байкальского омуля (+3°С вместо необходимой для нормального эмбриогенеза 0,5°С) вызывала торможение на этапе обрастания желтка бластодермой зародыша (Черняев, 1968, 1982). При этом постоянно действующая «повышенная» температура (3°С) вызывала у развивающихся зародышей байкальского омуля значительное увеличение числа уродств (до 70%). Полученные нами данные, а также работы Турдакова и Никитина (1972), Мунтяна (1975) и других авторов свидетельствуют о значительных адаптационных возможностях сиговых рыб. Выявлена следующая закономерность: для нерестующих осенью рыб, в частности, сиговых, возможно развитие эмбрионов и вылупление жизнеспособного потомства при повышенных значениях температуры в случае, если начальные этапы эмбриогенеза проходят на фоне снижения температуры, что соответствует динамике изменений естественного режима развития.

Павловым (2004) определен диапазон устойчивости к температуре на протяжении раннего онтогенеза ряда видов морских рыб с разной биологией, обитающих в Белом море, проведено сравнение относительной продолжительности его основных интервалов. Выявлена значительная модификационная изменчивость морфогенеза в период эмбрионального развития под влиянием температуры инкубации как основного фактора, регулирующего продолжительность интервалов онтогенеза развивающегося организма (Павлов, 1989, 2004). (Подробно об изменении темпа развития в зависимости от температуры в гл. 7.2).

**Световая энергия** влияет на зародышевое развитие рыб так же, как температурный фактор. Солнечная радиация в видимом диапазоне не менее чем температура определяет жизнеспособность эмбрионов рыб, темпы развития и процессы дифференцировки тканей, ускоряет темп эмбриогенеза и вылупление эмбрионов из оболочек (Любицкая, 1961; Viber, 1954; Любицкая, Дорофеева, 1961; John, Hasler, 1956; Braum, 1964).

И. Г. Юданов (1939), наблюдая нерест и вылупление личинок ряпушки на полностью промерзающих мелководных участках акватории Нового порта в Заполярье, в Обской губе, впервые в нашей стране высказал предположение о том, что солнечная радиация ускоряет эмбриогенез ряпушки после полярной ночи. Работами Т. Линдстрема (Lindström, 1970) по исследованию нерестилищ и условий размножения и развития сиговых рыб Швеции было показано, что энергия солнца ускоряет и регулирует темп развития икры сиговых рыб. Немецкими рыбоведами (Кох и др., 1980) установлено, что икра лососеобразных рыб в заводских условиях под влиянием солнечной радиации ускоряет свое развитие, но увеличивается количество аномально развитых зародышей.

В работе Е. Л. Мельниковой (1982), приводятся данные о влиянии освещенности на развитие эмбрионов атлантического лосося. Так, длительное и интенсивное воздействие световой радиации в 300–450 люкс на ранних этапах развития приводило к ускорению темпа развития, но вызывало значительное количество уродств и снижало выживаемость молоди. Кратковременное воздействие такой же освещенности на поздних этапах развития приводило к ускорению вылупления и повышению выживаемости личинок.

К. И. Мишарин (1953) констатировал факт снижения темпа развития байкальского омуля и задержки вылупления личинок из оболочек икры в условиях Большереченского рыбоводного завода по сравнению с естественными нерестилищами на 1–1,5 месяца при одинаковой температуре воды. При этом инкубируемая в аппаратах Вейса икра на момент вылупления в июне получала тепла на 20% больше, чем в природной среде (по расчетам в градусо-днях) за счет увеличения срока инкубации. Высказанное им предположение о задержке развития из-за неблагоприятных гидрохимических условий инкубации икры на рыбоводном заводе нашими исследованиями не подтвердились (Мещерякова, Черняев, 1963). После измерения освещенности, то есть световой энергии, получаемой развивающейся икрой на естественных нерестилищах и в условиях рыбоводного завода (в кал/см<sup>2</sup>), выяснилось, что освещенность икры на нерестилищах в 23,3 раза превышает поступление световой энергии в аппаратах Вейса. Недостаток освещенности и явился причиной замедленного развития эмбрионов байкальского омуля в условиях Большереченского рыбоводного завода (Черняев, Довгий, 1969).

**Фотопериодичность.** В экспериментах по воздействию света на темп эмбриогенеза озерного сига были получены интересные результаты (Черняев, 1993). По разработанной автором методике в двух вариантах опытов инкубировалась икра при разной частоте чередования светлой и темной фаз (1-й вариант — 12: 12, 2-й — 6: 6: 6 ч). Максимальная освещенность составляла 360 Лх, в зависимости от размещения внутри холодильника. При равной суммарной длительности светлой фазы в течение суток (12 ч) во 2-м варианте (с более частой сменой освещенности) наблюдалось ускорение темпа развития эмбрионов, начиная с этапа органогенеза. Если в 1-м варианте с «обычной частотой чередования дня и ночи» (12: 12) личинки сига вылупились из оболочек через 102–135 сут после оплодотворения икры (пик вылупления — на 131 сут), то во 2-м варианте с большей частотой (6: 6: 6) — через 87–116 (90) сут, то есть на 41 сут раньше. В этих экспериментах был выявлен факт ускорения темпа эмбрионального развития сига (Черняев, 1993) в зависимости не от интенсивности и длительности светового воздействия на икру, а от его частоты (периодичности). Результаты эксперимента позволили выявить момент включения механизма реаги-

рования эмбрионов сига на частоту светового воздействия. Начиная с этапа органогенеза, двукратное увеличение частоты воздействия света, сопровождалось ускорением темпа развития в 1,5 раза. Воздействие светового фактора на темп развития эмбрионов проявилось только после образования первых туловищных сегментов и замыкания желточной пробки (Черняев, 1990, 1993). (Подробнее см. главу 9. Воздействие солнечной радиации).

**Дыхание.** На поздних этапах развития икра очень чувствительна к недостаточной проточности воды и к низкому содержанию кислорода, что может привести к массовому вылуплению физиологически готовых эмбрионов и быстрой гибели эмбрионов, еще не готовых к вылуплению. Повышение содержания кислорода в воде вызывает, с одной стороны, ускорение развития, а с другой, подавляет систему эмбрионального кровообращения и действие желез вылупления, что задерживает процесс. Пониженное содержание кислорода приводит к снижению темпа развития эмбрионов, но одновременно и к усилению эмбриональной моторики, мощному развитию эмбриональной системы кровообращения, и к раннему вылуплению эмбрионов из оболочек.

**Условия питания.** Икра сиговых рыб адаптирована к развитию при крайне низких температурах воды (0,1–0,5°С) и даже будучи замороженной в лед (Черняев, 1982, 1990, Черняев и др. 1987). При столь низких значениях температура, на наш взгляд, не оказывает непосредственного влияния на темп раннего онтогенеза. Именно солнечная радиация, проходящая до поверхности нерестилищ, своим ритмом и интенсивностью определяет темп развития эмбрионов и время вылупления. Сроки ската личинок сиговых рыб обусловлены наличием зоопланктона под нижней кромкой льда, обеспечивающего их переход на активное (экзогенное) питание. В весенний период, как правило, поверхность Байкала еще покрыта разрушающимся льдом, под нижней кромкой которого в 10-сантиметровом слое воды происходит «цветение» водорослей и наблюдается вспышка мелкого зоопланктона (науплии копепод, молодь кладоцер, коловратки и инфузории) (Мазепова, 1957, Кожов, 1963, 1972). Обладая положительным фототаксисом, скатывающиеся с нерестилищ личинки сиговых рыб и частично личинки байкальского хариуса устремляются в эту высокопродуктивную зону (Черняев, 1984, 1990, 2001).

После таяния ледяного покрова озера Байкал, наступает гомотермия вод, и зоопланктон распределяется по всей толще водных масс. Однако уже в июле в Северном Байкале верхний слой прогревается до 13–15°С, а нижний остается холодным (3,6°С), образуется температурный скачок, и происходит концентрация зоопланктона на границе температур, куда и перемещаются вылупившиеся в эти сроки личинки (Кожов, 1963).

В работе Б.М. Медникова (1962) показано, как происходит расхождение спектров питания молоди планктофагов (в том числе личинок сигов) при ограниченных продукционных возможностях водоема. Многолетние исследования по влиянию температуры на развитие пойкилотермных животных с растянутым периодом размножения (как у сиговых осенне-нерестующих рыб) установили тот факт, что повышение температуры среды обитания на определенных этапах приводит к торможению развития. Иначе при неурочных потеплениях водной среды ускоренно развившиеся организмы при переходе на внешнее питание погибнут от отсутствия корма (Медников, 1962). (Подробнее в гл. 7.2. Температура).

Воздействие солнечной радиации на эмбриогенез сига в природных условиях начинает проявляться с февраля, по мере возрастания уровня инсоляции. В это время у эмбрионов уже сформированы фоточувствительные образования: в теменном отделе головного мозга — эпифиз, а по бокам головы — глазные бокалы; на желточном мешке, вдоль кишечной трубки и тела зародыша появились меланофоры, а в сосудах эмбрионального кровообращения — окрашенные гемоглобином форменные элементы крови.

Изменение темпов развития сиговых рыб под воздействием природных факторов на личиночных этапах, подмеченное Б.С. Матвеевым (1940) и Б.М. Медниковым (1962), разводит в пространстве и времени переходящих на внешнее питание личинок и молодь различных видов сиговых рыб в один из ответственных моментов жизненного цикла — перехода молоди на внешнее активное питание. В результате резко возрастающего уровня освещенности на естественных нерестилищах вылупление личинок байкальского сига происходит в апреле при низкой температуре воды, сразу после ледохода, во время весенней вспышки фито- и зоопланктона.

Какие же регуляторы темпа развития могут находиться под воздействием факторов внешней среды на ранних этапах эмбриогенеза, и каков механизм морфологических реакций?

## 12.2. Вероятные регуляторы темпа эмбриогенеза

Рассматривая последовательно влияние природных факторов на скорость протекания процессов эмбриогенеза сиговых рыб в предыдущих разделах, мы выяснили, что каждый из них и все они в совокупности определяют характер роста, темпы развития и сроки вылупления. Анализ результатов наших экспериментов (Черняев, 1990, 1993, 2001), как и работ других авторов, позволяет более четко определить, на каких этапах раннего онтогенеза включаются механизмы, влияющие на ускорение или замедление роста, а также сделать предположения о природе вероятных регуляторов темпа на примере сиговых рыб.

**Нейротрансмиттеры.** Согласно концепции П.К. Анохина (1977) о системогенезе, эмбриональное развитие всех живых существ подчинено генетически обусловленной программе создания жизнеспособного зародыша, отражающего специфические особенности конкретного вида. Для обеспечения нормального развития и своевременного перехода к существованию во внешней среде эмбрионы в процессе развития обеспечиваются эмбриоадаптациями, позволяющими им своевременно осуществлять морфогенетические преобразования под воздействием факторов внешней среды, модифицируя темп развития и морфологическое строение. Еще в 1936 г. Х.С. Коштыянец сформулировал положение о принципиальном родстве регуляторных процессов на «донервном» и «нервном» этапах филогенеза (Бузников, 1967).

В работах Г.А. Бузникова (1967, 1987) была выявлена способность оплодотворенных яйцеклеток и развивающихся эмбрионов различных групп животных синтезировать вещества, идентичные или родственные медиаторам нервной системы, — нейротрансмиттеры, которые могут рассматриваться как специализированные межклеточные передатчики нервных влияний и как участники самых разнообразных регуляторных процессов. Ацетилхолин, норадреналин, адреналин, серотонин регулируют митотическую активность в тканях многоклеточного зародыша. Кроме того, ацетилхолин, серотонин, катехоламин выступают на ранних стадиях развития в качестве внутренних гормонов и регуляторов процессов клеточного деления, а затем приобретают функции локальных гормонов эмбриональной моторики и, наконец, становятся медиаторами нервной системы после ее образования. (Бузников, 1967).

По данным Г.А. Бузникова, основным источником донервных нейротрансмиттеров служат сами эмбриональные клетки, т.к. в неоплодотворенных яйцах их уровни очень низки или даже не определяемы. Предполагается (на рыбах специально не исследовалось, но показано для ряда других животных), что местом синтеза этих веществ является желток. Вероятно, организм самки передает через икру определенный набор медиаторов (нейротрансмиттеров),

обеспечивающих запуск процесса развития с момента оплодотворения (дробления). У животных с внутриутробным развитием нейротрансмиттеры могут поступать в эмбриональные клетки из организма матери (Бузников, 2006, персональное сообщение).

Осевые органы эмбриона позвоночных животных на этапе начала сегментации мезодермы на сомиты являются зонами наибольшей пролиферации клеток и интенсивного продуцирования различных нейротрансмиттеров. Роль желточных гранул как органелл синтеза и высвобождения трансммиттеров в эмбриональных клетках указывает на такие особенности донервных трансммиттерных систем, которые заведомо не присущи аналогичным системам взрослых животных (Бузников, 1987).

На предгастрюляционных стадиях развития зародышей вьюна *Misgurnus fossilis* (яйца, первые деления дробления, бластула) обнаружены трансммиттеры ацетилхолин (АХ), серотонин (5-ОТ), норадреналин (НА). В цитоплазме и мембранах всех бластомеров и в желтке обнаружен энзим, участвующий в обмене трансммиттеров — ацетилхолинэстераза (АХЭ). Активность АХЭ максимальна до оплодотворения и снижается в течение всего последующего развития вплоть до нейруляции. Отмечены подъемы серотонина во время каждого из первых делений дробления и на стадии средней бластулы (Бузников, 1987).

Экстраполируя данные Г. А. Бузникова, мы предполагаем, что пролиферирующие ткани осевых органов зародышей сиговых рыб на этапе органогенеза реагируют на внешние воздействия, изменяя интенсивность выделения нейротрансммиттеров, определяющих скорость морфогенетических процессов формирования эмбриона, и как мы допускаем, устанавливающих размерные соотношения формируемых органов.

**Энкефалины.** В 1974 г. двумя группами исследователей (К. Кострелиц и Д. Хьюз из Арбендинского университета и шведы Л. Терениус и П. Вальстрем) были открыты в экстрактах мозга животных естественные эндогенные опиатоподобные соединения — энкефалины.

Характерной особенностью катаболизма энкефалинов является необычайно высокая скорость их деградации в тканях мозга и крови. Так, время полужизни энкефалинов в крови крыс составляет около 2 мин. При введении энкефалина внутрь желудочков мозга 90% его распадалось менее чем за 1 мин. Эта быстрая деградация имеет, видимо, важное физиологическое значение, поскольку скорость распада энкефалинов соответствует длительности их физиологического действия *in vivo*.

Из экстрактов тканей гипофиза и гипоталамуса млекопитающих выделены и другие опиоидные пептиды, получившие групповое название **эндорфины**. Все они в N-концевой области молекулы содержат обычно остаток энкефалина. Все эндогенные опиоидные пептиды синтезируются в организме в виде крупных белков-предшественников, из которых они освобождаются в результате протеолиза.

До настоящего времени остается открытым вопрос об источниках возникновения эндорфинов и энкефалинов в мозговой ткани. Предполагается, что эндорфины выполняют какие-то пока неизвестные функции в гипофизе, возможно, имеющие регуляторное значение.

Согласно одной из гипотез, эндорфины и энкефалины можно отнести к классу так называемых нейропептидов — соединений, которые, как полагают в настоящее время, выполняют в центральной нервной системе не столько регуляторные, сколько специфические информационные функции, участвуя в приобретении и закреплении новых элементов поведения (Вартанян, Лидерман, 1978).

По данным Т. В. Яковлевой, Л. А. Никитиной и А. Б. Бурлакова (1986), опиаты, опиоидные пептиды и бензоморфаны имеют несколько центров действия в центральной

и периферической нервной системе — так называемые опиатные рецепторы. Эндогенные соединения, взаимодействующие с этими рецепторами, — опиоидные пептиды (энкефалины, эндорфины, динарфины и т.д.) выполняют в центральной нервной системе функции нейромедиаторов (нейромодуляторов) или нейрогормонов.

Немецкие ученые К. Гехт и П. Эмме (1982) показали, что нейропептиды, (обозначенные как вещество «П»), располагаясь в различных структурах головного мозга животных, являются передатчиками или модуляторами, выполняют основную роль в регуляционных процессах, нормализуют нарушенные сердечную и дыхательную функции, моделирует биоритмические процессы. Исследования Е. Вахтель и др. (1982) показали, что введение «субстанции П» при экспериментальных нарушениях сна у крыс сопровождается нормализующим эффектом.

Наиболее интересные результаты наблюдений, с нашей точки зрения, получены К. Трептов и П. Эмме (1982) по влиянию нейропептида («субстанции П») на моторную активность крыс в течении суток. Эксперименты проводились с периодичностью светового режима: 12 часов — свет, 12 часов — темнота. И они выявили, что при введении «субстанции П» крысам, которые являются ночными животными, в темноте моторная активность животных была снижена, а под воздействием света наблюдался эффект повышенной активности, т.е. нарушался циркадный ритм.

Энкефалины содержатся практически во всех отделах центральной и периферической нервной системы. Они обнаружены на внешней и внутренней поверхности клеток практически всех органов и тканей животных (Булаев, 1982; Бахарев, 1985), а также в оволированных неоплодотворенных яйцеклетках и развивающихся эмбрионах рыб (Калужный, 1987; Яковлева и др., 1986). На примере икринок радужной форели *Salmo gairdneri* доказано проникновение меченого даларгина (синтетический стабильный аналог лей-энкефалина) из водных растворов внутрь развивающихся яйцеклеток рыб и его локализация в желтке, мембранных структурах и собственно в ядре (Микодина, 1999).

Данные об изменении содержания в тканях количества ДНК, а также изменении синтеза белка, акселерации роста организмов под действием даларгина позволили предположить возможность его прямого взаимодействия с ДНК, что может осуществляться благодаря наличию в их молекулах аминокислот тирозина и фенилаланина. Даларгин, как и эндогенные энкефалины, взаимодействует с дельта-опиоидными рецепторами, возможно их прямое связывание с клетками различных органов и тканей организма в течение его онтогенеза (Микодина и др., 1987; Микодина, 1999).

Е.В. Микодиной (2004) проанализированы различные эффекты воздействия энкефалинов на уровне организма рыб (радужная форель). Влияние даларгина на ускорение темпа роста рыб (эффект акселерации) объясняется двумя причинами. (1) Во взаимодействии даларгина с ДНК приводит к усилению процессов транскрипции, репликации или амплификации, приводя к экспрессии определенных генов, увеличению активности соответствующих ферментов и, в конечном счете, сдвигу метаболизма клеток и всего организма. (2) Учитывая, что свыше 70% производимой клеткой РНК составляет рибосомальная (Нейфак, Тимофеева, 1977, 1978; Албертс и др., 1986, 1987), а также обнаружение увеличения количества ядрышек в ядрах клеток рыб после воздействия энкефалинов, предложенный механизм позволяет объяснить роль нейропептидов в процессах роста, созревания, повышения выживаемости и иных процессах, связанных с усилением синтезирующей активности клеток за счет повышенного производства клеткой рибосом. Тем более что, по мнению Корочкина (1977), амплификация свойственна только рибосомальной ДНК (Микулин, Микодина, 2004).

Нашими исследованиями (Хволес, Коробко, Черняев, 1987) было обнаружено явление индуцированной амплификации ядрышкового организатора ооцитов. Воздействии минимальными дозами биостимуляторов выявило, что усиление синтеза рДНК и РНК носит каскадный характер (кратность увеличения ДНК в 1,2; 1,4; 1,6 раз) и через те же интервалы времени (в 2, 4, 6 часов) наблюдалась характерная морфологическая картина увеличения количества и размера ядрышек. Полученные данные свидетельствовали о наличии в исследуемых биологических объектах неизвестного ранее явления индуцированной амплификации генов, которое сопровождалось увеличением «дозы» гена в генетическом аппарате экспериментальных животных (кролика, ксенопуса и вьюна). К сожалению, авторы в то время не располагали информацией о нейропептидах, но наблюдали воздействие неизвестного амплификатора на клеточном уровне.

Одним из проявлений воздействия энкефалинов является увеличение разнокачественности потомства, что служит важным и необходимым материалом для направленного отбора в изменяющихся условиях внешней среды. Энкефалины являются естественными эндогенными факторами мутагенеза организма, вырабатывающимися в ответ на стрессовые воздействия внешней среды, что увеличивает разнокачественность популяции, в том числе посредством гетерохроний, усиливает приспособляемость организма к изменяющимся условиям среды и обеспечивает естественный отбор (Микодина, 1999; Микулин, Микодина, 1990, 2004).

По мнению А. Е. Микулина (персональное сообщение), нейропептиды вырабатываются центральной нервной системой животных в прямой зависимости от силы и продолжительности стрессового воздействия на организм. Уровень их накопления в тканях и органах напрямую определяет выживаемость производителей, качество и жизнеспособность их потомства, скорость эмбрионального развития и другие признаки, подверженные гетерохронным изменениям, способствуя расширению морфологического разнообразия вида.

В цикле работ по усачам (*Barbus*, Cyprinidae) из водоемов Эфиопии (Dgebuadze, Mina, Alekseyev, Golubtsov, 1999) наиболее ярко проявилась выдвинутая А. Е. Микулиным концепция о роли нейропептидов в морфогенетической дивергенции (Микулин, Микодина, 2004). На примере группы видов африканских усачей Эфиопии, существующих в экстремальных условиях выживания в пересыхающих водоемах (очень высоких температур, низкого содержания кислорода, интенсивного облучения солнечным светом, гнилостных процессов заболачивания, т.е. набора стрессующих факторов, создающих кумулятивный эффект предельно допустимого экзогенного воздействия), приводит к выделению центральной нервной системой гибнущих рыб максимально возможного количества энкефалинов. Это воздействие резко повышает способность к выживанию не только самих особей, но и их потомства — в случае выживания нескольких индивидов по тем или иным обстоятельствам.

Логично предположить, что естественный отбор в этих условиях направлен в сторону короткоцикловости, то есть раннего созревания (педоморфоз), измельчания производителей за счет омоложения, высокой выживаемости на всем протяжении онтогенеза, что обеспечивает существование популяции разных типов усачей, различающихся по степени «онтогенетической продвинутости» морфологических признаков, связывая формирование мелких барбусов с прогенетической направленностью в общей тенденции гетерохроний в сторону ювенилизации морфологии у мелких форм усачей (Алексеев, 1994; Смирнов, Держинский, Лёвин, 2006).

В заключение можно обобщить изложенные в этой главе рассуждения о факторах и возможных механизмах, вызывающих изменения темпа эмбрионального развития сиговых рыб, в нескольких положениях.

1. Главным (ведущим) фактором, воздействующим на эмбриональное развитие сиговых рыб, адаптированное к продолжительному периоду с низкой температурой и вмораживанию в лёд, является световой.

2. Воздействие света начинает проявляться с момента образования пролиферирующих клеток и формирования осевых структур эмбриона: нервной трубки, хорды, кишечного тяжа и начала сегментации мезодермы.

3. Вероятно, помимо воздействия делящихся клеток на интенсивность морфогенетических процессов путем выработки нейротрансмиттеров, общим регулятором скорости развития выступают нейропептиды (энкефалины), переданные зародышу через яйцеклетку самкой.

4. Изменчивость темпов эмбрионального развития сиговых рыб под воздействием солнечного света и температуры обеспечивает **расхождение** в пространстве и времени личинок и молоди различных видов в момент перехода на внешнее активное питание в **строго ограниченную по времени** (для каждого вида) фенологическую фазу весенней вспышки фито- и зоопланктона, во время наивысшей обеспеченности кормом, с наименьшим количеством врагов и конкурентов.

«Выживание новорожденных всех видов животных обеспечивается точным по времени созреванием жизненно важных функциональных систем организма, необходимых в первые минуты постнатальной жизни (дыхания, питания и др.). Всякий незначительный дефект развития этих функциональных систем ведет к элиминации данной особи через естественный отбор» (Анохин).

## ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СИГОВОДСТВА

### 13.1. История развития сигаводства в России и сопредельных странах

Перед рыбохозяйственной наукой, и в частности, перед отечественным рыбоводством стоит задача повышения продуктивности и интенсификации рыбоводных мероприятий на пресноводных водоемах, так как их продукционные возможности используются совершенно недостаточно.

Решить эти задачи для северных районов Российской Федерации, Западной и Восточной Сибири призваны рыбоводы, занимающиеся сиговыми рыбами. Огромное число озер этих районов страны нуждается в освоении и мелиорации. Продвижение промышленности на Север требует обеспечения пищевыми продуктами населения, с одной стороны, и сохранения и увеличения рыбных запасов в этих легко ранимых тундровых и таежных экосистемах, с другой.

Трудности сигаводства сопряжены с тем, что сама эта отрасль рыбоводства достаточно молода, не в полной мере отработаны технологические приемы, а практикой осваиваются все новые виды сиговых рыб, биология, физиология и экология которых недостаточно изучены. Отечественная рыбохозяйственная наука должна сосредоточить свое внимание на этих вопросах и дать конкретные рекомендации по освоению новых рыбоводных объектов из семейства Coregonidae.

В этом разделе в краткой форме прослежены основные вехи развития и становления сигаводства в нашей стране.

Пионером искусственного рыборазведения в России был Владимир Павлович Врасский (1829–1862). В 1854 г. им были проведены в селе Никольском (бывш. Новгородской губ.) положительные опыты по искусственному оплодотворению икры форели. В 1855 г. в том же селе, на реке Пестовке был построен первый в России рыбоводный завод. Он был полностью задействован в 1860 г., и на нем проводилась инкубация икры лосося, форели, стерляди и сига (Скаткин, 1962).

В.П. Врасским были внесены значительные усовершенствования в биотехнику искусственного рыборазведения. Им был разработан метод оплодотворения икры, который под названием «сухой русский способ» получил широкое распространение в зарубежной практике рыбоводства. За успешные работы в области рыборазведения и акклиматизации рыб В.П. Врасский был награжден золотыми медалями Московского общества сельского хозяйства и Парижского общества акклиматизации.

Никольский завод сыграл значительную роль в развитии отечественного рыбоводства, в деле освоения и усовершенствования биотехники рыбоводства, а также в подготовке кадров рыбоводов. После кончины В.П. Врасского завод перешел в ведение департамента земледелия (1865 г.). Руководителем его был назначен М.К. Репинский, при котором впервые в мировой практике рыбоводства было осуществлено массовое выращивание молоди сига.

В 1879 г. руководителем завода стал О.А. Гримм. Им при заводе были организованы биологическая и гидрохимическая лаборатории, научная библиотека. В штат завода были включены специалисты в области биологии и гидрохимии. Никольский рыбоводный завод становится базой для научных исследований по проблемам рыборазведения (Скаткин, 1962).

В 1898 г. в г. Юрьеве (г. Тарту, Эстония) открыт филиал Никольского завода для разведения чудского сига в целях интродукции его в местные озера.

В 1909 г. И.В. Кучин провел первые опыты по искусственному оплодотворению икры белорыбицы. Для этой цели на р. Уфе был построен рыбоводный завод, и в дальнейшем работы по искусственному разведению белорыбицы были продолжены В.Х. Афанасьевым, который детально изучил условия сбора икры белорыбицы и ее инкубации. На Волжской биологической станции в г. Саратове удалось вырастить 750 сеголетков белорыбицы.

Историю отечественного сигаводства можно разделить на несколько периодов. В до-революционной России искусственным разведением сиговых рыб в больших масштабах, за исключением белорыбицы на Уфимском и сига на Никольском рыбоводных заводах, не занимались. С 1887 по 1913 г. работы по искусственному разведению рыб в России проводились без плана. Организация и техника работ были различными и целиком определялись лицами, проводившими работы, да и масштаб работ был невелик. С 1909 по 1910 г. всего было выпущено 1245 тыс. личинок всех видов рыб. В 1912 г. В.К. Солдатов ставит вопрос о необходимости разумного комбинирования рыболовства с рыбоводством, переводя, таким образом, промысел рыбы на такую ступень развития, на которой человек — не только потребитель рыбных запасов, но и их творец (Скаткин, 1962).

В 1913 г. Департамент земледелия созвал совещание по рыбоводству, которое, подводя итоги за предыдущий период, признало эффективным систематический выпуск искусственно выведенных мальков местных «пород» рыбы в реки и моря в массовом количестве. Среди первоочередных мероприятий было намечено организовать искусственное разведение белорыбицы в бассейне р. Волги.

Уже в советский период, с 1917 по 1922 год, заведующий Байкальским рыбопромысловым районом на р. Селенге Константин Николаевич Пантелеев осуществил первые опыты по инкубации икры байкальского омуля. Параллельно, на Урале, исследования Б.Г. Чаликова, Г.С. Карзинкина, Е.А. Заринской и Н.Л. Чугунова позволили разработать биотехнику выращивания молоди белорыбицы.

Декретом Совнаркома от 31 мая 1921 г. все руководство рыбной промышленностью было возложено на трест «Главрыба». При данном учреждении была организована Секция рыбоводства со следующими задачами: а) массовое искусственное разведение промысловых видов рыб, развитие сети рыбоводных заводов, получение посадочного материала, акклиматизация рыб; б) составление и осуществление плана государственного рыбоводства; в) высшее руководство местными органами по рыбоводству.

В 1921 г. на р. Угрюмке был снова пущен Уфимский рыбоводный завод по инкубации икры белорыбицы с проектной мощностью 40 млн. личинок. Тогда же в Петрограде открыт 1-й Государственный рыбоводный завод (позднее Невский рыбоводный завод Севзапрыбвода) для разведения невского лосося и сига. Два пущенных в 1921 г. завода (Уфимский и Невский) по инкубации сиговых рыб располагали мощностью порядка 50 млн. икринок.

Волховский рыбоводный завод Севзапрыбвода (1927 г.) явился центром поставок икры сига для акклиматизации на Урале, в озере Севан, а байкальского омуля в Ладожском озере. На нем впервые была отработана и внедрена методика выращивания сеголетков сиговых рыб в приспускных озерах. К концу 20-х годов мощность рыбоводных предприятий, в особенности за счет Волховского завода, возросла до 250 млн. икринок, количество заводов увеличилось до пяти.

В процессе индустриализации СССР, начиная с 1920-х годов, осуществлялось строительство большого числа промышленных предприятий. В соответствии с планом ГО-

ЭПРО по электрификации страны в 1930-е годы развернулось широкое строительство гидроэлектростанций на реках Волхов, Свирь, Днепр, Волга и Кура, перекрывших миграционные нерестовые пути промысловых рыб. Все это оказывало влияние на воспроизводство проходных и полупроходных рыб. С другой стороны, строительство гидроэлектростанций приводило к созданию новых водоемов — водохранилищ. В соответствии с этим в 30-е годы наметилось несколько направлений в области рыбоводных мероприятий: а) строительство рыбоводных предприятий, на которые возлагается воспроизводство ценных пород рыб в связи с прекращением доступа производителей на нерестилища, уничтоженные разлившимся водохранилищем («компенсаторные предприятия»); б) создание рыбоводных предприятий для поднятия или удержания промысловой численности ценных видов рыб в связи с их интенсивным промыслом, с одной стороны, и не гарантированных ежегодных условий выживания икры и личинок в местах нереста и нагула, с другой («регуляторные предприятия»); в) строительство рыбоводных предприятий на вновь создаваемых водоемах, для управления становлением вновь образуемого биоценоза и вселения новых видов рыб во вновь формируемые экологические ниши; эти последние предприятия должны были сочетать в себе функции двух предыдущих типов рыбоводных заводов («компенсаторно-регуляторные предприятия»). Однако, как показал опыт, успехи этих предприятий оказались крайне скромны, ввиду того что прогноз экологической обстановки во вновь создаваемых водоемах зачастую не соответствовал реальности. Данное явление можно объяснить тем, что наука того времени не в достаточной мере располагала сведениями о процессах, происходящих при переформировании речных систем в водохранилища.

В 30-е годы возникла острая необходимость разработки более рациональных и эффективных методов рыбоводства. К разработке теоретических основ были привлечены научные институты и отдельные специалисты в области ихтиологии, физиологии и гидробиологии.

Важные для рыбоводной практики исследования в области оогенеза и сперматогенеза некоторых видов рыб и роли секреторной деятельности гипофиза и щитовидной железы были проведены под руководством выдающихся ученых А.Н. Державина и Н.Л. Гербильского. На Саратовской станции ВНИРО проводились исследования по проблемам искусственного воспроизводства осетровых и белорыбицы, в частности, по биотехнике выращивания молоди полупроходных рыб. Опыты по выживанию молоди рыб и совместному выращиванию посадочного материала ценных промысловых рыб проводились кафедрой рыбоводства Мосрыбвуза под руководством Б.И. Черфаса.

Большое значение имели исследования экологии размножения и морфогенеза молоди рыб, проводившиеся в конце 30-х годов под руководством В.В. Васнецова и С.Г. Крыжановского в Институте морфологии животных АН СССР. В частности, биологию размножения и физиологию рыб изучали в Институте озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИИОРХ) и в Институте прудового рыбного хозяйства (ВНИПРХ).

В 1933 г. был пущен Большеереченский омулевый рыбоводный завод мощностью 150 млн. икры. Это предприятие с самого начала было призвано увеличить запасы байкальского омуля, оно выполняло и продолжает выполнять регуляторную функцию численности его Посольской популяции. В 1930-е годы с пуском Большеереченского рыбоводного завода мощность сиговых рыбоводных заводов достигает 400 млн. икринок.

В 1933 г. вводится в строй Онежский сиговый рыбоводный завод (Черняев, 1980).

После окончания Великой Отечественной войны были восстановлены и введены в строй ряд сиговых рыбоводных заводов. Старейший Никольский рыбоводный завод начал поставлять посадочный материал пеляди в озера Валдая и Новгородской области.

Мощность его составила 70 млн. личинок, была проведена реконструкция завода с сохранением исторической части.

В 1945 г. стал действовать Приозерский рыбоводный завод, оборудованный самотечным водоснабжением (впоследствии — цех Невского рыбокомбината). Данное предприятие инкубировало 70 млн. икринок пеляди и рипуса и выпускало свою продукцию в Ладожское озеро и прилежащие к нему водоемы. В 1948 г. был пущен Шипулинский цех Псковрыбпрома, оснащенный фильтрами самотечного водоснабжения. Мощность его составила 50 млн. икры пеляди и сига, из них 35 млн. личинок пеляди расселялись по водоемам Псковской области.

К концу 1940-х годов, в период восстановления разрушенного войной народного хозяйства, за счет строительства четырех новых предприятий мощность сиговых рыбоводных заводов возросла до 510 млн. икринок, а заводов насчитывалось уже девять.

Изучением создаваемых на Волге, Днепре, Дону и других речных системах водохранилищ и проблем, связанных с их рыбохозяйственным освоением, вплотную занялся созданный в 1947 г. под руководством И.Д. Папанина Институт биологии внутренних вод АН СССР в пос. Борок на берегу Рыбинского водохранилища.

В 1950-е годы развивавшееся до сих пор в пределах европейской части СССР (за исключением оз. Байкал) сиговое рыбоводство начинает передвигаться за Урал, и мощности 12 рыбоводных заводов возрастают до 760 млн. икры.

Большую роль в развитии сигового рыбоводства на Урале и в Западной Сибири сыграл пущенный в 1953 г. Аракульский рыбоводный завод в Челябинской области мощностью 150–200 млн. икры. На нем инкубировалась икра севанских сигов (30 млн.), пеляди (45 млн.) и гибридов сига с пелядью, чира с пелядью. Завод был ориентирован на товарное выращивание и имел принудительную водоподачу насосами.

На год позже, в 1954 г. был пущен Таватуйский цех Свердловского рыбокомбината, мощностью 100 млн. икринок. Водоснабжение предприятия обеспечивалось насосной станцией. Таватуйский рыбоводный цех инкубировал в основном икру пеляди, личинки которой направлялись для зарыбления водоемов Свердловской и Курганской областей, в том числе Белоярского, Рефтинского и Качканарского водохранилищ. В последнем было сформировано стадо пеляди, и в 1977 г. впервые проведен сбор икры для ее инкубации и зарыбления близлежащих водоемов.

В целях обеспечения воспроизводства белорыбицы в Волге после ее зарегулирования в 1955 г. был построен Кизанский рыбоводный завод Севкаспрыбвода с расчетной мощностью в 4,7 млн. икры (Летичевский, 1983).

В 1960-е годы за счет строительства рыбоводных предприятий в бассейне р. Волги, реконструкции старых предприятий и создания новых в Западной и Восточной Сибири мощность рыбоводных заводов возросла до 300 млн. икринок сиговых, а количество предприятий увеличилось до 26.

Сарминский омулево-сиговый рыбоводный завод на Байкале мощностью 150 млн. штук икры был построен без учета местных климатических условий и без достаточной проработки проекта. Просуществовал он с 1960 по 1973 г. На нем инкубировалась икра озерного сига, местного омуля, а также икра омуля, привозимая с нерестилищ Верхней Ангары и Большереченского рыбоводного завода. Водоснабжение данного предприятия осуществлялось как самотеком, так и насосной станцией. Проводились опыты по заводской инкубации икры чёрного хариуса в аппаратах Вейса, давшие отрицательный результат.

В 1961 г. для обеспечения воспроизводства белорыбицы был пущен Волгоградский рыбоводный завод Нижневолжрыбвода мощностью 1.2 млн. икринок. В конце 1970-х

мощность завода была доведена до 14.7 млн. икринок. После длительного и трудного освоения рыбоводами биотехники подращивания молоди и получения зрелых производителей в искусственных условиях, в нижнем бьефе Волгоградской ГЭС был отмечен возврат производителей белорыбицы из Каспийского моря (Летичевский, 1983).

Пущенный в 1962 г. Ужурский рыбоводный цех рыбозавода Красноярскрыбпрома явился базовым предприятием для развития рыбоводства Красноярского края и освоения огромных водохранилищ Енисейского каскада гидроэлектростанций. Проектная мощность данного предприятия 100 млн. икринок. Инкубируется в Ужуре икра пеляди и сига для зарыбления озер юга Красноярского края. Проводились опыты по инкубации икры нельмы и сига-нельмушки. Водоснабжение инкубационного цеха осуществляется самотеком.

С 1961 по 1969 г. был построен и пущен Бельский омулево-осетровый рыбоводный завод на реке Белой, впадающей в Братское водохранилище, мощностью в 100 млн. икринок омуля. Данный компенсаторно-регуляторный завод совместно с Бурдугузским рыбоводным цехом на Иркутском водохранилище (1967 г.) мощностью 150 млн. икринок осуществляет зарыбление личинками омуля Братского водохранилища. Результаты этих мероприятий начали сказываться уже к началу 70-х годов, когда омуль из Братского водохранилища стал подниматься к нижнему бьефу Иркутской ГЭС и заходить на нерест в р.Иркут.

Новосибирский рыбопитомник был построен в 1963 г. с расчетной мощностью 50 млн. икринок пеляди и муксуна. В 1975 г. мощность цеха была увеличена до 300 млн. В связи с высокой минерализацией воды озер Новосибирской области, где пелядь хорошо растет, но не дает полноценных половых продуктов, сбор икры для Новосибирского рыбопитомника проводится в Томской области на р. Оби из промысловых уловов. Получаемые после инкубации личинки используются для зарыбления озер Новосибирской области.

Значительную роль в освоении фонда икры сиговых рыб Западной Сибири играл пущенный с 1963 по 1970 г. рыбоводный цех Тобольского рыбозавода Сибрыбпрома МРХ РСФСР. Позднее мощность его была увеличена до 1 млрд. икринок чира, пеляди и ряпушки. Предприятие имеет замкнутую систему водоснабжения. Продукция в виде личинок выпускается в озера Тюменской области и непосредственно в р. Обь.

В 1967–1970 гг. в нижнем течении Волги был построен Александровский рыбоводный завод, который продолжил усилия уже существующих предприятий по спасению стада белорыбицы. Имея проектную мощность в 1.2 млн. икринок, новый завод совместно с Кизанским заводом Севкаспрыбвода достигли суммарной мощности 20.3 млн. личинок, что поддержало численность белорыбицы.

Рыбоводный цех Ханты-Мансийского рыбокомбината Сибрыбпрома МРХ РСФСР, построенный в 1968 г., имел проектную мощность 400 млн. икринок пеляди и муксуна, выпускал свою продукцию в озера севера Тюменской области, а также в р. Обь.

В 1967 г. был построен Ириклинский нерестово-выростной цех Оренбургского рыбокомбината. Мощность составила 35 млн. икринок акклиматизированного чудского сига, а продукция идет на зарыбление Ириклинского водохранилища и озер Оренбургской области.

Особо мощное строительство рыбоводных предприятий развернулось с начала 70-х годов. Строительство сиговых рыбоводных заводов перемещается в Западную и Восточную Сибирь, возрастают мощности действующих и строящихся объектов. К началу 1980-х годов было пущено или подготовлено к пуску 10 рыбоводных предприятий общей мощностью 3,1 млрд. икринок сиговых рыб.

В 1971 г. стал действовать Вилуйский экспериментальный рыбоводный завод Якутрыбпрома мощностью 100 млн. икринок для создания промыслового стада в водохрани-

лице Вилнойской ГЭС. Объектами внимания рыбоводов данного предприятия являются пелядь, омуль, сиги, ряпушка и чир. Этот расположенный в зоне вечной мерзлоты завод, оснащен цехом выращивания кормов, олигохетником, подогревом воды и пр. На Вилнойском заводе проводится работа по подращиванию молоди сиговых рыб в бассейнах на живых кормах. В 1977 г. выращено 410 тыс. штук молоди, а также проводились работы по совершенствованию биотехники инкубации икры сиговых рыб Якутии.

В 1972 г. был пущен на Байкале Чивыркуйский рыбоводный цех Усть-Баргузинского рыбокомбината для инкубации икры омуля. Мощность предприятия была рассчитана на инкубацию 280 млн. икринок. Главная задача этого рыбоводного завода — восстановить численность чивыркуйской расы байкальского омуля. Водоснабжение осуществлялось насосной станцией. В 1990-е годы работа завода была прекращена.

Абаканский инкубационный цех рыбозавода Красноярск-рыбпрома пущен в 1973 г. с мощностью подращивания 50 млн. личинок пеляди и омуля. Он оснащен терморегуляторной установкой, фильтрами для очистки воды, получаемой от насосных станций, и предназначен для формирования промышленных запасов сиговых рыб в Красноярском водохранилище.

Тогда же началось строительство Абалакского рыбоводного цеха Сибрыбпрома, мощность которого запроектирована в I млрд. икринок. Его профиль — осетрово-нельмово-сиговое направление. Такое комплексное решение проблемы воспроизводства рыбных запасов очень перспективно. Из сиговых здесь планировалась инкубация икры муксуна и пеляди. Цех по инкубации икры сибирского осетра был пущен в 1973 г.

Ванзетуйский рыбопитомник Березовского рыбокомбината, постройки 1975 г., целиком ориентирован на подращивание молоди муксуна (4 млн. в год). Построенный на старице р. Оби площадью в 530 га, он выпускает свою продукцию в р. Обь. Посадочный материал предприятие получало от Сургутского рыбцеха, который инкубировал 500 млн. икринок пеляди, муксуна и ряпушки, а продукцию свою выпускал также в р. Обь. Предприятие построено в 1974 г., мощность его была рассчитана до I млрд. штук икры.

В 1976 г. вошел в строй действующих рыбоводный завод «Имандра» Мурманрыбвода на р. Пиренга на Кольском полуострове. Проектная мощность его 300 тыс. сеголетков кумжи, гольца и сига. Цеха оснащены садками, бассейнами, возрастными прудами. Стойки с аппаратами Вейса рассчитаны на инкубирование 1,5 млн. икринок сига. Завод был построен как компенсационное предприятие Кольской АЭС.

В том же 1976 г. был сдан в эксплуатацию Петрозаводский лососево-сиговый рыбоводный завод Карелрыбвода на р. Шуе. Мощность завода — 11,3 млн. икринок сига для инкубации и 1,7 млн. для подращивания сеголетков с последующим выпуском в Онежское озеро. Рыбоводный завод располагает оборудованием: 320 аппаратов Вейса, 192 бассейна шведского типа, 7 форелевых канав, 2 садка, 4 дафниевых бассейна, олигохетник. Водоснабжение осуществляется посредством насосной станции, через отстойники и фильтры.

В 1977 г. было построено Чудское нерестово-вырастное хозяйство. Цех, рассчитанный на инкубацию 50 млн. икринок чудского сига, оснащен водопроводом с фильтрами. Личинки после подращивания в прудах выпускаются в Чудское озеро или выращиваются до товарных кондиций.

В конце 1970-х началось строительство экспериментального Селенгинского омулево-осетрового рыбоводного завода на притоке р. Селенги — реке Итанце проектной мощностью 1,0 млрд. икринок байкальского омуля для обеспечения воспроизводства его самой многочисленной популяции и 0,5 млрд. икры байкальского осетра. Если до сих пор все рыбоводные заводы Байкала выпускали свою продукцию на личиночном периоде

развития, то на данном предприятии планировалось производить подращивание молоди омуля. Водоснабжение пущенного в 1982 г. Селенгинского рыбоводного завода принудительное, за счет оснащенной фильтрами насосной станции (Дзюменко, Шемякин, Палу-бис, 1986).

В 1980 году в Байкальском регионе, в частности в Бурятии, был пущен в строй действующих Баргузинский рыбоводный завод на реке Ине мощностью 200 млн. икринок омуля. В настоящее время эти заводы оснащены экологическими лотками Дзюменко-Семенченко (1987; Дзюменко, 2005), обеспечивающими естественный нерест производителей омуля в искусственных условиях рыбоводного предприятия и увеличение процента оплодотворения икры с 70% до 92,3%, а также снижение гибели икры в процессе её инкубации с 54–55% до 12–16%, по сравнению с искусственно оплодотворенной икрой. Эти показатели свидетельствуют о возросшем мастерстве рыбоводов, учитывая такие трудности, как высокое содержание в поступающей на рыбоводный завод воде железа и концентрация углекислоты (и 0,21 и 5,2 мг/л соответственно) (Семенченко и др., 2001).

Если принять во внимание ликвидированные по Российской Федерации предприятия, реконструированные и неучтенные в настоящей сводке, то общая мощность существовавших в то время рыбоводных сиговых заводов и цехов должна быть ориентировочно определена в 6,2 млрд., неполный перечень действующих предприятий насчитывал 37 объектов. Что касается рыбоводных предприятий бывших союзных республик, мы не располагаем достаточно полными данными, и приведем по ним лишь отрывочные сведения.

Так, в Грузии Табискурский рыбоводный завод, пущенный в 1960 г., выращивал 4 млн., а Параванский завод (1959 г.) — 20 млн. личинок сиговых рыб. В Литве Русненский рыбоводный завод, пущенный в 1961 г., выращивал 5 млн., а рыбоводный завод «Игналина», открытый в 1963 г., выпускал 30 млн. личинок сигов. Плявинский рыбоводный завод, построенный в 1970 г. как компенсаторное предприятие Плявинской ГЭС, выращивал 50 тыс. молоди сига и инкубировал 700 тыс. икринок ряпушки.

После распада СССР в 1991 году и произошедших перестроечных процессов в экономике независимых государств многие из вышеупомянутых сиговых рыбоводных заводов перестали существовать. Еще задолго до этих разрушительных процессов из-за неотработанной биотехники были ликвидированы Сарминский и Чивыркуйский омулевые рыбоводные заводы.

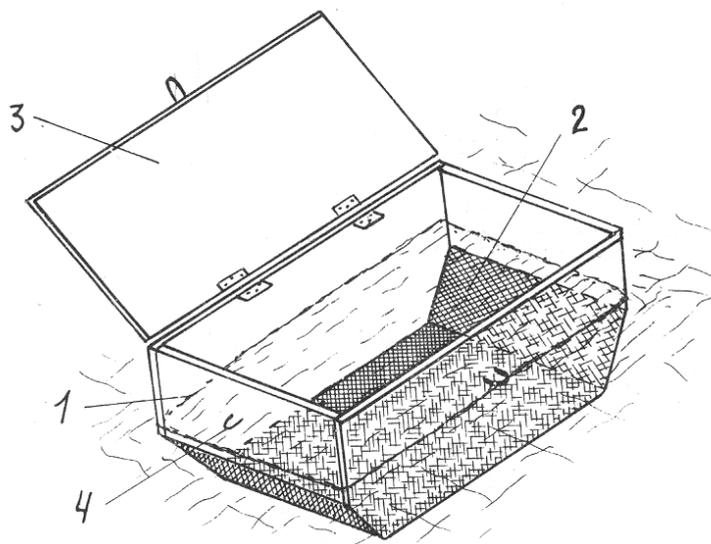
В заключение целесообразно остановиться на истории Большереченского омулевого рыбоводного завода, в которой как в зеркале отразилась история отечественного рыбоводства.

Как уже указывалось, первые опыты по искусственному разведению байкальского омуля были начаты в 1920 г. К. Н. Пантелеевым в селе Жилино на берегу р. Селенги. Из 70 тыс. заложенных на инкубацию икринок вылупилась и выпущено в оз. Байкал 50 тыс. личинок омуля. Но в то время господствовало мнение, что омуль, как и дальневосточные лососевые, закапывает свою икру в грунт. Поэтому развернувшиеся в 1927 г. работы по искусственному воспроизводству омуля проводились путем рассеивания по дну искусственных канав оплодотворенной икры омуля и засыпания ее промытым мелким гравием. Результаты таких рыбоводных работ часто были отрицательными — основная масса икры погибала от замора и промерзания. Однако эти работы не пропали даром — они послужили фундаментом для создания на р. Большой рыбоводного завода по искусственному разведению байкальского омуля.

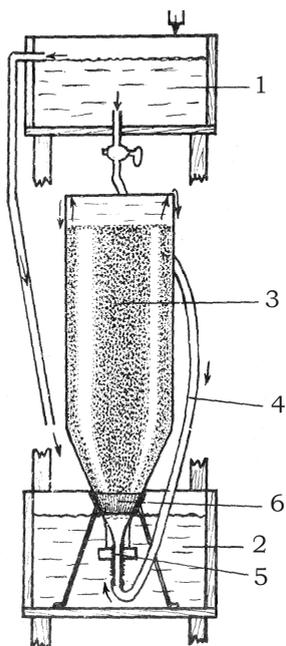
Вначале Большереченский рыбоводный завод был оснащен шестиярусными стойками с шестилитровыми инкубационными аппаратами Вейса, его исходная мощность

была определена в 150 млн. икринок омуля. Пущенный в 1933 году уже после кончины К.Н. Пантелеева, Большереченский рыболовный завод — первенец сиговодства в Сибири — «переболел» всеми «детскими» болезнями первых лет освоения. Отказывали насосы, плохо регулировалась подача воды в баки-распределители, забивало листом от листопада и грязью во время ледостава реки верхние лотки и аппараты, что приводило к выбросу икры из аппаратов. Неумение отбирать погибшую икру вызывало массовое поражение живой икры грибом сапролегнией. В итоге, из заложенных в 1933 г. 44 500 тыс. икринок погибли все. Но коллектив рыбоводов завода набирался опыта, совершенствовал биотехнику отлова и отсаживания производителей, повышал качество собираемой икры и методы ее инкубации. Трижды пытались закрыть завод как нерентабельное предприятие. Но благодаря исследованиям К.И. Мишарина (1953) было показано, что промысловый возврат от омулевой икры, отложенной на естественных нерестилищах, составляет 0,05–0,07%, а при заводском разведении он составляет 0,22%, коэффициент же промыслового возврата от выпущенных личинок составляет не менее 1%.

В период с 1933 по 1939 г. в среднем ежегодно закладывалось на инкубацию 138,1 млн. икры омуля со средней выживаемостью 50,1%. С 1940 по 1945 г. — 164,1 млн. икры с выживаемостью 67%. С 1946 по 1950 г. — 174,0 млн. с выживаемостью икры 75%. С 1951 по 1955 г. заложено было в среднем 269,9 млн. икринок омуля, выживаемость составила 70%. Как видно, повышение мощности завода за счет увеличения загрузки икры в аппаратах несколько снизило рыболовные показатели. Но, с другой стороны, росло мастерство рыбоводов. В 1956 г. был пущен новый кирпичный корпус инкубационного цеха, а старый деревянный был разобран. С шестиярусных стоек в цехах старого завода перешли на усовершенствованные двух-, а затем на трехъярусные стойки в новом инкубационном цехе, повысив тем самым мощность завода со 150–200 до 250–300 млн. икринок омуля (Стариков, 1973).



**Рис. 88.** Аппарат Сес-Грина (модификация К.И. Мишарина) для инкубации икры сиговых рыб в естественных условиях.



**Рис. 89.** Схема аппарата Вейса:  
1 — верхний лоток; 2 — нижний лоток; 3 — ёмкость с икрой;  
4 — нижний шланг; 5 — штуцер;  
6 — подставка для аппарата

С 1956 по 1960 г. в среднем закладывали (с учетом того, что был пущен еще один цех) 433,2 млн. икринок омуля, выживаемость составила 77,3%. С 1961 по 1965 г. в связи с общим падением численности омуля в Байкале было заложено в среднем на инкубацию 400,0 млн. икры, с 1966 по 1970 г. — 526,0 млн. С вводом в действие еще одного цеха в 1980-е годы закладывалось на инкубацию около 1 млрд. икринок омуля.

Параллельно наращиванию мощности Большереченского рыбоводного завода происходит и рост промысловых запасов посольской расы омуля. Так, если в 1932–1933 гг. в речках, впадающих в Посольский сор, с большим напряжением вылавливалось 100–200 центнеров омуля в год, то в 1934–1943 гг. его вылавливали уже до 700 центнеров. К 1950 г. вылов производителей омуля увеличился до 1500 ц, с 1951 по 1962 г. — превысил 2500 ц в год, а в 1972 г. производителей было выловлено более 5000 ц. По расчетам специалистов, до 1969 г. общий улов искусственно разводимого омуля в реках и в Байкале достигал 10 тыс. ц. Стоимость общего улова, в пересчете на рыбную продукцию, во много раз превышала средства, затрачиваемые на рыборазведение. В течение пятидесяти лет с момента основания завода происходил довольно устойчивый рост объемов сбора икры: с 37 млн. штук в 1934 г. до 1,8 млрд. в 1984 г.

В настоящее время Большереченский рыбоводный завод оснащен крытым садковым хозяйством и цехом для обработки производителей, где внедрен экологический метод сбора икры (Дзюменко, 2005), что улучшило условия труда рыбоводов и повысило качество собираемой икры (Майстренко, Кильдюшкин, 2001).

Рыбоводство на Байкале столкнулось с необычной проблемой — значительным превышением мощности Большереченского рыбоводного завода по сравнению с ограниченной кормовой базой Посольского сора. Для выпускаемых с завода личинок в данной акватории Байкала, учитывая олиготрофность водоёма, не хватает корма. Это достаточно четко подтверждает тот факт, что, несмотря на постоянное увеличение количества выпускаемой продукции рыбоводного завода, уловы производителей, заходящих на нерест, мало варьируют в сторону роста и колеблются в пределах 5–7 тыс. ц. Научные организации должны определить оптимальную мощность Большереченского рыбоводного завода, а избыток икры и личинок реализовывать другим рыбоводным заводам в качестве посадочного материала.

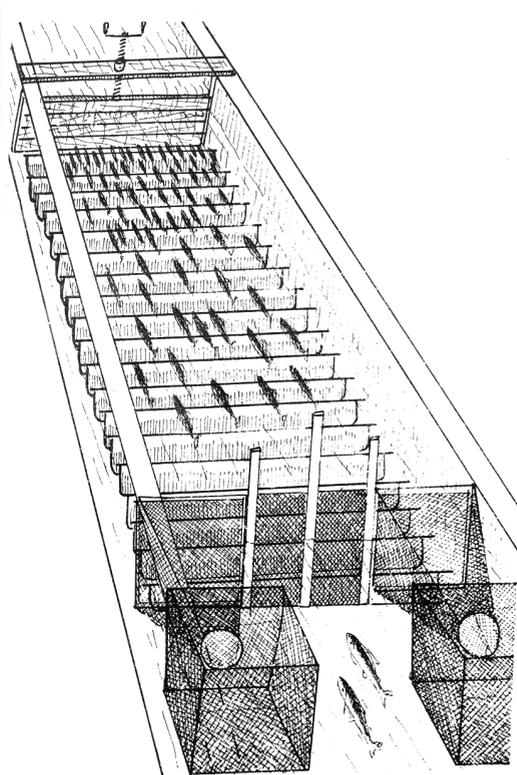
В настоящее время личинки омуля вывозятся и выпускаются прямо в сор (залив) и прибрежную, свободную ото льда, зону мелководий Байкала. Таким образом, они уходят от выедания гольяном и гибели в заросших травой полях реки Большой. Однако из-за задержки развития более чем на месяц, по причине недостаточной освещенности в условиях искусственного воспроизводства, выпущенные с рыбоводного завода личинки практически не имеют запасов питательных веществ, которые они израсходовали

за время передерживания в оболочках (Черняев, 1968, 1982). Но самое важное, что они уже не встречают концентрированный зоопланктон под нижней кромкой льда, так как к этому времени лед тает, и ветровая деятельность приводит к рассредоточению планктона по всей толще мелководий. Сам планктон к этому времени качественно меняется: коловратки и науплиусы копепод уступают место копеподам и кладоцерам, значительно более крупным по размерам. Кроме того, личинки сиговых в этот момент сталкиваются с конкуренцией личинок щук, окуней, плотвы, налима, которые тоже начинают питаться зоопланктоном (Тугарина, Купчинская, 1977).

На наш взгляд, желательно построить от завода до Посольского сора канал, тогда отпадет необходимость вывоза личинок в сор, и улучшатся условия захода и созревания производителей омуля. В сложившейся экологической системе Байкала перевозки икры посольской расы омуля до сих пор себя не оправдали (пример Сарминского рыбоводного завода). Главное внимание на других рыбоводных заводах — Чивыркуйском, Баргузинском, Селенгинском, Северобайкальском — необходимо обратить на местные стада омуля.

Новейшие исследования эколого-физиологических особенностей эмбрионально-личиночного развития сиговых рыб (Черняев, 1968, 1971, 1982, 1984, 1990; 1997, 2004; Богданов, 1983, 1984, 1997; Зюсько и др. 1992) показали, что икра сиговых обладает целым набором особенностей, которые заставляют пересмотреть некоторые нормативы и биотехнические приемы инкубации икры и подращивания молоди.

На примере Большереченского рыбоводного завода видно, что искусственное разведение сиговых рыб в СССР, а впоследствии в России, прошло трудный, но плодотворный путь освоения новых рыбоводных объектов, новых приемов биотехники, новых регионов. В последующем рыбоводство должно подняться на новую, качественно иную ступень развития — от экстенсивного, затратного рыбоводства к интенсивному, нацеленному на максимально эффективное применение биотехнических приемов выращивания рыбной продукции до товарной кондиции.



**Рис. 90.** Бассейн (лоток) конструкции Н.Ф. Дзюменко для обеспечения естественного нереста байкальского омуля. 30-метровый лоток оснащен у дна подвесными створками, скорость воды регулируется передними и задними шандорами, поднимаемыми на необходимую высоту винтоподъемником. В нижнем по течению торце лотка устанавливаются икроуловители. Этот способ обеспечивает максимальную рабочую плодовитость, а оплодотворяемость икры при нем близка к 98%, выупление же личинок составляет 90%, против 75% при ручном способе сбора икры.

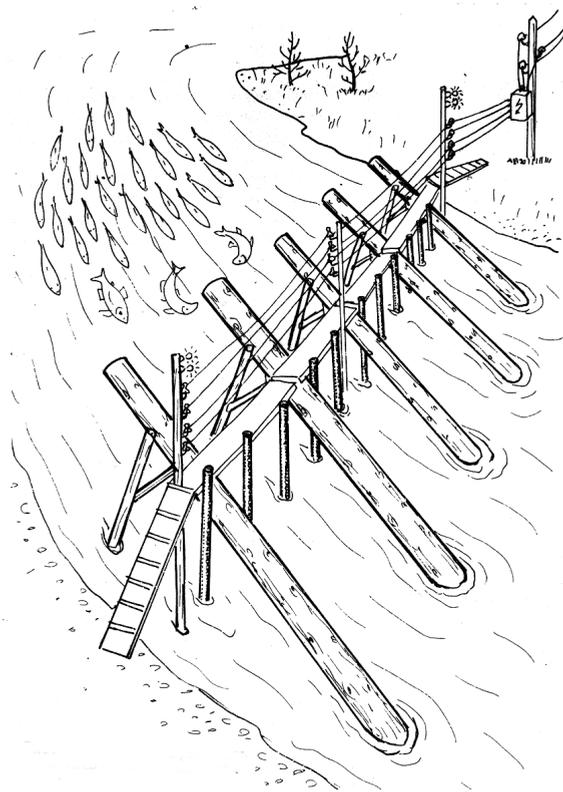


Рис. 91. Электрозаградитель типа ЭРЗУ-1 для малых рек (разработчик Л.М. Нусенбаум)

### 13.2. О принципах размещения рыбоводных заводов на примере рыбоводных предприятий на Байкале

В 1959 г. главный инженер «Байкалрыбтреста» И.М. Артюнин внес предложение о перестройке омулевого промысла на Байкале путем перенесения лова рыбы из озера в реки. Это мероприятие решало проблему прилова маломерного омуля сетями и, главным образом, ставными неводами, способствовало удешевлению промысла и позволяло управлять численностью стад омуля. Проект возможно было реализовать только при условии создания на притоках озера, рыбоводных заводов с морозильными емкостями для приема, хранения и переработки отловленной рыбы.

Вполне очевидно, что перестройка промысла должна была осуществляться только при создании сети рыбоводно-промысловых заводов на основных притоках Байкала. Необходимость последних вызвана еще и тем, что развитие промышленности в Байкальском регионе, даже при наличии очистных сооружений, выполнении природоохранных мероприятий, эффективных рекультивационных и лесовосстановительных работах может привести и приводит если не к полному, то частичному уничтожению естественных нерестилищ.

Из каких же принципов исходить при создании рыбоводных заводов для искусственного разведения сиговых рыб на притоках озера Байкал, взятого в качестве модели?

Наиболее мощные стада омуля приурочены к крупнейшим притокам Байкала — Селенге и Верхней Ангаре, которые располагают большими приустьевыми зонами мелко-

водий. Значительные же стада, нерестящиеся в малых притоках Байкала, приурочены к большим заливам с высокой кормностью (Посольский сор, Чивыркуйский и Баргузинский заливы). Очевидно, эти мелководные зоны и заливы необходимы для личинок омуля при переходе их на активное питание и при откорме молоди. Таким образом, решающими факторами, определяющими численность стад омуля, являются два: мощность нерестилищ и наличие мелководий для откорма молоди. Так, р. Баргузин утратила промысловое значение ввиду сокращения численности производителей (перелов) и уничтожения нерестилищ в результате засорения русла реки лесосплавом, хотя и обладает обширными нерестилищами на мелководьях в Баргузинском заливе. Другие реки, например Томпа, Снежная, Мишиха и другие, несмотря на наличие хороших нерестилищ, не имеют больших стад омуля из-за отсутствия мелководий в предустьевой зоне, что и является лимитирующим фактором для создания стад омуля с высокой численностью.

Попытаемся оценить некоторые притоки Байкала с точки зрения размещения рыбоводно-промысловых заводов.

Селенга, являясь главным притоком Байкала, располагает и большими нерестовыми площадями, и обширной предустьевой зоной мелководий. Здесь было и сохраняется самое мощное стадо омуля. Но то, что в настоящее время электрозаградителем перегородивается всё русло реки и изымается большая часть нерестового омуля, может обернуться потерей стада, так как практически нет повторно нерестующих производителей, дающих наиболее ценное потомство. Желательно пропускать порционно часть популяции на верхние нерестилища омуля.

Часть нерестовых площадей реки утрачена вследствие промышленного загрязнения и процессов опустынивания верховий реки. В связи с этим и возникла необходимость строительства рыбоводного завода, оснащенного прудовым хозяйством, в котором в настоящее время инкубируется как омулевая, так и осетровая икра. Подаваемую из Селенги воду приходится очищать, так как промышленные предприятия, расположенные выше по течению, сильно загрязняют реку.

Вторым по значимости притоком Байкала является Верхняя Ангара. В настоящее время северобайкальское стадо омуля значительно подорвано промыслом и имеет относительно к предыдущим годам невысокую численность. Из-за прокладки Байкало-Амурской железнодорожной магистрали нерестилища были подвергнуты значительному техногенному загрязнению стоками промышленных предприятий. Хозяйственное освоение этого района обуславливает целесообразность строительства Верхнеангарского рыбоводно-промыслового завода, который мог бы помимо омуля заняться восстановлением уничтоженного стада местного осетра, либо провести его интродукцию с Селенги. Завод должен быть оснащен прудовым хозяйством.

Третий крупный приток Байкала — река Баргузин. Вследствие вырубki леса и изменения гидрологического режима нерестовые площади реки в значительной степени утратили свое значение. Однако в настоящее время здесь в незначительном количестве продолжают нереститься омуль, сиг, осетр и хариус. Наличие огромной выростной площади Баргузинского залива позволяет создать здесь мощные стада перечисленных видов рыб. В связи с этим было предпринято строительство рыбоводного завода, на котором осуществляется разведение омуля, в дальнейшем желателен разведение проходного сига, осетра и хариуса. Мощность его в настоящее время небольшая, но при увеличении запасов и освоении биотехники следует произвести расширение завода по примеру Большереченского.

На реке Большой, впадающей в Посольский сор, расположен крупнейший в России Большереченский омулевый рыбоводный завод. Здесь хорошо отработана биотехни-

ка инкубирования икры, внедрен экологический способ отбора икры, разработанный Н.Ф. Дзюменко, и имеются все предпосылки к дальнейшему повышению его эффективности. Из недостатков этого предприятия необходимо отметить следующие.

Система водосброса, через которую выпускаются с завода личинки, находится выше по течению, чем колодец водозабора, питающего завод. Вследствие поднятия уровня Байкала после строительства Иркутской ГЭС в 1957 г. низовья реки Большой оказались затопленными, течение воды резко замедлилось. Значительное количество выпускаемых с завода личинок выносятся половодьем в поймную зону реки, откуда они при спаде воды уже не скатываются в озеро, так как этому препятствует высокий травостой заболоченных низовий реки. Кроме того, в это время непосредственно у рыбоводного завода наблюдается скопление нерестовых косяков голяна, который прицельно выедает почти всех скатывающихся в светлое время суток личинок.

Таким образом, существуют два пути повышения эффективности искусственного воспроизводства байкальского омуля: либо выращивать (подрачивать) продукцию рыбоводных заводов, либо выпускать личинок с рыбоводных заводов в естественно обусловленные сроки.

О возможности доинкубации икры посольского омуля. В настоящее время для увеличения численности омуля на Байкале из-за низкого количества производителей очень слабо задействованы Чивыркуйский залив и Малое море Байкала с заливом Мухор. Весьма высококормные для молоди омуля и сига мелководные участки озера могли бы значительно увеличить продуктивность. Было бы целесообразно проработать с научной точки зрения проведение доинкубации икры байкальского омуля посольской расы на упраздненном Чивыркуйском заводе, а селенгинскую расу омуля — в районе бывшего Сарминского рыбоводного завода в заливе Мухор.

Чтобы выпускать продукцию рыбоводного завода в естественные сроки, необходимо в марте — апреле освещать мощными лампами икру или подогревать воду до необходимой для вылупления температуры, что экономически нецелесообразно. Проще всего подачу теплой воды в цехи весной можно осуществлять из специально пробуренных артезианских скважин, температура воды которых достаточно высока, а низкое насыщение ее кислородом также будет стимулировать вылупление личинок. Возможно, физиологи смогут найти дешевые и эффективные препараты, стимулирующие физиологические процессы вылупления эмбрионов из оболочек в апреле — во время естественного ската личинок омуля и сига с нерестилищ.

Выращивание личинок омуля и других сиговых рыб после вылупления до стойких этапов развития и выпуск в выростные водоемы требует затрат корма. По данным польских рыбоводов (Зелинский, 1974), площадь приозерных прудов для подрачивания личинок сиговых рыб должна составлять 1% площади зарыбляемых озер. Плотность посадки 100–200 тыс. личинок на гектар. Глубина озер должна быть не менее 15 м, прозрачность воды свыше 2 м, в 1 л воды должно содержаться не менее 10 планктонных организмов.

В ГДР (Пулина, 1977) оптимальная суточная доза живого корма (науплиусы) на личинку сиговой рыбы должна составлять в первую неделю 40, во вторую — 80, в третью — 150 шт. Чехословацкие рыбоводы (Andrle V. 1970) сообщают, что при плотности посадки личинок сиговых рыб 1500–2000 шт/га осенью получают 400–500 шт/га сеголетков длиной 10–12 см. Весной годовиков помещают в нагульные пруды с плотностью 50–60 шт./га и к осени вылавливают рыбу массой 500–600 г.

Таким образом, путь интенсивного выращивания сиговых рыб очень перспективен, однако требует значительных материальных затрат.

### 13.3. Мониторинг эффективности инкубации икры байкальского омуля на рыбоводном заводе

Одним из ответственных биотехнических приемов искусственного разведения сиговых рыб является удаление погибшей икры из инкубационных аппаратов. Эти операции часто сопряжены с большим объемом ручного труда. В США был разработан полуручной метод (Mighell, 1977) погружения партии икры в специальном ящике с сетчатым дном в раствор сахара определенной плотности. Имея меньший удельный вес, погибшая сиговая икра всплывает на поверхность, а горизонтально расположенная задвижка отделяет живую икру от погибшей. Вся операция по отбору погибшей икры длится две-три минуты. Данный метод использования разницы удельного веса живой и погибшей икры достаточно эффективен при сравнительно небольших объемах рыбоводных работ. Однако, на сиговых рыбоводных заводах и, в частности, на Большереченском заводе мощностью 1 млрд. икринок омуля общим весом около 8 тонн, ручная переборка такого объема икры технически трудно выполнима.

Еще в конце 1930-х годов на Большереченском рыбоводном заводе был разработан оригинальный метод отбора погибшей икры омуля, также основанный на принципе разности в удельном весе живой и мертвой икры.

В случае попадания в водную среду незрелой икры сигов оводнения и набухания практически не происходит, и она, как правило, становится субстратом для дрожжевых грибов, которые окрашивают икринки в цвета от оранжевого до черного.

При попадании перезрелой или нежизнеспособной икры в воду, а также при гибели икры за счет нарушения физиологических отправлений зародыша, происходит сдвиг водного баланса икры. Это выражается в большей степени оводненности находящейся под оболочкой перивителлиновой жидкости, что приводит к разрыву цитоплазматической оболочки желтка, вытеканию массы желтка в перивителлиновое пространство, его свертыванию и помутнению. Описанный процесс сопровождается вымыванием через оболочку в окружающее икринку водное пространство низкомолекулярных веществ, что приводит к снижению массы икринки и уменьшению ее удельного веса.

**Таблица 45.**

Изменение параметров икры омуля в процессе развития, а также погибшей и пораженной икры (в расчете на одну икринку в среднем из 50 штук\*)

Параметр икринки	Время развития живой икры					Икра погибшая		
	0	30 м	3 час	18 час	3 мес	1 сут	2 сут	1–2 мес, грибки
Диаметр, мм	2,22	2,40	2,80	2,82	2,81	2,73	2,72	2,90
Вес, мг	6,6	10,10	12,43	12,90	12,90	11,70	10,80	14,30
Объем, мм <sup>3</sup>	5,4	7,1	11,3	11,7	11,7	10,9	10,5	12,8
Удельный вес	1,22	1,42	1,09	1,10	1,10	1,07	1,03	1,12

\* Измерения, проведенные от оплодотворения до 18 часов, выполнены на партии икры от одной самки. Данные по 3 месяцам, а также по ранее погибшей и пораженной грибами икре получены от разных самок.

Экологический смысл процесса оводнения, потери клейкости и удельного веса погибшей икрой заключается в следующем. В естественных условиях в момент вымета зрелая жизнеспособная икра сначала опускается под действием силы тяжести на дно, на каменистый, галечный или песчаный субстрат, приклеивается к камням или инкрустируется песком и удерживается в районе нерестилищ. Перезрелая или погибшая икра либо сразу сносится из района нерестилищ вниз по реке, либо, потеряв клейкость после гибели и уменьшения собственного веса, также сносится с нерестилищ, не подвергая заражению сапролегнией расположенные на нерестилищах живые икринки. Эксперименты, проведенные автором в 1967 году с приклеенной к гальке икрой омуля при инкубации в аппаратах Сес-Грина, дали аналогичные результаты.

Остановимся на принципе самоотбора погибшей икры, применяемом в аппаратах Вейса. Принцип действия 8-литрового аппарата основан на распылении струей воды (с расходом 2,3 литра в минуту) массы икры в количестве 250 тыс. штук. При таком режиме водотока икра, перемешиваясь, постоянно находится в парении в восходящей струе воды, поднимаясь к верху аппарата, либо опускаясь вниз по его стенкам, когда ее вес позволяет ей погружаться в нижние слои, несмотря на небольшое встречное течение. В нормально работающем аппарате каждая икринка достигает поверхности в среднем через 30 минут.

Икринки, находящиеся во взвешенном состоянии в аппарате, ориентированы анимальным полюсом вверх за счет своих гидростатических свойств (Черняев, 1968). В работающем аппарате Вейса погибшие икринки, благодаря несколько меньшему удельному весу по сравнению с живыми, вытесняются в верхние слои аппарата, где и концентрируются. Этот процесс происходит со следующей скоростью: уже через час после гибели 60–70% погибшей икры концентрируется в верхней трети аппарата, а через сутки 90% погибшей икры (белой) покрывает в 4–5 рядов верхнюю границу живой икры в аппарате Вейса. Скопившуюся мертвую икру рыбоводы собирают шлангом — сифоном в ведро и помещают в «контрольный» аппарат Вейса. Это делается с целью дальнейшего отделения от погибшей икры захваченного с нею небольшого количества живой. В «контрольном» аппарате также путем самоотбора происходит окончательное отделение погибшей икры от живой. Затем погибшую икру замеряют кружками емкостью 0,5 л вместимостью порядка 30 тыс. штук, учитывают в рыбоводном журнале и удаляют. При правильной постановке работы, начиная с последних чисел января, белой погибшей икры в аппаратах Вейса уже не бывает. «Контрольные» аппараты располагают в многоярусных стойках в нижнем ярусе для избежания возможного заражения спорами сапролегнии живой икры.

Среди массы живой уже потемневшей икры омуля, начиная с января, наблюдаются окрашенные (от оранжевого до черного цвета) погибшие икринки, которые равномерно перемешиваются с общей массой икры и не отделяются методом самоотбора. В данном случае рыбоводы сталкиваются с явлением достаточно давнего поражения погибшей икры дрожжевыми грибами, которые, произрастая внутри икринки, сохраняют и даже увеличивают их удельный вес (1,12). Заметного отрицательного воздействия эти погибшие икринки на массу живой икры при нормальном функционировании инкубационных аппаратов не оказывают и остаются в аппарате до самого вылупления личинок из оболочки.

В рыбоводной практике через двое-трое суток, количество погибшей икры, прошедшей через «контрольные» аппараты, фиксируется (не поштучно, а в кружках) в рыбоводном журнале в графе «отход». На рисунках 92 и 93 приведены гистограммы отхода икры на Большереченском рыбоводном заводе за инкубационные периоды 1952–1953 и 1972–1973 гг.

Отраженные в гистограммах показатели отхода икры за несколько лет наглядно указывают на то, какие этапы развития эмбрионов наиболее чувствительны к внешним воздействиям. Так, за первые сутки развития — на этапе оплодотворения и набухания — отход травмированной и недоброкачественной икры составляет 1–5% от всей погибшей за период инкубации. За первые 8 суток развития на этапе дробления отход составляет 20–25%, главным образом, за счет механического воздействия и начавшейся гибели неоплодотворенной икры. С 8 по 35 сутки развития от механического воздействия на икру на этапах бластуляции и обрастания желточного мешка бластодермой до замыкания желточной пробки, а также от повышенной смертности неоплодотворенной икры общая гибель составляет 40–45%. К 35–40 суткам развития происходит полная гибель неоплодотворенной, но развивавшейся партеногенетически омулевой икры, что обычно определяется в 10–15%. После пигментации глаз и тела эмбриона отход икры резко снижается, и происходит гибель главным образом уродливых эмбрионов, которая продолжается до вылупления. Отход по причине уродств и «абортивного» вылупления, выражающегося в выходе эмбрионов из оболочки головой вперед (что приводит к их гибели за счет ущемления сердечной трубки), определен в 15–25% от общей смертности.

Первые сутки развития после оплодотворения и набухания икра может переносить некоторые механические воздействия, но в течение последующих 1,5 месяцев, при температуре развития порядка 0,5°С чувствительность икры на этапах дробления, бластулы, обрастания желточного мешка («гаструляции») и органогенеза резко возрастает. По прошествии этих этапов чувствительность икры к механическим воздействиям, по данным И.И. Смольянова (1957), значительно снижается. Однако по мере снижения чувствительности икры к механическому воздействию она постепенно возрастает к недостаточности проточности и газообмена. В начале развития икра омуля и других сиговых рыб имеет очень низкую дыхательную активность и может переносить довольно низкое содержание кислорода в воде (Мещерякова, Черняев, 1962). После образования эмбриональной системы кровообращения, на 75-е сутки и далее вплоть до вылупления, дыхательная активность эмбрионов возрастает, так что в случае даже кратковременной остановки проточности воды в аппарате может наступить гибель икры.

При анализе полученных гистограмм отхода икры следует учитывать, что за каждый день на графике отражена суммарная гибель икры на разных этапах развития, так как сбор икры продолжается более 20 суток — с конца сентября до конца октября. Необходимо также принять во внимание разнокачественность половых продуктов производителей: они неоднородны как у разновозрастных особей, так и у одновозрастных производителей, находящихся в разном физиологическом состоянии. Это особенно касается выдерживаемых в садках омулей, которых рыбоводы многократно перебирают для выявления текущих производителей (Смирнова-Залуми, 1978).

Анализ гистограмм учета погибшей икры позволяет судить также и о квалификации рыбоводов. Опытные, действующие умело и решительно рыбоводы в первые 35–40 суток развития икры оперируют крайне осторожно, стараясь не подвергать икру сильным механическим воздействиям. Они ограничиваются только регулярным и частым изъятием погибшей икры, которая концентрируется за счет самоотбора в верхних частях аппаратов. Опытным путем, зная о слабом дыхательном обмене развивающейся икры, они снижают расход воды в аппарате до 2 л в минуту, тем самым оберегая икру от травмирования водной струей, подаваемой по трубке в горловину аппарата Вейса. После этого срока рыбоводы доводят расход воды в аппарате до 2,3 л в минуту и быстро освобождают аппараты от оставшейся мертвой икры. Рыбоводы низкой квалификации большую часть

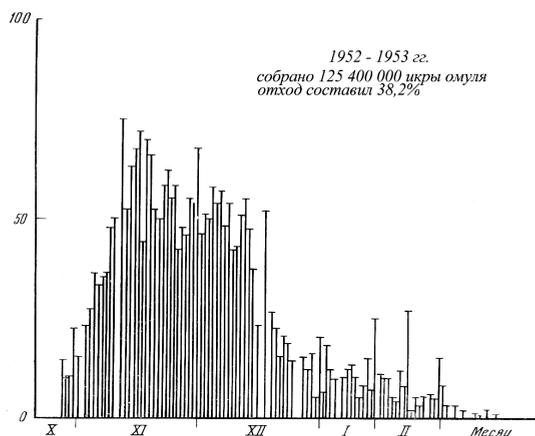
периода инкубации крайне робко отбирают погибшую икру, неумело регулируют расход воды в аппарате, что приводит к перемешиванию погибшей икры с живой, к образованию сапролегнии на погибшей икре и поражению гифами сапролегнии в самих аппаратах.

В нашем примере за инкубационный период 1952–53 гг. отход икры омуля на Большереченском рыбоводном заводе составил 38,2% от заложенных 125,4 млн. икринок (рис. 91.а), за 1972–73 гг. — 18,5% от заложенных 859 млн. икринок (рис. 91.б). Гистограмма 1952–53 гг. по сравнению с таковой 1972–73 гг. более растянута, отход более значителен, в начале инкубации отбор погибшей икры проводился менее интенсивно по причине малоопытности рыбоводов.

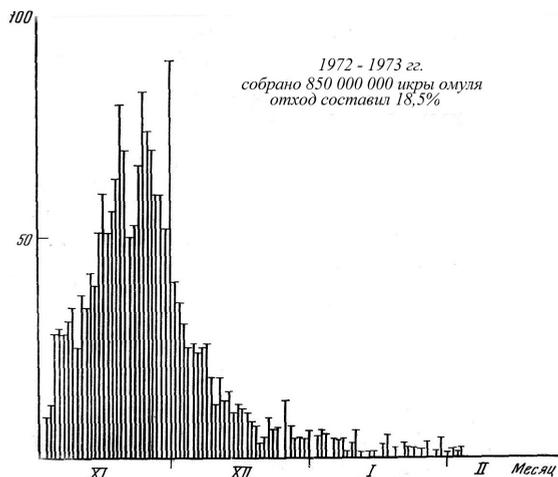
В случае гибели икры от *загрязнения воды промстоками* (опыт Бельского рыбоводного завода) гистограмма отхода икры не имеет четко выраженного характера, растянута во времени, характеризуется повышенным отходом икры на малочувствительных этапах развития (рис. 92).

Чтобы правильно определить процент неоплодотворенной икры, необходимо знать, по каким признакам еще на ранних стадиях развития оплодотворенная икра отличается от неоплодотворенной. Часто рыбоводы принимают за неоплодотворенную лишь перезревшую икру, которая сразу гибнет ввиду того, что эта икра не набухает и белеет. В связи с этим в рыбоводной практике признаком неоплодотворенной икры считали именно ненабухание ее оболочек. Тем не менее, неоплодотворенная, нормально созревшая икра, попав в воду, начинает активно набухать, как и оплодотворенная, после чего некоторое время происходит ее своеобразное партеногенетическое развитие. При этом на определенных стадиях развития по внешним признакам она в известной степени напоминает оплодотворенную икру. Во всех случаях такая икра развивается путем псевдодробления и псевдогаустрюляции и полностью погибает на 35–40 сутки. Для определения% оплодотворения икры нами применялась вертикальная камера бокового микрофотоирования живой икры (Черняев, 1987).

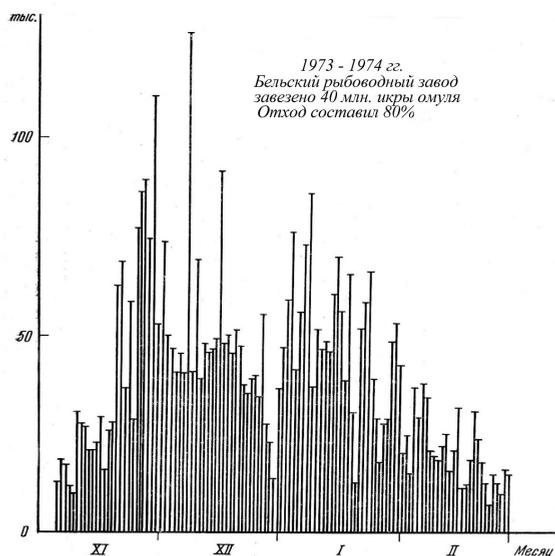
Используя сравнительную таблицу (рис. 37, в главе Размножение. Партеногенез), можно достаточно быстро определить стадии развития как оплодотворенной, так и не оплодотворенной сиговой икры.



**Рис. 92.** Гистограмма отхода икры на Большереченском рыбоводном заводе в 1952–1953 г.



**Рис. 93.** Гистограмма отхода икры на Большереченском рыбоводном заводе в 1972–1973 гг.



**Рис. 94.** Гистограмма отхода икры на Бельском рыбоводном заводе в 1973–1974 гг.

Как видно, такой казался бы отрицательный факт, как гибель икры на рыбоводных заводах, помогает выявить определенные закономерности в процессе эмбрионального развития сиговых рыб. Отбор погибшей икры и последовательная фиксация ее количества, что отображено в приведенных гистограммах, позволяет контролировать процесс инкубации, вскрывать сущность биотехнических приемов с целью их совершенствования. По сути, эти гистограммы отображают динамику смертности развивающихся эмбрионов сиговых рыб на разных этапах развития. Кроме того, гистограммы дают возможность учитывать квалификацию рыбоводов и воздействие различных факторов среды, в том числе токсикантов, попадающих на рыбоводные заводы из загрязненных водоисточников.

## 13.4. Проблемы интродукции сиговых рыб в горные водоёмы

Началом крупномасштабных акклиматизационных мероприятий<sup>6</sup> по сиговым рыбам, можно считать период с 1924 по 1927 год, когда далеко за границы естественного расселения, в оз. Севан (Армения), были завезены два подвида: сиг-лудога из Ладожского озера и чудской сиг из Чудского озера. Оба подвида прекрасно прижились, стали размножаться в озере и постепенно перешли в ранг промысловых объектов (Павлов, 1947; Маилян, 1957; Дадикян, 1964). Отсутствие в новых условиях пространственной изоляции, когда оба подвида используют общие нерестилища, обусловило интенсивный процесс гибридизации.

В настоящее время в оз. Севан сформировалось единое стадо, состоящее преимущественно из гибридов. Для него характерна значительная изменчивость многих признаков: формы тела, количество тычинок на жаберных дужках, строение головного отдела и проч. Севанская популяция сига стала основным поставщиком свежей рыбы в Армении и объектом неконтролируемого (браконьерского) промысла, который в 1990 годах в среднем в 4–5 раз превышал государственный промысел, что привело к подрыву численности популяции. И если к 1980 годам биомасса сига достигала (судя по эхолотным съёмкам) 27,7–30,6 тысяч тонн, то в настоящее время запасы, согласно последним данным, составляют только 20 тонн! (Герасимов и др., 2016).

Резкое увеличение численности сигов в Севане в последней четверти XX века произошло на фоне глубоких экологических сдвигов в экосистеме озера, вызванных спуском уровня воды в нем на нужды энергетики на 18 м, что повлекло за собой значительное повышение температуры воды в летний период, ледостав зимой и превращение ультраолиготрофного горного водоема в эвтрофный. Такой экологический «эксперимент» выявил исключительную пластичность сиговых рыб и вскрыл их биологический потенциал (возможность бентофагам питаться зоопланктоном, созревать не на 5–7-м году жизни, а на 2–3-м, увеличение плодовитости до 10–100 тыс. икринок и др.).

На основании опыта, полученного от внедрения сигов в оз. Севан, по рекомендации профессора Ф. А. Турдакова, в 1965 г. в оз. Иссык-Куль (Киргизия) были выпущены после доинкубации личинки севанских сигов и байкальского омуля (1966), а также в оз. Сонкуль — пелядь (1972). В настоящее время активный промысел гибридов севанских сигов и сигов с омулем ведется на оз. Иссык-Куль, а оз. Сонкуль стало главным источником получения икры пеляди для выростных хозяйств.

Анализируя результаты акклиматизационных работ по сиговым рыбам, А. А. Никитин (1976) писал: «В 1948–1963 гг. в водоемах Советского Союза было произведено 446 пересадок различных видов сигов. В настоящее время инкубацией икры для целей акклиматизации в стране занимаются более 30 рыбоводных заводов, в том числе 21 специализированный сиговый». Отдавая должное достаточно хорошим результатам работ по акклиматизации сиговых рыб во вновь освоенных водоемах, этот автор констатировал, что «низкая эффективность производственно-акклиматизационных работ была сопряжена с высоким отходом икры. Это, очевидно, обусловлено низким процентом оплодотворения икры, нарушением режима ее инкубации при сборе, транспортировке и последующей инкубации на базе временных стационаров и рыбоводных заводов, требующих серьезной реконструкции в плане проведения работ с сиговыми рыбами».

Как показали последние работы группы исследователей под общим руководством Ю. С. Решетникова (Решетников и др., 1989) только по одному виду — пеляди, этот вид за

<sup>6</sup> В последнее время эти мероприятия принято именовать «преднамеренной интродукцией»

счет акклиматизационных работ значительно расширил свой ареал и успешно прижился во многих регионах, практически достигнув южной границы расселения рыб семейства сиговых. Тем не менее, только в 15–20% случаев были получены промысловые уловы. Более того, только в 29% (в 7 из 24 случаев) были зафиксированы какие-либо уловы. Особенно наглядно это видно на примере водохранилищ Российской Федерации, в которых уловы всех сиговых рыб не превышают 2% от общего улова рыбы, в то время как уловы пеляди в случае акклиматизации в озерах достигали 20%. Авторы исследований связывают этот факт с поведенческой реакцией молоди и взрослых особей озерно-речных форм пеляди и других видов сиговых рыб: при понижении уровня воды они выходят в русловую часть и скатываются во избежание гибели от замора. Такое явление наблюдалось И. Т. Негоновской и Л. А. Янковской (1985) при массовом скате сиговых рыб как с Волгоградского, так и с Новосибирского водохранилищ, водообмен которых составляет соответственно 7,4 и 7,0.

В больших озерах (Ладожское и Онежское) со сложной и уже сложившейся структурой ихтиофауны ни пелядь, ни омуль не прижились. Неплохие вначале результаты были получены от вселения сиговых рыб в небольшие высокогорные водоемы Памира, Тянь-Шаня и Алтая. Успехи были особенно значительны в случае зарыбления девственных либо искусственно обезрыбленных водоемов. Однако после проявления классического эффекта акклиматизации, как это наблюдалось у пеляди в озере Сонкуль (резкое увеличение темпа роста, плодовитости, размерно-весовых показателей), через некоторое время появлялись тугорослые мелкие формы, резко снижалась плодовитость и промысел практически прекращался. При этом необходимо учитывать, что резкое увеличение численности сопровождалось каждый раз подрывом кормовой базы водоема-реципиента интродуцентами.

Опыт показал, что для успешного вселения сиговых рыб в водоем необходимо учитывать особенности как самого водоема, так и биологические характеристики вселяемого вида. Каковы же требования сиговых рыб к водоемам?

Как показали наши исследования (Черняев, 1991), южная граница распространения сиговых рыб совпадает с южной границей умеренного климатического пояса, характеризующегося равномерным по времени распределением осадков (рис.2, 3). Выяснилось также, что главным ограничивающим фактором является температура воды летом, превышающая 24°C. Зимой для икры сиговых нет температурного минимума и икра многих видов сиговых рыб способна вмерзать в лед и весной из нее вылупляются жизнеспособные личинки (Богданов, 1983; Черняев, 1984). Жизненно важным моментом в эмбриогенезе сиговых рыб являются сроки вылупления зародышей из оболочки. В природных условиях вылупление происходит в норме в момент наибольшего развития мелкого зоопланктона, состоящего из науплиусов и копеподитных стадий ракообразных, а также коловраток. Общим регулирующим фактором скоростей развития зародышей сиговых рыб и «цветения» водоемов весной (и, как правило, подо льдом) является интенсивность освещенности и продолжительность светлого времени суток (Черняев, 1982). При столь низких температурах развития именно световой фактор является регулятором скорости развития зародышей.

Исследования А. Р. Рубеняна и др. (1990) выявили, что освещенность ниже 50 Lx приводит к гибели 25–49% личинок севанского сига, а освещенность свыше 700 Lx — к гибели 40–91% личинок после вылупления. Только в диапазоне 50–700 Lx обеспечиваются нормальное развитие зародышей и своевременное их вылупление в момент перехода на активное питание. Показано, что отложенная икра сига погибает от избытка освещенно-

сти у дна в Малом Севане (где прозрачность воды высокая) на глубинах менее 9 м, и в Большом Севане (где прозрачность не столь значительная) на глубине менее 6 м (Рубенян и др., 1990). Световая нагрузка на поверхность горного водоема, толщина снегового покрова, экранирующего от избыточного освещения, прозрачность водной толщи и глубины предполагаемых нерестилищ внедряемого вида сига должны быть объектом исследований гидробиологов и гидрологов, исследующих водоем с точки зрения возможности обитания в них сиговых.

Другим важным условием успеха мероприятия по интродукции сиговых рыб является качество воды в водоеме. Согласно обзору гидробиологической обстановки пресноводных водоемов Северного полушария (Павлов и др., 1985) со второй половины XX века произошло обезрыбление озер. Так, вырубка лесов, осушение болот, молевой сплав древесины и топляки, загрязнение вод проточками, перелов, бездумное применение пестицидов привели в Канаде к исчезновению рыбы в 15000 озер, а в Швеции порядка 10000! Наиболее коварно действуют кислотные дожди, являющиеся продуктом металлургической промышленности и ТЭЦ. Осадки в виде смесей сернистой и азотной кислоты выпадают на олиготрофные водоемы, связывают кальций в водной среде и превращают водоем из карбонатно-кальциевого в сульфатно-натриевый. При отсутствии в воде кальция у икринок после оплодотворения и набухания не происходит затвердевания оболочек, и эмбрионы погибают во время развития (Зотин, 1961). Таким образом, при значениях pH водной среды ниже 5,5 рыба из озер исчезает полностью. Согласно исследованиям (Сахкалян и др., 1984; Черняев, Стрекозов, 1988), сиговые рыбы исключительно чувствительны к хлорорганическим пестицидам и накапливают их на порядок больше, чем другие представители ихтиофауны. Накапливаясь в богатых жиром тканях, хлорорганические пестициды высвобождаются и попадают в кровяное русло при созревании половых продуктов и в момент нереста. После нереста высокое содержание пестицидов в крови приводит к нарушению поведенческих реакций, и рыбы прекращают питаться, а через некоторое время погибают от дистрофии, как это наблюдалось в озере Севан.

Из вышесказанного видно, что под влиянием антропогенных факторов сиговые рыбы в местах обитания уже не могут поддерживать высокую численность за счет естественного воспроизводства, и ее необходимо поддерживать на рыбоводных предприятиях. Более того, в целях сохранения этих уникальных представителей ихтиофауны необходимо вести активные поиски горных изолированных водоемов, далеких от источников загрязнения. Сиговые рыбы изначально появились в горных водоемах восточной части Азиатского материка и отсюда расселились как на запад до Европы, так и переселились на североамериканский континент (Яковлев, 1961; Сычевская, 1988). Главным ограничивающим моментом расселения сиговых рыб является соленость воды, не позволившая им до сих пор заходить на нерест в реки Новой Земли и Гренландии, которые уже освоены проходным гольцом рода *Salvelinus*.

Из факторов, определяющих успешную интродукцию сиговых рыб, на первом месте, естественно, находится температурный режим водоема: для большинства видов сиговых рыб в летний период температура воды не должна превышать 24°C. Во всяком случае, глубина подбираемого водоема должна быть достаточной, чтобы имелась зона температурного скачка, ниже которой, как правило, температура воды не превышает пороговых значений, что обеспечивает возможность выживания (зону рефугии) для сиговых рыб.

Сиговые успешно натурализовались в олиготрофных и ультраолиготрофных водоёмах с глубиной нерестилищ свыше 6–9 метров, в которых икра не подвергается повышенной инсоляции. В водоёмах с повышенным водообменом приживаются виды или экологиче-

ские расы сиговых рыб, которые не чувствительны к перепадам уровня воды. В таком случае их молодь не предпримет катадромную миграцию из озера или водохранилища в случае быстрой сработки водных масс при работе турбин ГЭС, как это наблюдалось у озерно-речной пеляди, вселенной в водохранилища Российской Федерации.

На этапе предварительных исследований предполагаемого водоема-реципиента необходимо ранней весной и вплоть до распада льда провести изучение подледного «цветения» фитопланктона и убедиться в наличии коловраток и науплиальных стадий копепод в составе нанопланктона. Важны и особенности распространения в водоеме данной расы сиговых рыб и их питания. Так, байкальский омуль посольской расы в оз. Байкал обитает на больших глубинах и в половозрелом состоянии питается крупными гаммаридами и рыбой (бычками). По этой причине его интродукция была успешной только в глубоководные водоемы — Братское водохранилище и оз. Иссык-Куль. В мелких водоемах может выжить селенгинская раса байкальского омуля, которая придерживается менее глубоких мест, питается менее крупным зоопланктоном и быстрее созревает (Кухарчук, 1986).

Весьма важный момент, определивший успешное вселение молоди сиговых рыб, это соответствие размеров вселенцев и кормовых организмов. Положительные результаты интродукции достигаются при выпуске личинок в водоем только в ночное время, при выровненных температурах воды. Это позволяет личинкам в зависимости от освещенности занять ту глубину, на которой они будут менее доступны хищникам. Лучшей выживаемости сиговых способствует и выпуск личинок под лед также ночью, так как из-за положительного фототаксиса они концентрируются у проруби.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сиговые рыбы расселены циркумполярно практически по всей Голарктике от пресных вод Северного Ледовитого океана на севере и до верховий рек Обь, Енисей в Азии и бассейна Великих озер и верховий реки Колорадо в Северной Америке, проникают почти до 28° СШ, проявляя высокую экологическую пластичность. Сиги обитают в бореальной климатической зоне, характеризующейся значительной продолжительностью зимнего периода с низкими отрицательными температурами, коротким вегетационным периодом, но с достаточным увлажнением в летний период и мощным снеговым покровом в зимний, предохраняющим нерестилища от промерзания. В климатических условиях арктического и умеренного поясов определенные черты биологического прогресса демонстрируют таксоны относительно невысокого филогенетического уровня. Здесь наиболее полно проявляется широкая адаптивная радиация, относительное разнообразие жизненных форм и приспособительных типов, ярко выражены, в особенности в эмбриогенезе, адаптации пассивного характера, основанные на высокой резистентности, лабильности, отсутствии жесткой локализации фаз жизненного цикла в сезоне, т.е. на том типе отношения к среде, который можно назвать подчиненным. По этому, наиболее «выгодному» для жизни в высоких широтах пути, и шло формирование сиговых рыб за счёт личиночного типа развития и целого комплекса эмбриоадаптаций к замедленному газообмену, низким и даже отрицательным температурам среды, достаточно высокой инсоляции и длительному периоду развития. Знание этих приспособлений у сиговых рыб имеет важное значение, как в теоретическом плане, так и с точки зрения практики.

В связи с интенсивным хозяйственным освоением районов Севера, Северо-востока и Сибири происходит значительное техногенное воздействие на очень хрупкие, сильно ранимые и медленно восстанавливающиеся экосистемы Севера. Это привело к значительному ухудшению экологической обстановки во всей Голарктике, так как растительные и животные сообщества этого региона характеризуются высокой чувствительностью к загрязнению. Именно в этих регионах расположены ареалы сиговых рыб, которые являются важнейшими пищевыми продуктами местного населения. Комплексные мероприятия по расширенному воспроизводству интересующих нас сиговых рыб могут дать положительный эффект лишь в том случае, если реализуемые проекты строительства рыбоводных предприятий, применяемые биотехнические приемы и рыбомелиоративные мероприятия будут производиться на основе фундаментальных теоретических разработок и углублённого знания биологии разводимых видов рыб.

Для создания целостной концепции эколого-морфологических и физиологических особенностей эмбриогенеза сиговых рыб, исследовалось влияние параметров внешней среды: температуры, освещенности и условий газообмена зародышей байкальского омуля, нерестующего в притоках Байкала, а также байкальского, севанского и иссык-кульского озерных сигов. Как омули, так и сиги, являясь осенне-зимне-нерестующими рыбами, характеризуются широким ареалом и существованием множества различных экологических рас и группировок, и представляют собой объекты интенсивного искусственного разведения, что делает их удобными моделями для изучения эколого-физиологических закономерностей размножения и развития всех представителей сиговых рыб.

Анализ собственного материала и литературных данных позволил сделать предположения о путях образования семейства сиговых рыб и расселения в постледниковую эпоху, учитывая особенности их морфогенеза «подчиненного» типа, столь свойственного многим процветающим пойкилотермным жизненным формам в бореальных регионах Го-

ларктики. Принята и экспериментально исследована гипотеза И.Г.Юданова (1939) о возможности нормального развития икры сиговых рыб в «пагоне», будучи замороженной в лед с момента нереста и до вылупления эмбриона из оболочки. Этот феномен изучен как с точки зрения криобиологических, так и с фотобиологических позиций и рассматривается как факультативный путь эмбрионального развития сиговых рыб. Икру сиговых рыб отличает холодостойкость и светолюбивость, в то время как эмбрионы остальных лососевидных рыб не способны переносить отрицательные температуры и воздействие прямой солнечной радиации. Вероятно, эта особенность сигов, отличающая их от лососевых и других рыб иной систематической принадлежности, связана с обнаруженным в желточном мешке эмбрионов только сиговых рыб водорастворимым пигментом – цитохромом  $\beta_{560}$ , являющимся биохимическим маркером этого семейства.

Присущий сиговым рыбам личиночный тип развития позволяет им за счет высокой плодовитости поддерживать многочисленность вылупившихся личинок, которым эндогенных запасов питательных веществ хватает лишь на скат с нерестилищ и переход на активное экзогенное питание, для дальнейшего метаморфоза. Личиночный тип развития сопряжен с высокой смертностью, которая компенсируется значительной пластичностью молоди сиговых рыб сразу после вылупления по отношению к внешним факторам среды как по темпу метаморфоза, так и за счет физиологических и поведенческих реакций личинок. Сформировавшиеся в процессе эволюции эмбриоадаптации сиговых рыб к холоду и высокой инсоляции позволяют им успешно развиваться и существовать в областях с умеренным, резко континентальным климатом северных широт.

Зародыши сиговых рыб обладают свойством пагофилии, что отражено в низком уровне дыхательного обмена, обеспечивающего развитие зародыша в условиях ограниченной диффузии газов через кристаллы льда. Именно в состоянии «пагона» при низких температурах роль солнечного фактора, определяющего темп эмбрионального развития, становится ведущей по сравнению с температурным. После завершения этапа органогенеза эмбриона солнечная радиация уровнем своей интенсивности и продолжительностью определяет скорость эмбрионального развития сиговых рыб и приурочивает вылупление эмбрионов из оболочек и скат с нерестилищ в оптимальную фенологическую фазу водоема для обеспечения постэмбрионального метаморфоза и перехода личинок на активное питание за счет внешних источников — зоопланктона, состоящего из инфузорий, коловраток и науплиальных стадий копепод.

С применением разработанной автором оригинальной методики бокового микроскопирования постадийно и поэтапно исследованы эколого-морфологические особенности эмбрионально-личиночного развития байкальского омуля, байкальского озерного сига и весенненерестующего баунтовского сига. При этом были обнаружены и описаны провизорные органы:

а) Перибластический синус — обнаружен не только у зародышей байкальского омуля и байкальского озерного сига, но и у всех позже исследованных зародышей сиговых рыб, имеющих дискоидальный тип развития яиц. В виде полости он существует с начала процесса эпиболии перидермы по желтку и исчезает на этапе формирования жаберно-челюстного аппарата эмбриона.

б) Провизорный орган эмбрионального кроветворения — кроветворный мешочек, образованный рудиментом правой желточной вены, накапливающий форменные элементы крови после начала пульсации сердечной трубки еще до образования замкнутой эмбриональной системы кровообращения, что свидетельствует об адаптации эмбрионов сиговых рыб к условиям низкого содержания кислорода и к замедленному газообмену.

Такое депо форменных ядерных элементов крови обеспечивает выключившемуся эмбриону возможность активно плавать, охотиться на зоопланктон и успешно проходить личиночные этапы метаморфоза.

Исследованы закономерности дыхания зародышей и личинок сиговых рыб в процессе развития на примере байкальского омуля, установлено, что потребление кислорода и выделение углекислоты нарастает постепенно по мере увеличения массы эмбриона. Уровень дыхательной активности зародышей сиговых рыб ниже в сравнении с дыхательной активностью эмбрионов рыб другой систематической принадлежности, что позволяет эмбрионам сиговых рыб весь период развития находиться при низких концентрациях кислорода и слабой проточности или ее отсутствии, будучи инкапсулированными в лед и находясь в состоянии «пагона».

В экспериментах по воздействию постоянных и переменных температур на темп развития и морфологические признаки байкальского омуля на этапах эмбриогенеза, выявлен феномен торможения развития при повышении температуры на этапе органогенеза при обрастании желтка перидермой зародыша. Это явление предположительно рассматривается как приспособление к предотвращению преждевременного вылупления эмбрионов (в случае затяжной теплой осени) в середине зимы, когда еще не сформировался зоопланктон.

Установлено, что в темноте нормальное развитие эмбрионов сиговых рыб невозможно, а избыток светового излучения также вызывает гибель зародышей. Как солнечная радиация, так и воздействие искусственными источниками света аналогично действию тепловой энергии: ускоряет процесс развития и приводит к образованию меньшего числа туловищных сегментов эмбриона, по сравнению с зародышами, развивающимися при меньшей освещенности. На основании полученных результатов по воздействию света с различной периодичностью на икру сиговых рыб, появилась возможность управлять скоростью развития эмбрионов при искусственной инкубации и выпускать личинок сиговых рыб в естественно обусловленные сроки, обеспечивая их максимальное выживание в естественной среде без дорогостоящего подращивания.

## ПОСЛЕСЛОВИЕ

Настоящая работа не смогла бы появиться на свет, если бы не произошел целый ряд событий, и не встретились на моем пути личности, оказавшие на мою судьбу и научные изыскания определенное (будем говорить только о положительных персонажах) благотворное влияние.

Мое первое знакомство с сиговыми рыбами произошло в 1955 году на возглавляемой в то время членом-корреспондентом АН СССР Георгием Васильевичем Никольским кафедре ихтиологии Биолого-почвенного факультета Московского Государственного университета им. М.В. Ломоносова на Ленинских горах (ныне снова Воробьевых).

Профессор Сергей Григорьевич Крыжановский, перед тем как взять надо мной руководство курсовой работой, достал из инкубационного аппарата Чеза икру развивающегося сига-лудог и попросил меня, глядя в микроскоп, изобразить увиденное на бумаге. Не имея никаких представлений о технике рисования эмбрионального развития, я цветными карандашами довольно удачно отобразил увиденное, чем будущий руководитель моей курсовой, дипломной работой и аспирантурой был вполне удовлетворен.

Сотрудники кафедры обучали нас и помогали в сжатые сроки освоить все хитросплетения науки — это профессора Владимир Дмитриевич Лебедев, Георгий Сергеевич Карзинкин, Сергей Григорьевич Крыжановский, Борис Петрович Мантейфель, Сергей Гаврилович Соин, Борис Иосифович Черфас, а также Алла Петровна Макеева, Зоя Модестовна Калашникова, Мирза Кришьяновна Круминьш, Григорий Семенович Мелехов и многие другие.

Следующее мое знакомство с сиговыми рыбами и с инкубационным процессом байкальского омуля произошло летом 1956 г. После студенческой практики в Азербайджане на Куринском экспериментальном (КЭОРЗ), а затем на Усть-Куринском осетровых рыбодоводных заводах, где мы — студенты-практиканты познакомились с патриархом науки по осетровым рыбам профессором А.Н. Державиным (1878–1963), я вместе с доцентом кафедры ихтиологии С.Г. Соиным поехал на Байкал исследовать эмбриональное развитие черного байкальского хариуса.

Рыбоводный пункт на реке Большая Язовка был организован старшими рыбододами Большереченского омулевого рыбодоводного завода П.С. Стариковым и В.А. Ключниковым. Здесь, на разъезде Прибой Восточно-Сибирской железной дороги я прошел хорошую школу ихтиолога-эмбриолога. Завершив исследования байкальского хариуса, я переместился в район Большереченского рыбодоводного завода (станция Посольск, село Большая речка, Бурятской АССР — ровно 5555 км от Москвы по железной дороге!). Директором старого, построенного еще в 1926 году К.Н. Пантелеевым деревянного рыбодоводного завода стал выпускник Мосрыбвуза Дмитрий Самойлович Норенко — ученик Бориса Иосифовича Черфаса, создателя отечественной рыбодоводной науки. В то время завод был еще оснащен шестиярусными (с целью максимальной экономии воды) стойками с аппаратами Вейса для инкубации икры омуля. В настоящее время этот современнейший и крупнейший в мире сиговый рыбодоводный завод обладает наиболее эффективными нерестовыми и инкубационными цехами и аппаратурой и располагает первоклассными кадрами рыбодоводов. Там разработана и внедрена биотехника экологически обоснованного, контролируемого в заводских условиях естественного нереста байкальского омуля по методу Н.Ф. Дзюменко.

Во время преддипломной практики на реке Амур в 1957 году отряд студентов и сотрудников кафедры ихтиологии Биофака МГУ под руководством А.П. Макеевой в составе

Советско-китайской рыбохозяйственной экспедиции проводил исследования ската личинок пелагофильных рыб по рекам Сунгари и Амуру. Личинок сиговых рыб наш отряд не обнаружил, но был приобретен бесценный опыт проведения исследований ската личинок рыб на одной из крупнейших рек мира.

По окончании Университета в 1958 г. я поехал работать на Байкальскую лимнологическую станцию Восточно-Сибирского филиала Академии Наук СССР в пос. Лиственничное на Байкале у истока Ангары. В то время в основной состав сотрудников входили озероведы ленинградской школы, основанной еще Глебом Юрьевичем Верещагиным. Возглавлял станцию дендрохронолог Григорий Иванович Галазий. В этом маленьком коллективе самоотверженно трудились гидролог, один из создателей дороги жизни на Ладоге В.М. Сокольников, гидрохимик И.В. Глазунов и К.К. Вотинцев, ихтиологи Е.А. Коряков и Б.К. Рекстиньш, гидробиологи О.М. Кожова, М.Ю. Бекман, А.Я. Базикалова — супруга недавно скончавшегося Д.Н. Талиева, геоботаник Л.Н. Тюлина, геоморфолог Н.А. Флоренсов, палеонтолог С.М. Попова. Из молодых лимнологов особенно выделялись будущий первый биокибернетик В.В. Меньшуткин, гидрофизик П.П. Шерстянкин, климатологи Н.П. Ладейщиков, М.М. Выхристюк, геолог В.И. Галкин и географ Валентина Ивановна Галкина — бессменный экскурсовод музея Байкаловедения.

В Иркутском медицинском институте неоценимую помощь мне оказали зав. кафедрой анатомии, профессор, гематолог Вадим Александрович Флоренсов (помогший мне разобраться с открытым мною у сиговых рыб временным органом кроветворения) и А.А. Майборода, бывший в те времена заведующим ЦНИЛа при Медицинском институте, обеспечивший помощь в гистологических исследованиях эмбриогенеза байкальских сиговых и бычковых рыб.

Исключительно глубокое влияние на направленность моих исследований эмбриогенеза байкальских рыб оказал профессор Иркутского университета Кузьма Иванович Мишарин. Этот самородок, потомок сосланного на Верхнюю Лену (без права заводить семью) сподвижника имама Шамиля — плод сердечных отношений чеченца и тунгуски, был воспитан купцами Мишариными. В Первую Мировую войну К.И. Мишарин служил кочегаром на эскадренном миноносце «Пересвет», который был торпедирован на траверзе Александрии у берегов Египта. Пробыв в сентябрьской воде Средиземного моря несколько часов, он был подобран английским кораблем и доставлен во Францию, воевал с немцами в Русском корпусе. После Октябрьской революции в 1917 году он вместе со многими русскими моряками, через Англию, был доставлен в Архангельск и уже из Питера с отрядом балтийских матросов прибыл укреплять советскую власть в Иркутск, где затем поступил на Рабфак. Вся свою сознательную жизнь ученик профессора В.К. Солдатова К.И. Мишарин, обладавший исключительным трудолюбием и тонкой научной интуицией, посвятил исследованию воспроизводства байкальского омуля.

Во время моей работы в Лимнологическом институте Восточно-Сибирского отделения АН СССР в поселке Лиственничное на Байкале (1958–1971 гг.) проводились исследования в рыбоводный сезон 1959–60 — на базе Большереченского рыбоводного завода и в 1960–61 — на Сарминском рыбоводном заводе, где кроме омулевой икры инкубировалась икра байкальского озерного сига. Весной и летом 1960 г. на реке Фролихе на Северном Байкале изучалось эмбриональное развитие черного байкальского хариуса. В 1962 г. совместно с сотрудниками Центрального производственно-акклиматизационного управления Главрыбвода Минрыбхоза СССР (ЦПАУ) принимал участие в искусственном разведении байкальского осетра и пуске в строй действующих Бельского рыбоводного завода на Братском водохранилище.

С 1966 по 1971 год мною проводились исследования эмбрионеза живородящих голомянок (малой и большой), песчаной и каменной широколобок, желтокрылого и длиннокрылого бычков-подкаменщиков и большеголовой широколобки (*Batrachocottus*). Голомянок добывал с борта экспедиционного судна «Верещагин» тралом Айзекс-Кидди, а бычков-подкаменщиков с применением водолазной техники при помощи моих друзей — исследователей Николая Сергеевича Резенкова и Вадима Абрамовича Фиалкова, обследовавших на стационаре Большой Ушканий остров свал глубин до 90 метров (!) в поисках кладок икры длиннокрылого бычка.

После прохождения по конкурсу в Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова (ИЭМЭЖ АН СССР) в 1971 г. исследования, связанные с эмбриогенезом сиговых рыб, были продолжены в 1972 г. на Бурдугузском рыбноводном заводе на Ангаре, в 1976 г. на Большереченском заводе, в 1977 г. на Белом море и в Карелии. В 1981 и 1983 годах с целью изучения биохимических особенностей впервые открытого нами цитохрома  $\beta_{560}$ , проводились исследования икры сига на озере Севан в Армении (Карчахпюрский рыбноводный завод) и на озере Иссык-Куль в Киргизии (Каракольский рыбноводный завод).

Неожиданную и своевременную помощь я получил в семидесятых годах от директора Биолого-почвенного института во Владивостоке Николая Николаевича Воронцова. Мою статью, посвященную возможности развития икры сиговых рыб, будучи замороженной в лед — в состоянии «пагона», он опубликовал в сборнике «Биологические проблемы Севера» (Магадан, 1971). Серьезное осмысление собранных материалов произошло после их обсуждения с бывшим заведующим лабораторией ВНИРО Сергеем Ипполитовичем Дорошевым и заведующим лабораторией Молекулярной биологии Борисом Михайловичем Медниковым, оказавшим на мою дальнейшую научную деятельность серьезное влияние.

В 1990 г. на Ученом совете ВНИРО по собранным материалам защищена докторская диссертация на тему «Эколого-физиологические особенности размножения и развития сиговых рыб». Официальными оппонентами выступили доктора наук Л.Б. Кляшторин, Б.М. Медников, (которого по болезни заменил А.А. Нейфах) и Н.Д. Озернюк.

# SPECIFIC FEATURES OF COREGONID FISHES EMBRYONIC DEVELOPMENT

## INTRODUCTION

The diversity of conditions of the spawning and development of fish at early stages of ontogenesis allowed S.G. Kryzhanovskii (1948) to classify fish according to ecological specific features of reproduction. *Pelagophils* are fish whose embryogenesis takes place in freely in the water column or near its surface (neuston). *Phytophils* spawn eggs on a live or dead vegetative substrate. *Lithophils* deposit eggs on rocky surface, either as placer deposits or as a clutch, and *psamophils* disperse eggs in sand. *Ostracophils* place eggs into the pallial cavity of bivalves or under the carapace of crabs. The group of live-bearing fish that bear developing eggs in the body cavity until the embryos hatching from the envelope is a peculiar ecological group. E.K. Balon, the disciple and follower of S.G. Kryzhanovskii, elaborated the most complete classification of reproductive groups of fish (Balon, 1975, 2002). All of the known fish species were united by him into three ecological sections: (1) those not guarding eggs, (2) those guarding eggs, and (3) those bearing eggs. The first ecological section is subdivided into two ecological groups — dispersing eggs and hiding eggs. The second section of fish, *guarding* clutches of eggs, is subdivided into fish displaying parental care of the clutch and fish hiding eggs (nesting). The third ethological section, *bearing*, is also subdivided into two ecological groups: bearing eggs beyond the body cavity, including the buccal cavity (Cichlidae) and stomach (Siluridae), and bearing eggs within body cavity (live-bearing). Each ecological group includes several reproductive guilds characterized by the type of spawning substrate and specific features of early ontogenesis.

In Balon's opinion, the evolution of Pisciformes reproductive methods took place beginning from the lower Cambrian, from the pelagophilous type to fish species guarding and bearing progeny, beginning from the Silurian Period. The concept of reproductive guilds is to a certain degree correlated with the evolution of fish reproduction strategies consisting of a transition from small and unprotected fish species with a high fecundity of spawners to a mode of fish reproduction with large eggs and low female fecundity. Large eggs and the juveniles that hatch from them are fitted with more efficient mechanisms of protection from external unfavorable factors compared to fish reproducing according to the larval type with small eggs. This approach allowed Balon (1975), following B.S. Matveev (1940) and T.S. Rass (1948), to substantiate the existence of two types of ontogenesis — direct and indirect, i.e., fry and larval types of postembryonic development.

In eggs and embryos of the listed ecological groups of fish, there are adaptations for specific features of conditions of development: the strength and diameter of the primary envelope and the degree of adhesiveness of the secondary envelope (Zotin, 1961; Rubtsov and Chernyaev, 1979), the sizes of perivitelline space, and ratio of the weight of plasma and embryonic yolk determining the rate and type of embryogenesis. The different degree of egg coloration and the composition of carotenoid pigments (Makeeva, 1992; Mikulin, 2000) also determine the level of passive resistance of fish embryos to external damaging environmental factors.

The spawning of most freshwater fish occurs in spring and summer. Coregonid fishes that spawn in autumn stand by themselves. O.A. Lebedeva (1974) demonstrated that, all factors

being equal, more intensively pigmented eggs of coregonids developed more slowly than those less decorated with carotenoid pigments. Yolk structure and composition, the presence, amount and location of spheromes, the degree of pigmentation, and the composition of the egg pigments, the influence of the environment on the water and gas exchange of the embryo, and the response of the embryo to the temperature factor determine the possible boundaries of the reproductive conditions. The mineral composition of the aquatic medium, pH, light and mechanical impact also affect embryogenesis of coregonid fishes (Meshkov and Lebedeva, 1976).

The knowledge and comprehension of aspects related to specific features of ecological groups of fish reproduction are discussed in papers of the authors who continued the studies of S.G. Kryzhanovskii (1948) and V.V. Vasnetsov (1953). These are the studies of A.I. Zotin (1961), M.V. Gulidov (1963), I.I. Smol'yanov (1957,1966), S.G. Soin (1968,1981), A.I. Smirnov (1975), B.M Mednikov (1962), A.E. Mikulin (1978, 2000), V.V. Makhotin (1982), P.N. Reznichenko (1982), A.P. Makeeva (1992), D.A. Pavlov (2007), and several other Russian and foreign researchers offish embryology.

Coregonid fishes have developed adaptations to survival under conditions of negative temperatures and the prevention of water freezing in the cell protoplasm This paper considers the mechanisms of survival for eggs of autumn-spawning coregonids Its purpose is to order and systematize ecologo-morphological data of studio of embryonic-larval development of this group of fish important for freshwater ecosystems. The fundamental studies of L.K. Lozin-Lozinsky (1972), performed on insects and invertebrates, served as a stimulus for the study of the ecology of the reproduction of coregonid fishes.

## **ECOLOGICAL SPECIFIC FEATURES OF COREGONID FISHES EMBRYOGENESIS**

Our studies embraced the reproduction and development of Arctic cisco (*Coregonus autumnalis* Pallas, 1776), Baikal lake whitefish (*C. lavaretus* Linnaeus, 1758), spring-spawning whitefish (*C. l. baunti* Muchomedijarov, 1945), round whitefish (*Prosopium cylindraceum* Pallas, 1784) and Pereslavl cisco (*C. albula* Linnaeus, 1758) (Tcherniaev, 1971, 1982, 1984, 1991, 2007; Cherniaev and Pichugin, 1999; Rusanov et al, 2003). Throughout the autumn spawning and the slush ice run and freezing after fertilization and swelling, the eggs of all these fish species are capable of embedding in the ice and of developing normally until spring, up to the hatching of viable larvae. These data are supported by V.D. Bogdanov's observations (1983, 2006) of the reproduction conditions of peled (*C. peled* Gmelin, 1789), broad whitefish (*C. nasus* Pallas, 1776), tugun (*C. tugun* Pallas, 1814), and Siberian whitefish (*C. lavaretus pidschian* Gmelin, 1788) in the Manya River basin tributary of the Lower Ob. The results of these studies are supported by the observations of I.G. Yudanov (1939), who affirmed freezing of the spawning grounds (to a depth of 1.5 m) of the Ob cisco (*C. sardinella* Valenciennes, 1848) without destructive consequences for its progeny.

According to the studies of K.I. Misharin (1953), up to 60% of the spawning grounds of Arctic cisco spawning in the rivers-tributaries of lake Baikal, Upper Angara, and Kichera freeze down to the bottom. In the winter period, this author discovered at ice-free cisco spawning grounds that 72% of developing eggs were glued to cobble at a current velocity of 70–80 cm/s, 12% to small pebble (current velocity of 50 60 cm/s), 5% of eggs were located on sand (current velocity of 10–30 cm/s), and 11% on silt sediments (water velocity up to 10 cm/s). According to our data (Chernyaev, 1971). in a considerable part of the Arctic cisco spawning grounds located on the coastal sands of Mukhor Bay in Maloe Sea of Baikal (Krogius, 1933), eggs embed in tire

ice, growing down to the bottom, passively protecting themselves from consumption by bottom broad whitefish (Cottidae), Baikal sculpins (Gammaridae), and planarians (Turbellaria).

It was established (Zyus'ko et al., 1992; Rusanov et al. 2008), that the spawning of round whitefish (*P. cylindraceum* Pallas, 1784) occurs immediately at the moment of slush ice run, before river freezing. Large (diameter of 4–6 mm) eggs of the round whitefish have a ratio of the volume of embryonic plasma and the yolk sac of an order of 1/70 and a vast perivitelline space, as in the eggs of Thymallidae (“polylecithal” type). In coregonid fishes, the common ratio of plasma tubercle to yolk volume varies within 1/3–1/30 (Meshkov and Lebedeva, 1976). The eggs of round whitefish develop according to a “grayling” type (Soin, 1981), i.e., they are extremely sensitive to sharp mechanical impacts at stages of organogenesis and overgrowing of the yolk with embryonic periderm at epiboly. They stably freeze in the ice column and pass the entire remaining period in an immobile state, which provides them protection from mechanical impacts leading to breakage of the yolk cytoplasmatic envelope and embryonic death. Close parameters of the egg structure are inherent to still another species of coregonid fishes — the broad whitefish (*C. nasus* Pallas, 1776) and muksun (*C. muksun* Pallas, 1814), which deposit their rather large eggs also at the moment of ice freezing. Such adaptation saves eggs from consumption by fish and aquatic invertebrates and saves the embryo from winter kill phenomena conjugated with a low oxygen content, high water concentrations of humic acids and other products of the decomposition of organic matter, including technogenic pollution from industrial enterprises.

Note that artificial reproduction of the listed species of coregonid fishes encounters a high mortality of eggs upon incubation in flow-type (water-jet) Weiss apparatuses because of the hydraulic stroke on the mixed mass of eggs. Water delivered to the device under pressure causes breakage of the embryonic yolk's cytoplasmatic envelope, especially at the stage of the overgrowing of the yolk with embryonic blastoderm.

The overwhelming majority of coregonid fishes spawn in autumn and winter, and their eggs throughout winter develop more often under ice. There are some species of coregonids that have retained features of their ancestors and spawn in the spring period (in March–April), as occurs in whitefish (*C. lavaretus bauntii* Muchomediarov, 1948), but nevertheless under ice (Mukhomediarov, 1948; Reshetnikov; 1980; Chernyaev and Pichugin, 1999). Canadian ichthyologists (Henault and Fortin, 1990). studying the reproduction of lake herring (*C. artedii* Lesueur) in Lac de Ecorces and Quebec Province, found that the spawning of the given species takes place from the end of May to mid-June at depths lower than 20 m, lower than the zone of a temperature jump, at a temperature of 5.7–6.8°C. The development of eggs continues for 72 days in liquid surface silt at an oxygen content of 7.52–11.04 mg/L. The hatching of larvae with a length of 9.9 mm occurs in August at a water temperature of 24°C near the surface.

## EMBRYONIC DEVELOPMENT IN ICE

I.G. Yudanov (1939), studying the reproduction of cisco in Ob Inlet, found that eggs fertilized in the period of ice freezing are capable of embedding in ice and enduring negative temperatures. In spring, viable larvae hatch from them. In addition, he suggested that the time of hatching is determined by the sunlight intensity.

In experiments on the impact of negative temperatures close to 0°C on developing eggs of Arctic cisco at the stage of organogenesis (Chernyaev, 1971), the following results were obtained. Rapid embedding in ice at an exposure of 2 h and a temperature of –4°C provided 100% survival of the Arctic cisco embryos, but at a slow embedding in ice up to –2°C, egg mortality

was 85%. At a temperature decline to  $-6^{\circ}\text{C}$ , at rapid and slow freezing, complete embryonic death occurs because of the outflow of perivitelline fluid at  $0^{\circ}\text{C}$  through the egg's envelope. At rapid embedding, dehydration of the perivitelline space is also observed, but incapsulation into the ice occurs so fast that the egg's envelope remains practically spherical; it does not come into contact with the embryonic body, which hinders the process of damaging the embryonic tissues. As for a temperature of  $-6^{\circ}\text{C}$ , even for a mobile embryo, it is lethal. In nature, the transition of eggs to "pagon" occurs at earlier stages of development: fertilization, swelling, and early stages of the stage of blastodisk fission. Embedding in takes place at maximum values of turgor of the eggs' envelopes, enduring a crushing load of 1.5–2 kg, as was found for eggs of the Arctic cisco and Baikal lake whitefish (Chernyaev, 1971, 1974, 1977, 1982, 1990).

Mechanisms protecting the animal body from the damaging effect of low and negative temperatures were comprehensively considered by L.K. Lozin-Lozinsky (1972) for invertebrate animals and insects. These researchers demonstrated that external water crystallization upon the rapid cooling of body tissues limits the degree of overcooling of intracellular protoplasm. Simultaneously, an increase in protoplasm viscosity at the outlet of water molecules through cellular membranes into intercellular space leads to a considerable decrease in the threshold of overcooling, while freezing of the protoplasmatic liquid in animal tissue cells can not occur at all.

An embryo's resistance to overcooling can be promoted by the presence in the yolk of unsaturated fatty acids, mucopolysaccharides, and pigments preventing the formation of rudiments of ice crystals — nuclei. De Vries (De Vries et al., 1982) found that the low point of the freezing of tissue liquids of Antarctic fish existing in a marine medium with a temperature below  $-3^{\circ}\text{C}$  is determined by biochemical compounds: antifreezes (glycopeptides) consisting of repeating three amino acids (alanine-alanine-threonine) and disaccharide covalently bound with a third amino acid (threonine). The distinction of these antifreezes consists mainly in the length of the molecule chain. The largest molecule has a molecular mass of 33700 Da, and the smallest, 2600 Da. These compounds adsorb water molecules at crystallization centers preventing formation in the cell protoplasm of crystal rudiments — nuclei, increasing antifreeze tissue stability 200–300 times compared to solutions of the same concentration, but devoid of glycopeptides. It was also established that stability in overcooling is different at early stages of development the most stable air the earliest and latest stages of embryogenesis (Eastman and de Vries, 1987). In the eggs of coregonid fishes, similar antifreezes were not found; however, a high content of proteins, fats, and carbohydrates in the yolk (Kamler, 1992), and especially of mucopolysaccharides in the perivitelline fluid, in our opinion, should promote its high antifreeze stability. More than half of the fatty inclusions coregonid fish eggs consist of cholesterol and decitine (Petrenko, 1977)

It is known that ice conduction of heat (as of light) is rather high. While its surface layers, depending on the thickness of snow cover, are a zone of heat loss to the atmosphere, the ice sites near the bottom receive heat from the underchannel flow water or from near-bottom water masses having a positive temperature. Thus, coregonid fish eggs located in the ice column are protected from freezing by the heat flow directed from the bottom to the water body surface.

## **TEMPERATURE EFFECT ON THE EMBRYOGENESIS OF COREGONID FISHES**

For all fish spawning in spring and autumn, there is a common regularity. An increase in water temperature in natural limits causes an acceleration of the development process, while a temperature decrease leads to its retardation. However, for autumn-spawning coregonids at ear-

ly stages of development, a reverse dependence was observed: an increase in water temperature within 2–44° led to retardation of the overgrowing of the yolk sac with embryonic blastoderm and the formation of myotomes (Colby and Brooke, 1970; Lebedeva, 1974; Chernyaev, 1982; Gorodilov, 1988). The following regularity was revealed: for coregonid fishes spawning in autumn, embryos can develop and viable progeny can hatch at increased temperature values in a case when the initial stages of embryogenesis pass against a background of a temperature decrease, which corresponds to the dynamics of changes in the natural regimen of development (Muntyan, 1976).

With respect to the Arctic cisco, the effect of temperatures 0.5°C and 3.0°C on embryogenesis was studied. It was established that blastodisk fission takes 9 days at 3°C and 14 days at 0.5°C, or five days longer, i.e. at the fission stage, the impact of low temperature is similar to the response of the eggs of spring-spawning fish. At the subsequent stage of yolk overgrowing (epiboly), the impact of increased temperatures caused retardation of the process of epiboly of the cellular material. For instance, the process of overgrowing until the locking of the yolk plug took 16 days at a temperature of 0.5°C and 18 days at a temperature of 3.0°C, i.e., two days longer (Chernyaev, 1982).

G M. Ignat'eva (1979) also demonstrated that in relative units of  $t_0$  (detlafs), the duration of the yolk sac overgrowing in fish such as peled and broad whitefish increases at a temperature increase. Retardation of the development rate during a water temperature increase for autumn-spawning fish is apparently an adaptation that protects larvae from prematurely hatching from envelopes and their outlet into the external environment under conditions unfavorable for survival (Chernyaev, 1968; Gorodilov, 1988; B.M. Mednikov, 1962) observed a similar response to a temperature increase during the metamorphosis of small crustaceans *Calanus finmarchicus* in the Barents Sea. In some cases, the life activity of poikilothermal (exothermic) organisms is relatively independent of the environmental temperature, and lower temperatures in cold-water animals cause a higher level of metabolism (Slonim and Ibragimova, 1980).

At 3°C, segmentation of embryonic mesoderm proceeds more rapidly than at a lower temperature. Up to the moment of the locking of the yolk plug at 3°C, there are 16–17 myotomes in the embryonic body, and there are 14–15 at 0.5°C. At a low temperature of 0.5°C the process of segmentation terminates by the 73-rd day of development in the presence in the embryonic body of 70–71 segments. At a higher temperature of 3°C, relative retardation of the rate of development stops by the 45–50th day, embryogenesis accelerates again, and embryonic body segmentation ends by the 60–61st day of development. The number of myotomes in this case averages 65, supporting the “Second Jordan Rule”, which says that the number of meristic characters (trunk segments, vertebrae, rays in fins etc.) in progeny borne from fish embryos developed at higher water temperatures is smaller compared to the progeny of the same fish species that developed at lower water temperatures (Jordan, 1891).

## RESPIRATORY ACTIVITY OF EMBRYOS OF COREGONID FISHES

At the moment of freezing of water in crystalline ice because of freezing out, a small amount of salts and gases remains. For instance, in a meter layer of Baikal ice, the oxygen content in the upper layer is 3.9, in the middle is 2.2, and in the lower layer is 3.7 mg/kg (Chernyaev 1971, 1977). Studies of the gas exchange and respiratory activity of the developing eggs of the Arctic cisco (Meshcheryakova and Chernyaev, 1963) and the eggs of inconnu (*Sienodus leucichthys* Guldenstadt, 1772) (Stroganov, 1987) revealed an extremely low respiratory activity in the period of ice captivity. This promotes the long-term existence of coregonid fish eggs in the “pagon”

state, given the fact that diffusion of gases through the ice is present but extremely slowed down. Total oxygen consumption in the process of egg development gradually increases without considerable drops in respiration intensity from stage to stage, beginning from 0.1 at the fission stage and to 0.54 mg of oxygen per 1000 eggs per hour at the hatching stage.

Experiments in closed vessels upon a gradual decrease in oxygen content revealed considerable opportunities for embryos to overcome oxygen insufficiency (remaining alive at 1.3–1.5 nig/L of oxygen for a long time under conditions of flowage). This indicates the adaptability of Arctic cisco eggs to develop under conditions of low oxygen content, weak flowage, and a low level of total gas exchange, i.e. under conditions most typical of “pagon”. Considerable carbon dioxide emission (0.65 mg of carbon dioxide per 1000 eggs per hour) in cisco embryo respiration was observed only after the formation of the embryonic blood circulation system immediately after hatching from the envelope (Meshcheryakova and Chernyaev, 1963; V.P. Bil’ko, 1973) established that carbon dioxide is an essential component of developing embryo respiration: its defined amount stimulates motor centers of the central nervous system to the muscular activity of an embryo, without which the normal process of hatching from envelopes is impossible.

To develop at the low oxygen content in the water, coregonid fish embryos in the process of evolution have developed several adaptations and temporary respiratory organs associated with the embryonic system of circulation. S.G. Kryzhanovskii (1948) and N.G. Soin (1968) discovered and described sub-systems of capillary circulation performing the respiratory function: pseudobranches in the eyes, pericardium surface, capillary network of vessels of yolk sac, pectoral and unpaired fins, intestinal tube, and segmental vessels. A specialized hemopoietic organ at the site of the reduced right vitelline vein, which is connected by the right Cuvier’s duct with the venous sinus of the embryonic heart, is found exclusively in coregonid fish embryos (Chernyaev, 1964, 1982). This provisory organ, lined with endothelium and formed before the formation of the closed embryonic system of circulation, produces and accumulates blood corpuscles—erythroblasts, hemocytoblasts and leukocytes. In addition, a network of capillary vessels is found in coregonid fish larvae, extending over the surface of the caudal fin fold with a decrease in the respiratory network of capillary vessels of the yolk sac surface at its resorption. The degree of provisory embryonic respiratory organ development in coregonid fish embryos is in a reverse dependence on medium saturation with oxygen. An improvement in the gas exchange is also promoted by an increase in the permeability of the egg envelopes upon excretion by the glands of the embryo-hatching enzyme hyaluronidase at the formation stage of embryonic circulation system and before hatching (Buznikov, 1961; Meshcheryakova and Chernyaev, 1963; Rubtsov and Chernyaev, 1979).

The adaptation of coregonid fish eggs to development under conditions of “pagon” manifests itself in a low level of oxygen consumption and carbon dioxide emission, a smooth course of changes in the respiratory functions of provisory organs, and a timely accumulation of blood corpuscles in the hemopoietic sac before the formation of a closed embryonic circulation system (Reznichenko, 1982).

## **WATER-SOLUBLE ENZYME OF CYTOCHROMES**

In coregonid fish embryos, we revealed a specific yolk pigment—the water-soluble enzyme hemoproteid cytochrome  $\beta_{560}$  (Chernyaev et al., 1968, 1990; Valyushok et al., 1993). The spectral characteristics of live, nonswollen and unfertilized eggs of coregonid fishes demonstrated that cytochrome is initially in a restored form and has maximums of saturation for  $\alpha$  — 560, for  $\beta$  — 530, and for  $\gamma$  — 428 nm. After soaking and swelling, the eggs of cytochromes are

present in an oxidized form and have only one maximum of consumption in  $\gamma$  band — 410 nm. Cytochrome  $\beta_{560}$  is found starting from maturity stage III of female gonads. Present in ovicells in female gonads in a restored form, cytochrome  $\beta_{560}$ , passes to an oxidized state at spawning and at the immersion of ovicells in water. In the process of development, the cytochrome is retained up to the larval hatching, though its amount decreases, which is related to resorption of the yolk sac. In tissues of the muscles, liver, blood, and kidneys of mature coregonid fishes, cytochrome  $\beta_{560}$  is completely absent.

The cytochrome content in the eggs of different coregonid fish species differs significantly: the lower the temperature values are at which embryonic development takes place, the greater the amount of enzyme is in the yolk. For instance, in the cisco eggs spawning in the rivers of Taimyr, its amount is greater than in Arctic cisco eggs. However, the cytochrome content also strongly varies in different races of Arctic cisco: for instance, in the eggs of the ambassadorial race spawning in short, freezing tributaries of Baikal, there are more cytochromes of the b-type than in the eggs of Selenga race spawning in the high-water Selenga River. The difference in the concentration of this hemoproteid is most considerable in representatives of the genus *Stenodus*: its content in the eggs of inconnu from the Yenisei River ( $0.952 \mu\text{mol/g } 10^{-2}$ ) by an order exceeds the cytochrome concentration in the eggs of inconnu from the Volga ( $0.083 \mu\text{mol/g } 10^{-2}$ ) (Cherniaev et al., 1988).

It would be quite logical to expect the presence of cytochrome  $\beta_{560}$  in eggs of Salmonidae, Thymallidae and Osmeridae, as the most closely related in a systematic aspect, and to a smaller degree eggs of Clupeidae, Esocidae and Characidae. However, in eggs of the Salmonidae — taimen *Hucho taimen* (Pallas, 1773), lenok *Brahymystas lenok* (Pallas, 1773), chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), trout *Salmo ischchan* Kessler; Thymallidae — white Baikal grayling *Thymallus arcticus brevipinnis* Svetovidov, 1931, and Arctic grayling *T. arcticus* (Pallas, 1776); Osmeridae — Arctic smelt *Osmerus mordax* Mitchell, and smelt of the Baltic Sea *Osmerus eperlanus* L., this hemoproteid was not found. In eggs of the burbot *Lota lota* L., Arctic cod *Boreogadus saida* Lepechin. and Norway pout *Tricopterus esmarki* Vil., whose reproduction takes place at temperatures close to  $0^{\circ}\text{C}$ , cytochrome was not found either. In eggs of the live-bearing Cyprinodontidae, Percidae and Comephoridae, during whose development the gas exchange of embryos is provided by a whole set of adaptations, this hemoproteid was not found. The eggs of Cyprinidae, Pleuronectidae, and Cyclopteridae, colored with carotenoid pigments, during are rather intensively irradiated by solar radiation development. Nevertheless, cytochrome  $\beta_{560}$  was not found in them. Only in eggs of the Atlantic herring (*Clupea harengus harengus* L.) was cytochrome of C-type found. Thus, cytochrome discovered only in eggs of the Coregonidae is a biological marker of this family (Chernyaev et al., 1988).

Cytochrome  $\beta_{560}$  undoubtedly performs a fundamental function of life support for coregonid fish eggs under specific conditions of development in ice at low temperatures, i.e., under conditions of “pagon” apparently providing the respiratory function of the embryo, on the one hand, and support of essential energy expenditures, on the other hand. The role of cytochrome  $\beta_{560}$  as a consumer of light energy, as well as its photoprotective and photoregulating functions (and possibly also cryoprotective), are quite possible and should be the task of further research.

## CAROTENOID PIGMENTS

Coregonid fish eggs are also rather intensively colored by carotenoid pigments, from light straw (as in inconnu) to dark cherry (as in the round whitefish). In the same species from one water body, the pigmentation intensity can vary widely. For instance, in Arctic cisco the egg

color can range from light yellow to bright orange in different females. Czeczuga (1975) determined differences in the pigments composition in different species of coregonid fishes, while D.S. Valyushok (1988) showed that the basis of carotenoid pigmentation of eggs of this family is formed by xanthophylls, whereas the red color of eggs in salmonid fishes is determined by astaxanthin (Yarzhombek, 1970).

The survival of poorly colored eggs of coregonid fishes is always lower compared to intensively colored eggs of the same species. Nevertheless, poorly colored eggs develop considerably more rapidly than eggs brightly colored by carotenoids, the acceleration of morphogenesis being observed after the formation of axial organs of the embryo (Lebedeva, 1974; Meshkov and Lebedeva, 1976).

Studying regularities in changes in carotenoid pigment content during the development process of bony fish of different ecological groups, A.E. Mikulin established, that the total egg carotenoid content does not change practically throughout the period of development, but the carotenoids transfer slightly from the yolk to the plasma part of the embryo. In his opinion, the most probable function of protein-carotenoid yolk complexes is the participation of carotenoid pigments in the water-sail metabolism of the embryo (Mikulin, 1978; Kitahara, 1984).

A.E. Mikulin (1978) found that carotenoid pigments in the fatty inclusions of eggs bear the function of protectors against spontaneous oxidation of the fatty egg reserves that provide energy expenditures during embryonic development and promote a rather long period of larvae buoyancy after hatching, before passing to active feeding (Kryzhanovskii, 1960). The stability of intensively pigmented eggs during external oxygen starvation is in no way related to the biochemical properties of carotenoid pigments, carotenoids are antioxidants and, according to modern concepts, can accumulate carbon dioxide and products of metabolism within the egg envelope (Yarzhombek, 1970; Petrunyaka, 1979; Mikulin, 2000).

The ecological importance of carotenoid pigments is in their polyfunctional role (Chernyaev, 1982). According to the opinion of O. A. Lebedeva (1974), the different quality of coregonid eggs spawned in the same period (at the expense of heterochronies of the embryo development rate) manifests itself in different hatching dates and an inhomogeneous morphological state of the hatching larvae, which increases the probability of survival at least of part of the generation, in the case of unfavorable hydroclimatic conditions upon the transition to active feeding. The point of view of A.E. Mikulin (1978) regarding the protective function of carotenoids as antioxidants, and of V.V. Petrunyaka (1979) — of carotenoids as carriers of calcium ions in the performance of potassium-sodium metabolism at the level of cellular membranes does not contradict the concept of the role of carotenoids as pigments involved in a set of vitally important functions in fish embryogenesis.

## **IMPACT OF THE LIGHT FACTOR**

Light, as does temperature, determines the life ability of embryos, affecting the development rate and differentiation processes of embryonic tissues. Important factors include periodicity, duration, and the intensity of illumination, which determine the seasonal and diurnal rhythms of the life activity of the organisms. The impact of light on coregonid fish eggs was studied by I.G. Yudanov (1939), John and Hasler (1956) and Brown (1936). They obtained data on the positive effect of the light factor on embryogenesis and embryo survival. The effect of different sites of the visible part of light on fish egg development was studied by many researchers (Smith, 1916; Lyubitskaya and Dorofeeva, 1961; et al.). It was established that light activates the metabolism in the same way as the impact of elevated temperatures. In addition, a reverse relationship

between light intensity and the number of meristic characters was recorded: the stronger the illumination level was, the smaller number of bony elements of the vertebral column formed.

Developing at temperatures close to 0°C, coregonid embryos embedded in ice hatch at strictly-defined phenological dates. Their rate of development is regulated by general ecological factors — intensity, periodicity, and duration of sunlight. Light impact precisely provides for the hatching of coregonid fish larvae at dates most favorable for their passing to active feeding, when an outburst of phytoplankton, and then of small zooplankton, consisting of infusorians, rotifers and naupliar stages of copepods, occurs in water bodies (Chernyaev and Dovgii, 1969; Mazepova, 1957; Sorokin and Sorokina, 1977; Chernyaev, 1984, 1990, 2007).

To determine the amount of light energy coming to the planet's surface in areas of the spawning grounds of the cisco (and coregonid fishes in general) throughout the period of embryogenesis, weather bureau data on the boundaries of the geographic latitudes of the coregonid fish distribution range in Siberia were used: in the Far North (the area of Krasnoyarsk krai), the data was provided by the Igarka actinometrical weather bureau (67.4° N), and at the southern boundary, it was provided by the Mysovaya weather bureau (52.17° N) at the eastern coast of Baikal. It was determined that during the photoactive period of development of coregonid fishes (from the stage of organogenesis to hatching). for the region of the middle course of Yenisei in Tura (64.2° N), from September to May the incoming solar radiation comprises 44.6 kcal/cm<sup>2</sup>. For the latitude of Irkutsk (from October to April), it is 47.6 kcal/cm<sup>2</sup>, i.e. the difference in the sum of consumed solar energy between northern and southern latitudes is insignificant. This provides larval hatching at different latitudes at dates most favorable for survival in each region (Chernyaev, 1984, 1990).

In experiments studying the impact of the light factor on embryogenesis in order to search for the optimal boundaries of illumination. Sevan whitefish eggs developed in complete darkness yielded 100% of embryos deformed. At a light irradiation intensity with the use of gas-discharge lamps of an artificial illumination of 500 Lx during a 12 h/day, after acceleration of the rate of development, egg death from hemoglobin destruction in erythrocytes was observed (Chernyaev, 1984, 1990). Embryonic death was accompanied by pycnosis of the melanophores, which was later supported by the studies of A.R. Rubenyan et al. (1990). These authors also established that the optimum illumination for incubation of Sevan whitefish eggs is in the range of 50 to 300 Lx. In nature eggs perished from an excess of illumination in high-water Malyi Sevan (where water transparency is high), beginning from depths of 9 m and less; in Bolshoi Sevan (shallow water, where transparency is not so high), eggs perished from insolation, beginning from depths less than 6 m (Rubenyan et al., 1990). These observations explain the unsuccessful attempts to introduce coregonid fishes into insufficiently deep mountain water bodies (Chernyaev; 1990).

To elucidate the impact of photoperiodicity on the embryogenesis of coregonid fishes, a series of experiments was performed (Chernyaev, 1993). The eggs of coregonid fishes placed into refrigerators during the entire period of development (from October to May) were subjected to illumination by gas-discharge lamps with different periodicity in two variants: (1) 12 h-light and 12 h-darkness. (2) 6 h-light and 6 h-darkness. Despite the fact that the total time of exposure during 24 h in both cases was equal, the results obtained turned out to be rather unexpected. At the more frequent change of illumination and darkness, the development time of eggs was reduced, and larvae hatched 41 days earlier than at the same intensity but with a change of illumination at 12 h. The impact of illumination on the rate of embryonic development starts to manifest itself from the moment of the beginning of formation of myotomes (Chernyaev, 2004).

To elucidate the causes of delay in the rite of development and the dates of the hatching of coregonid fish larvae (mainly cisco) observed at Bolsherechen.sk fish farm compared to

natural conditions, using an underwater pyranometer and “hare” galvanometer, measurements of developing eggs in sections of the farm within incubation devices and at spawning sites were made. The calculations demonstrated that during the entire period of development cisco eggs received 5549.2 J/cm<sup>2</sup> of solar energy, and the surface of Weiss incubation apparatuses containing 250 thousand intensively colored by carotenoids (and later by melanine) in natural illumination received 251.4 J/cm<sup>2</sup>. With respect to the eggs mixing in the device, the amount of light energy accessible for the entire mass of eggs turned out to be dozens of times smaller than at the spawning grounds. The cisco eggs in sections of the fish farm, receiving light energy at the same water temperature, developed a month later. The hatching of embryos occurred only at an increase of water temperature pumped from the river directly from the spawning grounds, which provided an additional 20% of thermal energy at the expense of the elongation of the dates of development against the background of spring water warming (Chernyaev and Dovgii, 1969; Chernyaev, 1982).

Solar radiation to a considerable degree precisely relates the rate of development of coregonid fish and the hatching time of embryos to the moment of formation under ice of zooplankton aggregations, which takes place in nature. The release of larvae from fish farms is delayed by a month to a month and a half as a result of light factor regulation of the development rate. The untimely insertion of larvae into natural conditions during a phenological phase that is atypical for them is accompanied by tremendous losses of larvae, because of the dispersal of zooplankton in ice-free water upon an increase in the sizes and weight of water fleas, cyclopes and diatomids, as they thus become inaccessible for cisco larvae (Chernyaev, 2004).

Analysis of the interaction of light and temperature factors during the development of coregonid fish embryos (with respect to Baikal cisco) made it possible to reveal the organogenesis stage at which the light factor impact becomes decisive. At the beginning of mesoderm segmentation, light energy exerts a direct physiological impact on the embryo and becomes a factor that determines the development rates and the hatching dates. The appearance of specialized organs for photoregulation of the embryo development rate (epiphysis, melanophores, iridocytes, erythrocytes, eyecups) is preceded by plain photoabsorption of light energy by tissues of mesodermal segments. After formation of the embryonic photoregulating systems, light acts as a leading physiological stimulator (Kryzhanovskii, 1948; Chizhevskii, 1976), and temperature as a secondary factor for ontogenesis of cisco fishes (Chernyaev, 1990, 1993, 2007).

The studies of G.A. Buznikov (1964, 1987) established that an intensive reproduction of cellular material occurs upon the formation of segments in tire embryonic mesoderm, and it excretes neurotransmitters into the forming embryo tissues. It was suggested that these predecessors of the central nervous system play the role of neurohumoral regulators of the morphogenesis rate under the impact of external factors (Chernyaev, 2007). Note that Kh.S. Koshtoyants, as early as in 1957, foresaw the existence of neuroregulation at the embryonic stage of ontogenesis.

## CONCLUSIONS

(1) It was established that six species of autumn-spawning coregonid fishes dwelling in eastern Siberia pass early periods of ontogenesis at low (close to 0°C) temperatures. Their fertilized eggs are capable of normal development, freezing into bottom or ice surface.

(2) In the process of evolution, representatives of coregonid fishes have developed adaptations to over-cooling, such as egg envelope strength, a low metabolism level, and tire presence of biochemical components (unsaturated fatty acids, mucopolysaccharides, pigment-protein-carotenoid complexes) preventing tire formation of ice crystals within cells (Tcherniaev, 1990).

(3) The embryonic development of coregonid fishes obligately proceeds under the periodic impact of sunlight. The “photophily” of embryos of coregonid fishes drastically differentiates them from the remaining fish representatives of the order Salmoniformes, in which the embryonic development is performed in a rocky area of the spawning grounds or under stones in the absence of light, which is destructive for them. According to the available observations, mobile (free) embryos of Salmoniformes, after hatching from the envelope, move from light to shade (“photophobia”) actively using intergravel vacuums.

(4) Illumination to a considerable degree is related to the live rate of development of coregonid fishes, synchronizing the embryo hatching time to the moment of formation under ice of zooplankton aggregations, which takes place under natural conditions. The release of larvae from fish farms due to insufficient illumination is delayed by a month to a month and a half. The untimely insertion of larvae in nature into a phenological phase that is atypical for them is accompanied by tremendous losses because of the dispersal of zooplankton in ice-free water and the increase in the sizes of food items (Mazepova, 1957; Kozhov, 1972).

(5) S.A. Zernov (1928), studying the wintering of aquatic organisms in ice and frozen earth, called this state “pagon.” from the Greek word “pages” (ice). “Ice is a life store.” S.A. Zernov postulated. On the basis of the statement above, an ecological group of fish with a novel reproduction type is proposed, to which all of the currently described 26 coregonid fish species can be ascribed. The name of this group (“pagophylous”) reflects specific ecological features of reproduction and development. Since coregonid fish eggs do not perish but rather freeze and encapsulate in the ice, remaining alive, the “pagon” term remains as the name closest in the sense that was suggested by S.A. Zernov (1928), by analogy with “plankton”, “state” etc. Besides coregonid fishes, one can include into “pagophylous” fish group several Arctic and Antarctic fish spawning their eggs into ice, as it is observed presumably in the Arctic flounder (*Leopsetta glacialis* Pallas), spawning its eggs on the lower ice edge (Aronovitch et al., 1975).

## БИБЛИОГРАФИЯ

1. Аверьянова В.В., Иванов Н.С., Китаев С.П., Михайленко В.Г. 1994. Экологические аспекты ската молоди озерно-речных и проходных сигов Карелии и Мурманской области. // В сб. Тезисы 5-го Всерос. совещания Биология и биотехника разведения сиговых рыб. С.-Петербург. С. 4–5
2. Азбелов В.В., Сурков С.С., Яковенко А.А. 1962. Материалы по биологии горбуши, акклиматизированной в бассейнах Белого и Баренцева морей // Научно-технич. бюл. ПИНРО. N 2, 3. С. 53–61.
3. Айтходжин М.А., Белицина Н.В., Спирын А.С. 1964. Нуклеиновые кислоты на ранних стадиях развития зародышей рыб (на примере вьюна *Misgunus fossilis*). // Биохимия, т.29, №1, с. 169–175
4. Акимова Н.В., Попова О.А., Решетников Ю.С., Кашулин Н.А., Лукин А.И., Амундсен П.-А. 2000. Морфологическое состояние репродуктивной системы рыб в водоемах Кольского полуострова // Вопр. ихтиологии, т. 40, № 2. С. 282–285
5. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. 1986. Молекулярная биология клетки. М.: Мир. т. 2. 313 с.
6. Алексеев С.С. 1994. О роли гетерохроний в формировании морфологических различий крупных и мелких африканских усачей (*Varbus*, *Cyprinidae*) по данным исследования видов фауны Эфиопии. // Вопр.ихтиол., т.4, №3, с.316–330
7. Анохин П.К. 1977. Теория функциональной системы. // В кн.: Эволюция темпов индивидуального развития животных. М., Изд. Наука, с.9–18
8. Анпилова В.И. 1967. О систематическом положении баунтовского сига *Coregonus lavaterus* Baunty Muchomediarov. // Изв. ГосНИОРХ, т. 62, с.129–140
9. Атлас Байкала. 1969. Г.И. Галазий (ред.). // ГУГК при Совмине СССР Иркутск-Москва. 30 л.
10. Афанасьев А.Н. 1967. Колебания гидрометеорологического режима на территории СССР. // М., Наука, 229 с.
11. Афанасьев А.Н. 1976. Водные ресурсы и водный баланс бассейна озера Байкал. // Изд. Наука, Новосибирск, 238 с.
12. Афанасьев Г.А., Войтов А.А., Калягин Л.Ф., Шулев В.В. 1984. Оценка современного состояния естественного воспроизводства байкальского омуля. // Сб.: Труды ГосНИОРХ, Вып. 211, С. 29–35.
13. Афанасьева, 1977. Состав, численность и продукция зоопланктона (1961–1974). // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и её изменчивость. Новосибирск: Наука, с. 39–61. Балаховский С.Д., Дроздова Н.Н. 1956. О механизме действия каротиноидов и родственных им веществ // Успехи совр. биол. Т. 42. Вып. 2 (5). С. 121–142.
14. Балданова Д.Р., Болотова Т.Т., Конлова Р.П. 1984. Результаты инкубации икры омуля на Селенгинском рыболовном заводе в условиях водоснабжения из подземных источников. // Сб. Науч. тр. ГосНИОРХ, Вып. 211, С. 43–49.
15. Баранчев Л.М., Разумовский А.М. 1937. Зависимость биологических свойств икры Свирского сига от степени ее пигментации. // Тр. Ленинград. общ-ва естествоисп. т.66, в.3, с.93–98
16. Барсуков В.В. 1960. К систематике чукотских гольцов рода *Salvelinus* // Вопр, ихтиологии. Вып. 14. - С. 3–17.

17. Барсуков В.В. 1964. Серия работ Эрика Фабрициуса и соавторов по нерестовому поведению рыб // *Вопр. ихтиол.* Т.4, в. 3 (32) 586–90
18. Бахарев В.Д. 1985. Пептиды — регуляторы. // *Знание, сер. Биология*, М., 205 с.
19. Безлер М.Ю. 1959. Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом море. // В кн. *Исследования Малого моря*. Новосибирск, РИО СО АН СССР, т.17, с.342–381
20. Бекман М.Ю. 1959. Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом море. // *Исследования Малого моря*. Новосибирск: РИО СО АН СССР. Т. 17, с. 342 - 381.
21. Беляева В.И. 1959. Развитие неоплодотворенной икры белорыбицы. // *Рыбн. хоз-во.* № с. 13–15.
22. Берг Л.С. 1961. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых. // *Избранные труды, т.4, Ихтиология*. Изд. АН СССР, М.-Л, с.600–613.
23. Беспоместных Г.Н. 2007. Формирование систем органов у сиговых рыб под влиянием природных и антропогенных факторов разной интенсивности. // *Автореф. канд. дис.*; Тюмень, Институт экологии растений и животных УрО РАН. 20 с.
24. Билько В.П. 1973. Влияние содержания углекислого газа на выживаемость рыб в эмбриональный период. // В кн.: *Водоемы Сибири и их рыбохозяйственное использование*. Томск, Изд. Томск. Университета, с.68–70
25. Билько В.П. 1983. Влияние рН как экологического фактора на воспроизводство рыб. Теоретич. основы аквакультуры. // *Тез. докладов 1 Всесоюз. симпоз.*, М., МОИП, с.88–90
26. Богданов В. Д. 1985. Экологические аспекты размножения сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби. // *Экология*, № 6, с.32–37
27. Богданов В.Д. 2006. Эмбриональное развитие сиговых рыб на естественных нерестилищах в уральских притоках Нижней Оби. // *Научный вестник Ямало -Ненецкого автономного округа*, в. 6, (2) (43). Экология растений и животных севера Западной Сибири. Салехард, с. 3–17.
28. Богданов В.Д. 2015. Современное состояние и проблемы восстановления ресурсов сиговых рыб Нижней Оби. // *Экология Сибири и Урала. ИЭРЖ*. Екатеринбург: с.22–26
29. Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Степанов Л.Н., Ярушина М.И. 2002. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Сыня, Войкар, Сось). // *Изд. Урал. отд. РАН, Инст. экологии растений и животных, Екатеринбург*, 136 с.
30. Богданов В.Д., Добринская Л.А., Лугаськов А.В., Ярушина М.И., Госькова О.А., Мельниченко С.М., Смирнов Ю.Г., Степанов Л.Н. 1984. Аспекты изучения экосистемы реки Манья. Репринт. // *Свердловск, УНЦ АН СССР*, 70 с.
31. Богданов В.Д., Мельниченко И.П. 2007. Состояние популяции тугуна р. Северной Сосьвы. // *Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа*, В. 2 (46). Современное состояние и динамика природных сообществ Севера. Салехард. с. 50–54
32. Богданова Е.А. 1984. К вопросу о питании личинок пеляди в естественных условиях. Тезисы 4-го Всесоюз. совещ. Вид и его продуктивность в ареале. Ч.3. Рыбы. Эколого-физиологические адаптации человека и животных к условиям Севера. Свердловск. С. 7-
33. Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Изд. Товарищество научн. изд. КМК 389 с.

34. Борисов П.Г., Крыжановский С.Г. 1955. Развитие икры и личинок переславской ряпушки. // Тр. Мосрыбвтуза, Биологич. сборник, в. VII, Госиздат «Сов.наука», М., 25–35.
35. Боровик Е.А. 1966. К вопросу о функциональном значении каротиноидов в эмбриогенезе рыб. // Тез. Докл. всесоюз. совещ. по экологич. физиологии рыб. М., Изд. АН СССР и МРХ СССР, с.50–51
36. Боровик Е.А. 1969. Радужная форель. // Минск, Наука и техника, 156 с.
37. Боровик Е.А. 1970. К вопросу об изменении интенсивности обмена в онтогенезе рыб. // ДАН СССР, т.14, № 1, с.80–82
38. Бочкарев П.Ф., Шепетуни В.С., Вотинцев К.К. 1938. Гидрохимические исследования притоков Байкала. // Изв. БГИ при Вост-Сиб. Университ., т.VIII, 1–2, Вост.-Сибир. издат.
39. Брагинский Л.П. 1972. Пестициды и жизнь водоемов. //Наукова думка, Киев, 228 с.
40. Брагинский Л.П., Маслова О.В., Шебунина Н.А. 1982. Накопление, трансформация и миграция стойких хлорорганических пестицидов в экосистемах южных рек Украины. Центр биологических исследований АН СССР. Пущино. 8 с.
41. Бриттон Г. 1986. Биохимия природных пигментов. // М., Мир, 423 с.
42. Бублик Л.И. и др. 1983. Охрана окружающей среды при использовании пестицидов. // Киев. Урожай, 125 с.
43. Бузников Г.А. 1957. К физиологии желез вылупления эмбрионов костистых рыб. // Журн. Общей биологии, т.18(5), с.350–359 - на с.90
44. Бузников Г.А. 1961. Гиалуронидаза и фермент вылупления в эмбриогенезе костистых рыб. // Тр. Ин-та морф. Животных АН СССР, в.33, с.173–217
45. Бузников Г.А. 1967. Низкомолекулярные регуляторы зародышевого развития. // Изд. Наука, М., 265 с.
46. Бузников Г.А. 1987. Нейротрансмиттеры в эмбриогенезе. //Изд. Наука, М., 232 с.
47. Булаев В.М. 1982. Рецепторы опиатов и их лиганды. // Итоги науки и техники. Сер. Фармакология. Химиотерапевтические средства. Т.13, М., ВИНТИ, с.101–156
48. Буров Н.А. 1938. К вопросу о влиянии витаминов на рыб. // Рыбное хозяйство. №1, с.31–32.
49. Вавилов Н.И. 1967. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. // Избр. Труды, Л., Наука, т.1 б, с.7–61
50. Вадзис Д.Р., Лейнерте М.П., Сейсума З.К., Слока Я.Я. 1979. Стронций и кальций в природных пресноводных экосистемах. // Ин-т биологии АН Лат. ССР, Рига, «Знание», 196 с.
51. Валюшок Д. С. 1992. Обнаружение и характеристика нового цитохрома b-типа в яйцах сиговых рыб. Дисс. Канд. Биол. наук.-М. Институт биохимии им. А. Н. Баха, - 147 с.
52. Валюшок Д. С., Быховский В. Я., Арцатбанов В. Ю. 1993. Новый тип цитохрома в икре сиговых рыб// Биохимия. Т. 58, с. 1462–1470
53. Валюшок Д.С. 1988. Качественный состав и локализация пигментов в икре сиговых рыб. // Тез. Докл. 3 Всесоюз. Совещания по лососевидным рыбам. Тольятти, с.46–48
54. *Вартанян Е., Лидеман Р.Р. 1978. Опиатные рецепторы и эндогенные морфины: новый подход к исследованию мозга. Из книги Биологическая психиатрия (Интернет)*
55. Васецкий С. Г. 1970. Динамика первого деления созревания в ооцитах на примере осетровых рыб. //Журн. Общ. Биологии. Т. 31, С. 84–93.

56. Василенко В.Н. и др. 1985. Мониторинг загрязнения снежного покрова. //Л.: Гидрометеоиздат, С. 153–155
57. Васильев В. П. 1985. Эволюционная кариология рыб.// М., Наука. 404 с.
58. Васильев И.С. 1959. Эколого-морфологическая характеристика летней кеты и горбуши в эмбриональный и личиночный периоды их жизни. // Канд. диссерт. с. 20.
59. Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб. // В сб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М-Л., Изд. АН СССР, с. 207–217
60. Ведемейер Г.А., Мейер Ф.П., Смит Л. 1981. Стресс и болезни рыб: Пер. с англ. // М., Легкая и пищевая пром-сть, 128 с.
61. Венглинский Д.Л. 1977. Экологические черты адаптации сиговых к условиям существования в водоемах Субарктики. // В кн.: Эколого-физиологические адаптации животных и человека к условиям Севера. Изд. Якутского филиала СО АН СССР, Якутск, с.96–121
62. Верещагин Г.Ю., Сидорычев И.П. 1929. Некоторые наблюдения над байкальской голомянкой. Докл. АН СССР. Сер. А, № 5, С. 126–130.
63. Вернидуб М.Ф. 1951. Морфологические и физиологические изменения в эмбриональный и ранне-личиночный периоды развития сига-лудоги *Coregonus lavaterus ludoga*. // Научный бюллетень ЛГУ, №21, с.23–25
64. Вернидуб М.Ф. 1966. Состав клеток красной и белой крови зародышей семги и балтийского лосося (*Salmo salar*) и его изменения в процессе развития организма. // Тр. ММБИ, в.12(16), с.139–162
65. Вернидуб М.Ф., Лейзерович Х.А. 1959. О водном обмене развивающихся яиц рыб. // ДАН СССР, т.72, № 2, с.417–419
66. Вечер А.С. 1966. Основы физической биохимии. // Минск, Изд. Высшая школа, 352 с
67. Винберг Г.Г. 1961. Новые данные об интенсивности обмена у рыб. //Вопросы ихтиологии, т.1, в.1. С. 157–165.
68. Винберг Г.Г. 1983. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии. // Журн. Общей биологии, т.44, № 1, с.31–42
69. Владимиров В.И. 1969а. Развитие и жизнестойкость личинок карпа после воздействия нефтяным ростовым веществом// Вопр. ихтиологии. Т. 9, вып. 1(54). С. 107–115
70. Владимиров В.И. 1975. Критические периоды развития у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 6. С. 955–975.
71. Владимиров Ю.А., Литвин Ф.Ф. 1964. Фотобиология и спектральные методы исследования. // Изд. Высшая школа. М., 210 с.
72. Воинова И. В. 1990. Физиологические особенности раннего постнатального онтогенеза байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Автореф. канд. диссерт. ИГУ. Иркутск, 25 с.
73. Волкова Л.А.. 1963. Материалы к биологии молоди байкальского омуля.// Краткие сообщения о научно-исследовательских работах за 1961 год. Иркутск. Книжн. Издат. с.144–145
74. Володин В.М. 1959. Партеногенетическое развитие икры налима // Вопр. Ихтиологии. Вып. 13.
75. Воробьева Э.И., Смирнов С.В. 1985. Значение гетерохроний в формировании среднего уха у *Anura*. //Вопросы эволюции онтогенеза. М., с.67–74
76. Воронов М.Г. 1994. Условия естественного воспроизводства байкальского омуля в реке Селенге. // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Тез. докл. Пятого всерос. Совещ. СПб: 41–43.

77. Воронцов Н.Н. 2004. Эволюция, видообразование и система органического мира. Избр. труды, М., Наука, с. 366
78. Вотинцев К.К., Мещерякова, Поповская Г.И., 1975. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск: Наука, 190 с.
79. Вотинцев К.К., Поповская Г.И., Мазепова Г.Ф. 1963. Физико-химический режим и жизнь планктона Селенгинского района оз. Байкал. //Тр. Лимн. Инстит. СФ АН СССР, Т. 7 (27), С.226–319.
80. Галазий Г.И., 1988. Байкал в вопросах и ответах. М.: «Мысль». 286 с.
81. Галактионова Е.Л. 1974. Экспериментальное исследование воздействия солености и рН на развивающуюся икру и личинок пеляди. // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тез. докл., Мурманск, с. 46–48
82. Галактионова Е.Л. 1983. Интенсивность дыхания и жизнеспособность зародышей и личинок пеляди разных популяций в зависимости от степени пигментации икры. Проблемы раннего онтогенеза рыб. // Тез. Докл. 3 Всесоюз. Сопещания, Калининград, с.47–48
83. Галкин В.И. 1975. Динамика развития впадин // Динамика байкальской впадины. Новосибирск: Наука Вост. Сиб. Отд. АН СССР. С. 44–59.
84. Галкина З.И. 1969. Влияние размеров и интенсивности окраски икринок на эмбриональное развитие и рост молоди радужной форели. // Изв. ГосНИОРХ, т.68, с. 173–186
85. Гасанов А.С. 1959. Материалы по изучению влияния каротина на биохимические процессы. // В сб.: Витамины. Изд. Наука, АН УССР, Киев, с.83–88
86. Гезалин М.Г., Мурадян В.М. 1984. Некоторые гидрооптические характеристики озера Севан по данным 1982–1983 гг. // В кн.: Лимнология горных водоемов. Изд. АН АрмССР, Ереван, с.61–62
87. Географический атлас. 1981. // ГУГК, Москва, 238 с.
88. Гербильский Н.Л., 1961. Анализ особенностей и взаимосвязи гистологических и анатомических структур в процессе эволюции его значение для эволюционной гистологии //Тр. VI Всесоюз. Съезда Анат. Гист. Эмбриол. Т.1, Киев: С. 543–547.
89. Гехт К., Эмме П. 1982. Регуляция времени и субстанция «П» в ритме бодрствования и сна. //Хронобиология и хрономедицина. Тюмень: Минздрав СССР. С.7–8
90. Гордон Л.Х. 1976. Дыхание и водно-солевой обмен растительных тканей. // М., Наука, 120 с.
91. Городилов Ю.Н. 1969. Исследование чувствительности рыб к действию высокой температуры в период их эмбриогенеза. 1. Изменение чувствительности развивающейся икры осеннерестующих рыб к действию высокой температуры. // Цитология, т.2 а, №2, с.169–197
92. Городилов Ю.Н. 1982. Стадии эмбрионального развития атлантического лосося (*Salmo salar* L.). 1. Принципы стадирования. // В кн.: Биология и биотехника разведения промысловых рыб. Тр. ГосНИОРХ, в. 190, с. 62–69
93. Городилов Ю.Н. 1983. Стадии эмбрионального развития атлантического лосося (*Salmo salar* L.). III. Таблица определения возраста и стадий зародыша. — В сб. ВНИОРХ, , № 203, с. 8–12
94. Госькова О.А. 2009. Динамика населения сиговых рыб в нерестовой реке Сыне (Нижняя Обь). Автореферат кандидатск. диссерт. Екатеринбург: Институт Эколог. Растений и животных Урал. Отдел. РАН. 20 с.
95. Григорьева М.Б. 1958. Газообмен и кислородный порог эмбрионов и личинок рыбаца и шемаи. // Уч. Зап. Карел. Пед. Ин-та, т. 5, с.

96. Грушко Я.М., Кожова О.М., Мамонтова Л.М. 1978. Влияние сточных вод нефтехимических предприятий на гидробионтов (Обзор литературы). // В сб. Экологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, с.50–62
97. Гудвин Т.В. 1953. Каротиноиды рыб. // В сб. Биохимия рыб. М., ИЛ, с.89–116
98. Гузаирова С.Х., Наумов Ю.С., Соломонова Т.Н., Томшина А.А. 1977. К вопросу о содержании аскорбиновой кислоты и гликогена в органах сибирской лягушки. // В кн.: Эколого-физиологические адаптации животных и человека к условиям Севера. Изд. Якутского филиала СО АН СССР, Якутск, с.93–95
99. Гулидов М.В. 1969. Эмбриональное развитие щуки (*Esox lucius* L.) при различных кислородных условиях инкубации. // Вопросы ихтиологии, т.9, с.1046–1058.
100. Гулидов М.В. 1974. Влияние различных кислородных условий инкубации на выживание и некоторые особенности развития верховки (*Leucaspis delineatus* Heck.) в эмбриональный период жизни. — Вопросы ихтиологии, т.14, в.3, с.454–459
101. Гулидов М.В., Попова К.С. 1977. Влияние повышенных концентраций кислорода на выживание, ход вылупления зародышей леща (*Abramis brama* L.). т.17, в.1, с.188–191
102. Дадикян М. Г. 1964. О результатах интродукции сига в озере Севан. // Биол. журн. Армении, т. XVII, № 6: 41–48.
103. Детлаф Т.А. 1962. Динамика митоза первых делений дробления в яйцах осетра и форели. // Журн. Общая биология, т.23, №6, с.401–409
104. Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. 1981. Развитие осетровых рыб. // М., Наука, 224 с.
105. Дзюменко Н.Ф. 2005. Экологический метод сбора икры омуля на рыбозаводах в бассейне оз. Байкал. // ФГУП «Востсибрыбцентр», Улан-Удэ, Изд. Бурят. науч. центра СО РАН, 82 стр.
106. Дислер Н.Н. 1957. Эколого-морфологические особенности развития осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum). р. Амура // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. Вып. 20. с. 3–70
107. Дислер Н.Н. 1967. Этапы развития ската-хвостокола (*Trygon pastinaca* L.) — представителя древних рыб с внутриутробным эмбриогенезом. // Морфо-экологический анализ развития рыб. М., с.18–47
108. Довгий Т.М. 1977. Подводная солнечная радиация на Байкале. // Новосибирск, Наука, Сиб. Отд. АН СССР, с.104.
109. Донцова Г.В., Грудницкий В.А. 1977. Изменение веса тела и скорость дыхания у зародышей вьюна. // Онтогенез. т.8, №5, с.525–527
110. Дорн А. 1937. Принципы смены функций. // М.-Л. Биомедгиз, 195 с.
111. Дроздов А.Л., Иванков В.Н. 2000. Морфология гамет животных. Значение для систематики и филогенетики. М. Наука. — с.40
112. Дрягин П.А. 1933. Рыбные ресурсы Якутии. // В кн.: Труды Совета по изучению производительных сил Якутской АССР. Л. Изд. АН СССР, в.5, с.3–94
113. Дрягин П.А. 1949. Валек *Coregonus cylindraceus* (Pallas). // В кн.: Промысловые рыбы СССР, с.270–272
114. Дрягин П.А. 1961. Основные направления в изучении жизненных циклов рыб // Науч.-техн. бюл. Гос. НИОРХ. № 13–14. С. 113–117
115. Дрягин П.А., Пирожников П.Л., Покровский В.В. 1969. Вопросы филогении сиговых (*Coregonidae*). // Тез. Докл. на 8-й сессии Ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Петрозаводск, с.90–02

116. Дунаевский Ф.Р. 1947. О меланотропном гормоне гипофиза. // М., Успехи современной биологии, том 23, вып. 3, с. 355–374
117. Европейцева Н.В. 1949. Морфологические черты постэмбрионального развития сигов. // Тр. Лаб. основ рыбоводства. Л., с.229–249
118. Емельянов С.В. 1977. Гетерохронии в закладке и быстроте развития составных элементов плавников костистых рыб (К проблеме внутриорганных гетерохроний) // В кн.: Эволюция темпов индивидуального развития животных. М., Наука, с. 3–8
119. Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР.
120. Жукинский В.Н. 1986. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. // М., Агропромиздат, 244 с. — на с. 6
121. Заика В.Е. 1985. Балансовая теория роста животных, // Киев, Наукова думка, 192с.
122. Зайцева И.И. 1985. Влияние температуры и солености на рост и использование запасных веществ в раннем онтогенезе некоторых лососевых рыб. Диссерт. канд. биол. наук, МГУ, 177 с.
123. Зенкевич Л.А. 1955. Биологическая таксация океана и проблема трансокеанических акклиматизации // Тезисы докл. на юбилейной сессии МОИП., М. С- 1–2.
124. Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М.: Изд. АН СССР. 739 с.
125. Зернов С.А. 1928. О зимовке организмов во льду и мерзлой земле. По материалам И.В.Болдаревой, П.П.Шарминовой и Ю.Д.Шмелевой. О «пагоне», новый термин. // Русский гидробиологический журнал. Саратов, т.УП, №1, с.1–26
126. Зотин А.И. 1961. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М., 316 с.
127. Зотин А.И. 1974. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. // М., Наука, 184 с.
128. Зотин А.И., Озернюк Н.Д. 1966. Влияние температуры на дыхание и уровень АТФ в период дробления яиц выюна. // ДАН СССР, т.171, №4, с.1002–1004
129. Зотин А.И., Попов. 1961. Зависимость вылупления зародышей лососевых и сиговых рыб от некоторых факторов среды. // Рыбное хозяйство, №11, С. 22–28.
130. Зюсько А.Я., Русанов В.В., Черняев Ж.А. 1992. Особенности биологии валька реки Чара. // Вопр.ихтиол. т.33, в. 5, с.63–73.
131. Иванков В.Н. 1985. Дифференциация систематических и экологических групп рыб на основе организации яйцеклеток и особенностей размножения. // Диссертация на соискание доктора биол. наук, ЛГУ. С. 50.
132. Иванков В.Н. 1987. Строение яйцеклеток и систематика рыб. // Изд. Дальневост. ГУ, Владивосток, 158 с.
133. Иванков В. Н. 2001. Репродуктивная биология рыб. Владивосток: Изд-во ДВГУ. - 223 с.
134. Иванков В.Н., Сергиенко Н.И. 1983. Филогенетические отношения лососевых и сиговых рыб. // Биологич. проблемы Севера: Тез. X Всесоюзн. симпоз. Ч. 2. Магадан: АН СССР. 180 с.
135. Иванов П.П. 1945. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии, Л.: «Учпедгиз». 351 с. - С.59
136. Ивлев В.С. 1954. Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела. — Физиол. журнал, т.40, №6, с.717–721
137. Ивлева И.В. 1981. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. // Киев, Наукова думка, 232 с.
138. Игнатьева Г.М. 1975. Радужная форель *Salmo gairdneri* Richardson. // В кн.: Объекты биологии развития. М., Наука, с.278–307

139. Игнатъева Г.М. 1979. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. (Сравнительный анализ временных закономерностей развития). М.: Наука, 175 с.
140. Игнатъева Г.М. 1985. Гетерохронии в раннем эмбриогенезе низших позвоночных и их связь с особенностями строения яйца // Вопросы эволюции онтогенеза. М. С.75–83.
141. Имбри Дж., Имбри К. 1988. Тайны ледниковых эпох (Ice ages). // М.: Прогресс, 263 с.
142. Исаков, Селюков, 2010. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы. Тюмень: Тюм. ГУ, 184 с.
143. Истмен Д.Т., Де Фриз А.Л. 1987. Антарктические рыбы. // В мире науки (Scientific American), No.1, январь, с.58–66
144. Казаков Р.В. 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. // Легкая и пищевая промышленность, 144 с.
145. Казаков Р.В., Яндовская Н.И. 1980. Рост и развитие атлантического лосося на ранних этапах онтогенеза при различных температурных режимах. // Сб. научн. трудов НИ-ОРХ, 1980, №149, с.38–66
146. Казанский Б.Н. 1962. Экспериментальный и гисто-физиологический анализ изменений половых циклов рыб под воздействием экологических факторов // Вопр. Экологии. Т. 5, с. 88–89.- с.45
147. Калашников Ю.Е. 1968. Многотычинковые сиги озера Орон системы реки Витим. // Вопросы ихтиологии, т.8, в.4, с.637–645
148. Калюжный А.Е. 1987. Исследование морфогенетической активности опиоидных соединений. // Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 23 с.
149. Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука. 296 с.
150. Карнаухов В.Н. 1988. Биологические функции каротиноидов. // М., Наука, 231 с.
151. Карпевич А. Ф. 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. // Пищепромиздат, 432 с.
152. Карпевич А. Ф. 1980. Внутривидовая изменчивость рыб в процессе акклиматизации. // В сб.: Экология размножения и развития рыб. М., с.96–111.
153. Кашулин Н.А. 1994. Реакция сиговых рыб на загрязнение субарктических водоемов тяжелыми металлами. // Автореферат канд. диссертации, М.: ИЭМЭЖ АН СССР им. А.Н.Северцова. 26 с.
154. Кашулин Н.А., Даувальтер В.А., Сандимиров С.С. и др. 2007. Антропогенные изменения лотических экосистем Мурманской области. Апатиты: КНЦ РАН. 238 с.
155. Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.-А. 1999. Рыбы пресных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. // Апатиты: Кольский научный центр РАН. 142 с.
156. Кизеветтер М.В., Суховеева Л.П., Шмелькова, 1981. Промысловые морские водоросли и травы М.: Легкая и пищевая пром. 113 с.
157. Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 520 с.
158. Кляшторин Л.Б. 1982. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. // М., Легкая и пищевая пром-ть, 168 с.
159. Книпович Н.М. 1906. Основы гидрологии Европейского Ледовитого океана. // Записки Императорского Русского географического общества по общей географии, т. XIII, 1510 с.
160. Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. // М., Изд. АН СССР, , 315с.
161. Кожов М.М. 1963. О суточных ритмах в поведении пелагических животных оз. Байкал. // Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., № 12, в.3, с.
162. Кожов М.М. 1972. Очерки по байкаловедению. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1972. — 254 с.

163. Козлов В.И. 2002. Аквакультура в истории народов с древнейших времен. М.: ДФ АГТУ, 349 с. - на с.8
164. Конев С.В., Вологовский И.Д. 1974. Фотобиология. // Изд. БГУ, Минск, 350с.
165. Кончин В.В. 1971. Особенности интенсивности потребления кислорода в раннем онтогенезе некоторых пресноводных рыб. Автореф. канд. дис., Изд-во МГУ, с.22–23.
166. Коржуев П.А. 1941. Потребление кислорода икрой и мальками осетра (*Acipenser guldenschadtii*) и севрюги (*A. stellatus*). // Изв. АН СССР, сер. биология, №2, с.291–302
167. Коржуев П.А. 1964. Гемоглобин. Сравнительная физиология и биохимия. // М., Наука, с.284
168. Коровина В. М. 1961. Зависимость стойкости зародышей рыб от возраста производителей. // Извест. ГОСНИОРХ, т. LI, с. 118–124
169. Коровина В.М. 1980. К построению естественной системы лососевидных (*Salmonoidei*): материалы по особенностям размножения // Лососевидные рыбы. Л.: Наука. С. 18–29.
170. Коровина В.М. 1982. Положение корюшковых (*Osmeridae*) и аювых (*Plecoglossidae*) в системе рыб // Сб. науч. тр. НИИ озер. и речн. рыб. хоз-ва. Вып. 183. С. 3–27. — с.19
171. Коровина В.М., Любичкая А.И., Дорофеева Е.А., 1965. Влияние видимого света и темноты на скорость образования хрящевых элементов скелета костистых рыб. // Вопросы ихтиологии. Т.5, и 3. С. 403–419.
172. Корочкин Л.И. 1977. Взаимодействие генов в развитии. // М.: Наука, 280 с.
173. Коста Э., Трабукки М., М. (ред). 1981. Эндорфины. Пер. с англ., М. © Химическая энциклопедия. «ОПИОИДНЫЕ ПЕПТИДЫ».
174. Котляревская Н.В., 1967. О сроках вылупления вьюна (*Misgurnus fossilis* L.) в зависимости от кислородного режима. // ДАН СССР, т. 177. № 5, с. 1245–1248
175. Кох В., Банк О., Йенс Г. 1980. Рыбоводство. // М., Пищевая промышлен., 214 с.
176. Коханская Е.М. 1973. О влиянии УФ излучения на яйца севрюги *Acipenser stellatus* Pallas // Вопросы ихтиологии, т.13, в.3(80), с.487–494
177. Кошелев Б.В. 1984. Экология размножения рыб. // М., Изд. Наука, 135 с.
178. Коштоянц Х.С. 1957. Основы сравнительной физиологии: Сравнительная физиология нервной системы. // М., Изд. АН СССР, т.2, 483 с.
179. Краснощеков С.И. 1968. Биология, распределение, миграции и динамика численности омуля в озере Байкал. // Автореф. канд. диссертации, Иркутск, 1968, 25 с.
180. Краснощеков С.И. 1981. Биология омуля озера Байкал. // М., Изд. Наука, 143 с.
181. Краюшкина Л.С. 1983. Развитие осморегуляторной функции в раннем онтогенезе лососевых. // Биол. Основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М., с.56–72
182. Крогиус Ф.В. 1933. Материалы по биологии и систематике сига озера Байкал. // Труды Байкал. Лимнологической станции АН СССР, т.5
183. Крохин Е.М. 1966. Нерестилища красной (*Oncorhynchus nerka* Walb). // Вопросы ихтиологии, в. 16, с.
184. Кружалина Е.И., Ильичева Т.И. 1977. Временные рекомендации по перевозке икры осетровых, сиговых и кутума в полиэтиленовых пакетах. // Главрыбвод МРХ СССР, 45 с.
185. Крыжановский С.Г. 1933. Органы дыхания личинок рыб (*Teleostomi*) и псевдобранхия. // Тр. лаб. эволюц. морфологии АН СССР, т.16, в.2, с.3–101
186. Крыжановский С.Г. 1948. Экологические группы рыб и закономерности их развития. — Изд. ТИНРО, т.47, с.3–114

187. Крыжановский С.Г. 1950. Теоретические основы эмбриологии. // Журн. Успехи современной биологии, т.30, Вып. 3(6), с.382–416
188. Крыжановский С.Г. 1956. Материалы по развитию сельдевых рыб. // Тр. ИМЖ АН СССР, 1956, в.17, с. 1–254.
189. Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н. 1953. Эколого-морфологические особенности развития окуневидных рыб (Percoidei). Труды Ин-та Морфол. Животных Им. А.Н. Северцова, Т. 10. С. 3–138.
190. Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г. 1951. Материалы по развитию рыб Амура. // Тр. Амурск. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. Изд. МОИП, т.11, с. 7–232
191. Кубрак И.Ф. 1960. Эмбриональное развитие чудского сига, акклиматизированного в прудах Молдавии //Сб. тр./Ин-т. биологии Молд. Фил. АН СССР.Т. 11, вып.2, 33–58.
192. Кугаевская Л.В. 1981. Некоторые особенности биотехники разведения чира//11 Всес. совещ. по биологии и биотехникеразведения сиговых рыб: Тез. Докл., Петрозаводск: 192–196.
193. Кузнецов В.В. 1947. Влияние ледяного покрова на морфологию и население литоральной зоны. ДАН СССР, Т.98, № 1, С. 153–166.
194. Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 322 с.
195. Кузнецов В.В. 1989. Изменения численности прибрежно-пелагических рыб зоны Куро-сио и сукцессионные процессы в ихтиоценозе // Биол. науки.- № 4.-С. 25–31.
196. Куфтина Н.Д. 1985. Влияние температурного фактора на некоторые особенности роста и обменных процессов в эмбриогенезе рыб с разной спецификой развития. // Канд. Диссертация, МГУ, Биофак, 20 с.
197. Куфтина Н.Д., Зайцева И.И., Новиков Г.Г. 1984. Влияние температуры на некоторые морфо-физиологические параметры икры пинагора в период эмбрионального развития. // Сб. Биологические основы рыбоводства. // Актуальные проблемы экологии, физиол. и биохимии, в.10, с. 66–84.
198. Куфтина Н.Д., Новиков Г.Г. 1980. О некоторых закономерностях обменных процессов в эмбриогенезе рыб. // М.: Биологические науки, №10, 19 с.
199. Кухарчук С. П. 1986. Экология байкальского омуля в эвтрофных водоемах. // Новосибирск, 125 с.
200. Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. 1981. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журн. Т. 60. № 12. С. 1792–1801
201. Ларина Т.М. 2011. Причины деформации ното хорды культивируемой молоди трески *Gadus morhua* Linnaeus, 1758. Диссертация кандидата биологических наук. Москва.: ВНИРО.
202. Лебедев В. Д. 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М. Изд. МГУ. 402 с.
203. Лебедева О.А. 1976. Сравнительная характеристика раннего онтогенеза сиговых рыб // Природа и хозяйственное использование озер северо-запада Русской равнины. Л.: ЛГПИ им. Герцена. С. 30–57.
204. Лебедева О.А. 1980. Эмбриональное и личиночное развитие ряпушки (*Coregonus albula* L.) Псковско-Чудского озера // Рациональное использование рыбных ресурсов Псковско-Чудского озера. Л.: ГосНИОРХ. Вып. 156. С. 45–60.
205. Лебедева О.А. 1985. Развитие икры и личинок пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 236. С. 74–85.

206. Лебедева О.А. 1990. Влияние активной реакции среды на ранний онтогенез сиговых рыб. //Матер.IV Всесоюзн. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб, Вологда. Л.: 10–12
207. Лебедева О.А., Мешков М.М. 1969. Изменение сроков закладки органов и продолжительности эмбриогенеза у радужной форели (*Salmo irideus* Gib.) в зависимости от температуры // Изв. Гос. НИИ озёрн. и речн. рыбн. хоз-ва. Т. 68. С. 136–155.
208. Летичевский М.А. 1983. Воспроизводство белорыбицы. // М., Легкая и пищевая промышленность, 112 с.
209. Лещинская А. С. 1955. Выживание икры, личинок и мальков кубанской тарани в азовской воде различной солёности // Труды ВНИРО, 31, с. 97–107.
210. Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. // Л. Наука, 492 с.
211. Линдрот А. 1952. См. Lindroth A. 1942. Sauerstoffverbrauch der Fische.
212. Логинова Т.А. 1969. Каротиноидный обмен при овогенезе радужной форели. //Изд. ГосНИОРХ, т.65, с.193–196
213. Лозина-Лозинский Л.К. 1972. Очерки по криобиологии. // Л., Наука,
214. Ломов И.А. 1975. О законе поверхности Рубнера. // В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М., с.181–188
215. Лукина О.В. 1973. Об интенсивности дыхания северо-охотской кеты (*Oncorhynchus keta* Walb). // Вопросы ихтиологии, т.13, в.3, с.508–513
216. Лукьяненко В. И. 1967. Токсикология рыб.// М. «Пищевая промышленность».
217. Лукьяненко В.И. 1990. Влияние многофакторного антропогенного пресса на условия обитания, воспроизводство, численность и уловы осетровых рыб. //В кн.: Физиолого-биохимический статус Волго-Каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск. Инт. биологии внутрен. вод АН СССР. С. 25–44
218. Любичкая А.И. 1956. К изучению температурного эффекта в явлениях морфогенеза. 3. Скорость развития органов ручьевой форели (*Salmo trutta* L. *morpha fario*) при воздействии различных температур. //Изв. Естеств. науч. ин-та им.Лесгафта АПН РСФСР, т.XXXV, с.9
219. Любичкая А.И. 1961. Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на метамерию тела рыб. Сообщение 1. Влияние различных частей видимого спектра, темноты и температуры на выживание и метамерию тела рыб. // Зоол. Журнал, т.XL, в.3, с.397–407
220. Любичкая А.И., Дорофеева Е.А. 1961. Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на метамерию тела рыб. Сообщение 2. Влияние различных частей видимого спектра, темноты и температуры на выживание и метамерию тела *Esox lucius* L. и *Acerina cernua* L.// Зоол. Журн., т. XL, No.7, с.1046–1058
221. Лютиков А.А. 2016. Биологические основы культивирования нельмы *Stenodus leucichthys nelma* в раннем онтогенезе. 2016. Автореф. Кандидат биол. наук. М.:ВНИРО.25 с.
222. Мазепова Г.Ф. 1957. К познанию вертикальных миграций *Cyclops colensis* Lill. Озера Байкал. // Изв.Вост.-Сибирского филиала АН СССР, №4–5, с.213–225
223. Мазманиди И.Д., Бажашвили Т.К.,1975. Действие растворенных нефтепродуктов на эмбриональное развитие черноморской камбалы-гlossы. // Гидробиол. Журн., т.5, с.56–61

224. Маилян Р.А. 1957. Сиги озера Севан. //Труды Севанской гидробиол. станции, т. 15: 137–195.
225. Майстренко М.А. Кильдюшкин В.А. 2001. Большереченский рыбободный завод. //Состояние и проблемы искусственного воспроизводства байкальского омуля. Санкт-Петербург: Изд. Минсельхоз РФ. С. 34–53
226. Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. //Изд. МГУ, 216 с.
227. Макеева А.П., Павлов Д.С. 1998. Ихтиопланктон пресных вод России (Атлас). Изд. МГУ. 216 с.
228. Малышев В.И. 1974. Эмбриональное развитие тугуна. // Изв. ГосНИОРХ, т.92, с.98–101
229. Манчин Эрдэнбат. 2006. Рыбное население водоемов монгольской части бассейна р. Селенги в условиях глобального изменения климата и антропогенного воздействия. //Автореферат канд. диссерт. М. ИПЭЭ РАН, 20 с.
230. Матвеев Б.С. 1959. Проблема гетерохроний, то есть разновременности (асинхронности) в процессах развития в свете учения Ч. Дарвина // Журн. Общей биологии, т. 20, № 5, с. 359–369
231. Матишов Г.Г., Павлова Л.Г. 1990. Общая экология и палеогеография полярных океанов. // Л. «Наука», 224 с.
232. Махотин В.В. 1982. Особенности раннего онтогенеза тресковых рыб Белого моря. // Канд. диссертация, Биофак МГУ, 25 с.
233. Махотин В.В. 1978. Морфогенетическая дифференцировка в эмбриональном развитии некоторых тресковых рыб. //Тез. Вопросы раннего онтогенеза рыб. Всес. Конф. Киев: (Севастополь), С. 44–45.
234. Махотин В.В., Бурыкин Ю.Б. 1982. Особенности биологии и распределения беломорской трески на ранних этапах развития// Биология шельфовых зон мирового океана. Ч. 3, С. 30–31.
235. Махотин В.В., Павлов Д.А. О специфике развития телolecитальных яиц костистых рыб. - Тез. докл. У1 Всесоюзн. совещания эмбриологов. М., 1981, Наука, с.114.
236. Медников Б.М. 1965. Влияние температуры на развитие пойкилотермных животных. 1. Показательные групповые уравнения развития. //Журн. общей биологии. т.26, с.190–200
237. Медников Б.М. 1977. Температура как фактор развития. // В кн.: Внешняя среда и развивающийся организм. Изд. Наука, М., с.7–52
238. Медников Б.М. 2005. Избранные труды: Организм, геном, язык. // М.: Тов-во научных изданий КМК. 452 с
239. Медников Б.М., Решетников Ю.С., Шубина Е.А. 1977. Изучение родственных связей сиговых рыб (Coregonidae) методом молекулярной гибридизации ДНК. //Зоол. Журнал, т. LVI, в. 3, с.333 - 341
240. Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н. 2000. Сиговые рыбы: новый механизм репродуктивной изоляции. //Журн. Общ. Биол. Т.61, № 4, с. 394–399
241. Мейен В.А. 1939. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Изв. АН СССР. Сер. Биол. № 3. с. 389–420.
242. Мельников И.А. 1980. Экосистема арктического дрейфующего льда. // В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. Изд. Наука, М., с.61–97
243. Мельникова Е.Л. 1974. Особенности транскрипции генома на ранних стадиях некоторых представителей костистых рыб (форели — *Salmo gaidneri* Rich ; *Salmo trutta*, *morpha fario* L. и вьюна — *Misgurnus fossilis* L.). — Автореф. Диссерт. Канд.биол. наук. М.: Инст. Биол. и мед. химии. АМН СССР. 20 с.

244. Мельникова Е.Л. 1982. Влияние освещенности на развитие эмбрионов атлантического лосося *Salmo salar* L. Сообщение 1. Характер вылупления при различных световых воздействиях в условиях естественного температурного режима. // Сб. Тр. ГосНИОРХ, Л., т.183, с.126–134
245. Мельниченко И.П. 2008. Рыбные ресурсы Полярной части Урала и Западного Ямала. Автореф. канд. диссерт. Екатеринбург: Уральск. НИИ Ветеринарии РАСХН, 23 с.
246. Мережковский К.С. 1883. Материалы к познанию животных пигментов. // Записки Императорской Академии наук, СПб, 1029 с.
247. Мерзляк М.Н. 1972. Изучение роли токоферола в процессе перекисного окисления липидов. // Канд. диссерт. МГУ, Биофак, 20 с.
248. Метелев В.В., Канаев А.И., Дзасохова Н.Г. 1971. Водная токсикология. // Изд. «Колос», М., 248 с.
249. Методические указания по сбору и хранению икры сиговых рыб на временных рыбобоводных пунктах, ее транспортировке и инкубации. 1987. // М., ЦПАУ Главрыбвода СССР, 82 с.
250. Механик Ф.Я. 1954. О значении витаминов для рыб. // Рыбное хозяйство, №11, с. 102–104.
251. Мешков М.М., Лебедева О.А. 1976. Зависимость эмбрионального развития рыб от типа яйцевой клетки // В сб.: Природа и хозяйственное использование озер Северо-Запада Русской равнины. Вып.1, Л., ЛГПИ им. А.И. Герцена, с.67–72
252. Мешков М.М., Лебедева О.А., 1976. Разнокачественность раннего онтогенеза лососевидных рыб // Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР. С. 77–78.
253. Мешков М.М., Лебедева О.А., 1984. Строение икринок Teleostei (к вопросу филогении) // В кн. Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М.: Наука, С. 61–70.
254. Мещерякова А.И., Черняев Ж.А. 1963. Потребление кислорода икрой байкальского омуля в процессе эмбрионального развития. // Вопросы ихтиологии, т.3, в.4(29), с.668–674
255. Микодина Е.В. 1979. Микроструктура яйцевых оболочек костистых рыб разных экологических групп. // Автореф. канд. диссерт. Биофак МГУ
256. Микодина Е.В. 1999. Физиолого-биохимические основы регуляции функций у рыб пептидами энкефалинового ряда. // Автореферат док. диссерт., М.
257. Микодина Е.В., Микулин А.Е. 1990. Анализ механизма возможного воздействия даларгина на физиологические процессы в организме рыб // Сб. научн. трудов ВНИРО «Эколого-физиологические и токсикологические аспекты и методы рыбохозяйственных исследований». М.: с.130–142
258. Микулин А.Е. 1978. Исследование роли каротиноидов в эмбриогенезе рыб. // Автореф. канд. диссерт., Биофак МГУ, 20 стр.
259. Микулин А.Е. 1981. Спектральные характеристики икринок некоторых видов рыб. // Вопросы ихтиологии, т.21, в.4, с.737–741
260. Микулин А.Е. 1997. Систематика, филогенез и зоогеография рыбообразных и рыб. М.: Т. Центросоюза, 159 с.
261. Микулин А.Е. 1998. Особенности молекулярной структуры каротиноидов и их функциональное значение // Тез. международной науч.-техн. конф. Приоритетные технологии в пищевой промышленности. Вып. 1. М.: МГЗИПП. С. 59–60.
262. Микулин А. Е. 2000. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. М.: Изд-во ВНИРО. 232 с.

263. Микулин А.Е. 2003. Влияние содержания каротиноидов в икре на качество потомков при искусственном разведении рыб // Тез. докл. международного симпозиума Холодноводная аквакультура: старт в XXI век. Россия, СПб. С 107.
264. Микулин А.Е. 2003. Зоогеография рыб. Учебное пособие. М.: Изд-во ВНИРО. 436 с.
265. Микулин А.Е., Котенев Б.Н. 2007. Атлас распространения рыбообразных и рыб (рисунки рыб, карты распространения и комментарии). М.: Изд-во ВНИРО. 199 с.
266. Микулин А.Е., Любаев В.Я. 2002. Причины, определяющие соотношение полов, размеры рыб и численность возврата кижуча на Охотском рыбоводном заводе острова Сахалин // Сборник научных трудов молодых ученых МГТА. М.: МГТА Вып. II. С. 10–23.
267. Микулин А.Е., Любаев В.Я. 2004. Особенности строения яичников дальневосточных лососей и вопросы их эволюции // Биология внутренних вод. Борок. Материалы российско-украинского совещания по адаптациям гидробионтов. Карадаг, 17–19 июня 2002 г. (в печати).
268. Микулин А.Е., Любаев В.Я., Смирнов Б.П. 2001. Адаптационные возможности кижуча к соленой воде // Морфологические и физиологические особенности гидробионтов. М.: ВНИРО. С.44–52.
269. Микулин А.Е., Микодина Е.В. 2004. Энкефалины как эндогенные регуляторы адаптивного ответа на изменения факторов внешней среды. // Мат. Всеросс. научно-практич. конф. «Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб». М. с. 211–235.
270. Микулин А.Е., Соин С.Г. 1975. О функциональном значении каротиноидов в эмбриональном развитии костистых рыб. // Вопросы ихтиологии, т.15, в.5(94). С. 833–844
271. Мина М.В., Решетников Ю.С., Дгебуадзе Ю.Ю. 2006. Таксономические новшества и проблемы пользователей // Вопр. ихтиологии, Т. 46, № 4. С. 553–557
272. Минкина А.Л. 1949. О влиянии различных концентраций железа на рост и газообмен у рыб. // Тр. Московского зоопарка, т. 4,
273. Миронов О.Г. 1971. Санитарно-биологические аспекты биологической продуктивности. // В кн: Вопросы продукционной, санитарной и технической гидробиологии южных морей. Киев, Наукова думка, с.92
274. Михайлова Л. В. 1991. Современный гидрохимический режим и влияние загрязнения на водную экосистему и рыбное хозяйство Обского бассейна // Гидробиол. Журнал. Т. 27, № 5, с. 80–90.
275. Мишарин К.И. 1953. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля в Байкале. // Изв. БГИ при ИГУ. Иркутск, т.XIV, в.1–4, с.3–132
276. Мишарин К.И. 1958. Байкальский омуль. // В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, Иркутское книжн. изд., с. 130 - 287.
277. Моисеенко Т.И. 1992. Эколого-токсикологические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы субарктики. // Автореферат док. диссертации, СПб., Инст. Озероведения РАН, 40 с.
278. Моисеенко Т.И., Даувальтер В.А., Лукин А.А. и др. 2002. Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра // М.: Наука. 403 с.
279. Мончадский А.С. 1958. О классификации факторов окружающей среды. // Зоол. журн., т. 37, № 5, С. 680 - 692
280. Мороз И.Е. 1990. Накопление хлорорганических пестицидов в организме осетровых рыб и степень токсического воздействия на различных стадиях их онтогенеза // Физиолого- биохимический статус Волго-Каспийских осетровых в норме и при рассло-

- ении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск: Инт. биологии внутр. Вод АН СССР. С. 62–69
281. Морозов Н.П. 1983. Некоторые предпосылки разработки методики расчета предельно допустимых сбросов загрязняющих веществ в прибрежные зоны морей. // В сб. Экологические аспекты химического и радиоактивного загрязнения водной среды. Изд. «Легкая и пищевая промышленность», М. с. 103–119
282. Мосевич Н.А. 1947. Зимние заморные явления в реках Обь-Иртышского бассейна. // Изв. ВНИОРХ, т. 25, в. 1, М-Л, с. 5 - 56.
283. Москаленко Б. К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень. 1–251.
284. Москаленко Б.К. 1971. Сиговые рыбы Сибири. М. 1–182.
285. Мунтян С. П. 1975. Вылупление зародышей судака при различных температурах инкубации. // Сб. Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях. Изд. Наука, М., с.66–89
286. Мунтян С.П. 1967. Влияние постоянных температур инкубации на выживаемость икры судака. // В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М. Наука, с. 135–140.
287. Мунтян С.П. 1978. Особенности развития зародышей судака при различных температурах. // Автореф. канд. диссерт. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 23 с.
288. Мунтян С.П., Резниченко П. Н. 1967. Влияние постоянных температур инкубации на выживаемость икры судака. // В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М. Наука, с.140–143.
289. Мунтян С.П., Резниченко П.Н. 1978. Зависимость длины тела зародышей судака от температуры инкубации. // Сб. Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Изд. Наука, с. 124 - 136.
290. Муравейский С.Д. 1960. Каротиноиды в озерных илах. // Сб.: Реки и озера. М.: Гос. изд. геогр. литературы, с. 193–197.
291. Мухачев И.С. 2003. Биотехника ускоренного выращивания товарной пеляди. // Тюмень: ФГУ ИПП «Тюмень». 176 с.
292. Мухина Р.И. 1950. Окислительные процессы на ранних стадиях развития рыб и чувствительность этих стадий к механическим факторам среды. // Автореф. канд. диссерт. М. 20 с.
293. Мухомедяров Ф.Б. 1942. Расы байкальского омуля, их морфологические особенности и роль в промысле. // Изв. БГИ при Вост-Сиб. университете, т. IX, в. 3–4, с. 35–95.
294. Мухомедяров Ф.Б. 1948. Ряпушка *Coregonus sardinella baunti*, subspecies nova из системы Ципо-ципиканских озер бассейна реки Витим. // В кн.: Докл. на 1 Научной сессии Якутской базы АН СССР, Якутск, с. 270–280
295. Нагибина Г.В. 1983. Влияние солености на интенсивность обмена кижуча (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) в ранние периоды онтогенеза. Физиологические основы воспроизводства морских и проходных рыб. М.: Наука. с.57–61
296. Негоновская И.Т., Янковская Л.А. 1985. Итоги и перспективы вселения сиговых рыб в водохранилища. // Тез. докл. Третьего Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, с.109–121.
297. Нейман А.А. 1961. О закономерностях роста восточносибирского сига в дельте Енисея. // Зоол. Журн. № 2, с.286–288.
298. Нейфах А.А. 1961. Сравнительное радиационное исследование морфогенетической функции ядер в развитии животных. // Журн. Общей Биологии, т.22, № 1, с.42–57
299. Нейфах А.А. 1967. Механизмы интеграции клеточного обмена. Л.: Наука. С.45

300. Нейфах А.А., Тимофеева М.Я. 1977. Молекулярная биология процессов развития. // М., Наука, 312 с.
301. Нейфах, 1962. Проблема взаимоотношений ядра и цитоплазмы в развитии. М.: Ин-т Морфологии животных им. А.Н.Северцова, АН СССР . 51 с.
302. Нельсон Дж. С. 2006. Рыбы мировой фауны . «ЛИБРОКОМ», 880с.
303. Неустроев Г.В., Подымахин В.Н. 1966. О дыхании икры семги в условиях радиоактивного загрязнения водной среды. //Радиобиология, т.6, в.1, с.115–116
304. Никаноров А.М., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. 1985. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. // Л. Гидрометеоздат, 144 с.
305. Никаноров Ю.И. 1959. Отличие в величине, окраске и клейкости икринок у озерной ряпушки *Coregonus albula* L. различных стад Латвийской ССР. // Зоологический журнал, т. 38, в. 6, с.887–897.
306. Никитин А.А. 1976. Акклиматизация и искусственное воспроизводство сиговых рыб в водоемах Киргизии. //Изд. Илим, Фрунзе, 122 с.
307. Никифоров Н.Д. 1937. Некоторые особенности в эмбриональном развитии сига. //Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., т. 3, в.15, с.360–363
308. Никифоров Н.Д. 1956. Влияние температуры на ход эмбриогенеза у лососевых рыб. //Научн. техн. бюлл. ВНИОРХ, № 3–4, с. 41–42.
309. Никольская Н.Г., Сытина Л.А. 1978. Сравнительный анализ действия постоянных температур на эмбриональное развитие разных видов осетровых. //Вопросы ихтиологии, т.18, в.1, с.101–115.
310. Никольский Г. В. 2013. Избранные труды. Т. 2, М.: 595 с.
311. Никольский Г.В. 1953. О биологической специфичности фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии. //В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. //М-Л. Изд. АН СССР, с. 65–76.
312. Никольский Г.В. 1960. О формах приспособлений к саморегуляции численности популяций у рыб // Журн. общ. биологии. Т.21. Вып.4. С.233–244.–с.150
313. Никольский Г.В. 1962. Вид и видообразование. М.: Знание, 48 с.
314. Никольский Г.В. 1963. Экология рыб. //М., Высшая школа, 367 с.
315. Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. //М., Пищевая промышленность, 182 с.
316. Новиков Г.Г. 1980. Характер адаптаций к абиотическим факторам у рыб в период эмбрионального развития. //В кн.: Экология размножения и развития рыб. // М.: Знание, С. 48–66.
317. Новиков Г.Г., Строганов А.Н. 1986. К особенностям динамики потребления кислорода у рыб разных экологических групп в раннем онтогенезе. - Тез. докл. Совещ. Энергетический обмен у рыб. Суздаль, с. 47.
318. Новиков Г.Г., Строганов А.Н. 1986. Особенности энергетического обмена в раннем онтогенезе костистых рыб. // Тез. докл. совещ. Энергетический обмен у рыб. Суздаль, с. 46.
319. Новиков К.Ф. Куфтина Н.Д., Зайцева Ю.П. 1998. Особенности роста зародышей и утилизации желтка в раннем онтогенезе атлантического лосося *Salmo salar* L. //В сб. Трп. ГОСНИОРХ, СПб 1951. В. 307. С.116 138
320. Новиков К.Ф. и др. 1983. Методы определения микроколичеств пестицидов в продуктах питания, кормах и внешней среде. М.: Колос, С. 10–18
321. Новосадов А.В. 2013 . Морфологические нарушения в раннем онтогенезе осетровых рыб у потомства культивируемых производителей. Автореф. Канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 24 с. -

322. Одрова Т. В. 1975. Гидрофизика водоемов суши. - Гидрометеоздат, 312 с.
323. Одум Ю. 1986. Экология. // т.1, М. Мир, , 328 с.
324. Озернюк Н.Д. 1985. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб, М., Наука, 175 с.
325. Озернюк Н.Д., Зотин А. И. 1983. Изменение интенсивности дыхания во время зародышевого развития невского лосося. // Онтогенез, т. 14, № 4, с.539–542.
326. Озернюк Н.Д., Лелянова Е.Г. 1985. Особенности энергетического обмена в раннем онтогенезе рыб и амфибий. // Журн. общей биологии, т. 46., № 6, с. 778–785.
327. Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды. Ярославль: Изд «Филигрань». 2016. 328 с. Гл. 4. Рыбы. с. 207 - 252.
328. Олифан В.И. 1945. Периодичность и критические стадии в развитии личинок байкальского омуля. //ДАН СССР, т. XLVI, №6, с.273–276
329. Орлов Ю.И. 1976. Хроника одного исследования. //Жур. Рыболовство и рыбоводство, №6, с.12–13
330. Осинов А.Г. 2004. Лососёвые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): происхождение, эволюции, филогения, систематика, охрана. //Автореферат докторской диссертации. МГУ. 48 с.
331. Остроумова И. Н. 1957. Показатели крови и кроветворения в онтогенезе рыб. //Изв. ВНИОРХ, т.43, в.3, с.1–54.
332. Павлов Д. С., Савваитова К.А., Груздева М. А., Максимов С. В. и др. 1999. Систематика, экология, структура видов как основа биоразнообразия в высших широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия // В кн.: Разнообразие рыб Таймыра. - М.: Наука. - 207 с.
333. Павлов Д.А. 1979. Сравнительный анализ эколого-морфологических особенностей развития лососей рода *Salmo*. //Автореферат канд. диссерт. Биофак МГУ, 22 с.
334. Павлов Д.А. 1989. Лососевые (Биология развития и воспроизводство). М.: Изд. МГУ, 210 с.
335. Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М. ГЕОС. 263 с.
336. Павлов Д.А., Волобуев В.В., Максимов В.А. 1987а. Размножение и развитие проходного гольца *Salvelinus alpinus* в реках материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 3. С. 432–445.
337. Павлов Д.А., Осинов А.Г. 2004. Основные особенности раннего онтогенеза у лососеобразных рыб (Salmoniformes) и других представителей Protacanthopterygii в связи с филогенией // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 3.
338. Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. 1990. Размножение и развитие даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* и проблема разнообразия особенностей воспроизводства у арктических гольцов // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 6. С. 941–956.
339. Павлов Д.С., Решетников Ю.С., Шатуновский М. И., Шилин Н. И. 1985. Редкие и исчезающие виды рыб СССР и принципы их включения в Красную книгу. - Вопросы ихтиологии, т.25, в.1, с.16–25
340. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М. А., Максимов С. В. и др. 1999. Систематика, экология, структура видов как основа биоразнообразия в высших широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия // В кн.: Разнообразие рыб Таймыра. М.: Наука. - 207 с.
341. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д., 2007. Жизненные стратегии микижи *Parasalmo mykiss* и кумжи *Salmo trutta*, интродуцированных в водоемы Чили//Вопр. Ихтиол. Т. 47, № 4, С. 451–461.

342. Павлов П.И. 1947. Результаты интродукции сига в озеро Севан. //Труды Севанской гидробиол. станции, т. VIII. Ереван, с.113–141.
343. Павловский С.А., Стерлигова О.П. 1986. О роли ерша *Gymnocephalus cernuus* (L) и донных беспозвоночных как потребителей икры сига (*Coregonus lavaretus* Pallasi (Val) Сямозера // Вопросы ихтиол. Вып.26, №5,765–770
344. Палладин В.И. 1912. Значение дыхательных пигментов в окислительных процессах растений и животных// Изв. Академии наук. Сер. VI, Т. 6, №5, С. 437 - с.213
345. Пасанен С. 1980. Эколого-физиологические адаптации травяной лягушки *Rana temporaria* к зимним условиям. //В кн.: Адаптация животных к зимним условиям. М. Наука, с. 84–87.
346. Патин С.А. 1977. Экологическая токсикология и биогеохимия загрязняющих веществ в мировом океане. Автореферат докт. диссертации, М. Инст. Океанологии. АН СССР, с. 40
347. Патин С.А. 1981. Биотестирование как метод изучения и предотвращения загрязнения водоемов. //В кн.: Биотестирование природных и сточных вод. М., с.7–17
348. Пахоруков А.М. Кузнецов А.М., Курагина Г.Н. 1980. Возможности исследования покатной миграции молоди рыб. //Вопр. ихт. Т. 80, в.3 (122) .534–542. с.101
349. Перцева-Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М. Изд. АН СССР, 186 с.
350. Пестова И. М. 1955. Образование эритроцитов в раннем онтогенезе костистых рыб в связи с условиями их развития. //ДАН СССР, т.101, №. 1, с. 165–167
351. Петренко И.Н. 1977. Оценка сиговых рыб по некоторым химическим показателям и калорийности. //Тез. Всес. совещ. по биол. и битехн. разведения сиговых рыб. Тюмень, МРХ СССР, М. с. 77–78.
352. Петруняк В. В. 1979. Сравнительное распределение и роль каротиноидов и витамина А в тканях животных. Участие полиенов в механизмах накопления и транспорта кальция. // Журн. эволюц. биохимии и физиол., т.15, в.1, с.112–119
353. Пирожников П.Л. 1973. О формообразовании у сиговых (*Coregonidae*, *Pisces*) в связи с особенностями их расселения. // кн.: Проблемы эволюции, Новосибирск, Наука, т.3, с.132–142
354. Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В. В. 1975. О таксономическом ранге и филогении сиговых рыб (*Coregonidae*, *Pisces*). //Изв. ГосНИОРХ, , т.104, с.5–17.
355. Пичугин М.Ю. 2002. Закладка и развитие скелета в раннем онтогенезе у гольцов. // М., Изд.МГУ. Автореферат канд.диссертации
356. Попов А.В., Зотин А. И. 1961. Зависимость вылупления зародышей лососевых и сиговых рыб от некоторых факторов среды. //Рыбное хозяйство, № 11, с.22–28.
357. Потапова М.Н., Русанов В.В. 1978. Роль нефтеокисляющих бактерий в деструкции углеводов антропогенного происхождения в Обской губе. Свердловск: //Тр. ААНИИ, т. 368. С. 68–74
358. Потапова О.И. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука. 132 с.
359. Привольнев Т.И. 1941. Периоды различной чувствительности в эмбриональном развитии свирского сига и лосося и дыхание икры сига. //Изв. ВНИОРХ, т. XXIV. Пищепромиздат.
360. Привольнев Т. И. 1947. Изменение дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода. //Изв. ВНИОРХ, т.25, в. 1, с.57–112.
361. Привольнев Т. И. 1967. К вопросу о происхождении лососевых и сиговых рыб в свете физиологических данных. //Изв. ГосНИОРХ, т.62, с.31 - 62.

362. Пулина Г.А. 1977. Опыт выращивания сиговых за рубежом.// Тезисы докл. Всес. Совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. (Тюмень). М. ЦНИИТЕЭ-ИРХ, с. 87–90
363. Раденко В.Н. Терентьев П.В. 1989. Влияние температуры и света на личинок пеляди. // В кн. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) (Pisces: Coregonidae). М. Наука. С.228–331
364. Разнообразие рыб Таймыра (Систематика, экология). 1999, М. Наука, 208 с.
365. Расс Т.С. 1977. Географические закономерности размножения и развития рыб в разных климатических поясах // Тр. Инст. Океанологии. Т. 109. С. 7–41.
366. Расс Т.С. 1983. Жизнь животных. Издание 2. Т. 4. Рыбы. Москва: Просвещение
367. Расс Т.С. 1986. Биогеографическое правило обратной связи размеров яиц пойкилотермных животных с температурой среды // Тр. Инст. океанол. АН СССР. Т. 116. С. 152–168.
368. Резниченко П.Н, Гулидов М.В. 1967. Приспособительные изменения у зародышей костистых рыб, развивающихся при различном содержании кислорода в воде.//Видовые и природно-климатические адаптации организма животных. Новосибирск. с.94–95
369. Резниченко П.Н. 1959. Роль эмбриональных движений в онтогенезе дыхания костистых рыб. //Журн. общ. биол, т.20, М.4. с.288–298.
370. Резниченко П.Н. 1982. Преобразование и смена механизмов функций в онтогенезе низших позвоночных животных. // М. Наука
371. Резниченко П.Н., Котляревская Н.Е., Гулидов М.В. 1962. Влияние постоянной температуры инкубации на выживание икры плотвы. //Тр. ИМЖ АН СССР, в. 40. с.
372. Решетников Ю.С. 1979. О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки. // Сб. «Изменчивость рыб пресноводных экосистем», М.: Наука, 1979, с. 48–78.
373. Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. //М.Наука.. 248 с.
374. Решетников Ю.С. 1983. О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сиговых рыб. // В сб. Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск. Карельск. фил. АН СССР, с. 4–17.
375. Решетников Ю.С. 1984. Адаптивные особенности водных организмов высоких широт на примере рыб. // В сб. Адаптация организмов к условиям крайнего севера. АН Эстонской ССР. Таллин. с. 160–165
376. Решетников Ю.С. 1988. Современный статус сиговых рыб и перспективы использования их запасов. // В кн. Биология сиговых рыб. М.,Наука, с. 5–17
377. Решетников Ю.С. 1995. Современные проблемы изучения сиговых рыб. // Вопр. ихтиол. Т.35, вып. 2, с. 156–174
378. Решетников Ю.С. 2000. Состояние биоразнообразия и функционирования водных экосистем //изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.:ИППЭ РАН,С. 264–270
379. Решетников Ю.С. (ред.). 2002. Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. Т. 1. М.: Наука, 379 с Решетников Ю.С. 2004. Проблема ре-олиготрофирования водоемов// Вопр. Ихтиол. Т.44, № 5, С. 709–711.
380. Решетников Ю.С. 2004. Проблема ре-олиготрофирования водоемов// Вопр. Ихтиол. Т.44, № 5, С. 709–711.
381. Решетников Ю.С. 2007. Ихтиофауна Арктики. //Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, С.7–33

382. Решетников Ю.С. 2010. О центрах возникновения и центрах расселения в связи распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В.Никольского). М.: Тов-во научных изданий КМК. С.52–87.
383. Решетников Ю.С., Мухачев И.С. (ред.) 1989. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) (Pisces: Coregonidae). // М.: Наука. 303 с.
384. Решетников Ю.С., Акимова Н.В., Попова О.А. 2000. Аномалии в системе воспроизводства рыб при антропогенном воздействии // Изв. Самарского НЦ РАН, т. 2, № 2. С. 274–282
385. Решетников Ю.С., Лукин А.А. 2006. Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности // Вопр. ихтиологии. Т. 46, № 6. С. 732–746
386. Решетников Ю.С., Лукин А.А. 2008. Биоресурсы Онежского озера, Глава 3. Общая характеристика ихтиофауны. Сиговые. Петрозаводск: КНЦ РАН, с.121–137.
387. Решетников Ю.С., Попова О.А., Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.-А., Сталдвик Ф. 1999. Оценка благополучия рыбной части водного сообщества по результатам морфо-патологического анализа рыб. // Успехи современной биологии, т. 119, № 2, с. 165–177
388. Роговская Ц. И. 1967. Биохимический метод очистки производственных сточных вод. М. Стройиздат, 14 с.
389. Роскин Г.И., Левинсон Л.Б., 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. Наука, 467 с.
390. Рошупкин Д.И., Потапенко А.Я. 1977. Биологическое действие ультрафиолетового и видимого излучения. // В кн.: Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука, с.53–90.
391. Рубан Г.И. 1999. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология). М.ГЕОС. 235 с.
392. Рубенян А. Р. 1984. К оценке естественного воспроизводства севанского сига. // Тез. докл. Всесоюз. совещания по лимнологии горных водоемов. Ереван, с.257—258.
393. Рубенян А. Р., Мурадян В. М., Рубенян Т. Г. 1990. Влияние интенсивности освещения на икру сига оз. Севан. // Тез. IV Всесоюз. совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Вологда. с. 63–64
394. Рубенян А.Р. 1988. Зависимость глубины нерестилищ сига озера Севан от различных факторов среды. // Тез. В кн.: Актуальные проблемы современной лимнологии. Л. АН СССР, Ин-т озераведения, с.45–50
395. Рубцов В.В., Черняев Ж.А. 1976. Изменения электронно-микроскопического строения оболочек икры байкальского омуля в ходе эмбрионального развития. // Сб. Лосо-севидные рыбы // Л.: С. 959.
396. Рубцов В.В., Черняев Ж.А. 1979. Изменение архитектоники оболочек яиц байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*) во время эмбриогенеза. // Онтогенез, т.10, с.289–292
397. Русанов В.В. 1990. Экологическое обоснование природоохранной концепции при разработке грунтов гидромеханизированным способом. // Автореферат докт. диссерт. М. ИПЭЭ им. А.Н.Северцова РАН. 45 с.
398. Русанов В.В., Зюсько А.Я., Липатова Т.В., Черняев Ж.А. 2003. Валёк (*Prosopium cilindraceum*) - новый объект рыбоводства. Сб. // Современное состояние рыбоводства и перспективы его развития. Международная научно-практическая конференция, Екатеринбург. С. 43–51.

399. Рыжков Л.П. 1968. Интенсивность газообмена у икры, личинок и мальков севанской форели при групповом и одиночном содержании. //Вопросы ихтиологии, т.8, в.1, с.116–125.
400. Рыжков Л.П. 1975. Морфофизиологические закономерности и трансформация веществ и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб. // Петрозаводск, Изд. Карелия, 288 с.
401. Савваитова К.А. 1982. Формообразование и структура популяционных систем у лососевых рыб (на примере гольцов и камчатских благородных лососей) // Автореф. дисс. д-ра биол. наук. М. 402
402. Савваитова К.А. 1999. Проблема отсутствия лёгких видовых критериев и границ в связи с интерпретацией различий с оценкой таксономического ранга группировок арктических гольцов //Разнообразие рыб Таймыра. М.: Наука. С. 113–115.
403. Савваитова К.А., Чеботарев Ю.В., Пичугин М.Ю., Максимов С.В. 1995. Аномалии в строении рыб как показатель состояния природной среды// Вопр. Ихтиол. Т.35, № 2, С.182–188
404. Садов А.И. 1950. Зависимость гибели икры осетра и севрюги от методов ее получения и условий инкубации. //Тр. ИМЖ АН СССР, в.3. с.3-18
405. Сақун О. Ф., Буцкая Н. А. 1968. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. - Мурманск. - 48 с.
406. Сахкалян Э.О., Акопян А.Г., Бунатян Ю.А. 1984. Некоторые вопросы изучения загрязнения вод Севанского бассейна стойкими пестицидами. //Труды СГБС АН АрмССР, т. XIX. Экспериментальные и полевые исследования гидробионтов озера Севан, с.116–119.
407. Свешников В.А. 1982. Система жизненных форм личинок полихет. // ДАН СССР, Т.264, № 1, 3. С. 759–763
408. Северцов А.О. 1987. Основы теории эволюции. М.: Изд. МГУ, 320 с.
409. Сейсума З.К., Куликова И.Р., Вадзис Д.Р., Легздиня М.Б. 1984. Тяжелые металлы в гидробионтах Рижского залива, Институт биологии АН Латв. ССР, Рига
410. Селезнёв В.П. 1942. Байкальский омуль. его естественное размножение и перспективы его искусственного разведения.//Изв. БГИ при Иркутском ГУ, Т. 9, с. в.1, С. 24–36.
411. Селье Г. 1960 См. Selye H. 1950.
412. Селюков А. Г., Мосеевский А. С., Коев А. В., Токарев И. Н. 1994. Состояние жизненно важных органов сиговых рыб в условиях интенсивного загрязнения Оби и проблема сохранения их биопотенциала // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Материалы V Всерос. совещ. СПб. С. 125–127.
413. Селюков А.Г. 2010. Изменение морфофункциональных параметров Обь-Иртышского бассейна в условиях возрастания антропогенного влияния.//Автореф. Докторск. Диссертации. М.: Биофак МГУ. 50 с. - с.7
414. Семенченко С. М. 1992. Зависимость скорости раннего эмбриогенеза байкальского омуля от температуры. // Сб. научн. тр. ГОСНИОРХ. вып. 320. с.144–147.
415. Семенченко С.М., Неронов Ю.В. 1992. Динамика элиминации эмбрионов омуля при инкубации на рыбоводных заводах Байкала. // Сб. научн. тр. ГОСНИОРХ, вып. 320. с. 148–151.
416. Семенченко С.М., Палубис С.Э., Неронов Ю.В. 2001. Экспериментальный Селенгинский рыбоводный завод. В книге Состояние и проблемы искусственного воспроизводства байкальского омуля. //С-П-б, Востсибрыбцентр, с.56–63
417. Семерной В.П., Фомичева Е.М. 2010. Выживаемость гидробионтов в обсыхающих и промерзающих грунтах прибрежной зоны р. Улейма // Экология водных беспозво-

- ночных: сб. мат. Междунар. конф., посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Ярославль: Принтхаус, 2010. С. 291 - 295.
418. Семерной В. П., Фомичёва У.М. 2013. Особенности видового разнообразия псаммона рипали малой реки в период осенней межени // Вестник Мичуринского филиала Российского университета кооперации. — 2013. - № 4. С. 142–146
419. Серебровский А. С. 1973. Некоторые проблемы органической эволюции. // М., Наука, 168 с.
420. Серебряков В.П. 1967. Размножение трески в Северо-Западной Атлантике. // Мурманск. Труды ПИНРО. Т.20. Стр. 205–242
421. Сивцева Л В. 1982. Качественный состав каротиноидов и распределение каротиноидов и витамина А по органам и тканям радужной форели (*Salmo gairdneri*, Richardson, Salmonidae, Salmoniformes). // Вопросы ихтиологии, т.22, в.1, с.104–107.
422. Скадовский С.Н., Морозова Т.Е. 1937. Потребление кислорода яйцами севрюги на разных стадиях развития. // Уч. зап. МГУ, в. 9. с.
423. Скаткин П.Н. 1962. Биологические основы искусственного рыбозаведения. (Исторический очерк). // М. Изд. АН СССР, с. 244.
424. Скрыбин А. Г. 1967. О структуре нерестовой популяции и ходе нереста маломорского сига озера Байкал. // Изв. Сиб. отд. АН, С. 123–126.
425. Скрыбин А.Г. 1979. Сиговые рыбы юга Сибири. // Новосибирск, Наука, 231 с.
426. Слоним А. Д., Ибрагимов Г. И. 1980. Температурная компенсация дыхания тканей озерной лягушки (*Rana ridibunda*) и ее зависимость от температуры среды и гормональных влияний. // В кн.: Адаптация животных к зимним условиям. М. Наука, с. 93–100.
427. Слоним А.Д. 1986. Эволюция терморегуляции. Л. Наука, 76 с.
428. Смирнов А.И. 1950. Значение каротиноидного пигмента эмбриональной и личиночной стадий карповых рыб. // ДАН СССР, т. 73, N 3, с. 609–612.
429. Смирнов А.И. 1975. Биология размножения и развития тихоокеанских лососей. Изд. МГУ. 333 с.
430. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. 1979. Вопросы прогнозирования и основные принципы рационального использования байкальского омуля. // Проблемы прогнозистических исследований природных явлений. Новосибирск, Наука, с. 138 - 144.
431. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Суханова Л.В. 2009. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Новосибирск: Изд. Сиб. Отдел Российской Академии Наук. 245 с.
432. Смирнов В.В., Шумилов И.П. 1974. Омули Байкала. // Новосибирск. Наука, 160 с.
433. Смирнов Н.В. 1987. Внутрипопуляционная изменчивость скорости эмбрионального развития омуля и факторы ее определяющие (на примере посольской популяции). // В кн.: Морфология и экология рыб. Изд. Наука. Новосибирск, с.48 - 54.
434. Смирнов С.В., Держинский К.Ф., Левин Б.А. 2006. О зависимости числа чешуй в боковой линии у африканского усача. // Вопр. ихтиол., М., т.46, №1, стр.134–138
435. Смирнова-Залуми Н.С. 1969. Причины изменения возрастного состава нерестового стада посольского омуля. // В кн. Биологическая продуктивность водоёмов Сибири. М. Наука, с.225–230.
436. Смит К., Хенсуолт Ф. 1972. Молекулярная фотобиология. // М., Наука.
437. Смит Л.С. 1986. Введение в физиологию рыб. // М. Агропромиздат. 168 с.
438. Смольянов И.И. 1957. Развитие белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthys*, нельмы *S.I.nelma* и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka*. // Тр. ИМЖ АН СССР, в.20, с.275–292.

439. Смольянов И.И. 1966. Эмбриональное развитие муксуна *Coregonus muksun* (Pallas). // Вопросы ихтиологии, т.6. вып.1 (38), с.58–70.
440. Соин С.Г. 1954. Закономерности развития летней кеты, горбуши и симы. //Тр. Сов. по вопр. лососевого хозяйства Дальнего Востока. // Изд. АН СССР, в. 4, с. 144 - 155.
441. Соин С.Г. 1956. О дыхательном значении каротиноидного пигмента в икре лососевых рыб и других представителей отряда Сельдеобразных. //Зоол. журн. т.35, в.9, с.1362–1369.
442. Соин С.Г. 1962. Эмбриональные приспособления к дыханию у рыб и особенности их развития у байкальских бычков-подкаменщиков. //Вопросы ихтиологии, т. 2, в. 1(22), с.127–139.
443. Соин С.Г. 1967. Эколого-морфологические данные о связи каротиноидов с процессом эмбрионального дыхания рыб. //В сб.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., Наука, с. 340–350.
444. Соин С.Г. 1968. Приспособительные особенности развития рыб. //Изд. МГУ, 89 с.
445. Соин С.Г. 1980. О типах развития лососевидных рыб и их таксономическое значение //Вопр. Ихтиол. Т. 20. Вып. 1. с. 108–109.
446. Соин С.Г. 1980. Эколого-морфологические особенности развития лососевидных рыб. //Лососевидные рыбы. Л.: Изд. ЗИН АН СССР, С. 6–17.
447. Соин С.Г. 1981. Новая классификация строения зрелых яиц рыб по соотношению количества желтка и ооциты. //Онтогенез. Т. 12. № 1, с. 21–26.
448. Соин С.Г., Махотин В.В. 1980. Современные представления о процессе морфогенеза на ранних этапах развития рыб. // В кн.: Растительные рыбы в промышленном рыбоводстве. Ташкент, с.194–195.
449. Соин С.Г., Микулин А.Е. 1974. Эколого-морфологические особенности развития пинагора. Биология Белого моря. М., Изд. МГУ. Т.4. с.162–176.
450. Соин С.Г., Черняев Ж.А. 1964. О развитии перибластического синуса у эмбрионов лососевых и некоторых других костистых рыб. // ДАН СССР, т.137, № 5, с. 1249–1252.
451. Солдатов В. К. 1912. Исследование биологии лососевых Амура // Рыбные промыслы Дальнего Востока. Т.VII. СПб.: С. 5–48.
452. Соловьев Л. Г., Толчинский Г. И. 1970. Наблюдения кислородных условий инкубации икры рыб с помощью полярографа. //Вопросы ихтиологии, т. 10, в.5, с. 915–917
453. Сорокин В.Н. 1968. Состояние икры байкальского омуля на нерестилищах р. Селенги. //Рыбное хозяйство. № 8, С. 11–18.
454. Сорокин В.Н., Сорокина А.А. 1988. Биология молоди промысловых рыб Байкала. // Новосибирск. «Наука», с. 214
455. Сорокин В.Н., Сорокина А.А. 1988. Воспроизводство селенгинской популяции омуля и биология молоди // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Изд. Наука. Востсиб отдел АН СССР, С. 141 –
456. Справочник по климату СССР, 1967, // Гидрометеоздат, в. 21, ч. 1
457. Стариков П.С. 1953. Опыт учета выживаемости икры омуля на естественных нерестилищах речки Большой. //Изв. БГИ при Иркутском университете, т. 14, в.1–4, Иркутск, с.133–148.
458. Стариков П.С., 1973. Большереченскому рыболовному заводу 40 лет. Улан-Удэ:, Бурятское книжное издательство. 40 с.
459. Стариков П.С., 1989. Большереченский рыболовный завод. 1989. Улан-Удэ: Бурятск. Книжн. Издат. 54 с.
460. Стариков П.С., Максимова Ф.И. 1963. Искусственное разведение байкальского омуля. // Бурятское книжное издат. Улан-Удэ. 28 с.

461. Стерлигова О.П., Павловский С.А. 1984. Экспериментальное изучение выедания икры сига *Coregonus lavaretus* L (Salmonidae) ершом *Gymnocephalus cernua* (L) и беспозвоночными // *Вопр. Ихтиол.* Т.24, №1: 1036–1039
462. Строганов А.Н. 1987. Закономерности изменения потребления кислорода и особенности энергетического обмена у некоторых видов рыб на ранних этапах онтогенеза при различных значениях абиотических факторов. // *Диссертация канд. биол. наук. Биофак МГУ.* 20 с.
463. Строганов Н.С. 1939. Проницаемость яйцеклеток для воды. II. Периодическая проницаемость икринок волжской сельди (*Caspialosa volgensis*) для воды при нормальных условиях. // *Ученые записки. МГУ,* № 33, с.185–200
464. Строев Е.А. 1986. Биологическая химия. Учебник для фармацевтов. М.: «Высшая школа», 479 с.
465. Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. // М.: Советская наука. 580 с.
466. Суханова Л.В. 2004. Молекулярно-филогенетическое исследование байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Автореф. дис. канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СЦ РАН, 24 с.
467. Сытина Л.А., Тимофеев О.Б. 1973. Периодизация развития осетровых (Acipenseridae) и проблема изменчивости организмов. // *Вопр. ихтиол.* Т.13, вып. 2, 275–291
468. Сычевская Е.К. 1976. Ископаемые шуковидные СССР в Монголии. // М.: Наука, 115 с.
469. Сычевская Е.К. 1979. Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // *Тр.14. Тихоокеанск. научн. конгр. в Хабаровске.* С.113
470. Сычевская Е.К. 1988. Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития Лососевидных. // В кн.: *Биология сиговых рыб.* М.: Наука, с.17–27.
471. Талиев Д.Н. 1955. Бычки — подкаменщики Байкала (*Cottoidei*). // М.-Л.; Изд-во АН СССР, 602 с.
472. Татарюнас Т.В., Король Б.А. 1973. Каротин-протеиновый комплекс в нервной ткани моллюска. // В сб.: *Биофизика нервной клетки.* Пушино, в.4, с.77–82.
473. Ташмухамедов Б.А. 1971. Активный транспорт ионов через биологические мембраны. // Автореферат докторской диссертации, Ташкент, 50 стр.
474. Тиваненко А. 1989. Из летописи Сибирского моря. // *Жур. Байкал. Бурят. Книж. изд-во, Улан-Удэ.* № 1. с. 30–35
475. Тимофеева М.Я., Кафиани К.А. 1965. Гетерогенность информационных нуклеиновых кислот, синтезируемых на ранних этапах эмбриогенеза. // *ДАН СССР,* т. 164, № 5, с.1183–1186.
476. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. // М.: «Наука». 408 с.
477. Топорков И. Г. 1966. Биологические основы интенсификации искусственного разведения омуля. / В кн.: *Проблемы сырьевой базы Сибири.* Вост.-Сиб. книж. издат., Иркутск, с.35–40.
478. Трептов К., Эме П., 1982. Влияние нейропептида субстанции «П» на моторную активность крыс и ее изменчивость в течении суток. // *Хронобиология и хрономедицина.* Тюмень: Тюменский мединститут, Минздрав СССР. С. 11–12
479. Тресков А. А. 1926. О зависимости между наибольшей толщиной льда и температурой зимы на Байкале. // *Тр. Ирк. магн. и метеорологич. обсерв. Иркутск,* с.
480. Гринкауз Дж. 1972. От клетки к органам. // М., Мир, 220 с.
481. Гринчер К. С. 1965. Биология и информация. // М., Наука. 119 с.

482. Трифонова А.Н., Макарская Я.Ф., Соловьева Л. М. 1948. К вопросу о характере дыхания эмбриона костистых рыб. //ДАН СССР, т.60, № 3, с. 529–532. - на с.146
483. Троицкий Г. В. 1958. О биохимических взаимоотношениях жирорастворимых витаминов, стерина и белков плазмы крови. //В Сб.: Витамины. Изд. АН УССР, Киев, с.92–100.
484. Тугарина П.Я. 1981. Хариусы Байкала. //Новосибирск. Изд. Наука, Сиб. отд, 283 с..
485. Тугарина П.Я., Купчинская Е.С. 1977. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Байкало-Ангарского бассейна.// Новосибирск. Наука, Сибирское отделение. 104 с.
486. Тугарина П.Я., Рыжова Л.Н. 1970. Возрастные особенности крови черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.) // Вопр. ихтиологии. Т.10. Вып.3 (62). С.486–498.
487. Тугарина П.Я., Черняев Ж.А, 1961. Инструкция по искусственному разведению хариуса. Иркутск: Изд. СовНарХоза, ГПНТБ. 27 с.
488. Турдаков А.Ф. 1962. Воспроизводительная система рыб. Фрунзе: «Илим». 280 с. - С.82. исправить ссылку на 1962 г.
489. Турдаков А.Ф., 1964. Размножение и развитие исыккульского чебачка *Leuciscus bergi* Kaschkarov. Автореф. Канд. дис. канд. биол. Наук, МГУ, 22 с.
490. Турдаков А.Ф., Никитин А.А. 1972. Инкубация икры и подращивание личинок севанских сигов // Фрунзе, Изд-во Илим. С.35
491. Тюрин П.В., Сосинович П.Н. 1937. Материалы к познанию нереста байкальского омуля в. В. Кичере//Изв. Биол.-Геогр. ин-та при Иркутск. Универс. вып. 3–4. С. 198–224
492. Тяптиргянов М. М. 1984. Рыбы Северо-Востока Яно-Индигорской низменности (на примере бассейна р. Хромы, как северной экосистемы в условиях антропогенного воздействия). Автореф. канд. диссерт. М. ИЭМЭЖ им. А.Н.Севрцова АН СССР. 24 с.
493. Уильбер 1969 см. Wilber Ch. 1969.
494. Унанян Ю.М., Соин С.Г. 1963. О размножении и развитии беломорской корюшки. // Вестник МГУ, Сер. биол. и почв. N 4. с. 25–36.
495. Ушатинская Р. С. 1960. Эколого-физиологическая приспособленность насекомых к холодному сезону года. //В кн.: Адаптация животных к зимним условиям. М., Наука, с.117–125.
496. Фаустов В. С., Зотин А. И. 1967. Энергетическая характеристика икры рыб разных экологических групп. //Вопросы ихтиологии, т.7,в.1,с.81–87.
497. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. 1980. Экология. // М. Изд. МГУ, 464 с.
498. Фёдорова Г. В. 1982. Плодовитость ладожского озерного сига *Coregonus lavaretus baeri* N. Ladoga Pravdin. // Сб. Научн. Труд. ГосНИОРХ. Л. в. 178. Биологические особенности производителей ценных видов рыб. с. 90–99.
499. Федюкин К.Ф. 1970. Владимир Павлович Врасский (1829–1862). Л.: Изд. «Наука», 108 с.
500. Феофилова Е. П. 1974. Пигменты микроорганизмов. // М., Наука.
501. Физер П., Физер М. 1949. Органическая химия. // Издат. Иностран. Литерат. М.: 1011 с.
502. Фомичёва У.М., Семерной В. П. 2013. Видовое разнообразие и морфофункциональные особенности гидробионтов псаммона реки Лёма. // Ярославский педагогический вестник, Естественные науки. Т. 3. № 2. С. 61–66.
503. Хандаль С.А. 1983. Влияние солёности и токсичности водной среды на развитие некоторых видов рыб. //Автореф. канд. диссерт. Биофак МГУ. М.: 24 с.

504. Хволес А.Г., Коробко Ю.А., Черняев Ж.А. 1987. Механизм индуцированной амплификации ядрышкового организатора. // ДАН СССР. Т.301, № 4. С. 985–990
505. Хлебович В. В. 1974. Критическая солёность биологических процессов. // Л., Наука.
506. Хлебович, 2012. Экология особи. Очерки фенотипических адаптаций животных. С.-Пб. Изд. Зоол. инс-та РАН. 143 с.
507. Хмелева Н.Н. 1988. Закономерности размножения ракообразных. // Минск: Наука и Техника, 208 с.
508. Ходаревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С., 2007. Товарищество научных изданий. КМК. М.: 242 с.
509. Хопкинс Д. М. 1976. История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет. // В кн.: Берингия в кайнозойе. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, с. 9 - 27.
510. Хочачка Н., Сомеро Д. 1977. Стратегия биохимической адаптации. // М. Мир, 398 с.
511. Хухта В. 1980. Смертность энхитреид и дождевых червей под влиянием сильных морозов. // В кн.: Адаптация животных к зимним условиям. // М., Наука, с.141–145.
512. Цепкин Е.А. 1967. Влияние изменений климата в голоцене на фауну рыб континентальных водоемов СССР. // Научн. докл. Высш. школы. Биол. науки, т.3, с.29–32.
513. Цуриков В.Л. 1980. Механизм заселения морского льда и возможность развития в нем микрофлоры. // В кн. Биология Центрального Арктического бассейна. М. Наука, с.1–238.
514. Чазов Е.И., Исаченков В.А. 1974. Эпифиз: место и роль в системе нейроэндокринной регуляции. // М. 238 с.
515. Чаликов Б.Г. 1938. Воспроизводство запасов проходных рыб методом искусственного разведения. // Рыбное хозяйство, №8.
516. Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П., Савваитова К.А. 1997. Аномалии в строении воспроизводительной системы самок рыб Норило-Пясинских водоемов Таймыра. // Вопр. ихтиологии, т. 37, № 2. С. 217–223
517. Чепракова Ю.И. 1996. Некоторые данные по влиянию концентраций солей железа на развитие и выживание икры рыб. // Вопр. Ихтиол. Т.14. с.
518. Черешнев И.А., Шестаков А.В., Юсупов Р.Р. 2000. Биология нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) бассейна реки Анадырь Северо-восток России // Вопр. Ихтиол. Т. 40, № 4, С. 537–550.
519. Чернавин В.В. 1921. Происхождение брачного наряда у лососей. // Журн. Петроградского агрономического института. СПб: № 3–4. 171 с.
520. Чернов Ю.И. 1984. Биологические предпосылка освоения арктической среды организмами различных таксонов. // В кн.: Фауногенез и филоценогенез. Наука. М., с.154–174.
521. Чернов Ю.И. 1985. Среда и сообщества тундровой зоны. // В кн.: Сообщества Крайнего Севера и человек. М. Наука, с. 8–21
522. Чернов Ю.И. 1986. Некоторые закономерности преобразования биоты в экстремальных условиях. // Тез. докл. Всес. сов. Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях. М.: Научн. Совет по пробл. Биосферы АН СССР, с. 140–141.
523. Черняев Ж.А. 1962. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевых рыб. // Вопр. ихтиол., т.2, в.3, с.558–560
524. Черняев Ж.А. 1964. Влияние растворенного в воде железа на икру байкальского омуля. // Вопросы гидробиологии, М., Наука. С. 446–447
525. Черняев Ж.А. 1964. Особенности раннего кроветворения у эмбрионов байкальского омуля и сига. // Вопр. ихтиологии, т.4, в.4. с.762–764

526. Черняев Ж.А. 1965. Разработка режима инкубации икры сиговых рыб Байкала. // В кн.: Теоретич. основы рыбоводства. Изд. Наука, М., , с.172–176
527. Черняев Ж.А. 1967. Результаты исследований биотехники искусственного разведения омуля. //В кн.: Проблемы сырьевой базы рыбного хозяйства Сибири. Иркутск, Вост-Сиб. Книж. издат. с.41–48
528. Черняев Ж.А. 1968. Эмбриональное развитие байкальского омуля. //М., Наука, 90с.
529. Черняев Ж.А. 1969. О принципах размещения рыбоводных заводов на Байкале в связи проблемой перемещения промысла омуля в реки. //В кн.: Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск, СО АН СССР, с.34–37
530. Черняев Ж.А. 1971. О возможности развития икры байкальских сиговых рыб в охлажденном состоянии пагона. //В сб.: Биологические проблемы Севера. Магадан, в.42, с.67–73
531. Черняев Ж.А. 1973. Размножение и развитие байкальского озерного сига (*Coregonus lavaterus baicalensis*) в связи с вопросом его искусственного разведения. //Вопросы ихтиологии, т.13, в.2 (79), с.259–274
532. Черняев Ж.А. 1980. Развитие сигового рыбоводства в нашей стране. // В сб. Лососевидные рыбы. Ленинград, «Наука». С. 360. с.290–301.
533. Черняев Ж.А. 1981. Метод бокового микрофотографирования с применением вертикальной камеры для прижизненного исследования развития икры рыб. Исследования размножения и развития рыб (методическое пособие). // М., Наука. с. 216–221.
534. Черняев Ж.А. 1982. Воспроизводство байкальского омуля. М., Легкая и пищевая промышленность., 128 с.
535. Черняев Ж.А. 1984. Воздействие температурного и светового факторов на эмбриональное развитие сиговых рыб Байкала. // В Кн. Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М. Наука, с.87–119.
536. Черняев Ж.А. 1985. К вопросу о целесообразности строительства омулёвого рыбоводного завода на реке Верхняя Ангара на Северном Байкале. С.368–370.// Тезисы докл. III Всесоюзн. совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Минрыбхоз СССР. Тюмень. с. 396.
537. Черняев Ж.А. 1986. Воздействие светового фактора на эмбриогенез сига в условиях крайне низкой температуры // Тез. докл. Всес. сов. Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях. М., Наука, с.141–143
538. Черняев Ж.А. 1990. Эколого-физиологические особенности размножения и развития сиговых рыб. // Автореф. докторской диссерт., М., ВНИРО, 20 с.
539. Черняев Ж.А. 1991. Факторы среды, ограничивающие ареал сиговых рыб в современной Голарктике.// Тез. VI съезда ВГБО, т. 2, Мурманск, с. 89–90.
540. Черняев Ж.А. 1993. Воздействие светового фактора на эмбриональное развитие сиговых рыб. // Известия АН, сер. Биология. М., с.64–73.
541. Черняев Ж.А. 1995. Проблемы и перспективы работ по акклиматизации сиговых рыб в горных озерах. // В сбор. Результаты работ по акклиматизации водных организмов. С-П. Госкомрыболовство РФ. С. 107–112.
542. Черняев Ж.А. 1997. Эколого-физиологические особенности размножения и развития сиговых рыб.//Тез. Конгресса Ихтиол. России. Астрахань, С.179.
543. Черняев Ж.А. 2001. Гетерохронность в эмбриогенезе черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.). Вопросы рыболовства, прилож. I. Материалы Всерос. конф. «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в мировом океане, М. ВНИРО, стр.287–292

544. Черняев Ж.А. 2004. Эколого-физиологические особенности эмбриогенеза сиговых рыб (Coregonidae) как представителей «пагофильной» группы размножения. // Тр. каф. зоол. позвоночных ИГУ. Т.2, с.132–147
545. Черняев Ж.А. 2007. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпов эмбрионального развития костистых рыб (на примере сиговых Coregonidae) // Вопр. Ихтиол. т. 47, №.4, с. 475–485
546. Черняев Ж.А. 2008. К вопросу совершенствования биотехники инкубации икры и повышения эффективности искусственного воспроизводства сиговых рыб. //Сб. докладов «Состояние и проблемы искусственного воспроизводства рыбных запасов Байкальского региона», по заказу «Востсибрыбцентр», Улан-Удэ, стр.97–100
547. Черняев Ж.А. 2010. Основные принципы успешного осуществления инкубации икры сиговых рыб на рыбоводном заводе (на примере опыта Большереченского рыбоводного завода). // Биология, биотехника, разведение и состояние запасов сиговых рыб. ФГУП «Госрыбцентр», Тюмень: С. 277–280
548. Черняев Ж.А. 2013. Анализ результатов 80-летней деятельности и перспективы воспроизводства байкальского омуля (*Coregonus autumnalis* (Pallas)) на Большереченском рыбоводном заводе.
549. Черняев Ж.А., Довгий Т.Н. 1969. О воздействии световой радиации на развитие икры сиговых рыб. // В Сб.: Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск, с.50–52.
550. Черняев Ж.А., Арцатбанов В.Ю., Микулин А.Е., Валюшок Д.С. 1987. Цитохром «О» в икре сиговых рыб. // Вопр. ихтиол., т. 27, в. 5, с. 867 - 869.
551. Черняев Ж.А., Коваленко В.И., Кружалина Е.И., Овчинникова Т.И., Дмитриев И. Л. 1987. Методические указания по сбору и хранению икры сиговых рыб на временных рыбоводных пунктах, ее транспортировке и инкубации. // ЦПАУ, Главрыбвод, МРХ СССР. М., 82 с.
552. Черняев Ж.А., Микулин А.Е., Арцатбанов В.Ю., Валюшок Д.С. 1988. Особенности пигментации икры сиговых рыб. // М., Наука, с. 152–159
553. Черняев Ж.А., Микулин А.Е., Валюшок Д.С., Арцатбанов В.Ю. 1988. Цитохром «О» в икре сиговых рыб как биохимический маркер семейства Coregonidae. // Тез. докл. Ш Всес. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, с.372–373.
554. Черняев Ж.А., Донцов А.Е., Островский М.А. 1990. Степень меланиновой пигментации эмбрионов севанского сига в зависимости от уровня освещенности в процессе развития. //Тез. IV Всесоюзн. совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Вологда, с.72–73.
555. Черняев Ж.А., Стрекозов Б.П. 1988. Сиговые рыбы — биоиндикаторы хлороорганических пестицидов. // Тезисы докладов Всесоюзного совещания «Экотоксикология и охрана природы». Рига, с.208–210.
556. Черняев Ж.А., Стрекозов Б.П. 1989. Выявление антропогенного воздействия на заповедник «Тигровая балка» путем исследования хлороорганических пестицидов в тканях рыб. // Тезисы докладов совещания «Гидробиологические исследования в заповедниках СССР». Борок. с.53–55.
557. Черняев Ж.А., Стрекозов.Б.П. 1991. Биомониторинг экотоксикологической ситуации в заповедниках путем выявления хлороорганических пестицидов в тканях рыб. // Журн. Биологические науки, № 11, вып.Х1, С. 114–123.
558. Черняев Ж.А., Пичугин М.Ю. 1999. Особенности раннего онтогенеза весенне-нерестующего баунтовского сига. // Вопр. ихтиологии, т.39, №1, с.78–88

559. Чертов Л.Ф. 1960. Сравнительная эколого-морфологическая характеристика развития молоди проходных сельдей. // В сб.: Охрана природы и озеленение. М., в.6, с.37–47.
560. Черфас Б.И. 1956. Рыбоводство в естественных водоемах. М., Пищепромиздат, 527с.
561. Чижевский А.Л., Шишлина Ю. Г. 1969. В ритме солнца. // М., Наука, 112 с.
562. Чижевский А.Л. 1976. Земное эхо солнечных бурь. // Изд. Мысль. М., , 366 с.
563. Чмилевский Д. А. 2000. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. д.б.н. С.-Петербург. - 31с.
564. Чмилевский Д.А. 1998. Влияние повышенной температуры на оогенез мозамбикской тилапии при её воздействии на его различные периоды и фазы // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 676–683.
565. Чмилевский Д.А. 1998. Влияние пониженной температуры на рост тилапии *Oreochromis mossambicus*. // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 92–99.
566. Чудова Э.И. 1961. Роль витамина А и В в выращивании молоди лосося. // Тр. НИИ рыбн. хозяйства Латвийск. ССР, т. 3, с. 421–429
567. Чутаева А.И. 1965. Биология байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* и биотехника его разведения в связи с акклиматизацией в водоемах Северо-Запада СССР. // Автореф. канд. диссерт., ГосНИОРХ, Л., 15 с.
568. Шагаева В.Г., Никольская М.П., Акимова Н.В., Марков К.П., Никольская Н.Г. 1993. Исследование раннего онтогенеза волжских осетровых (*Acipenseridae*) в связи с антропогенным воздействием. //Вопр. ихтиологии. Т.33 , вып.2. С. 230–240
569. Шадрин А.В., 1989. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (*Osmeridae*) Дальнего Востока III Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* (Brevort)// Вопр. ихтиол. Т.29, в. 6. с. 960–972. - с.30
570. Шамардина И.П. 1954. Изменение интенсивности дыхания рыб в течение их развития. - ДАН СССР, т. 97, № 4, с.689–692
571. Шапошникова Г.Х. 1976. История расселения сигов рода *Coregonus*. // В сб.: Зоогеография и систематика рыб, Л., ЗИН АН СССР, с.54–67.
572. Шаронов И.В. 1957. Воспроизводство запасов промысловых рыб озера Севан. // Изв. АН Арм.ССР, Биол. и с-х. науки, т.10, с.135–144.
573. Шатуновский М.И. 1979. Роль исследований обмена веществ в решении некоторых вопросов динамики численности рыб// Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.34–41
574. Шатуновский М.И. 1980. Эколого-физиологические исследования рыб в онтогенезе. // В кн.: Экология размножения и развития рыб. М., с.29–47.
575. Шейко Т. В. 1985. Ветвление дыхательной цепи аэробной бактерии *Micrococcus luteus* и организация альтернативного редокс-пути. // Канд. диссерт, МГУ
576. Шерстянкин П.П. 1975. Экспериментальные исследования подледного светового поля озера Байкал. М., Наука, Сиб. Отдел. с. 92.
577. Шестаков А.В. 1996. Биология молоди сиговых рыб бассейна р.Анадырь. Автореферат канд. диссертации, Владивосток, 20 с.
578. Шестаков А.В. 1998. Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь.//Владивосток, Дальнаука. 112 с.
579. Шилькрот Г.С. 1975. Причины антропогенного эвтрофирования водоемов. Итоги науки и техники. Общая экология, биоценология, гидробиология. М., ВИНТИ, т.2, с.51–99.
580. Шимараев М.Н. 1977. Связь ледовых явлений на Байкале с солнечной активностью. // В кн.: Долгосрочные прогнозы природных явлений. Наука, Новосибирск, с.53–64.

581. Шимараев М.Н., Афанасьева Э.Л. 1977. Влияние температурных условий на межгодовые изменения летнего зоопланктона пелагиали. // В кн.: Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск, Наука, с.62–76.
582. Шипунов Ф.Я., Степанов А. М., Фролов В.А. 1981. Загрязнение биосферы в Северном полушарии на фоновом уровне. // В кн.: Антропогенные нарушения и природные изменения наземных экосистем. М., ИЭМЭЖ АН СССР, с.7–28.
583. Широбоков И.И. 1988. Оценка причин смертности личинок сиговых рыб. // Тезисы 4-й Всесоюз. Конференции по раннему онтогенезу рыб. Ч. 2. М., С. 140–142
584. Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. М., «Наука», с.364–406
585. Шмальгаузен И.И. 1939–1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. // М.-Л. Изд. АН СССР, 231 с.
586. Шмидт П.Ю. 1936. Миграции рыб. // Гос. изд. биол. и мед. лит-ры. М.-Л., 327 с. (стр.195)
587. Шнаревич И.Д. 1960. О влиянии различных участков видимой части спектра на рост и развитие ручьевой форели в эмбриональный период. // В кн.: Респ. совещ. по форелеводству. Станислав, с.20–21
588. Шнаревич И. Д., Приходская В.Г., Трофименко В. Г. 1974. К вопросу оценки качества производителей карпа для рыбоводных целей по содержанию каротиноидов в икре. // В кн.: Интенсификация рыбоводства на Украине. Херсон, с.93–95
589. Шумилов И. П. 1971. Выживаемость икры байкальского омуля на нерестилищах р. Кичеры и влияние водности реки на урожайность поколений. // Вопросы ихтиологии. Т.2, вып.2 (67), с. 280–289.
590. Шумилов И.П. 1969. Состояние запасов северобайкальского стада омуля и пути их увеличения. // В кн. Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск. С.280–289.
591. Эглингтон Г., Бранд Д. 1967. Применение спектроскопии в органической химии. // М. Мир
592. Юданов И.Г. 1939. Условия нереста и развития икры ряпушки в заморной зоне Обской Губы. Жур. Рыбное хозяйство, №4, с.34
593. Юровицкий Ю.Г. 1965. Эмбриональное развитие рыб в условиях различного кислородного режима // Журн. общ. биол., т.26, №1, с.63–73
594. Юровицкий Ю.Г. 1973. Особенности регуляции углеводного обмена в оогенезе при созревании и раннем эмбриогенезе. // Журн. общ. биол., т. 34, № I, с.97–109
595. Юровицкий Ю.Г., Резниченко П.Н. 1963. Морфо-физиологические особенности зародышей осетра в условиях различного кислородного режима. // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: с. 77 - 82.
596. Юхнева В.С. 1963. Эмбриональное развитие муксуна. // Тр. Обь-Тазовского отд. ГосНИОРХ, Нов. сер., т. III. с. 138–147.
597. Юхнева В.С. 1967. Наблюдение за нерестом и развитием икры сиговых рыб на реке Сыня. // Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюмень. С. 190–199
598. Яковлев В.Н. 1961. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование. // Вопросы ихтиологии, т.1, в.2, с. 209–220
599. Яковлева Т.В., Никитина Л.А., Бурлаков А.Б. 1986. Влияние специфических опиятных агонистов на индуцированное прогестеронное созревание ооцитов жабы и вьюна. ДАН СССР, т.286, № 3, с. 718–721
600. Якубке Х.-Д., Ешкайт Х. 1985. Аминокислоты, пептиды, белки. Пер. с нем., М., с. 289–295

601. Яржомбек А.А. 1970. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб. // Тр. ВНИРО, т.69, с.234–267
602. Яржомбек А.А., Грачев А.Е. 1964. Материалы к познанию функционального значения каротиноидов лососевых рыб. // Вопросы ихтиологии, т.4, в.3 (32), с.606–610.
603. Airaksinen K. J. 1968. Preliminary notes on the winterspawning vendace (*Coregonus albula* L) in some Finnish lake. // Ann. Zool. Finn., vol.5, No.3, p.312–314
604. Alderdice D.F., Wicket W.P., Batias A. 1958. Some effect of temporary exposure to low dissolved oxygen level on Pacific salmon eggs. // Journ. Fish. Res. Board, Canada, v.15, No.2, p.
605. Alderdice D.F., Wicket W.P. 1958. A note on the response of developing chum eggs free carbon dioxide in solution. // Journ. Fish. Res. Board, Canada, v.15, No., p.797–799
606. Andrlé V. 1970. Nektere zkušenosti z umelego odchovu ciha voreny v oblasti reditunství Statního rybarství v Velkém Mesirici. //“Vertebrat zpravy”. 2, с. 81–82
607. Appleby C.A. 1969. Electron transport system of *Rhizobium japonicum*. Haemoprotein P-450, other CO-reactive pigments, cytochromes and oxidases in bacteroides from N-fixing root nodules. // Biochem. Biophys. Acta, v.172, p.71–88
608. Arima S. 1955. Studies on the end - products of metabolism in early developmental stages of amphibia III. The organic consistitent of perivitellines fluids of *Rhacophorus schlegellivar. arbores*//Zool. Mag. V.64, N 4, C. 122–125
609. Arnaud F. 1889. Comptesrendus de l'Academie des Sciences, t.109, p.911
610. Aronovitch I.W., Doroshev S.I., Spectrova L.V., Makhotin V.V. 1975. Aquaculture, v. 6, p. 233–242
611. Baines B.S., Hubbard J.A.M., Pool R.K. 1984. Purification and partial characterization of two cytochrome oxidases (c and o) from termophilic bacterium PS-3. Biochem. Biophys. Acta, , v. \_ p.438–445
612. Baldwin J., Hochachka P.W. 1970. Functional significance of isoenzymes in thermal acclimation: Acetylcholinesterase from trout brain. // Biochem. Journ., v.116, No.5, p.883–887
613. Ballard W.W. 1973. A re-examination of gastrulation in teleosts. - Rev. Roum. Biol., Ser. Zool., v.18, No.2, p.119–136
614. Ballard W.W. 1981. Morphogenetic movements and fate maps of vertebrates// Amer. Zool. V/ 21, p. 391–399.
615. Balon E.K. 1977. Early ontogeny of *Labeotropheus Ahl.* 1977. (Mouna, Cichlidae, Lake Malawi) with a discussion on advanced protective styles in fish reproduction and development. // Env. Biol. Fish., No.2, p.147–176.
616. Balon E.K. 1984. Patterns in the evolution of reproductive styles in Fishes. –In: Fish reproduction: Strategies and Tactics. C.W.Potts and H.J.Woton. // Academic Press, London, p.35–53
617. Balon E.K. 1986. Salutatory ontogeny and evolution. // Rivista di Biologia, v.79, f.2, p.151–190
618. Balon E.K., Flegler-Balon C. 1985. Microscopic techniques for studies of early ontogeny in fishes: problems and methods of composite descriptions. // Early life histories of fishes. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands. P. 32–56.
619. Battersby A.R. 1989. Biosynthetic and synthetic studies on the pigments of life. // Pure and Appl. Chem., No.3, p.337–344
620. Beamish F.W.H. 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. 2. Influence of weight and temperature on respiration of several spices. // Can. Journ. Zool., v.42, No.2, p.177–188

621. Bertin L., Arambourg C. 1958. Super-ordre des Teleosteens. // *Traité de Zoologie*, t. XIII, f.3, Masson, Paris, p.2204–2499
622. Blaxter J.H. 1969. Development: eggs and larvae. // *Fish physiology*. v.III, Reproduction and growth. New-York-London, Acad. Press. p.177–252
623. Blaxter J.H.S., Hempel G. 1966. Utilisation of yolk by herring larvae. - *Journ. Mar. Biol. Ass. U.K.*, v.46, p.219–234
624. Booke H.E. 1970. Speciation parameters in Coregonidae fishes: 1. Eggs sizes, II. Karyotype. In : *Biology of Coregonid fishes.*, p.61–66
625. Boulekbache H. 1981. Energy metabolism in fish development. // *Amer. Zool.* v.21, p.377–389.
626. Braum E. 1978. Experimentelle Untersuchungen zur ersten Nahrungsaufnahme und Biologie an jungfishen von Blaufelchen (*Coregonus wortmanni* Bloch), Weissvelshen (*Coregonus fera* Jurine) und Hechten (*Esox lucius* L.)// *Arch. Hydrobiol. suppl.* p. 244–250.
627. Brett J.R. 1970. Fish — the energy coast of living. // *Mar. Aquacult. Corvallis*,
628. Brett J.R. 1971. Temperature — animals — fishes. *Marine ecology*. London, v.1, p.513–560
629. Calderwood W. L. 1941. The migratory habit; a brief survey of its adoption by Salmonid fishes. // *Salmon Trout Mag.*, p. 20–29.
630. Canagaratman P. 1959. The influence of light intensities and duration during early development on meristic variation in some Salmonides. // Ph. D. Thesis Univers. British Columbia
631. Castor L.N., Chance B. 1959. Photochemical determination of oxidases of bacteria. // *Journ. Biol. Chem.*, v.234, p.1587–1592.
632. Castro E.A., Sorarrain O.M. 1972. Electronic structure and absorption spectra of carotin. // *Journ. Phys. Chem. Leipzig*, 250 (3–4), p.230–236
633. Cavender T.M. 1970. A comparison of Coregonid and other Salmonids fishes the earliest known Teleostean fishes. // In : *Biology of coregonid fishes*, Univers. Manitoba Press, Winnipeg, p.1–32
634. Cetta C.M., Capuzzo J.M. 1982. Physiological and Biochemical aspects of embryonic and larval development of the winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*. // *Mar. Biol.*, v.71, p.327–337
635. Chance B., Williams G.R. 1956. The respiratory chain and oxidative phosphorylation. // *Adv. Enzymol.*, v.17, p.65–234
636. Chelevold J.R. 1970. The genetic relationships and intergeographical Coregonids as determined by protein properties. // In : *Biology of coregonid fishes.*, p.126–155
637. Choc M.G., Webster D.A., Canghey W. 1982. Oxygenated intermed and species of cytochrome “o” (vitroseilla). Characterisation by infrared spectroscopy.// *J. Biol. Chem.*, v.257, p. 865–869
638. Clarke G.L. 1954. *Elements of ecology*. New-York, J. Wiley and sons, p.534
639. Clarke G.L., Denton E.J. 1962. *Light and animal life in the Sea.*, v.1, p.456–468
640. Clarke W.C., Shelborn J.E., Brett J.R. 1981. Effect of artificial photoperiod cycles, temperature and salinity on growth and smolting in underyarling cono (*Oncorhynchus kisutsh*), Chinook (*O. tschawytscha*) and sockey (*O. nerka*) salmon.// *Aquaculture*, 22. No 1–2, p.103–116
641. Colby P. J., Brooke L.T. 1970. Survival and development of lake herring (*Coregonus artedii*) eggs at various incubation temperatures. In : *Biology of coregonid fishes.*, p.417–428
642. Colle-Vandervelde A. 1966. Influence de la lumière visible sur la vitesse du développement embryonnaire de *Brachydanio* (Teléostéen). // *Ann. Societ. R. Zool. Belge.* 96(1), p.41–47

643. Czczuga B, 1971. Carotenoids in fish, 1. Carotenoids in the eggs of *Asipenser ruthenus ruthenus* L. *Acipenseridae* from the Danube//*Hydrobiologia*, V. 39, P. 9–16.
644. Czczuga B. 1972. Carotenoids in fish. 3. Carotenoids and vitamine A in phytoplankto-phagus fish from heated water. *Verh. Int. Verh. Theoret. Indangew. Limnol.* V. 18. P.-1198–1203.
645. Czczuga B. 1975. Carotinoids in fish. 4. Salmonidae and Thymallidae from polish water. *Hydrobiologia*, v.40, No.2–3, p.223–239
646. Dabrowski K., Kaushik S.J., Liquet P. 1984. Metabolic utilization of body stores during the early life of whitefish (*Coregonus lavaterus* L.) // *Jour. Fish Biol.*, v.24, No.6, p.721–729
647. Davenport J., Lonning S. 1980. Oxygen uptake in developing eggs and larvae of cod (*Gadus morhua* L.) // *J. Fish. Biol.*, v.16, No.3, p.249–256.
648. Davies B.N. 1965. Analysis of carotinoid pigments. *J. Chemistry biochemistry of plant pigments.* // N-Y.-London, Acad. Press, p.489–533
649. Dajoz R. 1971. *Precis d'Ecologies* //2. Edicion, Dunod, Paris, p.434
650. Dean J.M. 1969. The metabolism of tissues of thermally acclimated trout (*Salmo gairdneri*). // *Comp. Biochem. Physiol.* No.1, p.185–196
651. De Beer (Beer G. de). 1958. *Embryos and ancestors.* Oxford.
652. De Silva C.D., Premawansa S., Keembiyahetty C.N. 1986. Oxygen consumption in *Oreochromis niloticus* (L) in relation to development, salinity, temperature and time of day. // *J. Fish. Biol.*, v.29, p.267–277
653. Deviller Ch., 1951. Les mouvements superficiels dans la gastrulation des poissons // *Arch. Anat. Micros.* v. 40, p. 298–309.
654. De Vries A.L. 1980. Biological antifreezes and survival in freesing invironment. // *Animal and environment fitness.* Pergamont Press. Oxford — New-York. P.583–607
655. De Vries A.L. O'Grady S.M., Schras J.D. 1982. Temperature and level of glycopeptides antifreeze in Antarctic fishes. // *Antarctic Journal US*, v. 17, No.5, p.173–175.
656. Dgebuadze J.J., Mina M.V., Alekseyev S.S., Golubtsov A.S., 1999. Observation on reproduction of the lake Tana barbs//*J. Fish. Biol.* V, 54. p. 417–423.
657. Dymond J.R. 1943. The coregonid fishes of North-Western Canada. // *Trans. Canad. Inst.*, v.24(2), p.171–232
658. Dubois, J. and A. Dziedzic. 1989. Underwater sound detection applied to aquatic ethology : some results on coregonids and charr spawning sites in two subalpine lakes. *Rev. Sci. Eau*, 2 (4): 847–858. [article in French]
659. Duman John G., DeVries Artur L. 1974. The effects of temperature and photoperiod on antifreeze production in cold water fishes. // *Jurn. Exp. Zool*, v. 190, No 1. P. 89–97.
660. Eglington S., Johnston T.A. 1984. Effect of acclimation temperature on routine metabolism muscle mitochondrial volume density and capillary supply in the elver (*Anguilla anguilla* L.) // *Journ. Therm. Biol.* v.9, No.3, p.165–170
661. Eisler R. 1957. The influence of light on the early growth of Chinook Salmon growth. // v.21, p.197–203
662. Evans R. M., Purdie F. C., Hickman C. P. 1962. The effect of temperature and photoperiod on the respiratory metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). // *Canad. J. Zool.*, v.40, No.1, p.107–118
663. Fabricius E, Lindroth F. 1953. Experimental observation on the spawning of whitefish, *Coregonus lavaretus* L. in the stream aquarium of the Hole Laboratory at Indalsalven // *Inst. Fresh-water Res. Drottningholm: Fnn. Rept. № 35.* P. 105 - 112. см. Барсуков (85)
664. Fontaine M. 1975. Physiological mechanism in the migration of marine and amphihaline fish. // *Adv. Mar. Biol.* v.13, p.241–355

665. Fox D.L. 1973. Chitin-bound keto-carotenoids in a crustacean carapace. // *Comp. Biochem. Physiol.*, v.44, p.953–962
666. Gabriel M.L. 1944. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. // *Journ. Exper. Zool.*, No.95, v.1
667. Garside E.T. 1966. Developmental rate and vertebral number in Salmonids. // *Journ. Fish. Res. Bd. Canada*, v.23, No.10, p.1537–1551
668. Garside E.T. 1966. Effects of oxygen in relation to temperature on the development of embryos of brook trout and rainbow trout. // *J. Fish. Res. Board Canad.* v.23, p.1121–1131
669. Goodwin T.W. 1980. The biochemistry of carotenoids. v.1, Plants, // London-New-York, Chapman and Hall, p.377
670. Goodwin T.W. 1984. The biochemistry of carotenoids. v.2, Animals, // Lonon-New-York, Chapman and Hall, p.224
671. Goslin W.A. 1971. Functional morphology and classification of Teleostean fishes. // Honolulu, p.208
672. Gottwald S. 1965. Der einfluss zeitweiligen Sauerstoffmangel in verschiedenen Stadien auf die Embryonalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri* Rich). // *Z. Fischerei*, v.13, p.63–83
673. Gray J.E. 1926. The growth of fish. 1. The relationship between embryo yolk in *Salmo fario*. // *Brit. Journ. Exper. Biol.*, v.4, p. 215–225
674. Gruber K., Wiesler W. 1983. Energetics of development of the alpine charr-*Salvelinus alpinus* in relation to temperature and oxygen. // *J. Comp. Physiol.*, v.149, p. 485–493
675. Hamdorf B. 1960. Die bederflussung embryonal und larval entvicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* Gilb.) durch Strachlung im sichtbaren Bereich//*Zeit verge Physiol.*V, 42, N° 6, p. 61–66.
676. Hamor T., Garside E.T. 1979. Hourly and total oxygen consumption by ova of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) during embryogenesis at two temperature and three level of dissolved oxygen. // *Canad. Journ. Zool.* v. 57, No.6, p.1196–1200
677. Hartmann M., Meden F., Kuhn R., Beiling H. 1947. Unter suchungen Uber die Befruchtungs stoffe der Regenbogenforelle. // *Z. Naturforsch.*, Bd. 2, H. 9/10, p.330–343
678. Harvey E.N. 1928. The oxygen consumption of luminus bacteria. // *J. Gen. Physiol.*, v. 11, p. 469–475
679. Hayes F.R. 1949. The growth, general chemistry and temperature relation of salmon eggs. The quarterly Rev. of Biology. //, v. 24, No.4, p. 281–308
680. Hayes F.R., Wilmot J.R., Livinstone D.A. 1951. The oxygen consumption of the salmon eggs in relation to development and activity. // *Journ. Exp. Zool.* v.116, p. 377–395
681. Hayes F.R., Pelluet D., Gorham E. 1953. Some effect of temperature on the embryonic development of the salmon (*Salmo salar*). // *Can. Journ. Zool.*, v.31, p.42–51 Hazard T.P., Eddy R.E., 1951. Modification of the sexual cycle in brook trout *Salvelinus fontinalis* by control of light // *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 80, 1950, p.158–162.
682. Heming T.A. 1982. Effect of temperature on utilization of yolk by chinook salmon (*Oncorhynchus chawischa*) eggs and alevins. // *Can. Journ. Aquat. Sienn.*, v.39, No.1, p.184–190.
683. Henault M., Fortin R. 1989. Comparison of meristic and morphologic characters among spring and fall-spawning ecotypes of cisco (*Coregonus artedii*) in southern Quebec, Canada. *Canad. Journ. Of Fisheries and Aquatic Sciences.* v/46, N. 1, p. 166–173.
684. Higurashi T. 1925. Optimum water temperature for hatching of the eggs of *Hypomesus olidus* Pallas. // *Journ. Of the Imper. Fish Inst.*, v.21(1), p.2–5

685. Hill G.S. 1976. Electron transport system in Kinetoplastidae. // *Biochim., Biophys. Acta*, v. 456, p. 149–194
686. Himberg K.-J. V. 1970. A systematic and zoogeographic studies of some North European coregonids. // In: *Biology of coregonid fishes*. Winnipeg Univers. Manitoba Press. p.219–250
687. Hochman, Peňáz, Prokeš, 1974. The volume of milt, quantity and vitality of sperms in *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) from pond culture. // *Zool. Listy*, 23(4): p. 367–380
688. Hoffman R.A. 1970. The epifisal complex in fish and reptiles. // *Amer. Zoologist*, v.10, No.2, p. 191–199
689. Holeton G. F. 1980. Oxygen as an environmental factor of fishes. // *Envir. Physiol. Fishes. Lect. NATO Adv. Study Inst., Lennoxville*, p.7–32
690. Holliday F.G.T., Blaxter J.H.S., Lasker R. 1964. Oxygen uptake of developing eggs and larvae of the herring (*Clupea harengus*). // *J. Mar. Biol. ASS. U.K.*, v.44, p.711–723
691. Hoover E.E., Hubbard H. E. 1937. Modification of the sexual cycle in trout by control of light // *Copeia*, 4, p. 206–210
692. Houde E.D., Schekter R.C. 1983. Oxygen uptake and comparative energetic amount eggs and larvae of three subtropical marine fishes. — *Mar. Biol.* v. 72, No.3, p.283–293
693. Hubbs C.L. 1922. Variation in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. // *Amer. Natur.*, v.56
694. Hughes G.M. 1980. Morphometry of fish gas exchange organs in relation to their respiratory function. // *Environ. Physiol. Fishes Lect. NATO, Adv. Study Inst., Lennoxville, New-York-London*, p. 33–56
695. Immers J., Runnstorm J. 1960. Release of respiratory control by 2, 4-dinitrophenol in different stages of sea urchin development. // *Development Biolog.*, v.2, No.1, p.90–104
696. Itazawa Y., Oikawa S. 1986. A quantitative interpretation of the metabolism size relationship in animal. // *Experiment.*, v.6, p.223–225
697. Jensen K.W., Snekvik E., 1972; Low pH level wipe out salmon and trout population in southermost Norway. *AmbioV.* V, 1, N°6, p. 223–225.
698. Johanson A.C., Krogh A. 1914. The influence of temperature and certain other factors upon the rate of development of the eggs of fishes. // *Publ. Circumstances Com. Int. Explor. Mer.*, v. 68, p.1–44
699. Johansen S. 1936. On the variation of fishes in relation to environment (preliminary account). // *Mus. Arb., Bergen*, v.4
700. John C.C. 1932. The origin of erythrocytes in the herring (*Clupea harengus*). // *Royal Society of London. Ser. Biol.*, v. 110, p. 112–119
701. John K.R., Hasler A.D. 1956. Observation on some factors affecting the hatching of eggs and the survival of young shallow-water cisco (*Leucichthys artedi* Le Sueur) in Lake Mendota, Wisconsin. // *Limnology and Oceanology*, 1(3), p. 176–194
702. Jordan D.S. 1891. Relation of temperature to vertebrae among fishes. // *Proc. U.S. Nat. Mus.* v.14, p.107–120
703. Jurtshuk P.Jr., Yang-TY. 1980. Oxygen reactive homoprotein component in bacterial respiratory system. // *CRS Press*, v.1, p. 137–159
704. Kamler E., Kato T. 1983. Efficiency of yolk utilization by *Salmo gairdneri* in relation to incubation temperature and eggs size. // *Pol. Arch. Hydrobiol.* v.30, No.3, p. 271–306
705. Kamler E. 1992. Early life history of fish. An energetic approach. // *Ldn; N.Y.; Tokyo; Melbourne; Madras: Chapman & Hall*, 267 p.
706. Kamler E. 2002. Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective // *Reviews in fish biol. and fisheries*. Vol. 12, p. 79–103

707. Karrer P., Jucker E. 1948. Carotinoidae. // Birkhuser. 388 p.
708. Kawajiri M. 1927. On the optimum temperature of water for hatching the eggs of rainbow trout. // J. Imper. Fish. Inst., v.23, p. 65–73
709. Kitahara T. 1984. Behavior of carotinoid in the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during development. // Bull. Of the Jap. Soc. Of Sient. Fisheries, 50(3), p. 531–536
710. Klinkhardt M.B., Stroganov A.N., Pavlov D.A. 1987. Motoricity of Atlantic salmo embryos (*Salmo salar*) at different temperatures. // Aquaculture, No.64, p.219–236
711. Kol E. 1968. Kryobiologie (Biologie und Limnologie der Schnees und Fishes). // 1. Kryo vegetation. Stuttgart
712. Kottelat M. 1997. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive USSR)
713. Kottelat M. and Frehof J. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Imprimerie du Democrate SA, Delemont: Swizerland. 646 p.
714. Krogh A. 1941. Comparative physiology of respiratory mechanism. Philadelphia Univ., Pensilvania Press, p.172
715. Kwain W.H. 1975. Embryonic development early growth in rainbow trout (*S. gairdneri*) exposed to combination of light intensity and temperature. // Journ. Fish. Res. Bd. Canada, v.32, 3, p.397–402
716. Lachti E., Oksman H., Shemeikka P. 1979. On the survival of vendace eggs in different lake types // Aqua fenn. № 9: 62–67.
717. Lee W.L. 1966. Pigmentation of marine isopod *Ydothea granulose* (Pathke). // Comp. Biol. Physiol., v.19, p.13–37
718. Lindroth A. 1942. Sauerstoffverbrauch der Fische. II. Verschiedene Entwicklung und Alterstadien von Lachs und Hecht. // Z-tscher. Vergl. Physiol., B. 29, No.3, s.583–594
719. Lindsey C.C. 1958. Modification of meristic characters by light duration in kokanee (*Oncorhynchus nerka*). // Copeia, No.2, p.
720. Lindsey C.C., Clayton J.W., Frausin W.G. 1970. Zoogeographic problems and protein variation in the *Coregonus clupeaformis* Whitefish species Complex. // In : Biology of Coregonid fishes. p.127–146
721. Lindström T. 1970. Habitat of Whitefish in same North Swedish lakes at different stages of life history. // In: Biology of coregonid fishes., Univers. Of Manitoba Press., Winnipeg, p. 461–479
722. Lindström T., Andersson G. 1982. Population ecology of salmonid population on the verge of extinction in acid environment. // Pep. Inst. Freshwater res. Brottningsholm, No.65, p.81–95
723. Loew E.R., Lythgoe J.N. 1978. The ecology of pigments in teleosts fishes. // Vision Res., No.18, p. 715–722
724. Mailand P.S. 1970. The origin and present distribution of Coregonids in the british isles. // In: Biology of Coregonid fishes. //, p.99–114
725. Malaurie Jean. 1965. Le derniers rois de Thule. // Union generale d'editions, Paris,
726. McCrimmon H.R., Kwain W.H. 1969. Influence of light on early development and meristic characters in the rainbow trout (*S. gairdneri* Rich). // Canada Journ. of Zool., 47(4), p. 631–637
727. Mikkola H., Oksman H., Shemeikka P. 1979. Experimental study of mortality in vendace and whitefish eggs through predation by bottom fauna and fish // Aqua fenn. , № 9: 68–82.
728. Mikulin A.E. 1992. Composition and functions of pigments in bone fishes embryogenesis. // Proc. Of Sc. Conf. Fish reproduction-92. CSSR; Vodnany. p.76–81

729. Monti R. 1933. La genetica dei coregoni italiani e la loro variabilita in relatione coll'ambiente. // Arch. Zool. Ital., v. 18, p. 157–202
730. Moran T. 1926. The freezing of gelatin gel. // Proc. Roy. Soc. ser.A, v.112, p.30–40
731. Mottley C. 1934. The effect of temperature during development on the number of scales in the camploop trout (*Salmo camploop* Jordan). // Contr. Canad. Fish, v.8, No.20, p.
732. Nakagawa H., Tsuchiya Y. 1972. Studies of rainbow trout eggs (*Salmo gairgneri irideus*). IV. Charges of yolk content during embryogenesis. // Journ. Fac. Fish. Anim. Husb. Hirosima Univ., v.11, p.111–118
733. Nelson G.J. 1973. Relationships of clupeomorph with remarks on the structures of the lower jaw in fishes. // In: Interrelationship of fishes. Suppl. No.1, to the Zool. Journ. of the Linney Society., v.53, p. 333–350
734. Neyfakh A.A. 1974. Molecular aspects of nucleocytoplasmic relationship in embryonic development. // In: Neoplastic and celldifferentiation. Basel. P. 27–59
735. Nibelin O. 1973. Comments on the caudal skeleton of actinopterygians. // In: Interrelation of fishes. Suppl. 1, Zool. Journ. of the Linnean Society, v.53
736. Norden C.R. 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny. // Journ. Fish. Res. Board. Canada., v. 18, No.5, p. 679–791
737. Oettingen .A. 1878. Phanologie der Dorpaten Lygnosen // Arch. Naturwiss. Estland und Kurland. Vol. 8
738. Ohtsuka E. 1958. Carbohydrate components of the perivitelline fluid and its origin in the egg of *Oryzias latipes*. // Zool. Mag., v.67, No.3, p.96–99
739. Oikawa S., Itazawa Y. 1984. Allometric relationship between tissues respiration and body mass in the carp. // Comp. Biochem. Physiol., v.A 77, No.3, p. 415–418
740. Orska J. 1957. The influence of temperature on the devepment of the skeleton in Teleostes. // Zool. Polon, v.7, p.
741. Pariseau r., Dumont P., Migneault J.-G. 1983. Decouverte, dans le sud-ouest du Quebec, d'une population de cisco de lac, *Coregonus artedii*, frayant au printemps. Can. Journ. Zool. 61: 2365–2368.
742. Parker-Bruce C., Mikell-Allered T., Simmons G.M. 1983. Strategie for growth and survival of Antarctic oasis lake biota. // In: Antarctic Journ. US, No.5, p.220–274
743. Peňáz Milan, 1975. Early development of the grayling *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758). //Praga, Academia. Nova series, IX, No.11, 36 pages, 8 pl.
744. Peňáz Milan, Petr Ráb, M. Prokeš, 1979. Cytological analysis, gynogenesis and early development of *Carassius auratus gibelio*. // Praga, Academia. Nova series, XIII, No.7, 36 p.
745. Peňáz Milan, 1980. Early development of the Chab, *Leuciscus cephalus*. // Praga, Academia. Nova series, XIV, No.7, 40 p.
746. Peňáz Milan and Juraj Pňihoda. 1981. Reproduction and early ontogeny of *Hugo hugo*. // Praga, Academia. Nova series, XV, No.6, 36 h. 4 pl.
747. Peňáz Milan, Prokeš Miroslav, Kouřil Jan, Hamáčková Jitka. 1983. Early development of the Carp, *Cyprinus carpio*. // Praga, Academia. Nova series, XVII, No.2, 40 p. 6 pl.
748. Perlsh J.S., Eichel H.J.A. 1971. Cuccinata — and DPHH-reducible o-type cytochrome in mitochondrial preparation from *Tetrahymena pyriformes*. // Biochem. Biophys. Res. Cjm.,v. 44, p. 973–980
749. Phillips F.S. 1940. Oxygen consumption and its inhabitation in the development of *Fundulus* and various pelagic fishes. // Biol. Bull., v.78, No.2, p. 256–274

750. Pickering Q.H., Henderson G. 1966. Acute toxicity of some important petrochemical to fish. // *Journ. Water pollution Contr. Feder.* No 38, p. 1419–1429
751. Pippy J.H., Hare G.M. 1969. Relationship of river pollution to bacterial infection in Salmon (*Salmo salar*) and Suckers (*Catostomus commersoni*). // *Trans. Am. Fish. Soc.* 98: p. 685–686
752. Pool R.K. 1983. Bacterial cytochrome oxidases A structurally and functionally diverse group of electron transfer protein. // *Biochem. Biophys. Acta*, p. 205–243
753. Powszechny ATLAS Swiata. 1974. Panstwowe przedsie biorstwo widawnictu kartografic znych. //, Warszawa, p. 238
754. Price J.W. 1934. The embryology of the whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchel). 1. Organogenesis. // *Ohio J. Scien.*, v.34, No.5, p. 287–305
755. Price J.W. 1940. Time — temperature relation in the incubation of the whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mit). // *Journ. Gen. Physiol.*, v.23, p. 449–468
756. Prokeš Miroslav. 1975. Hand stripping and Embryonic Development of *Coregonus peled* (Gmelin, 1788). // *Zoologicke listy*, 24 (2), p. 185–196
757. Rahel F.J., Magnuson J.J. 1983. Low pH and absence of fish species in naturally asidic Wisconsin lake: inference for cultural acidification. // *Canad. Journ. Fish and aquatic Scien*, v.40, p. 3–9
758. Ramade F. 1984. Elements d'ecologie — ecologie fondamentale. // McGraw-Hill. Paris, p. 397.
759. Ramade F. 1987. Les catastrophes ecologiques. // McGraw-Hill, Paris., p. 318
760. Regans C.T. 1914. The systematic arrangement of the fishes of the family Salmonidae. // *Ann. Mag. Natur. Hist. Ser.8*, , No.13, p. 405–408
761. Reibish J. 1902. Uber den Einfluss der Temperatureauf die Entwicklung von Fischeiem. // *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen Neue Folge*, Bd. VI — C.129
762. Reiter J.R. 1975. Endocrine rhythms associated with pineal gland function. // Plenum Press, N-Y., London, p. 43–73
763. Reshetnikov Y. S. 2004. Coregonid fishes in Arctic waters. // *Ann. Zool. Fennici*. 41: 3–11.
764. Roberts J.L. 1964. Metabolic responses of sunfish to photoperiod and temperature. // *Nold. Wiss. Mecresuter*, v.9, p.459–473
765. Rosen D.E. 1974. Phylogeny and zoogeography of Salmoniform fishes and relationship of Lepido-galaxias salamandroidea. // *Bull. Mus. Natur. Nist.*, v. 153(8), ant.2, p.265–326
766. Roubaud P., Boulekbache H., Devillers C., Joly C., 1976. Localisation histochemique de la lactico-deshydrogenase dans les blastomeres au cours du developpement precoce de l'embryon de la truite arc-en-ciel (*Salmo irideus* Gibb.). *Compt. Rendu. Academ. Scien. Paris, Ser. D*, 283, p. 1543–1546.
767. Roubaud P, Pairault C. 1980 // *Reprod. Nutr. Develop.* 20, (5 A), p. 1515–1526.
768. Sanches-Rodrigues M., Billard R. 1977. Conservation de la motilite et du pouvoir fecondant du sperme de truite arc en ciel maintenu a des temperatures voisines de 0°C. // *Bull. franc. piscicult.* v. 49, № 265B, p.143 - 152.
769. Sawyer J. 1989. Acid Rain and Air Pollution. // WWF International, Switzerland, 44 p.
770. Scheffelt E. Beitrage zur Kenntnis der Entwicklung und Sitematik der Coregonen. // *Arch. Fur Hydrobiol.*, Bd. XVII, No.4, p.699–713
771. Scholander P.F., Flagg W., Rosk R.J., Irving I. 1953. Studies on the physiology of frozen plants and animals in the Arctic. // *Journ. cell. Comp. physiol.*, v.42, suppl.1, p.1–56
772. Scurdal J., Bleken E., Stenseth N. 1985. Cannibalism in whitefish (*Coregonus lavaretus*). // *Oecologia*. V.67, No 4, p. 566–571.
773. Selye H. 1950. Stress and the general adaptation syndrome. // *Brit. Med. Journ.*1, p. 1383–1392

774. Smith V. 1916. Effect of light on the development of young salmon. // Puget Sound Marine station Publication, , v.1, No.11
775. Smith S.H. 1957. Evolution and distribution of the Coregonids. // Lourn. Fish. Res. Board. Canada, v.14, No.4, p.599–604
776. Steveden D.N. 1949. Studies on animal carotinoids. II. Carotinoid in the reproductive cycles of Brown Trout. // 6 Journ. Exper. Biol., v.26, No. 3, p.295–303
777. Straus O. 1971. Carotinoids of known structure. // In: Carotinoids, Edit. By Isler, Birhauser, p.771–850
778. Swordson G. 1970. Significance of introgression in coregonid evolution. // In: Biology of coregonid fishes. p. 33–59
779. Svarup H. 1956. Abnormal development in the temperature treated eggs of *Gasterosteus aculeatus* (L). 11. Gastrulation abnormalities. // Journ. of the zool. soc. of India. v.11, No.1, p.1–6
780. Takeuchi K. 1960. The behavior of carotinoid and distribution of xantophores during development of the Medaca (*Oryzias latipes*). // Embriologia, v. 5, No.2, p.170–177
781. Taning A.V. 1946. Stages of determination of vertebrae in teleostean fish. // Nature, v.157, p.594
782. Tauti M. 1928. On the influence of the variation of temperature of water upon the hatch rate and the hatching days of list eggs. // Journ. of Imper. Fish Inst., No.24(1). p.13–18
783. Tchernavin V. 1939. The origin of Salmon: its ancestry marine of freshwater. // Trout Magazine., p.120–140
784. Tcherniaev G. A. 1971 (1972). La biologie du development de *Comephorus dybowski* Kor.– poisson endemique vivipare du lac Baical. // Bull. de la societe zoologique de France. V. 96, № 4, p.385–398.
785. Tcherniaev G. 1976. On the phylogenesis of Cottoidei as revealed by embryological and paleoecological evidence. // Acts du II Congress Europeein des Ichthyologistes., Paris, , Rev. Trav. Inst. Peches Marit. T. XL, f. 3–4, p.764
786. Tcherniaev G.A. 1977. Conditions Ecophysiologicals de la survie dans la glace des coregonos du lac Baikal. // Bull. Francais de Piscicult., No. 266, p. 33–39.
787. Tcherniaev G., Artsatbanov V., Mikulin A., Valiushok D. 1988. The cytochrome b-type (cytochrome“o”) on the eggs of Coregonidae how a families marker.// Abstr. Of Sixth Congr. of Europ. Ichthyol. Budapesy, p. 192
788. Trinkaus J.P. 1973. Surface activity and locomotion of *Fundulus* deep sells during blastula and gastrula stages// Develop. Biol.v/ 30, p. 68–103
789. Trinkaus J.P. 1996. Ingression during early gastrulation in *Fundulus* // Develop. Vol. 195, p. 315–327.
790. Umminger B.L. 1967. Sub-zero temperature and supercooling in *Fundulus heteroclitus*. // Ann. Zoologist. v. 7(4), p.731
791. Veedon B.G. 1970. L. 1971. Allenic and acetylenic carotinoids// Pure Bull. Chem, p. 51–66.
792. Vetter R.D., Hodson R.E., Arnold C. 1983. Energy metabolism in a rapidly developing marine fish eggs — the red drum (*Sciaenops ocellata*). // Canad. Journ. Fish. Aquat. Scien., v. 40, No.5, p. 627–634
793. Vernier J-M. 1969. Table chronologique du development embryonnaire de la truite arc anciel (*Salmo gairdneri* Rich). // Ann. Embryol. Et morphogen., v. II, Fac.4, p.495–520
794. Viber R. 1954. Effect of solar radiation and of graver cover on development growth and loss by predation in salmon and trout. // Trans.Amer. Fish. Soc., v.83, p.194–201
795. Viber R., Lagler K.F. 1961. Peches continentales (Biologie et aménagement). Paris: “Dunod”. 720 p.

796. Vladykov V.D. 1970. Pearl tubercles and certain cranial peculiarities useful in the taxonomy of Coregonid genera. //In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg Univers. Manitoba Press. p. 167–193
797. Vogt C. 1842. Embriologie des salmonides. // Histoire naturelle des poisson d'eau douce. Heuchatel, p.
798. Wagler, E. 1941. Die Lachsartigen (Salmonidae). II. Teil. Coregonen. p. 371–501. In: Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. Vol. III. A. R. Demoll and H.N. Maier (eds.). Schweizerbart, Stuttgart, Germany.
799. Wakenroder H, 1831. Uber das Oleum radicus Dance Alterum das carotin //Geiger`s magazine Pharm.V. 33.-P. 144 - 172.
800. Wald G. 1960. The distribution and evolution of visual system. // Compar. Biochem., v. 1, No.7, p.167–174
801. Walters V. 1955. Fishes of western Arctic America and Eastern Arctic Siberia. //Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v.106 (5), p.261–368
802. Water quality criteria. 1968. Report to the National technical advisory committee to the Secretary of the interior, April 1968, Wash., Federal water pollution administration
803. Weiss R.F. 1970. The solubility of nitrogen, oxygen and argon in the water and seawater. // Deep-Sea Research, No.17, p.721–735
804. Weedon B.C.L. 1970. Allenic and acetylenic carotinoid. // Pure Bull. Chem., p.51–66
805. Weedon B.C.L. 1971. Stereochemistry of carotinoids. // Pure Bull. Chem., v.20 (12), p. 627–630
806. Whitehead P.J.P. 1968. A new genus for the South American clupeid fish *Lile platana* Regan. // Journ. Nat. Hist., v.2, p.477–486
807. Wieland H., 1925. Uber der Mechanismus den Oxydationvorgange//Jurn. Liebig`s Ann.-V. 445, P. 181.
808. Wilber Ch. 1969. The biological aspects of water pollution. // Springfield. p.
809. Wilt F.H. 1967. The control of embryonic hemoglobin sintesis. //Adv. In Morphogen. p.89–125
810. Wohlshlag D.E. 1960. Metabolism of an Antarctic fish and the phenomen of cold adaptation. // Ecology, v.41, No.2, p. 287–292
811. Wohlshlag D.E. 1964. Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo South Antarctica. // Biology of Antarctic Sea, Washington., p. 33–62
812. Wood P.W. 1984. Bacterial protein with CO-binding b-oc-c-type haem. Function and absorbtion spectroscopy. // Biochem. Biophys. Acta., v.768, p.293–317
813. Zagalsky P.F., Cheesman D.F., Caccaldi H.S. 1967. Stadies of carotinoid-containing lipoproteins isolated from the eggs and ovaries of certain marine invertebrates. // Comp. Biochem. Physiol., v.22, p. 851–871
814. Zawisza j., Backel t. Gonad development, feconditi and eggs survival in *Coregonus albula* L. //In: Biology of Coregonid fishes, 1970, p.363–398
815. Zelinski I. O. 1974. O zapobieganiu stratum podczas zarybiania jezor wylejciem sielawy.// “Gospodarsk rybna”, № 4, str. 6–8
816. Zitko V., Tibbo S. 1971. Fish kill caused by an intermediate oil from Coke ovens. //Bull. environ. contam. toxicol., No.6, 1, p.24
817. Zotin A.I., Faustov V.S., Ozernyuk N.D. 1967. ATR level and respiration of embryos. // Journ. Embryol. and Exper. Morphol., v.18, p. 1–12
818. Zuromska H. 1982. Eggs mortality and its causes in *Coregonus albula* (L) and *Coregonus lavaretus* (L) in two Masurian lakes//Pol. Arch. hydrobiol. Vol. 29. № 1. P. 29–69

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	5
Историческая справка .....	5
Задача исследований .....	6
Объекты исследований. Материал и методики его обработки .....	8
Глава 1. О систематическом ранге и происхождении сиговых рыб .....	11
1.1. Систематические признаки .....	11
1.2. Морфологические особенности строения яйцеклеток лососевидных рыб .....	13
Систематика сиговых рыб .....	20
1.3. Версии происхождения Лососевидных рыб .....	21
Глава 2. Распространение сиговых рыб .....	31
Глава 3. Размножение (теоретические основы) .....	37
3.1. Гаметогенез, или созревание половых продуктов .....	37
3.2. Развитие женских половых клеток (оогенез) .....	39
3.2.1. Строение яйца .....	42
3.2.2. Биохимический состав яиц сиговых рыб .....	44
3.2.3. Овуляция .....	45
3.3. Развитие мужских половых клеток (сперматогенез) .....	46
3.4. Нерест и оплодотворение .....	50
3.5. «Русский» (сухой) метод искусственного оплодотворения икры рыб .....	51
3.6. Эмбриональный период развития .....	52
3.7. Личиночный период развития .....	68
3.8. Мальковый период развития .....	70
3.9. Этапы и стадии эмбрионального и личиночного развития рыб .....	71
Глава 4. Некоторые специальные стороны эмбриогенеза сиговых рыб .....	75
4.1. Развитие кроветворного органа и системы эмбрионального кровообращения .....	75
4.2. Развитие перибластического синуса .....	79
4.3. Партеногенетическое развитие икры .....	82
4.4. Изменение строения оболочек икры в процессе развития .....	84
4.5. Метод бокового микрофотографирования для изучения живой икры .....	90
Глава 5. Экологические особенности размножения сиговых рыб .....	95
5.1. Нерест .....	95
5.2. Особенности нерестового поведения сиговых рыб .....	97
5.3. Выживание икры сиговых рыб на речных нерестилищах .....	101
5.4. Выживание икры сиговых рыб в озерных условиях .....	102
5.5. Особенности вылупления, ската с нерестилищ и перехода на активное питание личинок сиговых рыб .....	103
Глава 6. Лимитирующие факторы экологии .....	109
6.1. Влияние экологических факторов на жизнеспособность и состав ихтиофауны .....	109
6.2. Воздействие растворенных в воде металлов на икру и молодь сиговых рыб .....	112
6.2.1. Железо .....	112
6.2.2. Тяжелые металлы .....	115
6.3. Сиговые рыбы как биоиндикатор загрязнений водоемов Голарктики пестицидами) .....	119
6.4. Влияние нефтепродуктов на ранний онтогенез сиговых рыб .....	122
Глава 7. Воздействие температуры на эмбриогенез сиговых рыб .....	127

7.1. О критериях и способах оценки влияния температуры на характер и темпы развития рыб . . . . .	127
7.2. Влияние температуры на характер, темпы и продолжительность эмбрионального развития сиговых рыб . . . . .	130
7.3. Влияние температуры на интенсивность энергетического обмена и дыхания . . . . .	139
7.4. Оптимальный диапазон температур выживаемости эмбрионов . . . . .	142
7.5. Чувствительность эмбрионов сиговых рыб к воздействию температуры на разных стадиях развития . . . . .	146
7.6. Температура и сроки вылупления . . . . .	147
Глава 8. Особенности эмбриогенеза сиговых рыб при отрицательных температурах . . . . .	149
8.1. Эколого-физиологические предпосылки нормального развития эмбрионов сиговых рыб во льду . . . . .	149
8.2. Фактор промерзания нерестилищ сиговых рыб . . . . .	150
8.3. Морфо-физиологические особенности адаптации эмбрионов сиговых рыб к отрицательным температурам . . . . .	152
8.4. Воздействие отрицательной температуры на эмбриогенез . . . . .	153
8.5. Дыхательная активность зародышей . . . . .	159
8.6. Значение льда и влияние солнечного света . . . . .	159
8.7. Экологические группы размножения . . . . .	161
8.6. Сиговые рыбы — представители пагофильной группы размножения . . . . .	162
Глава 9. Воздействие солнечной радиации на развитие икры сиговых рыб . . . . .	164
9.1. Особенности прохождения солнечной радиации в водоемы . . . . .	164
9.2. Общебиологические механизмы воздействия солнечной радиации на живые организмы . . . . .	166
9.3. Влияние солнечной радиации на темпы эмбриогенеза рыб . . . . .	167
9.4. Количество солнечной энергии, поступающей в районы обитания сиговых рыб . . . . .	169
9.5. Особенности влияния солнца на развитие сигов . . . . .	175
9.6. Оптимальные значения освещенности . . . . .	179
9.7. Влияние фотопериодичности на эмбриогенез сиговых рыб . . . . .	182
9.8. Экологическое значение солнечной энергии . . . . .	185
Глава 10. Особенности дыхания икры сиговых рыб . . . . .	187
10.1. Введение. Обзор литературных данных по дыханию зародышей рыб . . . . .	187
10.2. Приспособления икры рыб для обеспечения условий газообмена — эмбриоадаптации . . . . .	190
10.3. Проникновение кислорода через яйцевые оболочки . . . . .	195
10.4. Влияние концентрации кислорода на темп эмбриогенеза . . . . .	196
10.5. Потребление кислорода икрой сиговых рыб на разных этапах и стадиях развития . . . . .	198
10.6. Динамика интенсивности дыхания . . . . .	207
10.7. Выделение углекислого газа . . . . .	210
Глава 11. Особенности пигментации икры сиговых рыб . . . . .	214
11.1. Каротиноиды как основной компонент пигментации икры . . . . .	214
11.2. Функциональная роль каротиноидов в эмбриогенезе сиговых рыб . . . . .	217
11.3. Экологическое значение каротиноидов . . . . .	222
11.4. Вклад пигментов в светопоглощающую способность икры сиговых рыб . . . . .	224

11.5. Обнаружение и выделение гемопротеида цитохрома $\beta_{560}$ в икре . . . . .	225
11.6. Распространение цитохрома $\beta_{560}$ в икре рыб. . . . .	232
11.7. Сравнительный вклад пигментов в создание окраски икры сига рыб. . . . .	235
Глава 12. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпов эмбрионального развития сига рыб . . . . .	238
12.1. Гетерохронии или изменение темпов развития? . . . . .	238
12.2. Вероятные регуляторы темпа эмбриогенеза . . . . .	243
Глава 13. Практические аспекты сигаводства . . . . .	248
13.1. История развития сигаводства в России и сопредельных странах . . . . .	248
13.2. О принципах размещения рыбоводных заводов на примере рыбоводных предприятий на Байкале . . . . .	258
13.3. Мониторинг эффективности инкубации икры байкальского омуля на рыбоводном заводе . . . . .	261
13.4. Проблемы интродукции сига рыб в горные водоёмы . . . . .	266
Заключение . . . . .	270
Послесловие . . . . .	273
Specific features of coregonid fishes embryonic development. . . . .	276
Introduction. . . . .	276
Ecological specific features of coregonid fishes embryogenesis . . . . .	277
Embryonic development in ice . . . . .	278
Temperature effect on the embryogenesis of coregonid fishes. . . . .	279
Respiratory activity of embryos of coregonid fishes . . . . .	280
Water-soluble enzyme of cytochromes . . . . .	281
Carotenoid pigments . . . . .	282
Impact of the light factor. . . . .	283
Conclusions. . . . .	285
Библиография . . . . .	287
Оглавление . . . . .	327

*Научное издание*

**Жерар Александрович ЧЕРНЯЕВ**

**ВОСПРОИЗВОДСТВО СИГОВЫХ РЫБ.**

**Эколого-физиологические особенности размножения и развития**

Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 329 с.

Отпечатано в типографии "Галлея-Принт"

Объем 27,5 уч.изд.л. Тираж 150.