

АКВАКУЛЬТУРА

УДК 597–115.8:639.371.2

А.В. Корнилова, Е.И. Рачек*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
РЕЦИПРОКНЫХ ГИБРИДОВ СТЕРЛЯДИ *ACIPENSER RUTHENUS*
И КАЛУГИ *HUSO DAURICUS* НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА**

Рассматриваются этапы раннего онтогенеза реципрокных гибридов волжской стерляди и калуги с момента эмбрионального развития до перехода личинок на активное питание. Получены данные по продукционным показателям производителей стерляди и калуги, используемых для гибридизации. Определено количество живых эмбрионов перед вылулплением, выход предличинок от икры, исследована продолжительность инкубации, длительность вылулпления предличинок. Выявлена разнокачественность предличинок на начальном, массовом и конечном этапах вылулпления, а также при переходе на активное питание. Приведена морфометрическая характеристика предличинок при вылулплении и переходе на активное питание, а также определены основные диагностические различия гибридов с исходными линиями и между собой.

Ключевые слова: реципрокные гибриды, производители, вылулпление, предличинки, разнокачественность, активное питание, достоверные различия.

Kornilova A.V., Rachek E.I. Morphobiological characteristic for reciprocal hybrids of sterlet *Acipenser ruthenus* and kaluga *Huso dauricus* in early stages of ontogenesis // *Izv. TINRO*. — 2012. — Vol. 170. — P. 229–240.

Early ontogeny of reciprocal hybrids of the Volga sterlet and kaluga sturgeons is considered for the stages from the embryo development to the larvae transition to active feeding. Parameters of their spawning, as number of live embryos before hatching, time of incubation, output of prelarvae, and duration of the prelarvae hatching are determined. Heterogeneity of the prelarvae at the initial, mass, and final phases of hatching is revealed that lasts until their transition to active feeding. Morphometric description of prelarvae at hatching and transition to active feeding is presented, with definition of key diagnostic signs of pure lines and hybrid forms of sturgeons.

Key words: reciprocal hybrid, sturgeon, hatching, prelarvae, morphological heterogeneity, active feeding, diagnostic sign.

Введение

В настоящее время численность природных популяций всех видов осетровых в России находится на критическом уровне, что связано с браконьерским промыслом и рядом других факторов антропогенного характера. Практически утрачены азовская

* Корнилова Анна Викторовна, аспирант, инженер, e-mail: anna-kornilova@tinro.ru; Рачек Евгений Иванович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: rachek@tinro.ru.

Kornilova Anna V., post-graduate student, e-mail: anna-kornilova@tinro.ru; Rachek Eugene I., Ph.D., Head of Lab., e-mail: rachek@tinro.ru.

белуга и шип, не имеет промыслового значения ни одна из четырех популяций сибирского осетра. Многократно снизились запасы калуги и амурского осетра. Промысел осетровых рыб на территории России повсеместно запрещен, большинство видов внесено в региональные Красные книги.

В сложившейся ситуации для обеспечения рынка ценной деликатесной продукцией из осетровых рыб и черной икрой единственным выходом является товарное выращивание осетровых в рыбоводных хозяйствах различного типа. Важнейшее место в общем объеме производства товарных осетровых занимают межвидовые и межродовые гибриды, отличающиеся от чистых видов целым рядом хозяйственно-ценных признаков. Наиболее известным из них является бестер — гибрид волжской белуги с волжской стерлядью (Бурцев, 1979).

С целью получения дальневосточного аналога бестера на рыбоводной станции ТИНРО-центра в пос. Лучегорск Приморского края в 2005 г. начаты опыты по гибридизации волжской стерляди с калугой (Рачек, Скирин, 2008). Два этих географически разобщенных вида значительно различаются образом жизни и размерами. Стерлядь является пресноводным видом, обитающим в реках европейской части России. Она живет до 25 лет, редко вырастает до 10 кг и питается преимущественно организмами бентоса. Калуга — типичный хищник с возраста личинки. Рыба обитает в бассейне р. Амур, но встречается также на обширных морских акваториях от северной части Охотского моря до юга Приморья и вдоль всего побережья о. Сахалин. Это крупная рыба, живущая более 50 лет и достигающая массы свыше 1000 кг (Новомодный и др., 2004).

Проведенные эксперименты по скрещиванию стерляди и калуги показали совместимость геномов этих видов и возможность выращивания крупных быстрорастущих гибридов (Рачек, Скирин, 2008; Рачек и др., 2009). Однако все опубликованные работы описывают лишь результаты товарного выращивания гибридов. Совершенно не исследовались ранние стадии развития гибридов, что представляет как теоретический, так и практический интерес для рыбоводства.

Цель настоящей работы — сравнительное изучение ранних этапов онтогенеза реципрокных гибридов и чистых линий стерляди и калуги с момента эмбрионального развития до перехода личинок на активное питание.

Материалы и методы

Материалом для изучения стали предличинки и личинки при переходе на активное питание исходных видов стерляди (Ст), калуги (К) и их реципрокных гибридов калуги со стерлядью (К x Ст) и стерляди с калугой (Ст x К).

Исследования проводили в мае-июне 2011 г. на базе научно-исследовательской станции ТИНРО-центра в пос. Лучегорск Приморского края. Станция имеет в своем составе 128 типовых садков площадью 10 м² каждый, закрепленных на понтонных секциях в водоподводящем канале Приморской ГРЭС. В непосредственной близости от канала находится инкубационно-выростной комплекс, включающий несколько модулей разного назначения, предназначенных для выдерживания производителей, получения и инкубации икры и подращивания молоди.

При осенней бонитировке 2010 г. методом биопсийных проб отбирали производителей стерляди и калуги со зрелыми половыми продуктами для участия в нерестовой кампании 2011 г.

В нересте использовали производителей из собственного маточного стада, выращенных в условиях хозяйства с ранних стадий и содержащихся с возраста сеголеток в садках. Маточное стадо волжской стерляди представлено производителями, выращенными от личинок, завезенных из Волгореченского тепловодного садкового хозяйства в 1992 г. Маточное стадо калуги представлено особями, выращенными из личинок, полученных от производителей природных популяций р. Амур в 1996 и 1998 гг.

Для стимуляции созревания производителей в нерестовой кампании 2011 г. применяли одноразовую инъекцию гормоностимулирующего препарата «Сурфагон» дозировкой 2,5–3,0 мг/кг. Икру от самок получали прижизненно методом подрезки

яйцеводов. Качество половых самцов определяли по пятибалльной шкале (Казаков, 1978). Сразу после осеменения икру в течение 40 с обесклеивали танином, а затем помещали в инкубационные аппараты «Осетр». В эксперименте использовали по 100–200 г икры калуги и гибрида К х Ст и по 30 г икры стерляди и гибрида Ст х К.

В процессе инкубации изучали выживаемость эмбрионов, продолжительность инкубации и длительность вылупления. Всех предличинок после вылупления поштучно просчитывали и рассаживали по стеклопластиковым лоткам площадью 2,52 м². Отбор проб и фиксацию предличинок чистых линий и гибридов производили 70 %-ным спиртом в начале и конце вылупления, при массовом вылуплении и переходе на активное питание.

Для обозначения возрастных групп личинок изучаемых видов применяли общепринятую методику (Чугунова, 1959). Материал для исследований морфологических признаков брали методом случайной выборки в количестве 90 шт. каждого вида. Было произведено от 9 до 15 измерений на каждой из зафиксированных предличинок и личинок. Использовали осредненную выборку предличинок в начале, в конце вылупления, при массовом вылуплении и переходе личинок на активное питание. Промеры выполняли на левой стороне тела по общепринятым методикам (Правдин, 1966; Крылова, Соколов, 1981).

У предличинок и личинок измеряли: L — общую длину тела; AD — расстояние от конца головы до начала мышечных почек; aA — расстояние от конца головы до анального отверстия; aC — длину от анального отверстия до конца хвостового плавника; C — длину головы; LY — длину желточного мешка; HY — высоту желточного мешка; R — длину рыла; op — заглазничный отдел головы; HC — наибольшую высоту головы; hC_o — наименьшую высоту головы; iO — межглазничное пространство; l_c — длину наибольшего усика; SR_c — ширину рыла у основания средних усиков; SO — ширину рта. Значения пластических признаков рассчитывали в процентах от абсолютной длины тела (L), признаков головы — в процентах от длины головы (C). Промеры осетровых на ранних стадиях развития осуществляли с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0,1 мм. Взвешивание икринок, предличинок и личинок производили групповым методом по 30–50 шт. с точностью до 5 мг с последующим делением полученной массы на число особей в пробе. Полученные результаты подвергали статистической обработке (Лакин, 1980).

Результаты и их обсуждение

Характеристика продукционных показателей производителей

Для скрещивания использовали трех самок и трех самцов стерляди в возрасте 15–19 лет массой от 3,0 до 6,4 кг, а также двух самок и четырех самцов калуги в возрасте 13–15 лет массой от 64,0 до 94,05 кг (табл. 1). Все производители калуги и стерляди ранее неоднократно участвовали в нерестовых кампаниях. Инъектирование и выдерживание производителей проводили при температуре воды 14,0–14,3 °C.

Самцы обоих видов созрели через 29–33 ч, а самки — через 32–36 ч после инъектирования сурфагоном. Рабочая плодовитость крупных самок калуги в 3–4 раза превышала таковую у самок стерляди. По массе икры превышение составило 6–9 раз. Однако гонадо-соматический индекс (ГСИ) стерляди был значительно выше, чем у калуги. Средняя масса икринок калуги более чем в два раза превысила массу икринок стерляди. Половые продукты самцов обоих видов отличались хорошим качеством.

Инкубация икры и вылупление предличинок

Весь этап эмбрионального развития проходил при средней температуре воды 15,8 °C и содержании кислорода не менее 7,7 мг/л. Различия между чистой линией стерляди, калугой и их реципрокными гибридами отмечены уже на этапе инкубации.

Продолжительность инкубации у стерляди и гибрида Ст х К была практически одинаковой — 111,5 и 111,9 ч (табл. 2). У калуги и гибрида К х Ст инкубационный

Продукционные показатели самок калуги и стерляди, использованных в нерестовой кампании 2011 г.

Generative indices for kaluga and sterlet females spawned in 2011

Вид и № самки	Возраст самок, годы	Масса тела самок, кг	Средняя температура выдерживания, °С	Рабочая плодовитость, тыс. шт. икринок	Продолжительность созревания, ч	Масса икры, г	Средняя масса икринок, мг	Средний диаметр икринок, мм	ГСИ, %
К—3ABF	15	76,20	14,3–14,5	492,78	31,8	9560	19,4	2,74	12,6
К—64EB	15	94,05		324,37	34,8	6390	19,7	2,84	6,8
Ст—309D	19	5,20		117,89	33,1	1120	9,5	2,14	21,5
Ст—45B8	19	4,40		105,20	33,3	1010	9,6	2,22	23,0

период оказался более длительным — от 117,5 до 119,6 ч.

Самой короткой — около 52 ч — оказалась длительность вылупления калуги. Длительность вылупления предличинки стерляди и гибридной формы К х Ст оказалась практически одинаковой — 62–63 ч. Дольше всех вылуплялись предличинки гибрида Ст х К, весь процесс вылупления которых занял около 69 ч.

У калуги наблюдалось два пика вылупления предличинки (рис. 1). Первый, небольшой, зафиксирован через 15 ч с момента появления первых предличинки, второй, более значительный, — через 25–30 ч. Период массового вылупления гибридов К х Ст и Ст х К совпал по времени и был зарегистрирован через 30–35 ч после появления первых, причем процесс массового вылупления гибрида К х Ст отличался наиболее резким скачком. У гибрида Ст х К отмечен еще один, несколько меньший, пик повышенного вылупления — через 20 ч от начала процесса появления первых предличинки. Наиболее поздний пик массового вылупления (40–45 ч от начала) отмечен у чистой линии стерляди. Вылупление стерляди и гибрида Ст х К закончилось позже всех и оказалось наиболее растянутым по времени.

Наибольший выход предличинки от икры, на уровне 76 %, отмечен у гибрида К х Ст, у гибрида Ст х К выход оказался ниже на 16 %. Самый низкий выход предличинки, на уровне 35,5 %, зарегистрирован у стареющих самок стерляди. Предличинки гибрида К х Ст вылупилось на 21 % больше, чем предличинки калуги, а предличинки гибрида Ст х К — на 24,5 % больше, чем стерляди. В то же время количество живых эмбрионов у гибридов перед вылуплением было на 12–16 % выше, чем у чистых видов. Однако значительная часть предличинки стерляди и гибридов Ст х К не смогла вылупиться из икринок и погибла на завершающем этапе инкубации.

Довольно низкая доля выхода предличинки стерляди и гибрида на ее основе, скорее всего, связана с большим возрастом самок, когда качество половых продуктов значительно снижается. Немаловажным фактором является также практически ежегодное участие самок стерляди в нерестовых кампаниях на протяжении 12 лет, в то время как в природе они пропускают по 1–2 года после нереста.

Достаточно высокий выход предличинки гибридов по сравнению с чистыми линиями осетровых указывает на совместимость геномов между калугой и стерлядью и проявление эффекта гетерозиса уже на этапе развития эмбрионов гибридов.

Таблица 2

Показатели инкубации икры чистых линий и гибридных форм калуги и стерляди

Table 2

Indicators of eggs incubation for pure lines and hybrid forms of kaluga and sterlet

Вид и гибридная форма	Продолжительность инкубации, ч	Длительность вылупления, ч	Кол-во живых эмбрионов перед вылуплением, %	Кол-во вылупившихся предличинок, %
Калуга	117,5	51,8	75,5	55,0
Стерлядь	111,5	62,8	83,6	35,5
Калуга х стерлядь	119,6	62,1	87,6	76,0
Стерлядь х калуга	111,9	68,6	90,0	60,0

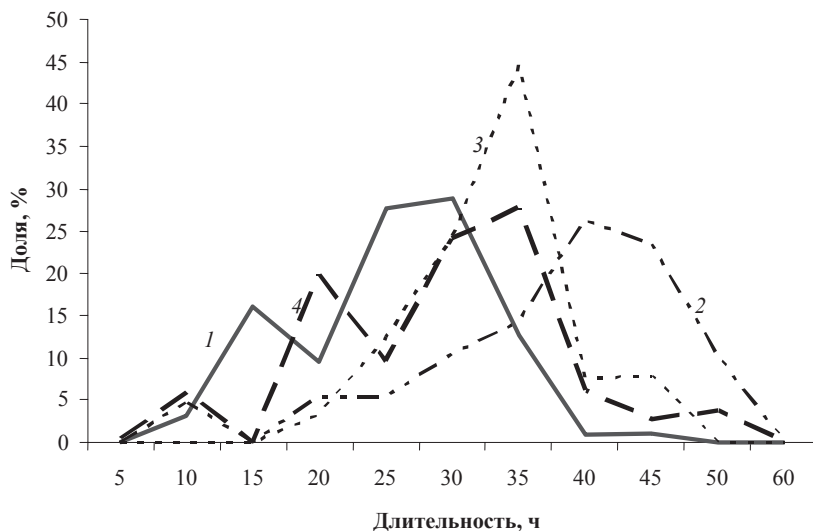


Рис. 1. Динамика вылупления постэмбрионов двух чистых линий и двух гибридных форм: 1 – калуга; 2 – стерлядь; 3 – гибрид К х Ст; 4 – гибрид Ст х К

Fig. 1. Dynamics of the post-embryo hatching for two pure lines and two hybrid forms of sturgeons: 1 – kaluga; 2 – starlet; 3 – hybrid K x St; 4 – hybrid St x K

Размер предличинок на разных этапах вылупления

Известно, что личинки, полученные из икры разных самок одного вида, как и личинки, полученные из икры одной самки, неодинаковы даже при идентичном режиме инкубации (Зарянова, 1954; Емельянов, 1965). Причину такой неоднородности обычно объясняют неодинаковыми условиями питания и возрастом производителей, лучшим созреванием и ростом икры, расположенной в яичниках ближе к кровеносным сосудам. Выявлено, что срок вылупления определяется сочетанием комплекса явлений, куда относятся степень созревания желез вылупления и выделение ими достаточного количества фермента, определенные толщина и состояние оболочек икринки, а также степень активности эмбриона. Все это вместе взятое можно условно назвать механизмом вылупления.

Когда этот механизм у данной икринки развился до определенного состояния (созрел), тогда и происходит вылупление, независимо от того, на какой стадии развития эмбриона это произошло. В итоге у каждой икринки механизм вылупления начинает работать в свой срок и на разных стадиях развития. В природе самка осетровых не выметывает всю икру сразу, икротетание растягивается на несколько часов. Однако в условиях искусственного разведения при использовании гормоностимулирующих препаратов и метода подрезки яйцеводов вся ее икра сцеживается и осеменяется одновременно.

Данные, представленные на рис. 2, отражают вариабельность размерных групп исследуемых предличинок в зависимости от периода вылупления. В целом размерный состав предличинок калуги колебался в пределах 9,5–12,5 мм. Модальная группа (60 %) при массовом вылуплении была представлена особями длиной 11,0 мм. У стерляди чистой линии размерная структура предличинок при начальном и массовом вылуплении последовательно увеличивалась от 8,0 до 11,3 мм, а к концу вылупления преобладали особи длиной 11,0 мм (50 %). У реципрокного гибрида К х Ст динамика распределения отличалась от динамики родительской формы. Длина гибрида варьировала в пределах 10,3–11,5 мм при среднем значении 10,9 мм, причем на разных этапах вылупления преобладали одноразмерные особи. Самыми разнокачественными по размерному составу оказались предличинки гибрида Ст х К. Длина предличинок варьировала от 7,2 до 11,9 мм, разница между самыми мелкими и крупными особями была максимальной из всех исследуемых групп. В начале вылупления доминировали особи длиной 8,5 мм. Предличинки длиной 10,5–11,9 мм преобладали в период массового и конечного вылупления.

Масса предличинок обоих исходных видов и двух гибридных форм постепенно увеличивалась от начала к концу вылупления (табл. 3). Так, масса предличинок калуги и гибрида К х Ст к концу вылупления возросла на 4,0–4,5 мг, или на 25–31 %. Предличинки стерляди и гибрида Ст х К к концу вылупления стали больше на 1,5–1,7 мг, или на 21–23 %. Во время перехода на активное питание калуга превосходила по массе гибрида К х Ст в среднем на 6,0 мг. Стерлядь же, напротив, в этот период онтогенеза значительно уступала гибриду Ст х К по массе (на 7 мг). К моменту перехода личинок на активное питание их средняя масса по сравнению с таковой предличинок при массовом вылуплении возросла в несколько раз. Так, масса предличинок калуги увеличилась на 273 %, гибрида К х Ст — на 229, стерляди — на 181, гибрида Ст х К — на 272 %.

Таблица 3

Средняя масса предличинок и личинок на разных этапах онтогенеза, мг

Table 3

Mean weight of prelarvae and larvae of sturgeons at different stages of ontogeny, mg

Этап	Калуга	Стерлядь	Калуга х стерлядь	Стерлядь х калуга
Начало вылупления	16,0	7,3	14,5	7,3
Массовое вылупление	16,5	8,3	17,0	8,1
Конец вылупления	20,0	9,0	19,0	8,8
Переход на активное питание	45,0	15,0	39,0	22,0

Длина предличинок всех видов, появившихся при начальном, массовом и конечном вылуплении, различна и постепенно возрастала к концу вылупления (табл. 4). Самыми большими по длине в конце вылупления оказались предличинки калуги. По сравнению с периодом массового вылупления длина личинок калуги при переходе на активное питание возросла на 203 %, гибридов К х Ст — на 197, стерляди — на 175, гибрида Ст х К — на 168 %. Наибольшей вариабельностью по длине тела при переходе на активное питание характеризовался гибрид Ст х К.

Различия в пластических признаках предличинок чистых линий и гибридных форм при вылуплении

Анализ пластических признаков в процентах от длины тела и головы показал, что уже на стадии предличинки между калугой, стерлядью и их гибридными формами имеются различия (табл. 5).

Выявлено, существуют или отсутствуют достоверные различия гибридов от исходных видов, а также видов и гибридов между собой при вылуплении (табл. 6). Так, калуга отличалась от стерляди по 88,8 % признаков, достоверных статистических различий не обнаружено только по заглазничному отделу. От калуги гибрид К х Ст достоверно отличался по 7 признакам из 9 (или по 66,7 % их числа): L, aA, aC, C, HY,

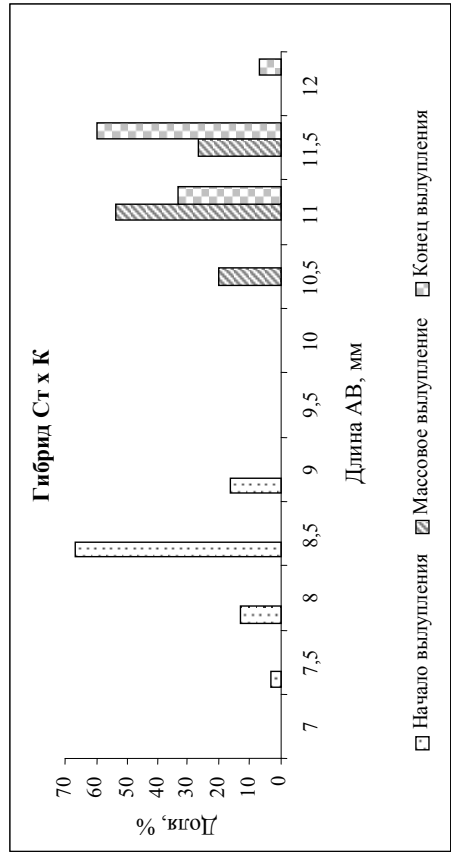
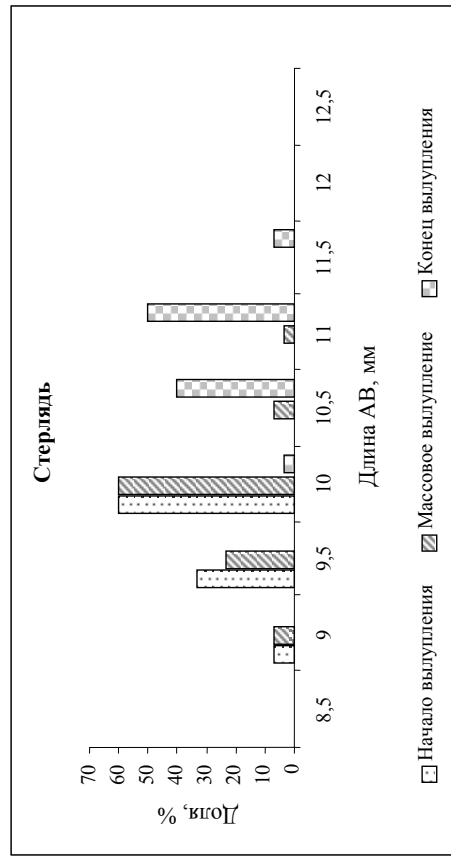
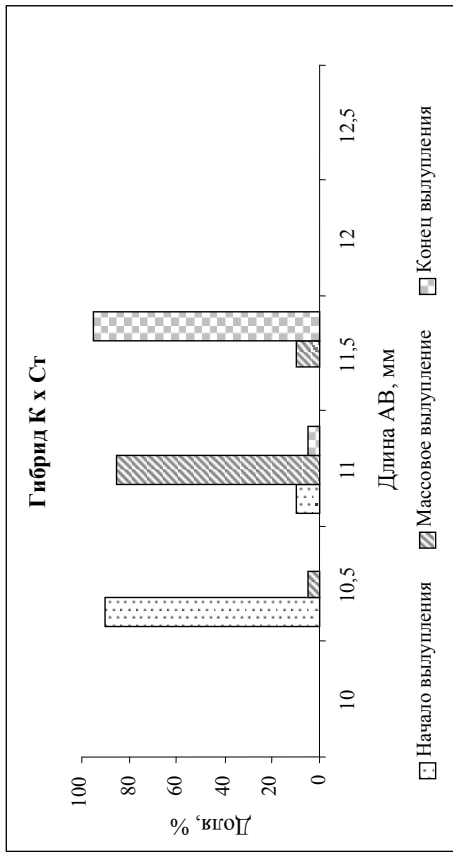
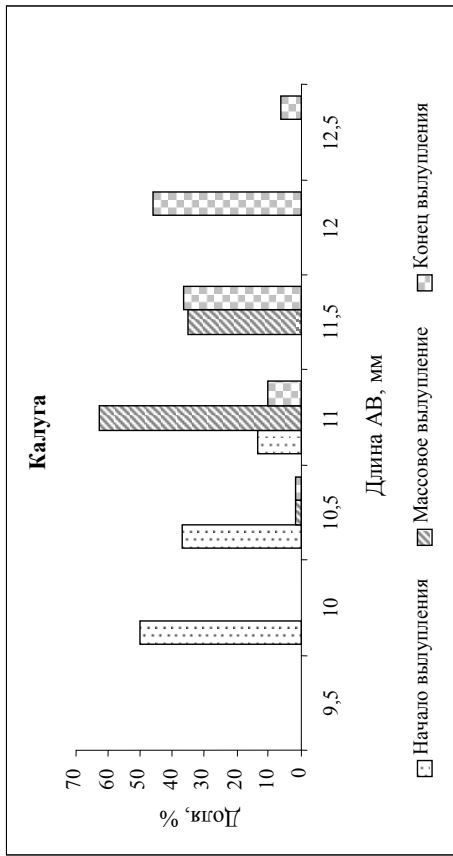


Рис. 2. Распределение предличинок чистых линий и гибридных форм по длине на раннем этапе онтогенеза
 Fig. 2. Length of prelarvae of sturgeons for pure lines and hybrid forms in early ontogeny

Таблица 4

Table 4

Средняя длина предличинки и личинок на разных этапах онтогенеза, мм

Mean length of prelarvae and larvae of sturgeons at different stages of ontogeny, mm

Этап	Калуга			Стерлядь			Калуга х стерлядь			Стерлядь х калуга		
	M±m	Lim	Cv, %	M±m	Lim	Cv, %	M±m	Lim	Cv, %	M±m	Lim	Cv, %
Начало вылупления	10,10±0,05	9,5–10,7	3,0	9,80±0,06	8,0–10,0	3,6	10,30±0,03	10,0–10,6	1,5	8,30±0,64	7,2–9,0	4,2
Массовое вылупление	11,10±0,03	10,2–11,5	2,1	9,70±0,06	9,0–10,7	3,5	10,90±0,04	10,5–11,3	1,8	10,90±0,05	10,4–11,5	2,6
Конец вылупления	11,60±0,05	10,5–12,5	3,6	10,60±0,06	10,0–11,3	3,2	11,40±0,03	11,0–11,5	1,3	11,20±0,05	10,6–11,9	2,4
Активное питание	22,50±0,13	20,0–25,0	4,3	17,0±0,18	14,0–18,0	5,8	21,50±0,20	20,0–24,0	4,6	18,60±0,31	16,0–23,0	9,3

Таблица 5

Table 5

Морфометрическая характеристика предличинки при вылуплении

Morphometric description of prelarvae of sturgeons at hatching

Признак	Калуга			Стерлядь			Калуга х стерлядь			Стерлядь х калуга		
	M±m	Lim	Cv, %	M±m	Lim	Cv, %	M±m	Lim	Cv, %	M±m	Lim	Cv, %
L, мм	11,10±0,09	9,5–12,5	6,1	9,96±0,06	8,0–11,3	5,9	10,90±0,06	10,0–11,5	4,1	10,10±0,13	7,2–11,9	13,0
В процентах от общей длины тела												
<i>aA</i>	68,90±0,21	62,5–76,0	3,5	64,03±0,39	33,30–71,90	5,9	67,20±0,26	62,6–71,4	3,0	68,50±0,21	62,5–72,3	2,9
<i>aC</i>	31,30±0,21	20,7–36,3	7,9	35,60±0,18	29,90–41,60	4,9	32,60±0,23	28,6–36,3	5,5	31,50±0,71	24,0–34,8	5,2
<i>C</i>	15,70±0,10	12,5–18,4	7,1	15,40±0,10	13,0–17,10	6,2	14,20±0,13	11,3–16,6	7,5	14,20±0,10	11,1–16,2	7,0
<i>LY</i>	36,20±0,20	32,0–42,1	6,2	30,0±0,19	24,30–39,70	6,1	36,50±0,20	33,3–40,0	4,6	36,20±0,19	31,2–41,1	5,1
<i>HU</i>	22,30±0,25	18,6–28,5	12,9	20,20±0,18	15,60–0,18	8,8	25,10±0,54	18,1–52,8	16,6	22,60±0,22	17,6–28,3	9,2
В процентах от общей длины головы												
<i>R</i>	27,80±1,07	13,3–56,0	26,9	32,10±0,44	20,0–50,0	13,2	31,90±0,71	16,6–45,7	17,3	31,70±0,67	16,0–50,0	20,0
<i>op</i>	56,20±1,90	28,5–97,1	24,4	52,30±0,49	40,0–63,3	8,9	50,20±0,80	33,3–66,6	12,3	50,40±0,88	38,4–85,0	16,6
<i>HC</i>	80,40±1,00	71,4–116,0	14,2	93,10±0,93	66,6–120,0	9,5	87,50±1,25	66,6–112,0	11,0	93,50±1,12	71,4–129,0	11,4

R, HC, а от стерляди — по 6 признакам (или 66,6 %): *aA, aC, C, LY, HY, op*. Гибрид Ст х К статистически достоверно отличался от родительской формы стерляди по 5 признакам (или 55,5 % их общего числа): *aA, aC, C, LY, HY*, а от калуги чистой линии — по 6 достоверным отличиям (или 77,7 %): *L, aA, aC, C, LY, HY*. Между реципрокными гибридами К х Ст и Ст х К достоверные различия обнаружены по 6 из 9 признаков (или по 55,5 % общего числа признаков): *aA, aC, C, HL, HY, op*.

Таблица 6
Отличительные признаки предличинок исходных видов и гибридных форм
(по доверительному интервалу при $P = 95\%$)

Table 6

Diagnostic signs of prelarvae for pure lines and hybrid forms of sturgeons
(the confidence interval at $P = 95\%$)

Признак	Достоверность различий					
	Калуга — стерлядь	Стерлядь — стерлядь х калуга	Стерлядь — калуга х стерлядь	Калуга — стерлядь х калуга	Калуга — калуга х стерлядь	Калуга х стерлядь — стерлядь х калуга
<i>L</i>	+	–	–	+	+	–
<i>aA</i>	+	+	+	+	+	+
<i>aC</i>	+	+	+	+	+	+
<i>C</i>	+	+	+	+	+	+
<i>LY</i>	+	+	+	+	–	–
<i>HY</i>	+	+	+	+	+	+
<i>R</i>	+	–	–	–	+	–
<i>op</i>	–	–	+	–	–	+
<i>HC</i>	+	–	–	–	+	–

Примечание. Здесь и далее «+» — различия статистически достоверны, «–» — различия статистически недостоверны.

Общими достоверными отличиями признаков двух гибридов и их родительских форм являлись антеанальное и антекаудальное расстояние, длина головы и высота желточного мешка. Именно эти признаки на данном этапе развития являются диагностическими.

Переход личинок на активное питание

Выдерживание предличинок проводили при оптимальных температурах (19–20 °С). В первые дни после вылупления предличинки выполняли частые вертикальные «свечки» в толще воды. Поведение предличинок гибридов в этот период не отличалось от поведения родительских видов. При подъеме к поверхности предличинки хвостовым отделом совершали волнообразные движения, а затем пассивно опускались на дно. Благодаря частым движениям предличинок происходило энергичное омывание желточной кровеносной системы водой, что обеспечивало благоприятные условия для дыхания, так как жаберный аппарат в это время у них не развит. В период перехода на активное питание личинки начинали роиться и держаться в затемненных углах лотка, проявляя отрицательный фототаксис.

Первыми начали роиться предличинки стерляди и обеих гибридных форм. В этот период самая большая меланиновая пробка и самый низкий запас желтка наблюдались у стерляди. У калуги роение началось позже всех.

На пятые сутки появились первые личинки стерляди и гибрида Ст х К без меланиновой пробки, хотя большая часть еще роилась и не питалась. На 7–8-е сутки при температуре 19,5 °С личинки перешли на активное питание. Раньше всех начали питаться стерлядь и гибриды Ст х К, затем К х Ст (100 %), личинок калуги к этому времени питалось лишь 47 %. В период перехода на активное питание у всех личинок отмечался незначительный отход.

Морфометрическая характеристика личинок при переходе на активное питание

Morphometric description of larvae of sturgeons transition to active feeding

Признак	Калуга			Стерлядь			Калуга х стерлядь			Стерлядь х калуга		
	M±m	Lim	CV, %	M±m	Lim	CV, %	M±m	Lim	CV, %	M±m	Lim	CV, %
L, мм	22,50±0,13	20,0–25,0	4,3	17,0±0,18	14,0–18,0	5,8	21,50±0,20	20,0–24,0	4,6	18,60±0,31	16,0–23,0	9,3
В процентах от общей длины тела												
<i>aD</i>	54,80±0,29	48,0–62,5	3,8	57,20±0,73	52,7–71,4	6,8	53,40±0,41	50,0–60,0	3,8	56,40±0,67	50,0–65,6	6,5
<i>aA</i>	59,70±0,36	52,0–67,5	4,3	57,20±0,73	52,7–71,4	6,8	54,70±0,50	50,0–60,0	4,6	56,40±0,60	51,5–62,5	5,8
<i>aC</i>	50,00±0,29	44,0–57,5	4,1	57,30±0,66	52,7–70,7	6,1	44,70±0,76	40,0–56,1	8,5	45,30±0,60	40,0–56,2	7,3
<i>C</i>	25,00±0,15	22,0–28,0	4,4	23,20±0,32	19,4–28,5	7,4	23,07±0,30	20,4–26,1	6,2	24,50±0,33	20,0–28,1	7,4
В процентах от общей длины головы												
<i>R</i>	33,30±0,50	12,5–36,3	10,6	31,0±0,76	24,3–45,0	13,0	33,60±0,73	28,0–44,0	11,0	32,40±0,62	23,8–37,5	10,5
<i>op</i>	52,60±0,43	41,6–54,5	5,8	51,10±0,52	48,5–57,5	5,4	52,0±0,72	44,4–60,0	7,0	51,0±1,00	36,8–62,5	10,3
<i>HC</i>	60,20±0,65	45,5–66,6	7,6	64,50±1,33	50,0–85,7	11,0	65,30±1,10	54,5–77,7	8,4	60,50±1,20	50,0–73,7	10,8
<i>hC_o</i>	50,50±0,72	36,3–58,3	10,2	52,50±1,37	37,5–65,7	13,8	44,80±1,10	35,5–55,0	12,3	56,20±1,24	40,0–70,0	12,1
<i>iO</i>	33,40±0,34	23,6–36,3	7,3	36,20±0,83	27,5–52,5	12,2	34,60±0,54	29,0–40,0	7,8	34,40±0,64	26,6–40,0	10,2
<i>l_c</i>	27,0±0,51	18,1–36,3	13,3	28,20±0,77	22,2–37,5	14,6	30,10±0,65	22,0–36,6	11,0	26,70±1,10	20,0–50,0	22,4
<i>SR_c</i>	45,20±0,45	36,3–54,5	7,1	54,60±1,09	44,4–67,5	10,6	60,50±1,37	45,4–75,0	12,4	50,0±0,89	41,6–62,5	10,0
<i>SO</i>	54,30±0,43	50,0–63,6	5,7	46,50±1,13	28,6–57,1	13,0	55,40±1,12	44,0–66,6	10,1	50,40±1,01	41,6–62,5	11,0

При переходе на активное питание размеры и пропорции тела личинки постепенно изменялись (табл. 7). По мере исчезновения желтка тело личинок становилось более стройным и удлинненным, значительно увеличивался хвостовой отдел. Увеличивалось также отношение длины головы к длине тела, что связано главным образом с образованием рыла.

Анализ пластических признаков предличинок на данном этапе онтогенеза показал, что доверительные границы средних значений признаков исследуемых гибридов занимают промежуточное положение либо уклоняются в сторону одного из исходных видов (табл. 8). Родительские формы калуги и стерляди на этом этапе онтогенеза достоверно различались по 11 признакам из 12 (91,6% их числа). От калуги гибрид К х Ст достоверно отличался по 8 признакам (66,6%): *L*, *aD*, *aA*, *aC*, *C*, *HC*, *Lc*, *SR_c*, а от стерляди — по 7 признакам из 12 (58,3%): *L*, *aD*, *aA*, *aC*, *C*, *SR_c*, *SO*. Гибрид Ст х К достоверно отличался от чистой линии калуги по 6 признакам (50,0%): *L*, *aD*, *aA*, *aC*, *SR_c*, *SO*, а от стерляди — по 5 (41,6%): *L*, *aC*, *C*, *SR_c*, *SO*. При сравнении между собой реципрокных гибридов К х Ст и Ст х К было выявлено 8 достоверно различающихся признаков (66,6%): *L*, *aD*, *aA*, *C*, *HC*, *Lc*, *SR_c*, *SO*.

Таблица 8

Отличительные признаки личинок исходных видов и гибридных форм при переходе на активное питание (по доверительному интервалу при $P = 95 \%$)

Table 8

Diagnostic signs of larvae for pure lines and hybrid forms of sturgeons at their transition to active feeding (the confidence interval at $P = 95 \%$)

Признак	Достоверность различий					
	Калуга х стерлядь	Стерлядь — стерлядь х калуга	Стерлядь — калуга х стерлядь	Калуга — стерлядь х калуга	Калуга — калуга х стерлядь	Калуга х стерлядь — стерлядь х калуга
<i>L</i>	+	+	+	+	+	+
<i>aD</i>	+	—	+	+	+	+
<i>aA</i>	+	—	+	+	+	+
<i>aC</i>	+	+	+	+	+	—
<i>C</i>	+	+	—	—	+	+
<i>R</i>	+	—	+	—	—	—
<i>op</i>	+	—	—	—	—	—
<i>HC</i>	+		—	—	+	+
<i>iO</i>	+	—	—	—	—	—
<i>l_c</i>	—	—	—	—	+	+
<i>SR_c</i>	+	+	+	+	+	+
<i>SO</i>	+	+	+	+	—	+

Заключение

Результаты эксперимента показали, что продолжительность инкубации икры гибрида К х Ст максимально приближена к таковой у исходной линии калуги, а гибрид Ст х К схож по этому показателю со стерлядью чистой линии.

Наиболее короткой оказалась длительность вылупления предличинок калуги, наиболее продолжительной — предличинок гибрида Ст х К. Длительность вылупления предличинок стерляди и гибридной формы К х Ст оказалась практически одинаковой и заняла промежуточное положение. Наиболее ранний пик массового вылупления зарегистрирован у предличинок калуги. Пик массового вылупления гибридных форм произошел на 5 ч позже, чем у калуги. Массовое вылупление стерляди началось на 10 ч позже такового у гибридов.

Выход предличинок гибридов от икры превысил таковой у исходных родительских форм на 21,0–24,5 %. Основной причиной этого является эффект гетерозиса, который проявился уже на этапе эмбрионального развития.

Проведенный эксперимент показал, что на ранних этапах онтогенеза между чистыми линиями калуги, стерляди и их реципрокных гибридов имеются различия. Рассмотрев характер распределения размеров предличинок и их разнокачественность при начальном, массовом и конечном вылуплении, можно предположить, что степень их развития относительно мало зависит от размера и в значительно большей степени — от сроков вылупления. Так, у поздней предличинки голова более распрямлена и приподнята над желтком, лучше выражены непарная кожная складка, пигментация и грудной плавник. Более детальное сравнение органов чувств головы показывает заметные различия и в них. У более поздно вылупившихся предличинок орган обоняния становится гораздо крупнее, в глазу значительно больше пигмента и заметно продвигается в своей дифференцировке хрусталик.

Длина тела личинок гибрида К х Ст при переходе на активное питание приближалась к длине личинок калуги, а гибрида Ст х К — к стерляди, т.е. проявлялась матроклиния. Наибольшая вариабельность длины тела отмечена у гибрида Ст х К.

Анализ пластических признаков выявил достоверные различия по относительным признакам тела и головы между гибридами и родительскими формами. Так, исходные линии калуги и стерляди достоверно различались почти по 92 % признаков, гибриды между родительскими линиями — по 42–58, а гибриды между собой — по 67 % признаков.

В процессе развития предличинок гибридов и их родительских форм, от начала вылупления до перехода на активное питание, происходили количественные изменения достоверно различающихся признаков.

По мере роста от предличинок до личинок наибольшие изменения по количеству признаков оказались у двух пар — чистой линии Ст — гибрида Ст х К (13,9 %) и К — гибрида Ст х К (27,7 %). Менее всего количество достоверно отличающихся признаков изменилось у исходных форм калуги и стерляди (2,8 %), а также калуги с гибридом К х Ст (0,1 %). Промежуточное значение заняли гибриды К х Ст со стерлядью (8,3 %) и реципрокные гибриды К х Ст–Ст х К (11,0 %).

Таким образом, по сравнению с исходными видами для скрещивания у реципрокных гибридов между калугой и стерлядью наблюдались повышенный выход предличинок, разница в продолжительности инкубации и вылупления, а также в размерах на различных этапах раннего онтогенеза, достоверные различия по морфологическим признакам.

Список литературы

- Бурцев И.А.** Опыт содержания в эксплуатации прудовых маточных стад бестера // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР : тез. и реф. 2-го Всесоюз. совещ. — Астрахань, 1979. — С. 30–31.
- Емельянов С.В.** Разнокачественность на стадии выклева личинок осетровых и костистых рыб, полученных из икры одной самки // Теоретические основы рыбоводства. — М. : Наука, 1965. — С. 187–204.
- Зарянова Е.Б.** Морфобиологическая характеристика осетра (*Acipenser gueldenstaettii* Brandt) и севрюги (*Acipenser stellatus*) на ранних стадиях развития // Тр. Саратов. отдел. Касп. фил. ВНИРО. — 1954. — Т. 3. — С. 294–355.
- Казаков Р.В.** Определение качества половых продуктов самцов рыб. Методические указания. — Л. : ГосНИОРХ, 1978. — 15 с.
- Крылова В.Д., Соколов Л.И.** Морфологические исследования осетровых рыб и их гибридов : методические рекомендации. — М. : ВНИРО, 1981. — 49 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия : монография. — М. : Высш. шк., 1980. — 293 с.
- Новомодный Г.В., Золотухин С.Ф., Шаров П.О.** Рыбы Амура: богатство и кризис : монография. — Владивосток : Апельсин, 2004. — 64 с.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 37 с.
- Рачек Е.И., Скирин В.И.** Межродовой гибрид стерляди и калуги как перспективный объект товарного рыбоводства // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посв. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008. — С. 778–782.
- Рачек Е.И., Скирин В.И., Свирский В.Г., Амвросов Д.Ю.** Товарное выращивание межродовых гибридов стерляди с калугой в тепловодном хозяйстве // Осетровое хозяйство. — 2009. — № 3. — С. 52–63.
- Свирский В.Г.** Эмбриональное и постэмбриональное развитие осетровых рыб Амура // Биология рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВГУ, 1976. — С. 3–21.
- Чугунова Н.И.** Руководство по изучению возраста и роста рыб. — М. : АН СССР, 1959. — 164 с.

Поступила в редакцию 2.05.12 г.