

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Научный совет по проблеме
КОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ
И УПРАВЛЕНИЕ ПРОЦЕССАМИ ОНТОГЕНЕЗА»

ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

ОБЪЕКТЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1975

Объекты биологии развития. М., «Наука», 1975.

Монография представляет собой вторую книгу из серии «Проблемы биологии развития». Это справочно-методическое пособие по биологии размножения, искусственному разведению и содержанию, а также по нормальному развитию более 20 видов животных, являющихся основным объектом биологии развития. В ней впервые в нашей литературе публикуются таблицы их нормального развития, в том числе таблицы, разработанные специально для этого издания. Книга рассчитана на биологов широкого профиля, биохимиков, медиков, специалистов сельского хозяйства, аспирантов и студентов.

Редакционная коллегия серии «Проблемы биологии развития»:

Б. Л. Астауров (главный редактор),

Т. А. Детлаф (зам. главного редактора),

А. Е. Гайсинович (ответственный секретарь),

В. Я. Бродский, А. П. Дыбан, Г. В. Лопашов,

Б. П. Токин

Ответственный редактор

Т. А. Детлаф

XII

РАДУЖНАЯ ФОРЕЛЬ SALMO GAIRDNERI RICHARDSON, 1836

Радужная форель уже давно служит одним из объектов научных исследований в области описательной и экспериментальной эмбриологии, биохимии развития и других отраслей биологии. На этом виде изучали созревание ооцитов *in vivo* и *in vitro* (Димчева-Грозданова, 1968; Jalabert et al., 1972, 1973; Fostier et al., 1973; Сакун, 1974, и др.), потенции и компетенцию бластодермы, индукционные взаимодействия и морфогенетические движения в период гастрюляции, распределение презумптивных зачатков органов на догастрюляционных стадиях (Pasteels, 1933, 1936, 1958; Luther, 1935, 1937a, b, 1938; Eakin, 1939; Devillers, 1947, 1948, 1950, 1951, 1953, 1956, 1961a, b; Thomopoulos, 1954; Ballard, 1964, 1965, 1973a, b, c, d; Ballard, Dodes, 1968, и др.). Исследовали также дыхание и обмен зародышей, использование желтка в процессе развития, специфические макромолекулярные синтезы и др. (Smith, 1947, 1952; Devillers et al., 1953, 1957a, b; Hirao et al., 1955; Devillers, Rajchman, 1958; Jamagami, Yasumasa, 1964; Devillers, 1965; Тимошина, 1967, 1969a, б; Ternier, 1968a, в; Ternier et al., 1968; Boulekbache et al., 1969; Hagenmaier, 1969; Manfredi, Romanini et al., 1969; Бериташвили и др., 1970; Донцова и др., 1970; Игнатьева, Ротт, 1970; Purko, Haylett, 1970; Smith et al., 1970; Лоянич, 1972; Мельникова и др., 1972; Coupe et al., 1973, и др.).

Ряд работ посвящен изучению влияния внешних факторов на развитие зародышей, в первую очередь температуры (Kawajiri, 1927, 1928; Embody, 1934; Поляновская, 1949; Pleva, 1958; Garside, 1966; Игнатьева, 1969, 1970; Лебедева, Мешков, 1969; Тимошина, 1972, и др.) и содержания O_2 (Silver et al., 1963; Остроумова, 1963, 1969; Domurat, 1966; Garside, 1966; Winnicki, 1967, 1968); изучали также влияние некоторых ионов (Vahs, Zenner, 1964, 1965; Zenner, 1965), разных доз рентгеновского облучения (Welandar, 1954; McGregor, Newcombe, 1968), некоторых тератогенных агентов (Яржомбек, 1964; Цой, 1969) и др.

Одним из преимуществ радужной форели (наряду с другими видами лососевых рыб) как объекта для исследования ранних стадий развития костистых рыб является медленный темп их развития при оптимальных для них низких температурах. Если у теплолюбивых видов продолжительность эмбриогенеза исчисляется днями, то у лососевых — месяцами. Вместе с тем температурные границы развития у радужной форели выше, чем у других лососевых, что делает ее удобным объектом для исследования эмбриогенеза лососевых рыб.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

Радужная форель (rainbow trout — англ., Regenbogenforellen — нем., Truite arc-en-ciel — франц.) относится к роду благородных лососей — *Salmo*, сем. лососевых — *Salmonidae*, отряду сельдеобразных — *Clupeiformes*,

надотряду костистых рыб — Teleostei, классу рыб — Pisces. Относительно видового названия радужной форели нет единого общепринятого мнения; в настоящее время американские ихтиологи и большинство европейских рассматривают радужную форель как жилую форму проходного стальноголового лосося (Steelhead trout), описанного в 1836 г. Ричардсоном и названного им в честь американского натуралиста Гарднера *Salmo gairdnerii* (теперь чаще пишут *S. gairdneri*) и называют обе формы (жилую и мигрирующую) *S. gairdneri* Rich. (Needham, Gard, 1959; Боровик, 1965). Некоторые исследователи (см., например, Привольнев, 1969; Никольский, 1971) считают радужную форель самостоятельным видом и сохраняют за ней название, данное ей в 1855 г. Гиббсоном, — *S. irideus* Gibb. Такому названию радужная форель обязана яркой радужной полосе (с преобладанием красных или оранжево-желтых тонов), проходящей вдоль тела половозрелых особей.

В разное время американские ихтиологи описывали различные местные формы радужной форели как самостоятельные виды. Однако Нидхем и Гард, на основании изучения многих меристических признаков у этих «видов», приводят убедительные доказательства того, что между ними нет достоверных различий и предлагают считать эти виды разными формами (расами) радужной форели *S. gairdneri*. К такому же выводу пришла Боровик, изучая минскую популяцию радужной форели. Вместе с тем многие европейские исследователи (см. Müller, 1956) подчеркивают гибридное происхождение завезенной в Европу форели — она получена путем скрещивания разных рас этого вида.

К роду *Salmo* относятся проходные и пресноводные лососи (пресноводные формы называются форелями) — всего 7—10 видов, из которых в наших водах насчитывается 4—5: благородный, или обыкновенный, лосось — семга (*Salmo salar* L.), кумжа, или лосось-таймень — *S. trutta* L., с различными речными формами — ручьевой форелью (*S. trutta* L. *morpha fario* L.) и др. (Никольский, 1971). Все представители рода *Salmo* очень сходны по экологии, строению гамет и зародышевому развитию и часто используются как объекты эмбриологических исследований наряду с радужной форелью. Во многих работах, цитированных выше, исследования проводили параллельно на нескольких видах лососевых рыб. Морфологическое сходство зародышей разных видов *Salmo* позволяет использовать приводимое здесь описание стадий нормального развития радужной форели (табл. 18 и XXXI—XXXVI) и для других видов рода *Salmo*.

Как и других лососевых рыб, радужную форель относят к тетраплоидам (Pedersen, 1971). Диплоидное ядро форели содержит 60 хромосом (Bungenberg de Jong, 1955).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Естественные места обитания радужной форели — водоемы Тихоокеанского побережья от Мексики до Аляски (Needham, Gard, 1959). В Европу она была завезена впервые в конце прошлого века и, благодаря своим ценным в хозяйственном отношении качествам, стала основным объектом прудового форелевого хозяйства, вытеснив постепенно другие виды форелей; радужную форель также использовали в опытах по акклиматизации, заселяя ею небольшие водоемы (см. Стрекалова, 1965; Привольнев, 1969).

Основными поставщиками икры и молоди радужной форели для форелевых хозяйств Советского Союза и для проведения научных исследований с этим объектом являются Центральная экспериментальная станция ГосНИОРХ «Ропша» (Ленинградская обл.), форелевое хозяйство «Пылула» в Эстонии и некоторые другие.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Созревание ооцитов in vivo

Половой зрелости радужная форель достигает в двухлетнем возрасте, однако лучшие результаты получают при использовании 4—5-летних самцов и 4—6-летних самок; одна самка дает 2—3 тыс. яиц на 1 кг веса тела (Грачева, 1954; Allen, Sanger, 1960; Новоженин, 1972). Яйца радужной форели, как и всех лососей, относятся к донным, и развитие яиц происходит на дне водоема, в нерестовых буграх (гнездах, засыпанных песчано-каменным грунтом, — Hobbs, 1937). К сожалению, не удалось найти сведений о нерестовых температурах радужной форели в местах ее естественного обитания. Обычно указываются лишь месяцы года, в которые происходит нерест. Так, например, Агерсборг (Agersborg, 1934) сообщает, что в Калифорнии нерест наблюдается в течение февраля—апреля, в Колорадо — с мая по июнь, а в Виргинии — с сентября до февраля, но не приводит данных о температуре воды в течение нерестового сезона. Вопрос о нерестовых температурах обсуждается в литературе главным образом по результатам наблюдений за нерестом в форелевых хозяйствах и на основании экспериментального изучения влияния разных температур на развитие.

В форелевых хозяйствах зрелые половые продукты от естественно созревших производителей радужной форели в разных районах нашей страны получают в период с декабря по апрель. Так, по данным Грачевой (1954), в Чернореченском форелевом хозяйстве первые текущие самки появляются в январе-феврале при температуре 7—8°, на ЦЭС «Ропша» икру получают в марте-апреле при температуре 4—8°.

Созревание ооцитов in vitro

Для получения созревания ооцитов *in vitro* предложена среда, по составу катионов соответствующая плазме сыворотки крови форели (Jalabert et al., 1972). Для приготовления среды на 1 л дистиллированной воды берут (в граммах): NaCl — 8,6, KCl — 0,23, MgCO₃(7H₂O) — 0,07, MgCl₂ — 0,2, CaCl₂(2H₂O) — 0,5, NaH₂PO₄ — 0,12, NaHCO₃ — 0,57, глюкозы — 1 (Jalabert et al., 1973); pH среды доводят до 7,3 бикарбонатом. Инкубацию ведут при 15° (согласно данным работы Фостье с соавторами — Fostier et al., 1973, — при 10°) в атмосфере, содержащей 1% CO₂, 50% N₂ и 49% O₂. Экстракты гонадотропных гормонов гипофиза лосося и карпа вызвали созревание одетых фолликулярными оболочками ооцитов радужной форели в дозах соответственно 5 и 25 мкг/мл. При температуре 15° созревание зародышевого пузырька наблюдалось через 30—35 час., но овуляции при этом не происходило. В растворах, содержащих различные прогестероны в дозе 1 мкг/мл, ооциты также не овулировали, но созре-

вали раньше, чем в растворах с экстрактом гипофизов. Наиболее эффективным из прогестеронов оказался (Fostier et al., 1973) 17 α -гидрооксис-20 β -дигидропрогестерон, вызвавший созревание уже в дозе 22 нг/мл (85 час. инкубации при 10°).

СТРОЕНИЕ ГАМЕТ

Яйцо. Как известно (см. Гинзбург, 1968), у всех костистых рыб и большинства остальных хордовых, мейоз блокируется на стадии метафазы второго деления созревания (метафаза II). Для радужной форели данных в литературе нет, но на близком виде — севанской форели *S. ischchan* показано, что зрелое яйцо находится на метафазе II (Негоновская, 1966).

По характеру распределения желтка яйцо форели, как у всех костистых, является теллецитальным, а по количеству желтка, как у всех представителей рода *Salmo*, — полилецитальным (или олигоплазматическим — по классификации Кръжановского, 1940), что и определяет величину яйца. По данным Галкиной (1969а, б), средний вес неоплодотворенного яйца радужной форели колеблется у разных самок от 32 до 100 мг, средний диаметр — от 3,7 до 5,2 мм; самые мелкие яйца — у молодых самок, самые крупные — у 5–6-летних самок, но и в пределах одного возраста колебания в размерах яиц у разных самок значительны. Яйца разных самок имеют разную интенсивность окраски — от слабожелтой до светло-оранжевой, что обусловлено разным содержанием каротиноидов в яйце. Интенсивность окраски может зависеть не только от индивидуальных особенностей самки, но и от состава кормов; в пормальных условиях она не сказывается на развитии зародышей.

Зрелое яйцо одето полупрозрачной оболочкой — *zona radiata*, толщина которой варьирует у ручьевой форели от 33 до 37 мкм; оболочка пронизана канальцами, открывающимися на поверхности оболочки порами меньше 1 мкм диаметром, расстояние между которыми равно 1,37 мкм (Becher, 1928). Над *zona radiata* находится тонкая студенистая оболочка толщиной в 10 мкм (Flügel, 1964).

В анимальной области *zona radiata* имеет одно микропиле (см. рис. 86, Б), представляющее собой воронкообразное углубление, открывающееся в цитоплазму яйца концевым канальцем, диаметр которого соответствует ширине головки спермия (Гинзбург, 1963). Белки *zona radiata* у лососей (и форели в том числе) сходны с белками кутикулы беспозвоночных и устойчивы к действию растворителей белков (Jong, Inman, 1938; Brown, 1955). Прочность оболочки неоплодотворенного яйца озерной форели равна 120–160 г на яйцо (Зотин, 1953). Оболочка прилегает к кортикальному слою цитоплазмы, содержащему кортикальные альвеолы (см. рис. 86, Б), диаметр которых у радужной форели равен 20 мкм (Kusa, 1956). Поверхностный слой цитоплазмы в области анимального полюса образует утолщение — зачаток бластодиска (см. Гинзбург, 1968). Желток у радужной форели (Szubińska-Kilarska, 1959) состоит из плотной, вязкой жидкости — ихтулина — с взвешенными в ней в анимальной области яйца многочисленными жировыми каплями разного диаметра (от 20 до 260 мкм у ручьевой форели — Grodzinski, 1949). В воде желток коагулирует; в растворе NaCl концентрацией не ниже 1/8 М желток растворяется (Szubińska-Kilarska, 1959).

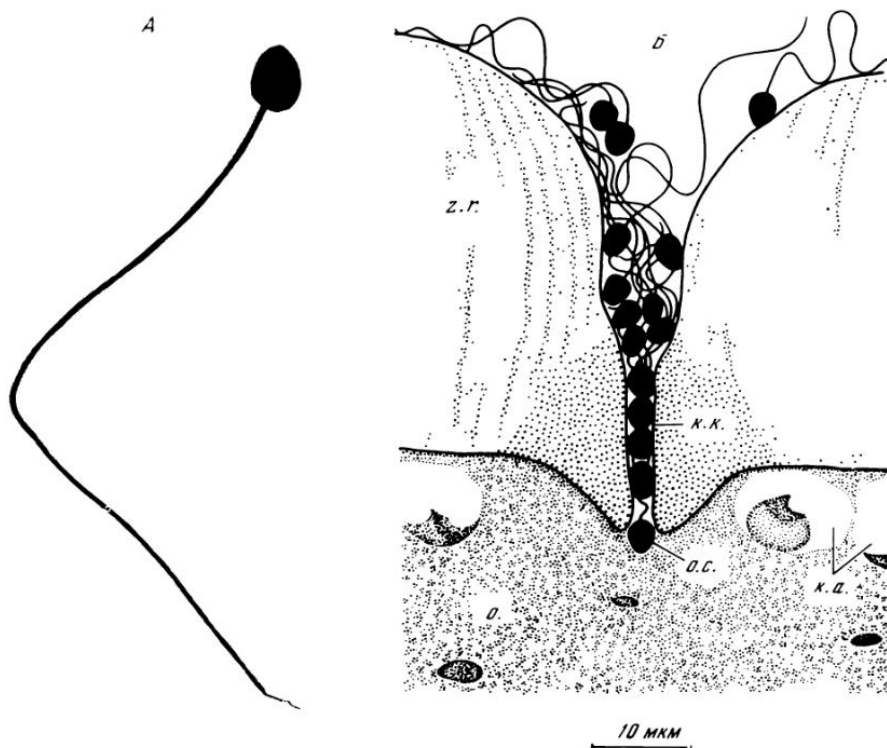


Рис. 86. Строение гамет озерной форели (из Ginsburg, 1963)

А — спермий; Б — яйцо озерной форели с оплодотворяющим спермием в глубине микропиллярного канала (при осеменении в полостной жидкости или в растворе Рингера); к. а. — кортикальные альвеолы; к. к. — концевой каналец микропилле; о. — ооплазма; о. с. — оплодотворяющий спермий; z. r. — зона радиата

Спермий. При электронно-микроскопическом изучении спермиев радужной и ручьевой форели, а также американской палии не обнаружено каких-либо различий между ними, и описание строения дано единое для всех трех видов (Fisher et al., 1952). Авторы отмечают, что спермии лососевых рыб по морфологии не отличаются от спермиев других видов костистых рыб с наружным осеменением: это примитивные жгутиковые спермии с овально-округлой или сердцевидной головкой размером $1,7 \times 2$ мкм. Плотносидящая средняя часть не всегда различима. Длина хвоста 25—35 мкм. Хвост на 0,5 мкм погружен в головку, где заканчивается проксимальной центриолью. Однако для ручьевой форели Балловитц (Ballowitz, 1915) описал две центриоли, выявляющиеся при набухании головки. На рис. 86, А дана электроннограмма спермия озерной форели. У лососевых рыб (Ginsburg, 1963), так же, как и у всех костистых (за некоторыми, не вполне доказанными исключениями, — см. Гинзбург, 1968), отсутствует акросома. В 1 см^3 эякулята радужной форели содержится от 19,9 до 28,1 млрд спермиев (Clemens, Grant, 1965). Сперма хорошего качества имеет консистенцию густых сливок.

ИСКУССТВЕННОЕ ОСЕМЕНЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

У всех костистых рыб оплодотворение моноспермное (Гинзбург, 1968) — оплодотворяет яйцо спермий, первым достигший поверхности яйца. У лососей, в том числе и у форели, спермии активируются не только в воде, но и в полостной жидкости и растворе Рингера; при этом в полостной жидкости они сохраняют подвижность дольше, чем в воде. При осеменении в полостной жидкости или растворе Рингера оплодотворяющий спермий по микропиллярному каналу проникает к кортикальному слою яйца, и головка спермия наполовину погружается в цитоплазму (см. рис. 86, Б). Яйцо при этом не активируется, но если его поместить в воду (даже на 4-е сутки после осеменения), то достаточно кратковременного контакта с водой, чтобы оно активировалось и началось развитие. Таким образом, у форели процессы соединения гамет и активации яйца могут быть искусственно разобщены во времени. В воде спермии сохраняют подвижность всего лишь в течение 2—3 мин. Неосемененные яйца также активируются в воде (Ginsburg, 1963). Эти свойства гамет лососевых рыб обуславливают необходимость использования сухого способа осеменения при искусственном разведении этих рыб или в лабораторных экспериментах. При этом надо тщательно следить, чтобы в сосуды со спермой или с икрой не попала вода, так как спермии быстро теряют оплодотворяющую способность, а яйца активируются и становятся неспособными к оплодотворению.

В форелевых хозяйствах (в частности в Ронше) для разведения форели используют искусственное осеменение. Икру естественно созревших самок сцеживают в таз, проводя по брюшку самки рукой и слегка сжимая его, затем на икру таким же образом сцеживают молоки от созревших самцов (обычно берут для осеменения сперму от нескольких самцов), тщательно перемешивают пучком птичьих перьев и после этого добавляют такое количество воды, чтобы она покрывала икру, продолжая ее некоторое время перемешивать. Через 5—10 мин. воду со спермой осторожно сливают, икру несколько раз ополаскивают и оставляют на несколько часов в тазу с водой для набухания оболочек, а затем распределяют ее тонким слоем на решетчатых рамках. Эти рамки помещают для последующей инкубации икры в желоб, через который проходит постоянный поток воды. (Описание аппарата роншинского типа для инкубации икры лососевых рыб см. у Грачевой, 1954.)

Для опытов в лаборатории (если нужно икру перевозить на какое-то расстояние) лучше брать по отдельности в сухие, плотно закрывающиеся сосуды неосемененную икру и сперму (от каждого самца в отдельную пробирку) и производить искусственное осеменение на месте работы. Икра форели клеится чрезвычайно слабо, так что достаточно процедуры промывки после осеменения, чтобы ее обесклеить полностью. Икра радужной форели, хранившаяся при 4—8°, а сперма — в пробирках на льду, не теряли способности к оплодотворению в течение 29 час. (Игнатьева, 1970); спермии при 8° до 2 суток сохраняют способность активироваться при добавлении воды (Scheuring, 1928).

После добавления воды к осемененной икре происходит процесс выделения содержимого кортикальных альвеол, под оболочку яйца поступает вода, *zona radiata* отходит от плазматической мембраны яйца и образует-

ся перивителлиновое пространство (см. Гинзбург, 1968). Диаметр яйца в оболочке становится равным 5—5,5 мм (Vernier, 1969; Ballard, 1973a). Вскоре после этого начинается постепенный процесс затвердевания оболочки яйца — в течение 4—5 суток оболочка яйца форели становится настолько прочной, что для раздавливания одного яйца требуется груз в 2—2,5 кг (Зотин, 1953). Параллельно с образованием перивителлинового пространства осуществляется процесс биполярной дифференцировки яйца — на анимальном полюсе концентрируется цитоплазма и формируется бластодиск. Как известно, у всех костистых рыб, в том числе, у форели, дробление дискоидальное — дробится только бластодиск, а остальная часть яйца — желток, одетый тонкой цитоплазматической мембраной, — в дроблении не участвует. В оплодотворенном яйце форели бластодиск занимает очень небольшую часть яйца — объем его к началу дробления в 50 раз меньше объема желтка (Игнатьева, Ротт, 1970). Под бластодиском формируется уникальная цитоплазматическая структура — перибласт (желточный синцитий), играющий у костистых рыб важную роль в процессе элиболии и усвоении желтка зародышем (см. Тринкаус, 1971).

Неосеменные яйца форели в воде активируются и претерпевают те же изменения, что и оплодотворенные яйца. Поэтому до начала дробления нельзя судить о проценте оплодотворения. Такие активированные яйца сохраняются живыми в течение почти всего эмбриогенеза, и до поздних стадий развития их трудно отличить от оплодотворенных яиц при рассмотривании живой икры невооруженным глазом (Соин, 1953).

ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ НОРМАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫША

Развитие радужной форели протекает в условиях постепенно повышающейся температуры, и выплывание зародышей из оболочек происходит в Ропше (Грачева, 1954) через 1,5—2 месяца (в мае-июне) при температурах 11—12° (средняя температура 7—9°). Икра радужной форели, по данным Грачевой, хорошо развивается в температурном интервале 4—12°; лучшие результаты получаются при средних температурах 6—10°.

В лабораторных условиях эмбриональное развитие может идти до конца в более широком диапазоне температур — от 1,5 до 18° (Kawajiri, 1928; Embury, 1934; Garside, 1966; Лебедева, Мешков, 1969; Тимошина, 1972). При этом зону оптимальных температур (о которой судят по таким показателям, как выживаемость зародышей, процент уродств, изменение характера зависимости продолжительности эмбриогенеза от температуры и т. д.) различные авторы определяют по-разному. По-видимому, можно считать оптимальными для развития зародышей радужной форели температуры от 3—4 до 11—12° (обсуждение вопроса см. Игнатьева, 1974а).

На ранних стадиях развития (до конца обрастания желтка бластодермой) зародыши форели очень чувствительны к механическим повреждениям, так как цитоплазматическая мембрана, окружающая желток, чрезвычайно легко разрушается; желток вытекает под оболочку, коагулирует, яйцо белеет и гибнет. В этот период следует оберегать икру от резких механических воздействий.

Большое значение для развития зародышей радужной форели имеет кислородный режим. Ранние зародыши менее чувствительны к дефициту

кислорода, и до стадии конца обрастания желтка бластодермой зародыши, развивающиеся в воде под слоем парафинового масла, не отстают по темпу развития от контрольных зародышей в воде. Однако в дальнейшем развитие замедляется и нарушается (Winnicki, 1967, 1968). По данным Гарсайда (1966), при содержании O_2 в воде 2,5 мг/л в зависимости от температуры воды развитие зародышей замедляется, начиная с разных стадий, по сравнению с развитием при естественном насыщении воды кислородом. Остроумова (1963, 1969) наблюдала гибель зародышей уже на стадии начала гастрюляции при содержании кислорода 3,5 мг/л; при 5—7 мг/л зародыши вылуплялись, но отход повышался и возникали уродства. При естественном насыщении воды O_2 (12—14 мг/л при 8—9°) развитие шло нормально, повышенное содержание O_2 (20—35 мг/л при той же температуре) стимулировало развитие на более поздних стадиях (после образования кровеносной системы).

Есть данные о влиянии света на развитие лососевых, однако они противоречивы и не вполне доказательны (см. Vernier, 1969).

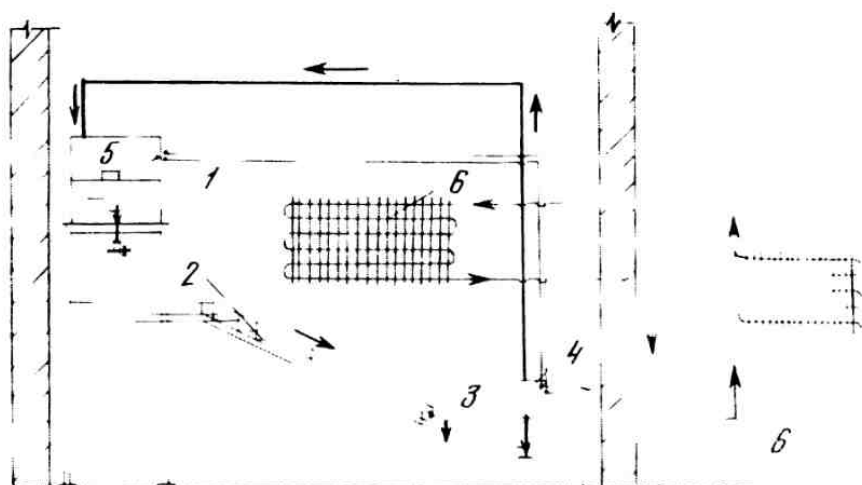
ИНКУБАЦИЯ ИКРЫ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Поскольку зародыши форели на ранних стадиях развития мало чувствительны к недостатку кислорода, при проведении кратковременных опытов их можно держать в лаборатории в отстойной воде, которую осторожно сменяют 1—2 раза в сутки, в чашках Петри или кристаллизаторах. Однако при длительных наблюдениях за развитием этот способ содержания зародышей мало пригоден. Для таких исследований чрезвычайно удобен инкубатор, сконструированный научным сотрудником Биологического института ЛГУ Ю. Н. Городиловым. Эта установка дает возможность инкубировать икру лососевых рыб в проточной хорошо аэрированной воде при строго заданной температуре, причем в течение опыта можно менять температуру и состав воды в соответствии с задачами эксперимента, изучать действие различных факторов на развитие и т. д.

Ниже мы приводим описание этого инкубатора, сделанное Ю. Н. Городиловым для настоящего издания (рис. 87).

Установка представляет собой инкубатор каскадного типа с подачей воды по замкнутому циклу. Он состоит (рис. 87, А) из верхнего подающего бака (1) с поплавковым устройством (5), каскада для размещения икры (2) и нижнего приемного бака (3), соединенного с насосом (4). Вода, залитая в подающий бак, через резиновые трубки самотеком за счет разницы уровней, попадает в каскад (движение воды показано на рисунке стрелками). Скорость протока регулируется зажимами на резиновых трубках.

Каскад — ступенчатое сооружение, выполненное полностью из оргстекла (рис. 87, Б); он разделен на ячейки поперечными перегородками. Вода из одной ступени в другую скатывается самотеком через отверстия или прорези в стенке, ограничивающей ячейку спереди. Размер отверстий или прорезей должен быть меньше диаметра икринок, чтобы последние не могли проскочить через них вместе с током воды. Число ступеней в каскаде и перегородок в каждой ступени можно варьировать в зависимости от задач исследования. Так, в одной из модификаций инкубатора,



А

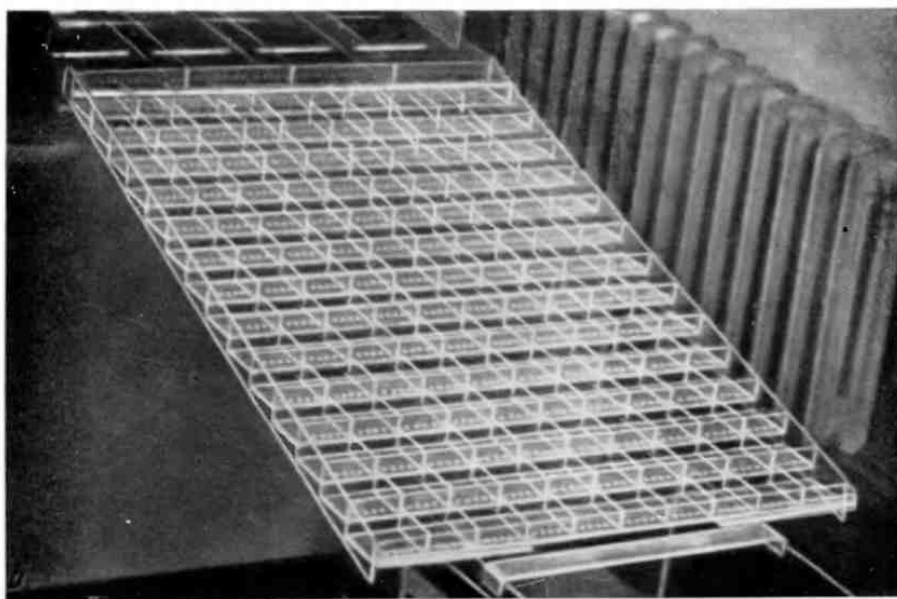
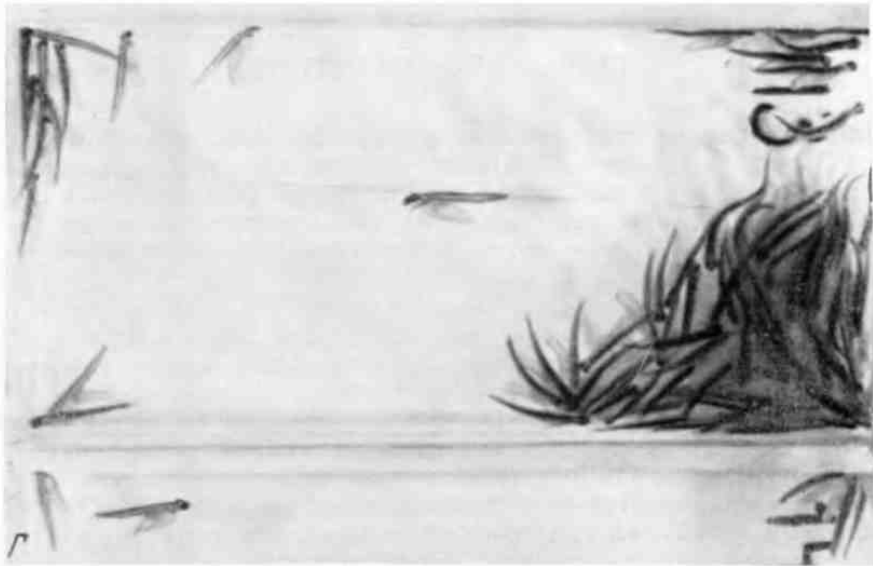
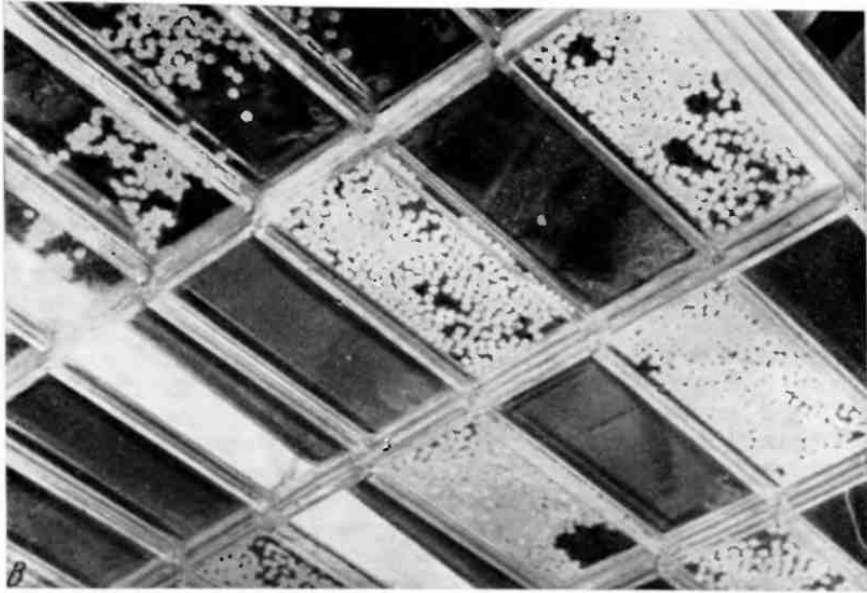


Рис. 87. Установка Ю. Н. Городилова для инкубации икры лососевых рыб с подачей воды по замкнутому циклу

А — схема инкубатора (объяснения в тексте); Б — общий вид каскада; В — икра лосося в ячейках каскада; Г — личинки лосося в ячейке каскада



имеющихся в Биологическом институте ЛГУ, каскад состоит из 14 ступеней по 10 ячеек на каждой ступени, что позволяет ставить одновременно до 140 вариантов опытов или использовать параллельно много партий икры с разными вариантами опытов. Длина такого каскада равна 2 м, ширина 0,7 м. Из последней ступени каскада вода по желобам направляется в нижний бак. Здесь на ее пути может быть установлен фильтр для очистки воды. Однако хорошие результаты достигаются и без фильтра при частичной смене воды (до 1/10 всего объема ежедневно).

С нижним баком связана труба насоса (марки «Кама-3» или «Ангидель») с заборным клапаном. Когда часть воды из верхнего бака вытекает, срабатывает установленное в нем поплавковое устройство (рис. 87, А, 5), находящееся в одной электрической цепи с насосом; последний включается и по шлангу перекачивает воду снова в верхний резервуар.

Весь аппарат размещен в термоизолированной камере, охлаждение которой производится при помощи холодильного агрегата (рис. 87, А, 6). Нужная температура устанавливается по схеме терморегулирования с контактным термометром.

Для разных целей в Биологическом институте ЛГУ построены несколько инкубаторов, которые различаются по размерам резервуаров и каскада, размерам и числу ступеней и ячеек в них, системам поплавкового устройства и стока воды — возможности приспособления установки к задачам конкретных исследований практически неограничены. Каскад может быть уменьшен до двух-, трехступенчатого или даже заменен лотком. Емкости верхнего и нижнего резервуаров одинаковы и в разных модификациях варьируют от 30 до 85 л. Объем рециркулируемой воды при этом несколько больше. Баки сваривают или склеивают из оргстекла.

В инкубаторе с объемом рециркулируемой воды около 100 л автор установки проводил инкубацию 30—40 тыс. яиц лосося (на рис. 87, В — икра лосося в ячейках инкубатора). В тех же ячейках можно выдерживать личинок до перехода на активное питание (рис. 87, Г).

НОРМАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Описание ранних стадий развития радужной форели можно найти в работе Пастельса (Pasteels, 1936), посвященной изучению морфогенетических движений. У Найта (Knight, 1963), Вернье (Vernier, 1969) и Балларда (Ballard, 1973а) дано описание последовательных стадий всего эмбриогенеза, а у Вернье — также и личиночного периода развития радужной форели.

Имеются также таблицы нормального развития для других видов рода *Salmo*: ранние стадии развития ручьевой форели *Salmo fario* описаны у Хеннегви (Hennequy, 1888) и Копша (Kopsch, 1898), а всего эмбриогенеза (без рисунков) у Гарсайда (Garside, 1959).

Таблицы нормального развития благородного лосося *Salmo salar* от оплодотворения до вытупления зародыша из оболочек даны Бэттл (Battle, 1944) и Пеллетом (Pellet, 1944).

Зародышевое развитие благородного лосося описано также Вернидуб и Яндовской (1955), которые разделили период эмбриогенеза на девять стадий, указав длительность этих стадий в днях и в градусо-днях при нескольких (варьирующих в пределах 2—3°) температурах.

Витчи (Witschi, 1953, 1956) разделил период эмбрионального развития лососевых на 25 стадий, но не дал иллюстраций при описании этих стадий. Его классификацию использовали при изучении радужной форели Стефанов и Денчева (1967).

Разные авторы выделяли разное число стадий, не всегда указывая длительность развития и температуру или проводя изучение при варьирующих температурах; не во всех случаях таблицы хорошо иллюстрированы, что затрудняет сопоставление данных разных авторов

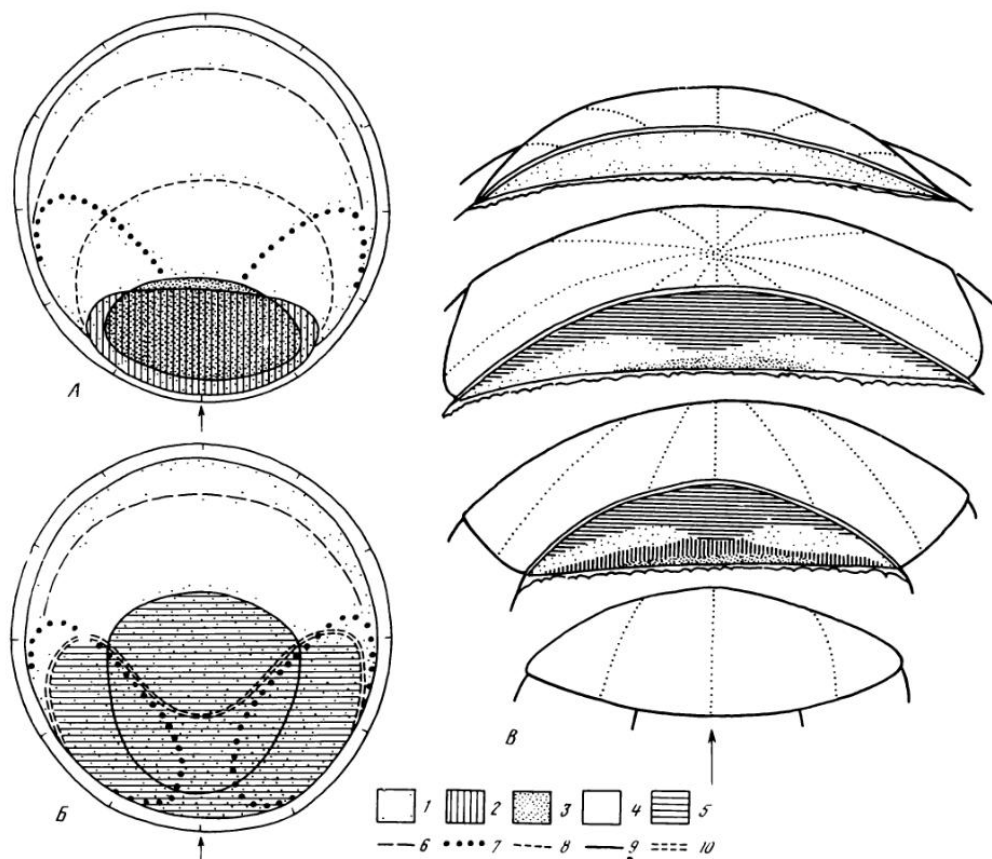


Рис. 88. Карта расположения presumптивных зачатков органов на стадии ранней гаструлы (перед появлением или непосредственно после появления краевого узелка) в бластодиске радужной форели (по Ballard, 1973a)

А — вид снизу; Б — вид сверху; В — карта расположения presumптивных зачатков на серии поперечных разрезов через бластодиск той же стадии развития радужной форели. Стрелки — ось симметрии: 1 — presumптивная мезодерма; 2 — presumптивная хорда; 3 — presumптивная энтодерма; 4 — поверхностная клеточная оболочка, или перидерма (на позициях А, Б — по краю бластодиска), 5 — presumптивная нервная система; 6—8 — передние границы материала: 6 — сомитов задней части тела; 7 — сомитов передней части тела; 8 — мезодермы головы; 9, 10 — границы материала: 9 — переднего и среднего мозга; 10 — заднего мозга

Наиболее подробное и хорошо иллюстрированное описание последовательных стадий развития форели дано Вернье (Vernier, 1969).

Д-р Вернье (Франция) не только разрешил нам использовать его «Хронологические таблицы нормального развития радужной форели» для настоящего издания, но и любезно прислал фотокопии рисунков к его «Таблицам», а также дополнительные, еще не опубликованные рисунки разрезов через зародышей на ранних стадиях эмбриогенеза, выполненные Беллек: к сожалению, их нельзя было включить в настоящую книгу. Они будут опубликованы в журнале «Онтогенез». Мы чрезвычайно признательны д-ру Вернье за разрешение опубликовать его таблицы. Мы также

благодарны д-ру Балларду (США) за любезное разрешение использовать некоторые рисунки из его работ, посвященных переисследованию вопроса о морфогенетических движениях у костистых рыб в период гастрюляции и о распределении презумптивных зачатков органов у лососевых рыб (радужной форели) на догастрюляционных стадиях развития. На рис. 88 представлена карта распределения презумптивных зачатков по Балларду (Ballard, 1973c) на стадии начала гастрюляции (стадия 10 — по Вернье).

Баллард (Ballard, 1964, 1965, 1973 a—d; Ballard, Dodes, 1968) показал, что у костистых рыб отсутствует морфогенетическое движение инвагинации, постулированное Пастельсом (Pasteels, 1936); движения клеток в период гастрюляции к месту их окончательного расположения заключаются в эпиболии и конвергенции — перемещении глубоких бластомеров с периферии бластодиска к осевому зачатку. Поэтому зародышевое кольцо ни в коей мере не может быть гомологизировано с бластопором у амфибий. Оно выполняет лишь две из функций губ бластопора у амфибий — покрывает плазматическую мембрану в процессе эпиболии и приводит к месту назначения хвостовую мезодерму. В этом движении эпиболии большую роль играет перибласт (см. Тринкаус, 1971). Материал нервной системы, хорды, сомитов и энтодермы обособляется путем координированных движений глубоких бластомеров, лежащих под клеточной поверхностной оболочкой, — перидермой, которая не принимает участия в формировании этих структур. Баллард особо подчеркивает трехмерность расположения презумптивных зачатков органов перед началом гастрюляции в бластодиске форели (и других костистых рыб): под материем будущей мезодермы, который распространен по всему бластодиску (см. рис. 88,А), лежит материал хорды, а еще глубже — материал энтодермы. Над презумптивной мезодермой (см. рис. 88,Б) находится материал нервной системы; над всеми областями, показанными на рис. 88,Б, лежит клеточная оболочка — перидерма (см. рис. 88,В).

ХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ТАБЛИЦЫ РАЗВИТИЯ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ (ПО VERNIER, 1969)

Таблицы были составлены д-ром Вернье путем прижизненных наблюдений за развитием зародышей и личинок¹; наблюдения проводили на 10 кладках икры, полученных на протяжении сезона размножения от самок весом 3 кг; средний диаметр яиц (в оболочках) — 5—5,5 мм; по 1000 яиц из каждой кладки помещали в холодную камеру при 10° в непроточную, искусственно аэрируемую воду. Описание дано по наружному виду зародышей, строение которых хорошо различимо по бинокулярной лупой в силу их прозрачности. На поздних стадиях развития применяли для наблюдений слабую анестезию (MS-222 в дозе 1:5000). После вылупления зародыши были переведены в проточную воду, температура которой колебалась между 12 и 13°

¹ В личиночное развитие Вернье включает весь период между вылуплением зародышей из оболочек и концом резорбции желтка. В советской литературе вылупившихся из оболочек зародышей на стадиях до перехода на активное питание называют предличинками (Расс, 1946).

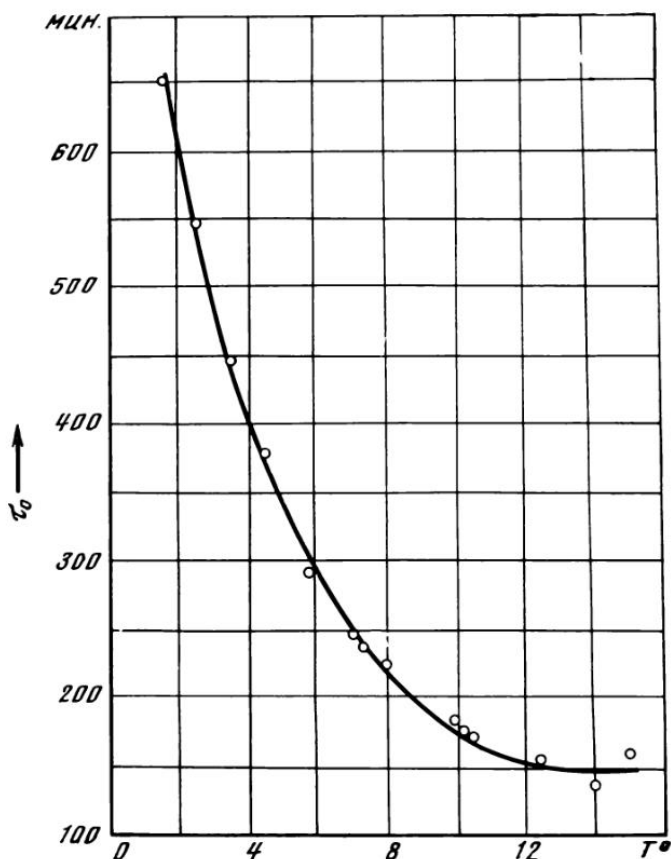


Рис. 89. Зависимость продолжительности одного митотического цикла в период синхронных делений дробления (τ_0) у радужной форели от температуры. Каждая точка на кривой — среднее из нескольких (от 2 до 9) определений

Поскольку инкубация икры в опытах Вернье проходила при постоянной температуре 10° , для которой им было определено время наступления указанных в таблицах стадий развития (в часах или сутках после осеменения), оказалось возможным дать безразмерную характеристику продолжительности развития (Детлаф и Детлаф, 1960) зародышей радужной форели. Для этого данные Вернье были пересчитаны с помощью τ_0 , величина которого при 10° равна 180 м.ц.н. Кривая, выражающая зависимость величины τ_0 у радужной форели от температуры, представлена на рис. 89. Она уточнена специально для этого издания и построена в ином масштабе, чем опубликованная ранее (Игнатьева, 1969, 1970). Величину τ_0 определяли, наблюдая за временем появления борозд II—IV делений дробления через интервалы, не превышающие 0,3—0,04 τ_0 . Показано, что у костистых рыб величине τ_0 (продолжительность одного митотического цикла в период синхронных делений дробления) соответствует половина интервала между появлением борозд II—IV делений (Игнатьева, Костомарова, 1966; Игнатьева, 1969, 1970, 1974а).

Следует напомнить, что оболочка оплодотворенного яйца у радужной форели мало прозрачна. Следить за точным временем появления борозд первых четырех делений дробления удастся, фиксируя яйца уксуснокислым спиртом (1 ч. ледяной уксусной кислоты и 3 ч. 96°-ного спирта), в котором в течение нескольких минут оболочки становятся прозрачными, а бластодиск белеет и борозды выступают очень четко. При этом фиксатор может быть использован многократно (Игнатьева, 1970). Если для наблюдений необходимо удалить оболочку, обладающую большой прочностью (см. выше), то удаление производят хирургическим путем с помощью остроотточенного глазного скальпеля и пинцетов в растворе Гольтфретера двойной концентрации (Игнатьева, Ротт, 1970).

Продолжительность некоторых периодов раннего эмбриогенеза радужной форели была определена нами ранее (Игнатьева, 1969, 1970, 1974б). Для более точного сопоставления этих данных с данными Вернье мы в 1973 г. специально провели инкубацию трех партий икры радужной форели в установке Ю. Н. Городилова при 10°. Для ранних стадий развития — до стадии 10 пар сомитов — в таблицах Вернье (с разрешения их автора) мы приводим уточненные нами данные об абсолютной и относительной продолжительности этих стадий. Поскольку наблюдения Вернье за развитием зародышей на последующих стадиях развития проводились с интервалом в 1—2 суток (без указания времени наблюдений), а сутки развития при 10° составляют 8_т, то точность определения относительной продолжительности тех или иных стадий может варьировать в этих пределах. Этим обстоятельством, в частности, объясняется то, что конец обрастания (при пересчете данных Вернье) наблюдался им у форели в возрасте 72_т, когда у зародыша сформировалось 29 пар сомитов; по нашим же данным у передовых зародышей конец обрастания отмечается значительно раньше — в возрасте 65_т, когда у зародыша имеется лишь 21 пара сомитов. Для стадий личиночного развития, которое в опытах Вернье протекало не при строго постоянной температуре, их относительную продолжительность не определяли.

В публикуемые ниже (табл. 18) хронологические таблицы развития радужной форели (Vernier, 1969) нами введены (без рисунков) некоторые дополнительные стадии: стадия 0 (яйцо в момент осеменения — стадия, необходимая как нулевая точка для отсчета продолжительности развития), а также стадии 7— (начало падения митотического индекса) и 9+ (начало морфогенетической функции ядер) — по данным Игнатьевой и Ротт (1970) и 14+ (стадия 10 пар сомитов) — по данным Игнатьевой (1970, 1974б). Все дополнения, сделанные нами к тексту Вернье, взяты в квадратные скобки. Номера рисунков, иллюстрирующих таблицы Вернье (см. табл. XXXI—XXXVI), изменены и приведены в соответствие с номерами стадий. Если зародыш на одной и той же стадии нарисован в двух разных ракурсах, то рисунки имеют один и тот же номер с буквами «а» и «б». Все изменения текста таблиц согласованы с д-ром Вернье.

Таблицы XXXI—XXXVI. Стадии нормального развития радужной форели *Salmo gairdneri* Richardson (Vernier, 1969)

Номера рисунков (от 1 до 37) соответствуют номерам стадий, описание которых дано в табл. 18

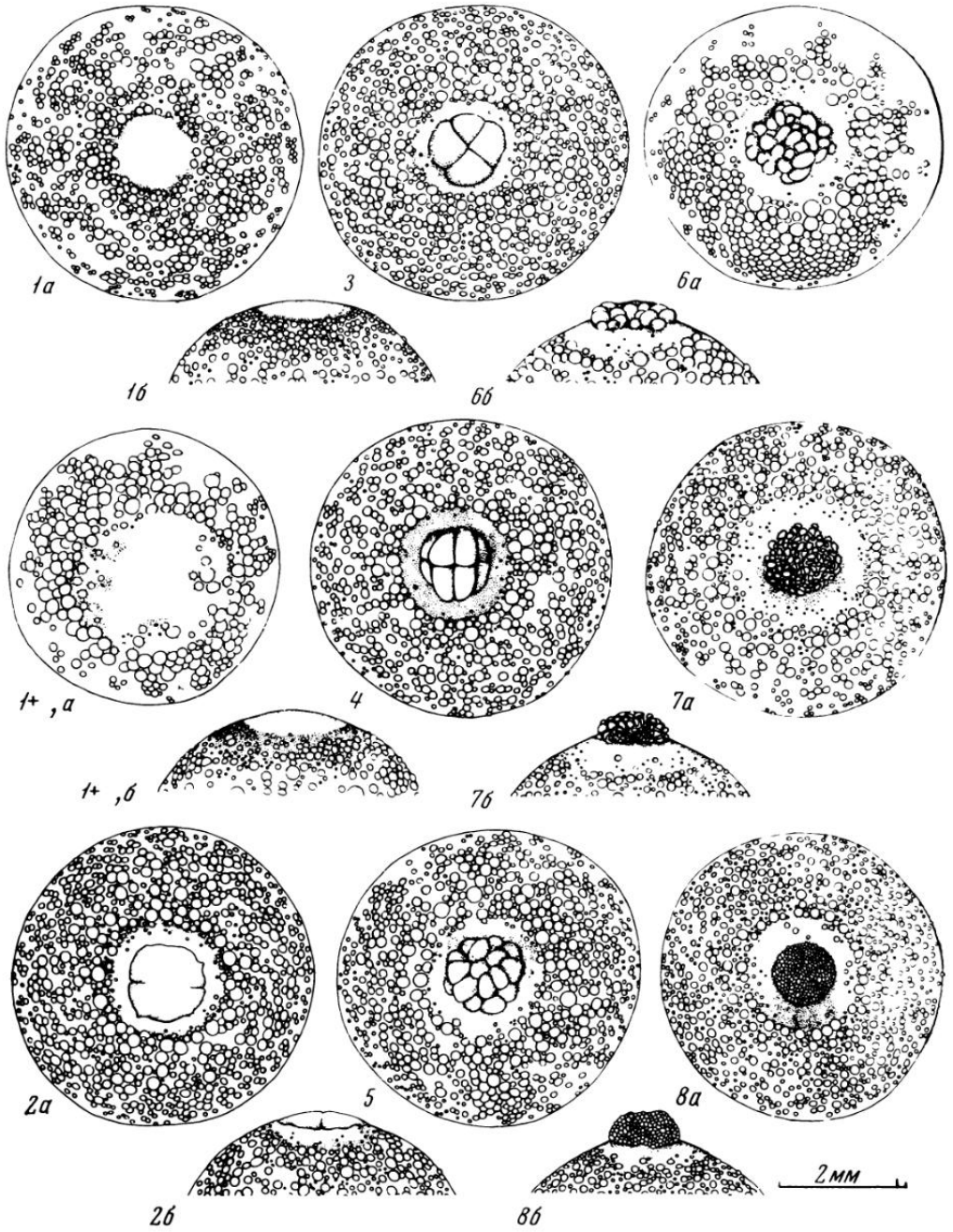


Таблица XXXI

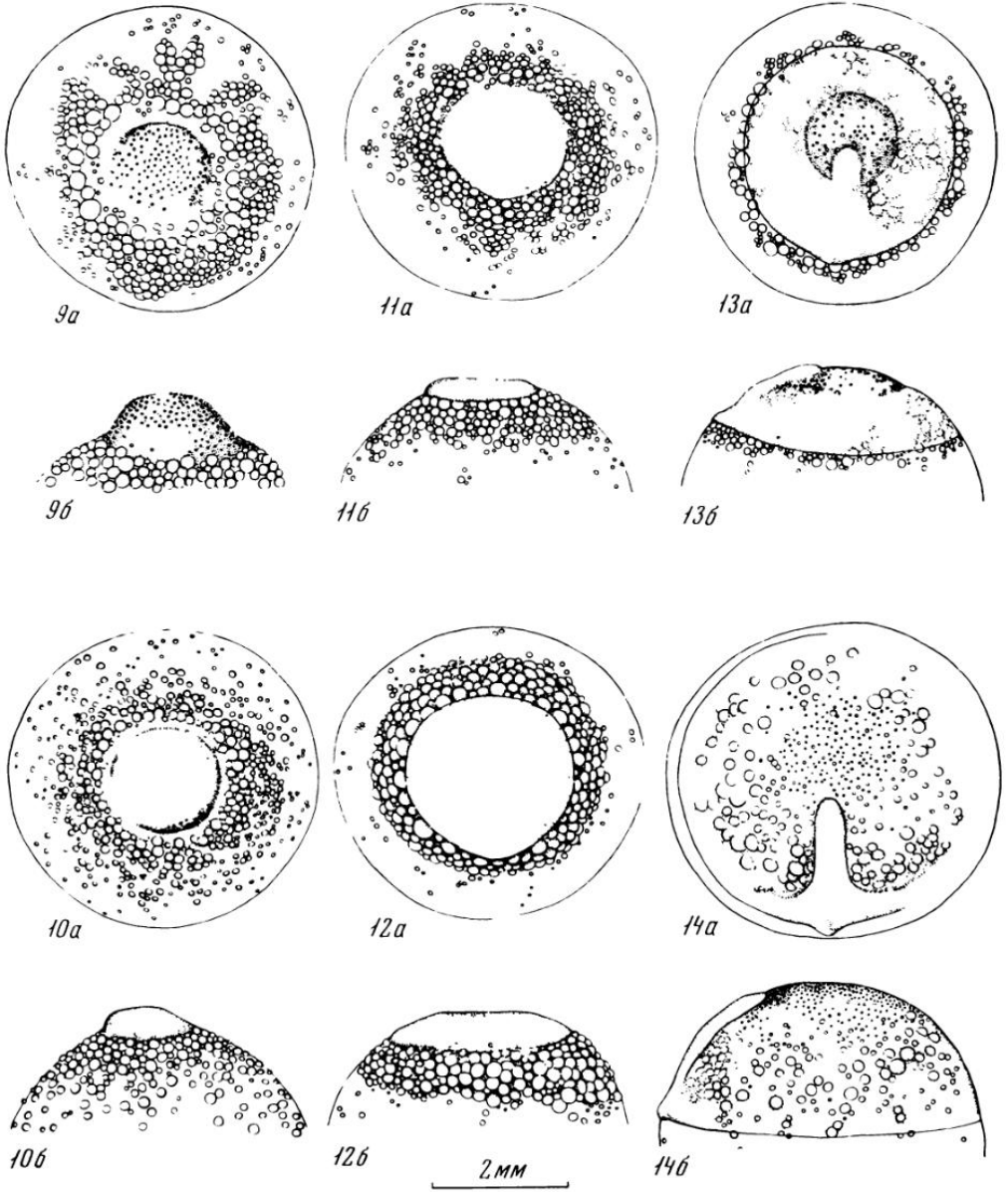


Таблица XXXII

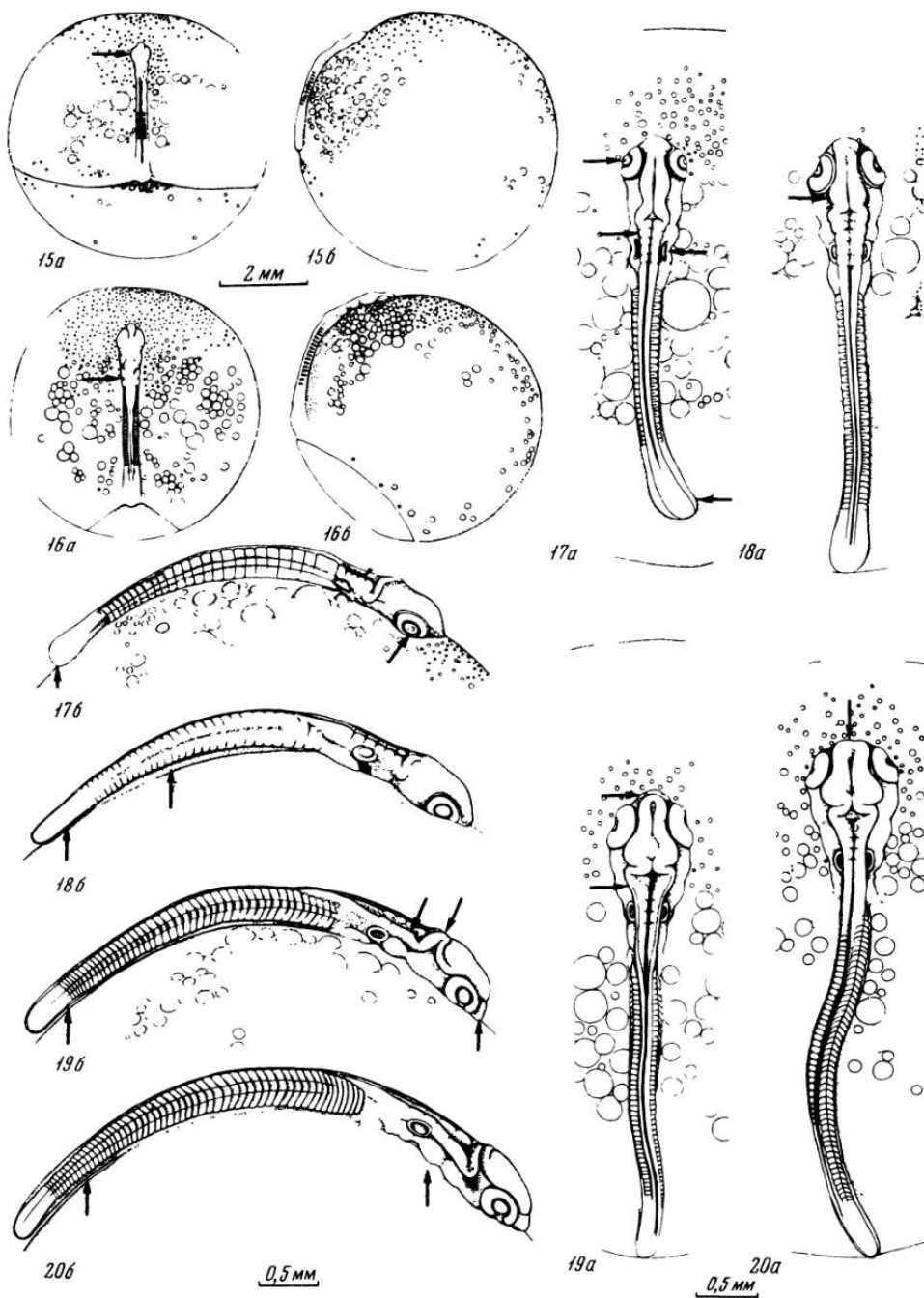


Таблица XXXIII

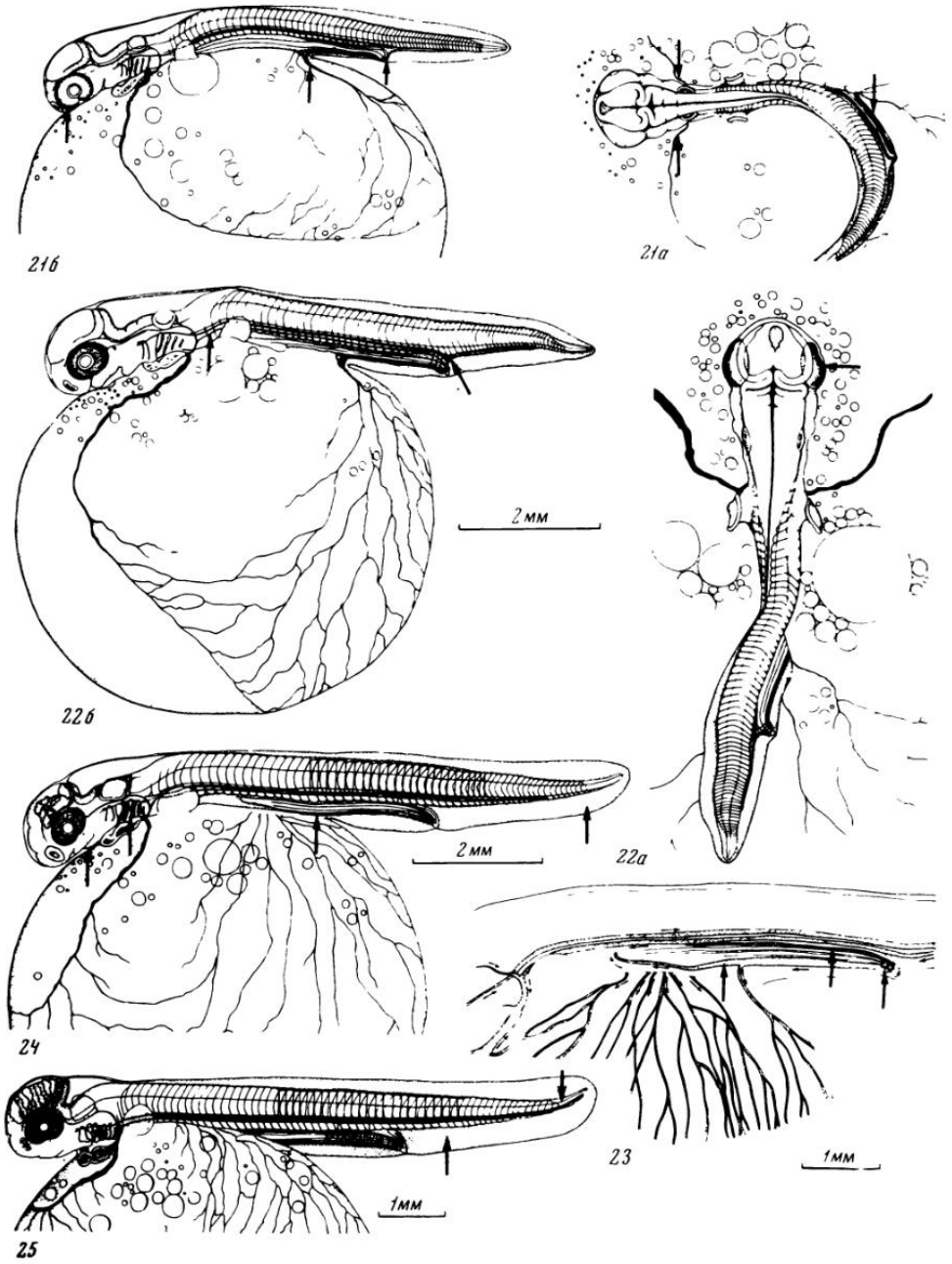


Таблица XXXIV

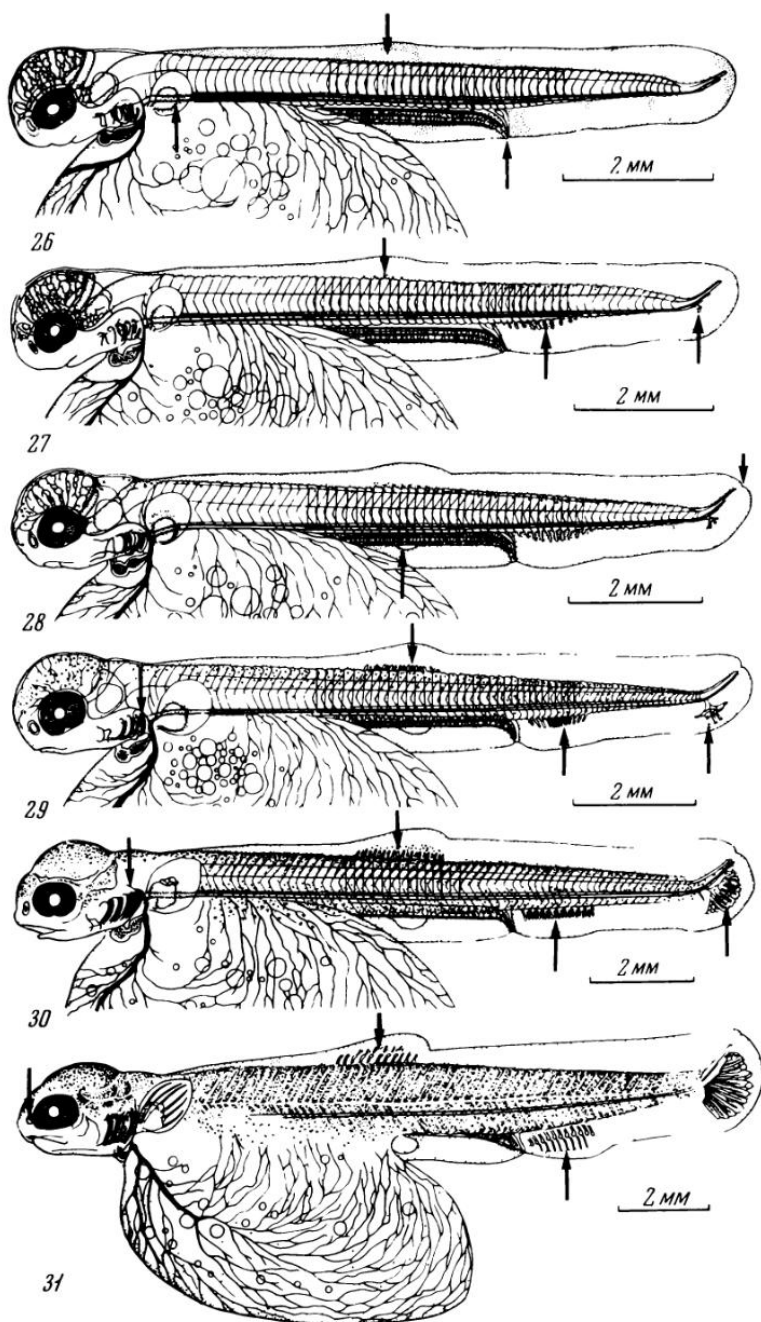


Таблица XXXV

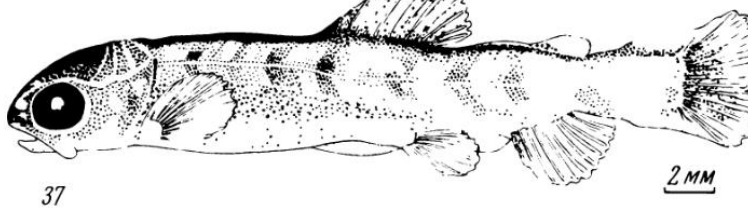
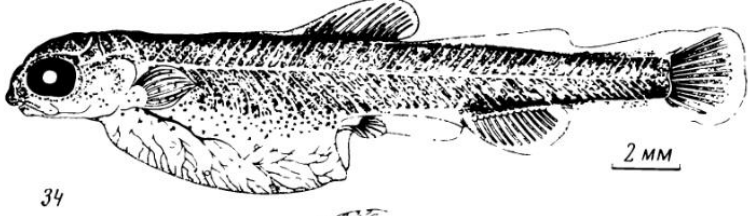


Таблица XXXVI

Таблица 18

Описание стадий зародышевого и личиночного развития форели (по Vernier, 1969) (см. таблицы XXXI—XXXVI)

| Номер стадии | Время от осеменения | | Отличительные признаки стадии |
|--------------|---------------------|-----------------|---|
| | часы, сутки | τ_n/τ_0 | |
| | Ч а с ы | | Зародышевое развитие |
| [0] | 0 | 0 | [Зрелое яйцо в момент осеменения (описание см. стр. 281)] |
| 1 | 3 | 1,0 | Формирование бластодиска — биполярная дифференцировка. Диаметр (D) бластодиска 1,5—2 мм |
| 1+ | 6 | 2,0 | Образование периферического перибласта |
| 2 | 7,5 | 2,5 | 2 бластомера |
| 3 | 10,5 | 3,5 | 4 бластомера (борозды II деления ложатся перпендикулярно борозде I деления) |
| 4 | 13,5 | 4,5 | 8 бластомеров (борозды III деления ложатся параллельно борозде I деления) |
| | 16,5 | 5,5 | 16 бластомеров (борозды IV деления ложатся перпендикулярно борозде I деления) |
| 6 | 19,5 | 6,5 | 32 бластомера. Высота (H) бластодиска 0,5 мм. Десинхронизация клеточных делений |
| | С у т к и | | |
| [7—] | 1,5 | 13 | [Начало периода асинхронных делений — падение митотического индекса] |
| | 2 | 16 | D бластодиска — 1,2 мм, H — 0,5 мм. Поверхность бластодиска образована многочисленными, но еще хорошо различимыми клетками |
| 8 | 2,5 | 20 | Бластодиск утолщен. Края его отвесно спускаются, поверхность имеет зернистый вид. H — 0,8 мм |
| 9 | 3 | 24 | Начало уплощения бластодиска: D — 1,7—1,8 мм, H — 0,6—0,7 мм. Клетки трудно различимы. Края бластодиска покрывают перибласт |
| [9—] | 3,25 | 26 | [Начало морфогенетической функции ядер. Определяется методом радиационной инактивации ядер] |
| 10 | 3,5 | 28 | [Начало гастрюляции]. D бластодиска — 2 мм, H — 0,5 мм. Задний край бластодермы утолщен. В некоторых яйцах появляется подзародышевая полость (бластоцель) |
| 11 | 4 | 32 | Появление краевого узелка. D — 2,2 мм, H — 0,5 мм |
| 12 | | 40 | [Широкое зародышевое кольцо с расширенной частью — зародышевым щитком]. Начало формирования осевых структур. D бластодермы — 3 мм |
| 13 | 6 | 48 | Четко виден выпуклый зародыш. Эпиболлия на $\frac{1}{3}$ [(зародышевое кольцо сместилось на расстояние 60° от анимального полюса)]. D бластодермы — 3,5 мм. [Закладывается первая пара сомитов] |

Таблица 18 (продолжение)

| Номер стадии | Время от осеменения | | Отличительные признаки стадии |
|--------------|---------------------|-----------------|--|
| | часы, сутки | τ_n/τ_0 | |
| 14 | [6,5] | 52 | Д бластодермы 4,5 мм. Длина зародыша — 2,5 мм. Эпиболия на $\frac{1}{2}$ [(зародышевое кольцо достигло экватора яйца)]. До 5 пар сомитов. [Начиная со стадии 14 основные диагностические признаки на рисунках указаны стрелками] |
| [14+] | 7 | 56 | [10 пар сомитов. Намечаются глазные пузыри] |
| 15 | 7,5 | 60 | Длина зародыша 31 мм, четко видны глазные пузыри. Эпиболия на $\frac{2}{3}$. До 15 пар сомитов |
| 16 | 8 | 64 | Длина зародыша — 3,5 мм. Эпиболия на $\frac{3}{4}$. До 20 пар сомитов, 3 мозговые пузыря. На уровне 1-й жаберной бороздки закладываются слуховые плакоды |
| 17 | 9 | 72 | Бластодерма полностью обросла желток. Длина зародыша 3,8 мм. До 29 пар сомитов. В первичном заднем мозге (ромбэнцефалоне) 5 нейромеров. Закладывается хрусталик, формируются слуховые пузырьки. Длина зародыша 3,8 мм |
| 18 | 10 | 80 | Недифференцированный зачаток хвоста. Обособляется средний мозг. Видна закладка кишечника; до 40 пар миотомов. Длина зародыша 4,2 мм |
| 19 | 11 | 88 | Длина зародыша 4,5 мм. Всего до 50 пар миотомов. В зачатке хвоста меньше 10 пар миотомов. Формируются обонятельные плакоды. [Сердце в виде слегка изогнутой трубочки. Наблюдаются редкие изгибы хвоста и туловища]. Контуры нейромеров постепенно исчезают |
| 20 | 12 | 96 | Длина зародыша 5 мм. Прорывается первая жаберная щель, закладывается 3-я жаберная бороздка. Всего до 58 пар миотомов, в зачатке хвоста до 20 пар. [Кровь бесцветная. Сердце пульсирует. Активные движения хвоста] |
| 21 | 14 | 112 | Длина зародыша 6,5 мм. В зачатке хвоста 25 пар миотомов, всего до 64 пар. Наружный край сосудистой оболочки глаза пигментированы; имеются 4 жаберные щели. Появляются зачатки грудных плавников; задняя область кишечника отделяется от желтка. Виден вольфов канал. Желточный мешок васкуляризован на $\frac{1}{4}$. [Кровь красная]. Имеются 2 дуги аорты, хвостовые артерия и вена, подкишечная вена, приносящая желточная вена, 2 выносящие желточные вены и передние кардинальные вены. [В работе С. Г. Соина (1963) читатель сможет найти более детальное описание развития кровеносной системы костистых рыб на примере зародышей харнуса (представителя семейства, близкого к лососевым)] |
| 22 | 16 | 128 | Зародыш длиной 7,5 мм. Полностью пигментирована сосудистая оболочка глаза. Закладывается печень. При рассмотрении зародыша со спины внутренний край глаза маскируется боковой стенкой среднего мозга. Желточный мешок васкуляризован на $\frac{2}{3}$. Формируются задние кардинальные вены |

Таблица 18 (продолжение)

| Номер стадии | Время от осеменения | | Отличительные признаки стадии |
|--------------------|---------------------|-----------------|--|
| | часы, сутки | τ_n/τ_0 | |
| 23 | 17 | 136 | Зародыш длиной 7,9 мм [активно изгибается]. Кровь из кишечной артерии поступает в подкишечную вену. Формируется воротная вена печени |
| | 18 | 144 | Зародыш длиной 8,3 мм. В области будущего хвостового плавника видно скопление мезенхимы [светлая зона на рисунке]. Голова отделена от желтка. Имеются 6 дуг аорты. Формируются сосудистая сеть в среднем мозге и сосуды сегментов. В кишечнике виден большой просвет. Желточный мешок васкуляризован на $\frac{3}{4}$ |
| 25 | 20 | 160 | Зародыш длиной 8,5 мм. Спинной изгиб хорды на уровне закладки хвостового плавника. В области будущего анального плавника видно массивное скопление мезенхимы [светлая зона на рисунке]. Хвостовые артерия и вена достигают конца хвоста. Формируется мочевого пузырь |
| 26 | 22 | 176 | Зародыш длиной 10 мм. В области будущего спинного плавника видно скопление мезенхимы [светлая зона на рисунке]. Задняя кишка и мочеточник полностью разделены. Сосудистая петля в грудном плавнике. Оперкулярная крышка частично прикрывает 1-ю жаберную дугу. В просвете кишечника появился желчный пигмент |
| 26 — (без рисунка) | | 192 | В середине закладки анального плавника появляются первые мускульные почки |
| 27 | 25 | 200 | Зародыш длиной 10,5 мм. В середине закладки спинного плавника появляются первые мускульные почки. Мускульные почки анального плавника достигают скопления мезенхимы. На уровне хвостового плавника закладывается сосудистая сеть. Появляются единичные меланофоры на спинной стороне головы и вдоль спинного края миотомов |
| 28 | 27 | 216 | Зародыш длиной 11,5 мм. Зачатки брюшных плавников. Выемка на спинном краю плавниковой складки отмечает границу между ней и растущим хвостовым плавником. В спинном плавнике 8—10 мускульных почек. Меланофоров становится больше, единичные достигают уровня кишечника. Оперкулярная крышка частично прикрывает 2-ю жаберную дугу |
| 29 | 31 | 248 | Зародыш длиной 13 мм. В середине закладок анального и спинного плавников между мускульными почками формируются зачатки хрящевых лучей (птеригофоры). В хвостовом плавнике появляются первые ленидотрихии. На вентральной стороне зародыша, у основания спинного плавника и в верхней части желточного мешка появляются меланофоры. Жаберные дуги аорты расщепляются. Формируются зачатки первых жаберных лепестков. Оперкулярная крышка закрывает две первые жаберные дуги и часть 3-й |

Таблица 18 (продолжение)

| Номер стадии | Время от осеменения | | Отличительные признаки стадии |
|--------------|---------------------|-----------------|---|
| | часы, сутки | $\tau_n \tau_0$ | |
| 30 | 35 | — | <p>Личиночное развитие</p> <p>Вылупление между 34 и 35-ми сутками [(272—280τ_0). В наших опытах начало вылупления при 10° отмечено через 31 день после осеменения (244τ_0). Такая же безразмерная характеристика продолжительности эмбриогенеза радужной форели (244—249τ_0) получена при пересчете данных других авторов о продолжительности этого периода в сутках при других температурах (2° — Тимошина, 1972; 5,5° — Чаплыгин, личное сообщение; 12° — Embury, 1934). Вылупившиеся зародыши были длиной 14—14,5 мм и обладали признаками, указанными Верье для зародышей стадии 30]. Длина личинки 15 мм. Между мускульными почками по всей длине зачатков анального и спинного плавников сформировались птеригиофоры. Многочисленные лепидотрихии в хвостовом плавнике. Жаберная крышка прикрывает все жаберные дуги. Меланофоры ориентируются вдоль заднего края миотомов и начинают заселять поверхность желточного мешка, спинной и хвостовой плавники</p> |
| 31 | 39 | — | <p>Длина личинки 16 мм. Появление первых лепидотрихий в анальном и спинном плавниках. Верхняя лопасть зачатка обонятельного органа приближается к нижней. Меланофоры покрывают все тело. В грудных плавниках имеются лепидотрихии. Над птеригиофорами спинного и анального плавников располагаются лепидотрихии. Мускульные почки невидны</p> |
| 32 | 42 | — | <p>Длина личинки 18 мм. Позади спинного плавника закладывается жировой плавник. В спинном плавнике видны лишь лепидотрихии. Меланофоры распространяются на всю верхнюю половину желточного мешка</p> |
| 33 | 46 | — | <p>Длина личинки 19 мм. Анальный плавник, в котором видны только лепидотрихии, отделяется четко от плавниковой складки. Появляются лепидотрихии в брюшных плавниках, вентральный край которых достигает края преанальной плавниковой складки. Верхняя лопасть обонятельного органа касается нижней лопасти. Появляются единичные меланофоры на анальном плавнике. Хвостовой плавник хорошо ограничен от плавниковой складки</p> |
| 34 | 52 | — | <p>Длина личинки 20 мм. Жировой плавник хорошо ограничен от плавниковой складки. В обонятельном органе 2 отверстия. Анальный плавник шире плавниковой складки. На грудных плавниках единичные хроматофоры.</p> |

Таблица 18 (окончание)

| Номер стадии | Время от осеменения | | Отличительные признаки стадии |
|--------------|---------------------|-----------------|--|
| | часы, сутки | τ_n/τ_0 | |
| 35 | 59 | — | Длина личинки 21 мм. Край грудного плавника закругляется и становится зубчатым. Скопления пигмента образуют специфический рисунок (пигментные пятна). В хвостовом плавнике лепидотрихии достигают заднего края плавника. Край брюшных и хвостового плавника становятся зубчатыми |
| 36 | 70 | — | Желточный мешок почти полностью покрыт хроматофорами. Край спинного и анального плавников становятся зубчатыми. Ширина брюшного плавника вдвое больше ширины плавниковой складки. |
| 37 | 85 | — | Желточный мешок резорбирован |

Примечание. Автор «Таблиц» для характеристики стадии развития использует такой признак, как число сомитов. Однако следует иметь в виду, что по мере развития зародыша сомиты постепенно дифференцируются в миотомы; поэтому мы начиная со стадии 18, когда часть сомитов уже дифференцирована, повсюду заменили слово «сомиты» на «миотомы».

В заключение считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность профессору С. Г. Соину, О. Ф. Сакун и Г. Г. Савостьяновой, которые прочли рукопись этой работы и сделали ряд очень ценных и полезных замечаний.

Литература

- Бергашвили Д. Р., Кваселашвили И. Ш., Ротт Н. Н., Игнатьева Г. М. 1970. Накопление калия в развивающейся бластомере форели.— Онтогенез, 1, № 6, 628—630.
- Боровик Е. А. 1965. Морфологическая характеристика белорусской популяции радужной форели. В сб. «Экология позвоночных животных Белоруссии». Минск, 150—161.
- Веридуб М. Ф., Ядовская Н. И. 1955. Инструкция по выдерживанию производителей, сбору, оплодотворению и инкубации икры, выдерживанию и подращиванию личинок лосося в условиях северо-западной части СССР. М., Пищепромиздат.
- Галкина З. И. 1969а. Влияние размеров и интенсивности окраски икринок на эмбриональное развитие и рост молоди радужной форели.— Изв. ГосНИОРХ, 68, 173—186.
- Галкина З. И. 1969б. Неоднородность зрелой икры радужной форели (*Salmo irideus* Gibb.). Изв. ГосНИОРХ, 68, 187—196.
- Гинзбург А. С. 1968. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М., «Наука».
- Грачева М. Н. 1954. Метод выращивания товарной радужной форели в два года. ВНИОРХ. Рукопись.
- Деглаф Т. А., Деглаф А. А. 1960. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии.— Докл. АН СССР, 1960, 134, № 1, 199—202.
- Донцова Г. В., Игнатьева Г. М., Ротт Н. Н., Толсторуков И. И. 1970. Нуклеиновые кислоты в раннем эмбриогенезе форели.— Онтогенез, 1, № 5.
- Зотин А. И. 1953. Начальные стадии процесса затвердевания оболочек яиц лососевых рыб.— Докл. АН СССР, 89, № 3, 573—576.

- Игнаьева Г. М.* 1969. Относительная продолжительность некоторых процессов раннего эмбриогенеза у лососевых рыб.— Докл. АН СССР, 188, № 6, 1418—1421.
- Игнаьева Г. М.* 1970. Закономерности раннего эмбриогенеза лососевых рыб, выявляемые методом безразмерной характеристики продолжительности развития.— Онтогенез, 1, № 1, 29—41.
- Игнаьева Г. М.* 1974а. Зависимость темпа дробления яиц карпа, щуки и пеляди от температуры.— Онтогенез, 5, № 1, 27—32.
- Игнаьева Г. М.* 1974б. Относительная продолжительность раннего эмбриогенеза у костистых рыб.— Онтогенез, 5, № 5, 427—436.
- Игнаьева Г. М., Костомарова А. А.* 1966. Продолжительность митотического цикла в период синхронных делений дробления (t_0) и ее зависимость от температуры у зародышей вьюна.— Докл. АН СССР, 168, № 5, 1221—1224.
- Игнаьева Г. М., Ротт Н. Н.* 1970. Временные соотношения между некоторыми процессами, осуществляющимися до начала гастрюляции у костистых рыб.— Докл. АН СССР, 190, № 2, 484—487.
- Крыжановский С. Г.* 1940. О значении размеров поверхности желточного мешка яиц костистых рыб для органогенеза.— Зоол. журн., 19, № 3, 456—470.
- Лебедева О. А., Мешков М. М.* 1969. Изменение сроков закладки органов и продолжительности эмбриогенеза у радужной форели (*Salmo irideus* Gibb.) в зависимости от температуры.— Изв. ГосНИОРХ, 68, 136—155.
- Лоянич А. А.* 1972. О содержании нуклеиновых кислот у эмбрионов радужной форели (*Salmo irideus* Gibb.).— Краткие тезисы докл. к 4-му совещанию молод. раб. ГосНИОРХ, 33.
- Мельникова Н. Л., Тимофеева М. Я., Ротт Н. Н., Игнаьева Г. М.* 1972. Синтез рибосомных РНК в раннем эмбриогенезе форели.— Онтогенез, 3, № 1, 85—94.
- Негоновская И. Т.* 1966. Овогенез и шкала зрелости яичников севанской форели *Salmo ischchan* (Kessler).— Биол. журн. Армении, 19, 14, 58—71.
- Школьников Г. В.* 1971. Частная ихтиология. 3-е изд. М., «Высшая школа».
- Новоженец Н. П.* 1972. Зависимость качества потомства от возраста производителей радужной форели (при одновозрастном спаривании самок и самцов). Автореф. канд. дисс. М.
- Остроумова П. Н.* 1963. Рост и развитие радужной форели при разном содержании кислорода.— Тез. докл. на IV Совещ. эмбриологов, 138—139.
- Остроумова П. Н.* 1969. Рост и развитие эмбрионов радужной форели при разной концентрации кислорода в воде.— Изв. ГосНИОРХ, 68, 202—216.
- Поляновская А. Г.* 1949. Влияние низкой температуры на ранние стадии развития лососевых рыб.— Уч. зап. ЛГУ, 113, вып. 20, 63—80.
- Привольнев Т. И.* 1969. Эколого-физиологические и рыбохозяйственные особенности радужной форели (*Salmo irideus* Gibb.) — Изв. ГосНИОРХ, 68, 3—22.
- Расс Т. С.* 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб.— Зоол. журн., 25, вып. 2, 137—146.
- Сакун О. Ф.* 1974. Анализ соотношения между процессами роста и созревания ооцитов у радужной форели.— Труды ГосНИОРХ, 72.
- Соин С. Г.* 1953. О развитии неоплодотворенной икры лососевых рыб.— Рыбн. хоз-во, 5, 55—58.
- Соин С. Г.* 1963. О размножении и развитии черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dybowski).— Зоол. журн., 42, 12, 1817—1840.
- Стрекалова П. И.* 1965. Некоторые вопросы воспроизводства лососевых рыб.— В сб. «Итоги науки, Зоология. 1963». М., ВИНТИ.
- Тимошина Л. А.* 1967. Аминокислоты эмбрионов радужной форели.— Вопр. ихтиол., 7, № 4, 626—632.
- Тимошина Л. А.* 1969а. Хроматографическое изучение связанных аминокислот у эмбрионов радужной форели.— Изв. Гос. НИОРХ, 65, 204—207.
- Тимошина Л. А.* 1969б. Свободные и связанные аминокислоты эмбрионов радужной форели.— Изв. ГосНИОРХ, 68, 156—172.
- Тимошина Л. А.* 1972. Эмбриональное развитие радужной форели *Salmo gairdneri irideus* Gibb. при разных температурах.— Вопр. ихтиол., 12, вып. 3 (74), 471—478.
- Тринкаус Дж. П.* 1971. Роль перибласта в эпиболлии у *Fundulus*.— Онтогенез, 2, № 4, 401—405.
- Цой Р. М.* 1969. Действие диметилсульфата и нитрозомочевины на развивающуюся икру радужной форели и пеляди.— Цитология, 11, 1440—1448.
- Яржомбек А. Л.* 1964. Различная степень токсичности амниака для эмбрионов кижуча и радужной форели.— Сб. научно-техн. информ. ВНИРО, стр. 10—11.
- Димчева-Грозданова Л.* 1968. Эмбрионально развитие на дъговата пѣстърва (*Salmo irideus* Gibb.) от презрjл-

- хайвер.— Изв. Зоол. ин-т с музей Бълг. АН, 26, 83—101.
- Стефанов С. К., Денчева Л. Д. 1967. Ембрионално развитие на дъговата пъстърва *Salmo irideus* Gibb, в държавното рибовъдно стопанство, гр. Самоков.— Год. Софийск. Универс. Биол. фак., 59, 1, 83—96.
- Agersborg H. P. 1934. When do the rainbow trout spawn?— Amer. Fish. Soc. Trans., 64, 167—169.
- Allen G. H., Sanger G. A. 1960. Fecundity of rainbow trout from actual count of eggs.— Copeia, 3, 260—261.
- Ballard W. W. 1964. Morphogenetic movements in teleost embryos.— Amer. Zool., 4, 12.
- Ballard W. W. 1965. Formative movements in teleost embryos.— Amer. Zool., 5, 83.
- Ballard W. W. 1973a. Normal embryonic stages for Salmonid fishes, based on *Salmo gairdneri* Richardson and *Salvelinus fontinalis* (Mitchill).— J. Exper. Zool., 184, 7—26.
- Ballard W. W. 1973b. Morphogenetic movements in *Salmo gairdneri* Richardson.— J. Exper. Zool., 184, 27—48.
- Ballard W. W. 1973c. A new fate map for *Salmo gairdneri*.— J. Exper. Zool., 184, 49—73.
- Ballard W. W. 1973d. A re-examination of gastrulation in teleosts.— Rev. roum. biol. zool., 18, 119—136.
- Ballard W. W., Dodes L. M. 1968. The morphogenetic movements at the lower surface of the blastodisc in Salmonid embryos.— J. Exper. Zool., 168, 67—84.
- Ballowitz E. 1915. Über die Samenkörper der Forellen.— Arch. Zellforsch., 14, 185—192.
- Battle H. J. 1944. The embryology of the Atlantic Salmon (*Salmo salar*).— Canad. J. Res. D., 22, 105—125.
- Becher H. V. 1928. Beitrag zur feineren Struktur der zona radiata des Knochenfisches und über ein durch die Struktur der Eihülle bedingtes optisches Phänomen.— Z. mikrosk. anat. Forsh., 13, 591—624.
- Boulekbache H., Devillers Ch., Rosenberg A. J., Joly C. 1969. Correlation entre la consommation d'oxygène et l'activité de la L.D.H. et de la glucose-6-phosphate déhydrogénase au cours des premiers stades du développement de l'oeuf de truite *Salmo irideus*.— C. r. Acad. sci. Paris, D268, 2211—2214.
- Brown C. H. 1955. Egg capsule proteins of Selachiens and Trout.— Quart. J. Microsc. Sci., 96, 483—488.
- Bunenberg de Jong C. M. 1955. Cytological studies on *Salmo irideus*.— Genetica, 27, 472—483.
- Clemens H. P., Grant F. B. 1965. The seminal thinning response of carp (*Cyprinus carpio*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) after injections of pituitary extracts.— Copeia, 2, 174—177.
- Coupe R., Roubaud P., Boulekbache H., Devillers Ch. 1973. Etude de la dissociation cellulaire in vitro sur les premiers stades du développement embryonnaire de la truite (*Salmo irideus* Gibb).— C. r. Acad. sci. Paris, D277, 353—356.
- Devillers Ch. 1947. Explantations in vitro de blasroderms de poisson (*Salmo, Esox*).— Experientia, 3, 71—74.
- Devillers Ch. 1948. Le cortex de l'oeuf de truite.— Ann. stat. centr. hydrobiol., suppl., 2, 229.
- Devillers Ch. 1950. Mecanisme de l'épibolic gastrulenne.— C. r. Acad. sci. Paris, 230, 2232—2234.
- Devillers Ch. 1951. Les mouvements superficiels dans la gastrulation des poissons.— Arch. anat. microsc., morphol. exper., 40, 298—312.
- Devillers Ch. 1953. Coordination des forces epiboliques dans la gastrulation de *Salmo*.— Bull. Soc. zool. France, 77, 304—309.
- Devillers Ch. 1956. Les aspects caractéristiques de la prémorphogénèse dans l'oeuf des téléostéens. L'origine de l'oeuf télécithique.— Année biol., 32, 437—456.
- Devillers Ch. 1961a. Mouvements cellulaire dans le développement de l'embryon des amphibiens et des poissons.— Exper. Cell Res., suppl., 8, 201—233.
- Devillers Ch. 1961b. Structural and dynamic aspects of the development of the teleostean egg.— Advances Morphogenesis, 1, 379—428.
- Devillers Ch. 1965. Respiration et morphogénèse dans l'oeuf des téléostéens.— Année biol., 4, 157—186.
- Devillers Ch., Colas J., Cantacuzène A. M. 1957a. Gastrulation de l'oeuf de truite (*Salmo irideus*) en l'absence d'oxygène ou en présence d'inhibiteurs du métabolisme.— C. r. Acad. sci. Paris, D245, 1461—1462.
- Devillers Ch., Colas J., Richard L. 1957b. Différenciation in vitro de blastoderms de truite (*Salmo irideus*) dépurvus de couche enveloppante.— J. Embryol. and exper. Morphol., 5, 264—273.
- Devillers Ch., Rajchman L. 1958. Quelques données sur l'utilisation du vitellus au cours de la gastrulations dans l'oeuf de *Salmo irideus*.— C. r. Acad. sci. Paris, D247, 2033—2035.
- Devillers Ch., Thomopoulos A., Colas J. 1963. Différenciation bipolare et formation de l'espace périvitellin dans l'oeuf de *Salmo irideus*.— Bull. Soc. zool. France, 78, 462—470.

- Domurat J.* 1966. Zaburzenia wymiany wodnej a tempo wzrostu zarostu zardokow pstrąga tęczowego (*Salmo gairdneri* Rich.).—Zesz. nauk. Wyższej szkoły roln. Olsztynie, 21, 563—567.
- Eakin R. M.* 1939. Regional determination in the development of the trout.—Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organismen, 139, 274—281.
- Emboly G. S.* 1934. Relation of temperature to the incubation periods of eggs of four species of trout.—Amer. Fish. Soc. Trans., 64, 287—289.
- Fischer H., Hug O., Lippert W.* 1952. Elektronmikroskopische Studien an Forellenspermatozoen und ihren Zellkernen.—Chromosoma, 5, 69—80.
- Flüger H.* 1964. Electron microscopic investigations on the fine structure of the follicular cells and the zona radiata of trout oocytes during and after ovulation.—Naturwissenschaften, 51, 564—565.
- Fostier A., Jalabert B., Terqui M.* 1973. Action prédominante d'un dérivé hydroxylé de la progestérone sur la maturation in vitro des ovocytes de la truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri*.—C. r. Acad. sci. Paris, D277, 421—424.
- Garside E. T.* 1959. Some effects of oxygen in relation to temperature on the development of embryos of lake trout embryos.—Canad. J. Zool., 37, 689—698.
- 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 Canada, 23, 1121—1134.
- Ginsburg A. S.* [Гинзбург А. С.] 1963. Sperm-egg association and its relationship to the activation of the egg in Salmonid fishes.—J. Embryol. and Expr. Morphol., 11, 1, 13—33.
- Grodzinski Z.* 1949. Fat drops in the yolk of the sea-trout *Salmo trutta* L.—Bull. internat. Acad. polon. sci. et. letters, Ser. B., 11, 1/3, 59—78.
- Hagenmaier H. E.* 1969. Der Nukleinsäure- bzw. Ribonuklein-proteid-Status während der Frühentwicklung der Fischkeimen (*Salmo irideus* und *Salmo trutta fario*).—Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organismen, 162, 19—40.
- Hennequy F.* 1888. Embryogénie de la truite.—J. anat. physiol., 24, 413—502 (цит. по Vernier, 1969).
- Hirao S., Yamada J., Kikuchi R.* 1955. Relation between chemical constituents of rainbow trout eggs and the hatching rate.—Bull. Japan Soc. Scient. Fish., 21, 270—273.
- Hobbs D. F.* 1937. Natural reproduction of quinnat Salmon brown and rainbow trout in certain New Zealand waters.—N. Z. Marine Dept Fish. Bull., 6, 7—104.
- Jalabert B., Breton B., Bry C.* 1972. Maturation et ovulation in vitro des ovocytes de la truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri*.—C. r. Acad. sci. Paris, D275, 1139—1142.
- Jalabert B., Bry C., Szöllösi D., Fostier A.* 1973. Etude comparée de l'action des hormones hypophysaires et stéroïdes sur la maturation in vitro des ovocytes de la Truite et du Carassin (Poissons téléostéens).—Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 13, hors-Série, 59—72.
- Luther W.* 1935. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Forellenkeim: die Rolle des Organisationszentrums bei der Entstehung der Embryonalanlage.—Biol. Zbl., 55, 114—137.
- Luther W.* 1937a. Potenzprüfungen an isolierten Teilstücken der Forellenkeimscheibe.—Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organismen, 135, 359—383.
- Luther W.* 1937b. Austausch von präsumptiver Epidermis und Medullarplatte beim Forellenkeim.—Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organismen, 135, 384—388.
- Luther W.* 1938. Transplantations- und Defektversuche am Organisationszentrum der Forellenkeimscheibe.—Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organismen, 137, 404—424.
- McGregor J. P., Newcombe H. B.* 1968. Major malformations in trout embryos irradiated prior to active organogenesis.—Radiat. Res., 35, 282—300.
- Manfredi Romanini M. G., Fraschini A., Porcelli F.* 1969. Enzymatic activities during the development and the involution of the yolk sac of the trout.—Ann. histochim., 14, 315—324.
- Müller H.* 1956. Die Forellen. Die einheimischen Forellen und ihre wirtschaftliche Bedeutung. Wittenberg.
- Needham P., Gard R.* 1959. Rainbow trout in Mexico and California with notes of the cutthroat series. Berkeley and Los Angeles. Univ. California Press, 108 p.
- Pasteels J. R.* 1933. La gastrulation et la répartition des territoires dans la moitié dorsale du blastodisque de la truite (*Salmo irideus*).—C. R. Soc. biol., 113, 425—428.
- Pasteels J.* 1936. Etudes sur la gastrulation des vertébrés meroblastiques. I. Téléostéens.—Arch. biol., 47, 205—308.
- Pasteels J.* 1958. Développement embryonnaire.—Dans Traité de zoologie. Grasse P. P. (Ed.), v. 13, p. 1685—1754.
- Pedersen R. A.* 1971. DNA content, ribosomal gene multiplicity and cell size in fish.—J. Exper. Zool., 177, 65—78.
- Pelluet D.* 1944. Criteria for the recognition of developmental stages in Salmon (*Salmo salar*).—J. Morphol., 74, 395—407.
- Pleva V.* 1958. Embryonalni vijoj ptuha duhového (*Trutta gairdneri* irideus).—

- Sborn. Vysoké Skoly zeměd. lesnické Brno, 6, 77—86.
- Purko J., Haylett B. A. 1970. Appearance and role of nucleoli in early teleost embryogenesis.— *J. Cell Biol.*, 47, 2.
- Scheuring L. 1928. Weitere biologische und physiologische Untersuchungen an Salmonidensperma.— *Zool. Jahrb., Abt. 1*, 45, 651—706.
- Silver S. J., Warren C. E., Doudoroff P. 1963. Dissolved oxygen requirements of developing steelhead trout and chinook salmon embryos at different water velocities.— *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 92, 327—343.
- Smith J. B., MacLaughlin J., Terner Ch. 1970. Studies of metabolism in embryonic development. IV. Protein synthesis in mitochondria and ribosomes of unfertilized and fertilized trout eggs.— *Internat. J. Biochem.*, 1, 191—197.
- Smith S. 1947. Studies in the development of the rainbow trout (*Salmo irideus*). I. The heat production and nitrogenous excretion.— *J. Exper. Biol.*, 23, 357—378.
- Smith S. 1952. Studies in the development of the rainbow trout (*Salmo irideus*). II. The metabolism of carbohydrates and fats.— *J. Exper. Biol.*, 29, 650—666.
- Szubińska-Kilaraska B. 1959. The morphology of the yolk in certain Salmonidae.— *Acta biol. cracov., Ser. Zool.*, 2, 97—111.
- Terner Ch. 1968a. Studies of metabolism in embryonic development. I. The oxydative metabolism of unfertilized and embryonated eggs of the rainbow trout. *Compar. Biochem. and Physiol.*, 24, 933—940.
- Terner Ch., 1968b. Studies of metabolism in embryonic development. III. Glycogenolysis and gluconeogenesis in trout embryos.— *Compar. Biochem. and Physiol.*, 25, 989—1003.
- Terner Ch., Kumar L. A., Choe Tae Sik. 1968. Studies of metabolism in embryonic development. II. Biosynthesis of lipids in embryonated trout ova.— *Compar. Biochem. and Physiol.*, 24, 941—950.
- Thomopoulos A. 1954. Mouvements d'ensemble à l'intérieur de l'oeuf de Truite (*Salmo fario* et *S. irideus*).— *Bull. Soc. zool. France*, 79, 42—46.
- Vahs W., Zenner H. 1964. Der Einfluß von Lithium-Ionen auf die Embryonalentwicklung meroblastischer Wirbeltierkeime (*Salmo irideus*).— *Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organismen*, 155, 632—634.
- Vahs W., Zenner H. 1965. Der Einfluß von Alkali und Erdalkalisalzen auf die Embryonalentwicklung der Regenbogenforelle. (Ein Vergleich mit der spezifischen morphogenetischen Wirkung des Lithiums).— *Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organismen*, 156, 96—100.
- Vernier J. M. 1969. Table chronologique du développement embryonnaire de la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri*. Rich. 1836.— *Ann. embryol. et morphogenèse*, 2, 495—520.
- Welander A. D. 1954. Some effects of X-irradiation on different embryonic stages of the trout (*Salmo gairdneri*).— *Growth*, 18, 227—257.
- Winnicki A. 1967. Embryonic development and growth of *Salmo trutta* L. and *Salmo gairdneri* Rich. in conditions unfavourable to respiration.— *Zool. polon.*, 17, 45—58.
- Winnicki A. 1968. Respiration of the embryos of *Salmo trutta* L. and *Salmo gairdneri* Rich. in media differing in gaseous diffusion rate.— *Polsk. arch. hydrobiol.*, 15, 23—38.
- Witschi E. 1953. Proposals for an international agreement on normal stages in vertebrate embryology—XIV Intern. Zool. Congr. Copenhagen.
- Witschi E. 1956. Development of Vertebrates. Saunders, Philadelphia.
- Zenner H. 1965. Untersuchungen über die morphogenetischen Wirkungen des Li⁺ Ions in der Keimesentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* Gib.).— *Biol. Zbl.*, 84, 139—179.