

УДК 597.514:597.134
ББК 28.693.324:47.2

А. А. Лютиков

**ВЛИЯНИЕ ОСВЕЩЕННОСТИ НА ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ
НЕЛЬМЫ *STENODUS LEUCICHTHYS NELMA*
(SALMONIFORMES: COREGONIDAE)**

A. A. Lyutikov

**INFLUENCE OF LIGHT ON EMBRYONIC DEVELOPMENT
OF INCONNU *STENODUS LEUCICHTHYS NELMA*
(SALMONIFORMES: COREGONIDAE)**

Приводятся сведения по инкубации икры нельмы *Stenodus leucichthys nelma* в различных условиях освещенности. Установлено влияние света на асинхронность эмбрионального развития нельмы, изменчивость пластических и меристических признаков зародышей в процессе инкубации. После вылупления предличинок прослежено личиночное развитие в первый месяц жизни. Результаты показали, что наилучшими размерно-весовыми показателями обладают личинки, икру которых инкубировали в затемнении до завершения пигментации глаз, а наихудшими – молодь, икра которой инкубировалась в темноте на протяжении всего периода эмбрионального развития.

Ключевые слова: нельма, *Stenodus leucichthys nelma*, освещенность, развитие, эмбрионы, личинки.

Information on inconnu *Stenodus leucichthys nelma* egg incubation in different lighting conditions is given. The influence of light on the asynchrony of inconnu embryonic development, variability of plastic and meristic characteristics of embryos during incubation is fixed. After hatching of prelarvae larval development is observed during the first month of life. The results showed that larvae have the best size-weight indices, their eggs were incubated in darkness until the eye pigmentation, and the worst characteristics are typical for the larvae, eggs of which were incubated in the darkness during the entire period of embryonic development.

Key words: inconnu, *Stenodus leucichthys nelma*, light, development, embryos, larvae.

Введение

Эмбриональное развитие рыб является важным этапом онтогенеза, результат которого определяет последующую численность их популяций. В этот период развивающийся организм в наибольшей степени подвержен влиянию факторов внешней среды, среди которых существенное значение имеют температура и свет. Работ о влиянии температуры на эмбриогенез рыб достаточно много, в то время как освещенности было уделено заметно меньшее внимание. Первые опыты, посвященные изучению воздействия света на развитие икры, в частности ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario*), проводились зарубежными исследователями в начале XX в. Так, например, Hein (1906), Riedel (1907), Walter (1912) установили, что свет ускоряет развитие икры указанного вида [1, с. 1873]. Позже Scheffelt (1926) показал, что увеличение уровня освещенности во время эмбриогенеза сиговых рыб вызывает у зародышей снижение числа туловищных сегментов, позвонков и лучей в непарных плавниках [2, с. 482].

Основательные работы отечественных авторов по изучению роли освещенности в эмбриональном развитии рыб были выполнены в 1950–1960-е гг. Установлено, что изменение интенсивности светового потока и его спектра в процессе развития икры отражается на морфометрических признаках зародышей, скорости их роста и выживаемости [1, 3–7]. В дальнейшем Ж. А. Черняевым [8] было показано, что солнечный свет (видимая часть спектра) ускоряет развитие икры байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*) и определяет сроки вылупления предличинок. Ж. А. Черняев, описав преобразование в икринке световой энергии в тепловую, высказал также предположение, что свет способен оказывать на эмбриональное развитие рыб воздействие, сходное с воздействием температуры. С развитием методов искусственного воспроизводства рыб вопросы о влиянии температуры и освещенности на их онтогенез, особенно ранние его этапы, стали весьма актуальными. Целью настоящей работы явилось изучение влияния освещенно-

сти на эмбриональное развитие нельмы *Stenodus leucichthys nelma*, а также наблюдение за ее личиночным развитием в первый месяц жизни в условиях рыбоводного завода.

Материал и методы исследований

Икра для исследований была получена в ноябре 2010 г. от одновозрастных производителей кубенской нельмы, выращенных в промышленных условиях с применением искусственных кормов на рыбоводном хозяйстве ООО «Форват» (Ленинградская обл.). Оплодотворение проводили «сухим» способом, икру на инкубацию закладывали в аппараты Вейса в возрасте 20 часов на стадии 32–64 бластомеров (при температуре воды 7,0 °С). Объем заложенной икры в каждом аппарате равнялся 4,5 л (150 тыс. икринок), проточность воды во время инкубации находилась в пределах 2,5–3,0 л/мин.

Для эксперимента было задействовано 6 аппаратов Вейса, 4 из которых были обернуты светонепроницаемой пленкой и накрыты крышкой, показатель освещенности в них не превышал 1 лк. В двух аппаратах икра инкубировалась в затемнении до вылупления предличинок (опыт № 1), с двух других аппаратов пленку снимали после завершения стадии пигментации глаз у эмбрионов (опыт № 2). В качестве контроля использовали 2 аппарата Вейса, которые находились в условиях освещения дневным светом (проходящим через окна инкубационного цеха) на протяжении всего периода инкубации. Освещенность в цехе с ноября по февраль составляла в среднем 9 лк, в марте – 75 лк, в апреле – 240 лк. Средняя температура воды в аппаратах в ноябре равнялась 3,9 °С, с декабря по март – 0,4 °С, в апреле – 1,7 °С, в мае температура повышалась с начала месяца к середине от 6,0 до 8,5 °С.

Исследование эмбрионального развития нельмы вели на живом материале, икру просматривали под микроскопом МБИ-3. Этапы эмбрионального развития приняты такими же, как в работе Д. П. Буланова [9]. Освещенность в инкубационных аппаратах измеряли люксметром Ю-116 с точностью $\pm 5\%$. Для наблюдения за личиночным развитием нельмы в каждом варианте опыта однодневных предличинок отсаживали в рыбоводные емкости размерами 185 × 40 × 15 см, в которых были созданы идентичные условия. Плотность посадки составляла 1 000 экз. на лоток, проточность воды в каждой емкости – 4,5–5,0 л/мин. Кормление предличинок начинали на вторые сутки после рассадки, для этого использовали стартовые корма французской фирмы GemmaMicro 75. Нормы кормления рассчитывали в соответствии с методическими указаниями по выращиванию сиговых рыб [10].

Определение размерно-весовых показателей и подсчет миотомов проводили на фиксированном в 2 %-м растворе формальдегида материале. Длину тела (TL) измеряли от конца рыла до конца хвостового плавника (с точностью до 0,1 мм), массу определяли на электронных весах с точностью до 0,1 мг, объемы выборок для предличинок составляли не менее 50 экз., для личинок – не менее 35 экз. Достоверность различий определяли по критерию Стьюдента, для проведения статистического анализа полученных данных использовали прикладную программу STADIA.

Результаты исследований

На начальных этапах эмбриогенеза икра нельмы во всех вариантах опыта развивалась синхронно. Спустя 17 суток с начала инкубации, на IV этапе зародышевого развития (образование зародыша, дифференцировка головных и туловищных отделов, закладка глазных пузырей, нервной трубки), мы наблюдали достоверные различия (для $p < 0,05$) в количестве миотомов. Эмбрионы в контроле имели в среднем на 1 миотом больше, чем в затемнении (40 и 39 соответственно), длина зародышей в обеих группах не различалась и равнялась 4,1 мм. К 25 суткам развития, когда зародыши находились на V этапе развития (закладка обонятельных плакод, появление сердечной трубки), разница в количестве сегментов тела увеличилась до 2-х (в контроле – 48, в затемнении – 50). Длина эмбрионов в аппаратах по-прежнему была одинаковой и составляла 4,5 мм. На 33 сутки было отмечено начало пигментации глаз в контроле, длина этих эмбрионов составляла 6,4 мм, в затемнении – 6,3 мм. К 41 суткам у эмбрионов в контроле появились первые меланофоры на желточном мешке и окрашивание форменных элементов крови. Разница в количестве миотомов к этому времени достигала 3-х (63 – в контроле, 60 – в опыте с затемнением).

В возрасте 48 суток в опыте и контроле был отмечен переход эмбрионов на VI этап развития (начало тока крови по замкнутой системе, образование сосудистой сети на желточном мешке), к этому времени сегментация тела зародышей завершилась. Пигментация глаз, желточного мешка и окрашивание форменных элементов крови были менее выражены у эмбрионов в затемнении, чем в контроле. Помимо этого в контроле начали появляться первые меланофоры на вентральной

стороне тела и в месте сочленения туловища с желточным мешком. Мы наблюдали также различия в размерных показателях у эмбрионов в эксперименте: длина зародышей в контроле равнялась 6,9 мм, в затемнении – 6,7 мм.

На 64 сутки развития, к началу VII этапа (появление кровообращения в задних кардинальных венах, образование ротовой воронки и анального отверстия), в контроле усиливалась пигментация тела и окрашивание форменных элементов крови, в затемнении этот процесс проходил заметно медленнее. С ростом зародышей разница в размерных показателях увеличивалась: длина тела в контроле равнялась 7,8 мм против 7,4 мм в затемнении. К 81 суткам, на VIII этапе (начало кровообращения в жаберных дугах), в контроле завершалась пигментация глаз. Длина эмбрионов в этой группе составляла 8,8 мм, в опыте – 8,3 мм. Спустя две недели (95 сутки) было отмечено окончание пигментации глаз в затемнении, после чего с аппаратов в этом варианте опыта была снята непрозрачная пленка. Инкубация икры в опыте № 2 проходила при дневном освещении до завершения эмбрионального развития, в условиях сходных с контролем.

Заключительный этап эмбрионального развития (IX), когда происходит закладка жаберных лепестков, был отмечен на 126 сутки. Разница в показателях длины в контроле и опыте № 1 достигла наибольшего значения и составила 0,6 мм: 11,4 мм против 10,8 мм соответственно. Размеры эмбрионов в опыте № 1 и 2 на данном этапе не отличались. К 148 суткам длина тела зародышей в контроле и опыте № 2 практически сравнялась и составила 12,3 мм, в опыте № 1 – 12,2 мм. Пигментация головы, тела и желточного мешка после снятия светонепроницаемой пленки с аппарата усилилась и была сопоставима с пигментацией зародышей в контроле. В затемнении степень пигментации эмбрионов была выражена заметно слабее, на теле встречались меланофоры в виде точек, тогда как нормальные пигментные клетки имели звездчатую форму.

Выживаемость икры во всех вариантах опыта по итогам инкубации практически не отличалась и составила в среднем 66 %. Высокую смертность (73 % от общего числа погибших икринок) мы наблюдали в период с начала органогенеза (IV этап) до начала кровообращения (VI этап). Однако в этом показателе не была учтена неоплодотворенная икра, которая у сиговых рыб способна развиваться партеногенетически в течение месяца [11, 12], а по некоторым данным [13] – до полутора месяцев, количество такой икры не установлено.

Массовое вылупление предличинок в контроле и опыте № 2 произошло 3 мая (180 суток) при температуре воды 6,4 °С. В опыте № 1 массовое вылупление было отмечено на сутки позже (181 сутки) при температуре 7,0 °С.

Таблица 1

Размерно-весовые показатели и количество миотомов у однодневных предличинок нельмы*

Вариант эксперимента	Длина, мм		Масса, мг		Туловищный отдел		Хвостовой отдел		Общее количество	
	$\bar{X} \pm m$ min-max	<i>Cv</i>	$\bar{X} \pm m$ min-max	<i>Cv</i>	$\bar{X} \pm m$ min-max	<i>Cv</i>	$\bar{X} \pm m$ min-max	<i>Cv</i>	$\bar{X} \pm m$ min-max	<i>Cv</i>
Контроль	$12,89 \pm 0,06$ 12,3–13,5	2,2	$8,73 \pm 0,13$ 7,5–10,0	7,4	$43,10 \pm 0,21$ 41–46	2,5	$22,40 \pm 0,22$ 21–25	4,9	$65,50 \pm 0,27$ 63–68	2,1
Опыт № 1	$12,74 \pm 0,06$ 12,0–13,4	2,2	$8,67 \pm 0,12$ 6,9–10,3	6,9	$42,98 \pm 0,19$ 42–46	2,2	$23,36 \pm 0,21$ 21–26	4,4	$66,34 \pm 0,25$ 64–69	1,9
Опыт № 2	$12,91 \pm 0,06$ 12,4–13,6	2,5	$8,82 \pm 0,15$ 6,5–10,4	8,5	$43,22 \pm 0,16$ 42–45	2,2	$23,14 \pm 0,23$ 21–25	5,0	$66,36 \pm 0,27$ 64–69	2,0

* Над чертой – среднее значение признака и его ошибка, под чертой – пределы варьирования признака.

Длина и масса однодневных предличинок нельмы были несколько больше в контроле и опыте № 2, чем у предличинок того же возраста в опыте № 1 (табл. 2). Достоверность различий (для $p < 0,05$) между средними показателями длины свободных эмбрионов в контроле и опыте № 1, по отношению к опыту № 2, подтверждается статистическим анализом. Анализ значений массы тела достоверных различий не выявил. Общее количество миотомов в вариантах опыта, в которых в процессе инкубации было использовано затемнение, оказалось выше, чем в контроле. В то же время достоверных различий (для $p < 0,05$) по этому показателю в опытных группах № 1 и 2 не наблюдалось,

т. к. снятие пленки с аппаратов проводили на стадии окончания пигментации глаз, когда эмбрионы были сформированы полностью и количество сегментов тела оставалось неизменным. Разница в количестве миотомов в контроле и опытных группах с применением затемнения была отмечена в хвостовом отделе, в туловищном отделе различия не обнаружены.

После вылупления предличинок нельмы из различных вариантов опыта содержали в отдельных рыбоводных лотках, в которых были созданы одинаковые условия. Для удобства дальнейшего описания мы оставили прежними названия опытных групп, подразумевая под ними условия эмбрионального развития, а не личиночного.

Результаты наблюдений были следующими: на 10 сутки выращивания личинки в контроле и опыте № 2 достоверно опережали личинок (для $p < 0,05$) из опыта № 1 в среднем на 0,67 мм по длине и на 1,61 мг по массе (табл. 2). Помимо отставания в росте, у молоди в опыте № 1 мы наблюдали отставание в развитии: на питание внешним кормом перешли 80 % личинок, в то время как в двух других вариантах опыта на внешнее питание перешли в среднем 98,5 % особей. По прошествии 27 суток после вылупления было отмечено сокращение разницы размерно-весовых показателей между личинками в опыте № 1 и контроле и ускорение роста в опыте № 2.

Таблица 2

Показатели длины и массы личинок нельмы в первый месяц выращивания*

Вариант эксперимента	Возраст 11 сут				Возраст 27 сут			
	Длина, мм		Масса, мг		Длина, мм		Масса, мг	
	$X \pm m$	Cv	$X \pm m$	Cv	$X \pm m$	Cv	$X \pm m$	Cv
Контроль	$14,47 \pm 0,14$ 11,5–15,3	4,74	$12,35 \pm 0,30$ 6,0–14,9	12,20	$16,49 \pm 0,25$ 14,5–19,1	7,48	$19,88 \pm 0,91$ 12,6–33,5	22,98
Опыт № 1	$13,83 \pm 0,20$ 11,7–15,1	7,21	$10,57 \pm 0,48$ 6,0–13,9	22,51	$16,29 \pm 0,24$ 14,4–18,5	7,35	$19,05 \pm 0,84$ 12,9–27,3	22,11
Опыт № 2	$14,53 \pm 0,08$ 13,6–15,3	2,92	$12,00 \pm 0,18$ 9,3–13,2	7,44	$17,08 \pm 0,12$ 16,1–18,4	3,55	$21,21 \pm 0,46$ 17,0–26,5	10,89

* Над чертой – среднее значение признака и его ошибка, под чертой – пределы варьирования признака.

В первый месяц выращивания молодь в опыте № 1 уступала в темпе развития личинкам, инкубация икры которых проходила с участием света. Наполнение газом плавательного пузыря у такой молоди было отмечено у 36 % личинок, в то время как в контроле этот показатель равнялся 41 %, а в опыте № 2 – 47 %. Необходимо добавить, что 5 % молоди в контроле находилось на стадии перехода на очередной этап личиночного развития, когда хвостовой плавник принимает гомоцеркальную форму, плавниковая складка редуцируется. Выживаемость личинок в опытных группах за время наблюдений была практически одинаковой и не превышала 7 %.

Обсуждение

На начальных этапах эмбриогенеза нельмы небольшая разница в световом воздействии (9 лк) не оказывала заметного влияния на развитие зародышей. Первые отличия (в количестве миотомов) мы наблюдали спустя 17 суток с начала инкубации. Возможно, эта разница вызвана как непосредственным влиянием освещенности на процесс органогенеза, так и ее воздействием на более ранние этапы, например гастрюляцию. В пользу последнего довода можно привести результаты, опубликованные в работе А. Тонинга [14, с. 29], который для изменения количества позвонков у лосося повышал температуру воды во время гастрюляции. Однако действие относительно высокой температуры на этой стадии изменяет скорость развития, так, у сиговых происходит замедление процесса эпиболлии [8, 15], чего нельзя сказать об освещенности, которая в наших наблюдениях не оказывала влияния на этот процесс.

В дальнейшем (на 33 сутки наблюдения) отличия между эмбрионами в опытных группах выражались в размерных показателях. Более быстрый рост зародышей в условиях освещенности может быть объяснен воздействием светового фактора на икринку по аналогии с температурой (процесс преобразования световой энергии в тепловую подробно описан в [8]). Можно предположить, что другой причиной ускоренного роста в контроле и опыте № 2 могло служить развитие нервной системы зародышей, на которую свет мог оказывать раздражающий эффект и, теоретически, стимулировать рост.

Процесс, определяющий в эксперименте разнокачественность эмбрионов по морфометрическим признакам, связан с ростом хвостового отдела, после образования которого у различных видов рыб увеличивается скорость роста эмбрионов [16]. Ускорение роста, вызванное биологическими особенностями развития, в контрольной группе усиливалось влиянием освещенности, в связи с чем мы отмечали увеличение разницы в количестве миотомов на различных стадиях в сравниваемых группах. Однако в последующем, когда сегментация тела эмбрионов в контроле уже закончилась (за счет более быстрого роста), в затемнении этот процесс продолжался, поэтому к его завершению зародыши в этой группе имели большее количество миотомов, чем в контроле. По тому же принципу в эксперименте проходил рост эмбрионов: в контроле он был более быстрым, чем в опыте № 1, поэтому мы наблюдали увеличение разницы в размерных показателях до заключительного этапа эмбрионального развития (закладка жаберных лепестков), на котором она составляла 5,3 %, и сокращение разницы до 1,2 % на стадии вылупления. В опыте № 2 к моменту вылупления постэмбрионов эта разница полностью нивелировалась, что может быть обусловлено более ранним достижением предела роста в контроле и в то же время – продолжением развития эмбрионов в опытах № 1 и 2. Примечательно, что у эмбрионов в опыте № 2 количество миотомов было таким же, как у эмбрионов того же возраста в опыте № 1, а размерные показатели были ближе к таковым у эмбрионов в контроле (см. табл. 1). Видимо, после снятия пленки с затемненных аппаратов происходит своеобразная компенсация дефицита световой энергии, полученного при инкубации икры в темноте, что в последующем отражается на пластических признаках и уже не способно повлиять на меристические, в силу сформированности эмбрионов.

Помимо влияния освещенности на формирование морфометрических признаков, световой фактор устанавливал различия в степени и скорости пигментации зародышей: в контроле начало пигментации глаз было отмечено раньше, чем в затемнении. На всех стадиях эмбрионального развития зародыши в контроле имели более мощную сеть пигментных клеток на кожных покровах и желточном мешке. После изменения условий инкубации у эмбрионов происходило усиление пигментации туловища относительно икры, которую продолжали инкубировать в затемнении, и к вылуплению пигментация предличинки в опыте № 2 и контроле практически не отличалась.

Меланофоры в виде точек, обнаруженные нами у эмбрионов нельмы в затемнении, не являются отклонением от нормы. Так, В. Д. Богданов [17] наблюдал «точечные» меланофоры у свободных эмбрионов других видов сиговых рыб (чиря *Coregonus nasus*, сига пьюжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* и пеляди *Coregonus peled*), развитие которых проходило в естественных условиях.

Массовое вылупление предличинки во всех вариантах опыта проходило в близкие сроки, отставание в одни сутки (0,55 % времени инкубации) в опыте № 1 не существенно для практики рыбоводства. Сходные результаты были получены А. И. Любичкой [1] при инкубации икры чудского сига (*Coregonus lavaretus maraenoides*) и сига лудоги (*Coregonus lavaretus ludoga*) в полной темноте и в условиях дневного освещения. Однако затемнение аппаратов у чудского сига проводилось на стадии перед гастрულიей, а у сига лудоги – до начала пигментации глаз. Вылупление свободных эмбрионов, развивавшихся в темноте, было отмечено на 7 часов позже относительно контроля. Было отмечено также, что предличинки, икру которых инкубировали в условиях дневного освещения, имели большую длину тела на стадии вылупления, чем сверстники в затемнении: у чудского сига – на 0,5 мм; у сига лудоги – на 1 мм. Несмотря на разницу в размерных показателях, А. И. Любичка отмечает, что затемнение икры не влияет на скорость развития, что подтверждается и нашими исследованиями. Развитие эмбрионов в нашем опыте в темноте и при свете проходило синхронно и может объясняться тем, что инкубация икры с участием освещенности осуществлялась в помещении в течение короткого зимнего дня при слабой интенсивности дневного света, не превышающего в первые месяцы развития 15 лк. Тем не менее этого количества световой энергии оказалось достаточно, чтобы повлиять на скорость роста эмбрионов, морфометрические показатели и на степень и время наступления пигментации.

Смертность эмбрионов в наблюдениях А. И. Любичкой как у чудского сига, так и сига лудоги по итогам инкубации оказалась выше в условиях затемнения, в то время как в нашем эксперименте достоверных различий в этом показателе мы не наблюдали. Возможно, высокая смертность икры у сигов могла быть вызвана сменой условий инкубации (затемнением аппаратов) в критические для развития сиговых рыб периоды эмбриогенеза. В нашем опыте после изменения условий инкубации икры (снятия пленки с аппарата) также была отмечена кратковременная повышенная смертность эмбрионов. Сходный показатель смертности зародышей при инкубации икры с различной освещенностью определен низкими температурными условиями

развития нельмы. Именно температурный фактор является первостепенным и определяющим ход эмбриогенеза, под влиянием которого, возможно, нивелируется действие освещенности, тем более что фактор света на начальных этапах, как было сказано ранее, был выражен слабо.

Продолжая эксперимент, мы провели наблюдение за личиночным развитием молоди из различных вариантов опыта в первый месяц жизни. Сравнительно высокие размерно-весовые показатели и скорость развития в указанный период были отмечены у личинок из опыта № 2 (табл. 2). Обращает на себя внимание и тот факт, что в этой группе личинок была отмечена наименьшая вариабельность исследуемых признаков – это может говорить о благоприятных условиях выращивания молоди [18]. Однако условия содержания личинок в других опытных группах были максимально сходными, следовательно, синхронное развитие, как и более быстрый рост, можно объяснить наиболее благоприятными условиями эмбрионального развития.

Видимо, затемнение икры нельмы с ее последующим рассветлением является оптимальным способом инкубации, при котором, как и в природных условиях, участие света на начальных стадиях невелико. Возрастное влияние светового фактора связано с рассветлением аппаратов Вейса и увеличением естественной освещенности инкубационного цеха, которая усиливается с приближением весны, когда увеличивается продолжительность дня и количество солнечных дней. Более того, к этому времени у зародышей сформирован зрительный рецептор, что для развивающегося организма является стимулирующим фактором, т. к. свет активизирует метаболические процессы животных [1, 4, 8].

Выводы

Действие освещенности (даже сравнительно небольшого ее количества) во время эмбрионального развития нельмы оказывает влияние на меристические и пластические признаки зародышей, сокращая количество сегментов тела и увеличивая размеры эмбрионов. Однако фактор света существенно не отражается на скорости эмбриогенеза, выживаемости и сроках инкубации икры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Любичкая А. И. Влияние различных участков видимой части спектра на стадии развития эмбрионов и личинок рыб // Зоологический журнал. – 1956. – Т. 35, вып. 3. – С. 1873–1886.
2. Черняев Ж. А. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпа эмбрионального развития костистых рыб: (на примере сиговых *Coregonidae*) // Вопросы ихтиологии. – 2007. – Т. 47, вып. 4. – С. 475–485.
3. Любичкая А. И. Зависимость времени закладки брюшных плавников некоторых видов костистых рыб от условий существования // Изв. Естественнауч. ин-та им. П. Ф. Лесгафта. – 1952. – Т. 25. – С. 114–122.
4. Любичкая А. И. Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на метамерию тела рыб. Сообщ. 1. влияние различных частей видимого спектра, темноты и температуры на выживание метамерию тела рыб // зоологический журнал. – 1961. – Т. 11, вып. 3. – С. 397–407.
5. Мишарин К. И. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля на Байкале // Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркут. ун-те. – 1953. – Т. 14, вып. 124. – С. 397–407.
6. Любичкая А. И., Дорофеева Е. А. Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на метамерию тела рыб. Сообщ. 2. Влияние ультрафиолетовых лучей на выживание и метамерию тела *Esox lucius* L. и *Acerina cernua* L. // Зоологический журнал. – 1961. – Т. 40, вып. 7. – С. 1046–1057.
7. Коровина В. М., Любичкая А. И., Дорофеева Е. А. Влияние видимого света и темноты на скорость образования хрящевых элементов скелета костистых рыб // Вопросы ихтиологии. – 1965. – Т. 5, вып. 36. – С. 403–410.
8. Черняев Ж. А. Воздействие температурного и светового факторов на эмбриональное развитие сиговых рыб Байкала // Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. – М.: Наука, 1984. – С. 97–119.
9. Буланов Д. П. Этапы эмбрионального развития кубенской нельмы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – 1979. – Вып. 147. – С. 121–131.
10. Костюничев В. В., Шумилина А. К., Князева Л. М. Методические указания по товарному выращиванию форели и сиговых рыб в садках при естественном температурном режиме. – СПб.: ГосНИОРХ, 2005. – 31 с.
11. Соин С. Г. Приспособительные особенности развития рыб. – М.: Изд-во МГУ, 1968. – 89 с.
12. Черняев Ж. А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. – М.: Наука, 1968. – 91 с.
13. Юсупов Р. П. Эмбриональное развитие чира *Coregonus nasus* (*Coregonidae*) реки Анадырь в условиях рыбоводного завода // Вестн. Северо-Вост. науч. центра Дальневост. отд-ния Рос. акад. наук. – 2009. – Вып. 1. – С. 57–61.

14. Емельянов С. В. Изменчивость в раннем онтогенезе животных, ее связь с условиями развития и отношение к изменчивости взрослых // Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. – М.: Наука. 1984. – С. 5–39.
15. Лютиков А. А. Влияние температуры на отдельные этапы раннего эмбриогенеза нельмы *Stenodus leucichthys nelma* // Материалы III Междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых «Комплексные исследования биологических ресурсов южных морей и рек», 25-27 сент. 2012 г., Астрахань. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2012. – С. 75–77.
16. Вернидуб М. Ф. Критические периоды в развитии яиц и личинок рыб и их практическое значение // Вестн. Ленинград. гос. ун-та. – 1949. – № 4. – С. 69–98.
17. Богданов В. Д. Видовые особенности личинок некоторых сиговых (*Coregonidae*) рыб на этапе вылупления // Вопросы ихтиологии. – 1983. – Т. 23, вып. 3. – С. 449–459.
18. Владимиров В. И. Вариабельность размеров рыб на ранних этапах жизни и выживаемость // Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. – Киев: Наук. думка, 1974. – С. 227–254.

REFERENCES

1. Liubitskaia A. I. Vliianie razlichnykh uchastkov vidimoi chasti spektra na stadii razvitiia embrionov i lichinok ryb [Influence of different areas of visible part of spectrum on stages of embryonic and fish larvae development]. *Zoologicheskii zhurnal*, 1956, vol. 35, iss. 3, pp. 1873–1886.
2. Cherniaev Zh. A. Faktory i vozmozhnye mekhanizmy, vyzyvaiushchie izmeneniia tempa embrional'nogo razvitiia kostistykh ryb: (na primere sigovykh Coregonidae) [Factors and possible mechanisms causing change in bone fish embryonic development rate]. *Voprosy ikhtiologii*, 2007, vol. 47, iss. 4, pp. 475–485.
3. Liubitskaia A. I. Zavisimost' vremeni zakladki briushnykh plavnikov некотorykh vidov kostistykh ryb ot uslovii sushchestvovaniia [Dependence of time of development of ventral fins of some bone fish on living conditions]. *Izvestiia Estestvennonauchnogo instituta im. P. F. Lesgafta*, 1952, vol. 25, pp. 114–122.
4. Liubitskaia A. I. Vliianie vidimogo sveta, ul'traioletovykh luchei i temperatury na metameriiu tela ryb. Soobshchenie 1. Vliianie razlichnykh chastei vidimogo spektra, temnoty i temperatury na vyzhivanie metameriiu tela ryb [Influence of visible light, ultraviolet rays and temperature on fish body metamerism. Message 1. Influence of different parts of visible spectrum, darkness and temperature on survival of fish body metamerism]. *Zoologicheskii zhurnal*, 1961, vol. 11, iss. 3, pp. 397–407.
5. Misharin K. I. Estestvennoe razmnozhenie i iskusstvennoe razvedenie posol'skogo omulia na Baikale [Natural reproduction and artificial rearing of Arctic cisco in Baikal]. *Izvestiia Biologo-geograficheskogo instituta pri Irkutskom universitete*, 1953, vol. 14, iss. 124, pp. 397–407.
6. Liubitskaia A. I., Dorofeeva E. A. Vliianie vidimogo sveta, ul'traioletovykh luchei i temperatury na metameriiu tela ryb. Soobshchenie 2. Vliianie ul'traioletovykh luchei na vyzhivanie i metameriiu tela Esolucius L. i Acerina Cernua L. [Influence of visible light, ultraviolet rays and temperature on fish body metamerism. Message 2. Influence of visible ultraviolet rays on survival and body metamerism of Esolucius L. and Acerina Cernua L.]. *Zoologicheskii zhurnal*, 1961, vol. 40, iss. 7, pp. 1046–1057.
7. Korovina V. M., Liubitskaia A. I., Dorofeeva E. A. Vliianie vidimogo sveta i temnoty na skorost' obrazovaniia khriashchevykh elementov skeleta kostistykh ryb [Influence of visible light and darkness on rate of formation of cartilaginous elements of bone fish skeleton]. *Voprosy ikhtiologii*, 1965, vol. 5, iss. 36, pp. 403–410.
8. Cherniaev Zh. A. Vozdeistvie temperaturnogo i svetovogo faktorov na embrional'noe razvitie sigovykh ryb Baikala [Influence of temperature and light factors on embryonic development of Baikal whitefish]. *Ekologo-morfologicheskie issledovaniia rannego ontogeneza pozvonochnykh*. Moscow, Nauka Publ., 1984, pp. 97–119.
9. Bulanov D. P. Etapy embrional'nogo razvitiia kubenskoii nel'my [Stages of embryo development of Kubenskaya inconnu]. *Sbornik nauchnykh trudov GosNIORKh*, 1979, iss. 147, pp. 121–131.
10. Kostinichev V. V., Shumilina A. K., Kniazeva L. M. Metodicheskie ukazaniia po tovarnomu vyrashchivaniiu foreli i sigovykh ryb v sadkakh pri estestvennom temperaturnom rezhime [Methodical recommendations on commercial rearing of trout and whitefish in nurse ponds at natural temperature regime]. Saint Petersburg, GosNiIORKh, 2005. 31 p.
11. Soin S. G. *Prisposobitel'nye osobennosti razvitiia ryb* [Adaptive features of fish development]. Moscow, Izd-vo MGU, 1968. 89 p.
12. Cherniaev Zh. A. *Embrional'noe razvitie baikal'skogo omulia* [Embryo development of Baikal cisco]. Moscow, Nauka Publ., 91 p.
13. Iusupov R. R. Embrional'noe razvitie chira Coregonus nasus (Coregonidae) reki Anadyr' v usloviiakh rybovodnogo zavoda [Embryo development of broad whitefish Coregonus nasus (Coregonidae) of the river Anadyr in conditions of fishery plant]. *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra Dal'nevostochnogo otdeleniia Rossiiskoi akademii nauk*, 2009, iss. 1, pp. 57–61.
14. Emel'ianov S. V. Izmenchivost' v rannem ontogeneze zhivotnykh, ee sviaz' s usloviiami razvitiia i ot-noshenie k izmenchivosti vzroslykh [Variability in early ontogenesis of animals, its connection with the condi-

tions of development and relation to adult variability]. *Ekologo-morfologicheskie issledovaniia rannego ontogeneza pozvonochnykh*. Moscow, Nauka Publ., 1984, pp. 5–39.

15. Liutikov A. A. Vliianie temperatury na ot-del'nye etapy rannego embriogeneza nel'my *Stenodus leucichthys nelma* [Influence of temperature on separate stages of early embryogenesis of inconnu *Stenodus leucichthys nelma*]. *Materialy III Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. molodykh uchenykh «Kompleksnye issledovaniia biologicheskikh resursov iuzhnykh morei i rek»*, 25–27 sentiabria 2012 g., Astrakhan'. Astrakhan: Izd-vo Kasp-NIRKh, 2012, pp. 75–77.

16. Vernidub M. F. Kriticheskie periody v razvitii iaits i lichinok ryb i ikh prakticheskoe znachenie [Crucial periods in egg and fish larvae development and their practical value]. *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta*, 1949, no. 4, pp. 69–98.

17. Bogdanov V. D. Vidovye osobennosti lichinok nekotorykh sigovykh (Coregonidae) ryb na etape vylupleniia [Species peculiarities of larvae of some whitefish at the stage of hatching]. *Voprosy ikhtiologii*, 1983, vol. 23, iss. 3, pp. 449–459.

18. Vladimirov V. I. *Variabel'nost' razmerov ryb na rannikh etapakh zhizni i vyzhivaemost'*. *Raznokachestvennost' rannego ontogeneza u ryb* [Variability of fish size at early stages of life and survival. Variability of early fish onthogenesis]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1974, pp. 227–254.

Статья поступила в редакцию 23.01.2013

Лютиков Анатолий Анатольевич – Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства, Санкт-Петербург; младший научный сотрудник лаборатории аквакультуры и воспроизводства ценных видов рыб; tokmo@mail.ru.

Lyutikov Anatoly Anatolievich – State Research Institute of Lake and River Fisheries, Saint Petersburg; Junior Researcher of Laboratory of Aquaculture and Reproduction of Valuable Fish Species; tokmo@mail.ru.