

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ НЕЛЬМЫ *STENODUS LEUCICHTHYS NELMA* В РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕЖИМАХ

А.А. Лютиков

ФГБНУ «ГосНИОРХ», Санкт-Петербург, tokmo@mail.ru

Приведены результаты инкубации икры кубенской нельмы в различных температурных режимах с 2010 по 2014 г. Показано, что количество градусо-дней, полученное икрой за время инкубации, не коррелирует со скоростью эмбриогенеза, что дает основание полагать, что на развитие зародышей влияет не сумма накопленного тепла, выраженная в градусо-днях, а температурный режим на отдельных этапах развития.

Влияние температуры на развивающийся организм общеизвестно – повышение температуры (в определенных пределах) ускоряет темп эмбриогенеза рыб, понижение, напротив, замедляет этот процесс. Сиговые в этом отношении не являются исключением, скорость их эмбрионального развития также сопряжена с температурой окружающей среды (Борисов, Крыжановский, 1955; Вернидуб, 1956; Яндовская, Тихонова, 1961; Черняев, 1968; Городилов, 1969; Brooke, 1975; Буланов, 1976; Мешков, Лебедева, 1977; Игнатьева, 1979; Решетников и др., 1989; Костюничев, 1997; Богданов, 2006).

Развитие икры сиговых рыб может проходить в достаточно широком диапазоне температур (Лебедева, 1971, 1983), однако зона температурного оптимума существенно уже. Так, Дж. В. Прайсом (Price, 1940) при инкубации икры сельдевидного сига *Coregonus clupeaformis* в температурных условиях от 0 до 12°C было показано, что успешное развитие этого вида происходит от 0,5 до 6 °C. Оптимальные температурные условия развития икры сельдевидного сига были определены Л.Т. Бруком (Brooke, 1975) и соответствуют диапазону температур 3,2-8,1 °C. Оптимальные температуры развития икры пеляди *Coregonus peled* лежат в диапазоне 2-5 °C, верхний порог развития составляют 7-8 °C (Лебедева, 1974, 1985).

Под оптимумом понимают количественное выражение фактора (например, градусо-дни), соответствующее потребностям организма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизнедеятельности (Шилов, 2000; Вербицкий, 2008). Температурный оптимум для рыб видоспецифичен и определен экологическими особенностями обитания вида в естественной среде. Установление температурного оптимума для развивающегося организма может служить обоснованием к его успешному воспроизводству в искусственных условиях.

Как правило, в литературе приводятся сведения по изучению эмбрионального развития рыб при статичных температурах, в то время как в природе температурный режим достаточно динамичен. В настоящее время накоплен богатый экспериментальный материал, свидетельствующий о том, что наилучшим образом жизнедеятельность организмов протекает при некотором изменении

параметров среды в пределах толерантного диапазона, а не при поддержании постоянных условий с заданными оптимальными значениями (Константинов, 1997; Вербицкий, 2008; Лукиянов, 2010).

Работы, направленные на изучение влияния астатичности температурного фактора, проводились, главным образом, на молоди рыб (Константинов, Шолохов, 1993), в то время как исследованию эмбрионального развития было уделено заметно меньше внимания. В связи с этим изучение динамики температурного режима инкубации икры при искусственном воспроизводстве рыб весьма актуально.

Исследование эмбрионального развития кубенской нельмы в различных температурных режимах проводили с 2010 по 2014 г. При анализе полученных результатов также были использованы данные Д.П. Буланова (1976). Средние температуры воды в период исследований представлены в табл. 1.

Таблица 1. Средние температуры воды (°С) в период эмбрионального развития кубенской нельмы на ООО "Форват" (собственные данные) и ЦЭС "Ропша" (Буланов, 1976)

Период и место инкубации	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	t _{ср}
2010-2011	-	3,9	0,4	0,4	0,3	0,4	1,7	6,1	1,2
2011-2012	-	4,8	2,0	0,5	0,2	0,2	1,1	5,2	1,4
2012-2013	-	3,9	0,5	0,2	0,2	0,2	0,9	5,0	1,1
2013-2014	-	5,0	0,7	0,4	0,1	0,8	2,9	-	1,4
1972-1973, ЦЭС«Ропша»	5,0	2,8	2,7	1,7	1,0	1,5	4,4	-	2,7

Результаты исследований показали, что эмбрионы, получавшие схожее количество тепла, выраженного в градусо-днях, находились на различных этапах эмбрионального развития. Возраст эмбрионов в эти периоды также мог существенно отличаться (табл. 2). Однако на более ранних этапах эмбриогенеза (до окончания гастрюляции) развитие в различных температурных режимах проходило достаточно синхронно – замыкание «желточной пробки» наблюдалось на 11-13-е сут. при 59-74 градусо-днях (см. табл. 2).

С дальнейшим развитием икры температура все больше влияла на скорость эмбриогенеза. Так, в опыте 2012 г., когда был отмечен наиболее холодный температурный режим, отставание на различных этапах эмбрионального развития в сравнении с 2011 и 2013 гг. доходило до 15-19 сут. (формирование жаберных лепестков), а количество полученного тепла было меньше на 21-51 градусо-день (см. табл. 2). Темп развития эмбрионов нельмы в 2010 г. был схож с таковым в 2012 г. вплоть до начала тока крови по жаберным дугам, однако относительно высокие температуры воды на последующих этапах эмбриогенеза (см. табл. 1) определили более быстрое развитие зародышей в период 2010-2011 гг. Несмотря на это, ток крови по жаберным лепесткам во все годы наблюдений был отмечен в схожем возрасте, но сумма полученного тепла при этом существенно варьировала – от 148 до 215 градусо-дней.

Таблица 2. Эмбриональное развитие кубенской нельмы на рыбоводном хозяйстве ООО «Форват» (2010-2014 гг.) и Центральной экспериментальной станции «Ропша» (1972-1973 гг.) (по: Буланов, 1976)

Стадии развития	2010-2011 гг. начало 5.11, t = 5,4 °С		2011-2012 гг. 9.11, t = 7,0 °С		2012-2013 гг. 3.11, t = 5,4 °С		2013-2014 гг. 7.11, t = 6,7 °С		Буланов, 1976	
	Возраст, ч, сут.	Градусо- часы, -дни	Возраст, ч, сут.	Градусо- часы, -дни	Возраст, ч, сут.	Градусо- часы, -дни	Возраст, ч, сут.	Градусо- часы, -дни	Возраст, ч, сут.	Градусо- часы, -дни
Завершение «набухания»	2 ч	0,5	1,7 ч	0,5	2 ч	0,5	1,7 ч	0,5	2 ч	0,5
2 бластомера	12 ч	2,7	10 ч	2,9	12 ч	2,7	11 ч	3,3	14 ч	2,9
4 бластомера	18 ч	4,1	13 ч	3,8	18 ч	4,1	17 ч	4,7	18 ч	4,1
16 бластомеров	28 ч	6,3	21 ч	7,0	28 ч	6,3	25 ч	7,0	27 ч	6,2
Мелкоклеточная бластула	4,5	24	4	28	4,5	23	4	27	4-4,5	22-26
Гастрюляции	5	26	4,8	33	5	26	4,5	33	5,5	35
Замыкание «желточной пробки»	12	59	12	74	13	59	11	73	12	73,3
Пульсация сердечной трубки	28	96	23	110	25	99	20	110	25	114
Пигментация глаз	33	99	28	124	31	115	26	125	30	134
Ток крови по замкнутой системе	52	106	40	156	49	125	44	139	41	174
Кардинальное кровообращение	92	121	58	174	87	132	71	156	61	197
Ток крови по жаберным дугам	117	129	99	187	118	138	103	160	84	212
Формирование жаберных лепестков	132	134	116	191	135	142	120	163	124	243
Появление псевдобранхий	-	-	140	196	-	-	-	-	151	294
Ток крови в жаберных лепестках	162	148	157	201	164	149	160	215	162	318
Вылупление	179	209	178	254	182	185	165	241	178	368
Время вылупления и температура	3 мая, t = 6,0°С		5 мая, t = 5,8°С		4 мая, t = 5,0°С		20 апреля, t = 4,7°С		Нет данных, t = 5,0°С	

Сравнение эмбрионального развития кубенской нельмы на ООО «Форват» и ЦЭС «Ропша» (Буланов, 1976) также указывают на отмеченные ранее закономерности – высокие инкубационные температуры на ЦЭС «Ропша» ускоряют развитие икры начиная со стадии замыкания «желточной пробки» (см. табл. 2). Темп эмбриогенеза в наблюдениях Д.П. Буланова сопоставим с таковым в нашем опыте 2012 г. вплоть до начала пигментации глаз, что объяснимо схожим температурным режимом в этот период развития. Дальнейший температурный режим на ООО «Форват» был существенно холоднее, что сказалось на появлении различий в темпе эмбриогенеза. Начиная со стадии циркулярного кровообращения до начала тока крови по жаберным дугам на ЦЭС «Ропша» потребовалось 43 сут., в то время как в наших наблюдениях в среднем 63 сут. Однако до следующего этапа (формирование жаберных лепестков) в более теплых условиях прошло 40 сут., в то время как в наших наблюдениях в различные годы от 15 до 17 сут.

Подобные особенности развития нам сложно объяснить, однако в литературе есть сведения, что повышение температуры воды во время эмбриогенеза осеннерестующих рыб, помимо общего ускорения органогенеза, на определенных этапах способно тормозить этот процесс (Черняев, 1968; Городилов, 1969). Было показано, что высокие температуры на ранних этапах эмбрионального развития байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius*, на более поздних этапах приводят к замедлению развития (Смирнов, 1987). При этом чем выше температура во время прохождения начальных этапов, тем раньше и четче проявляется замедление последующих. Возможно, с этим связано длительное прохождение этапа от кругового кровообращения до кровоснабжения жаберных дуг в наблюдениях Д.П. Буланова (1976), тем более что температурный режим инкубации икры в первые месяцы был достаточно теплым (см. табл. 1).

Помимо отмеченных выше особенностей, отражающихся на эмбриогенезе сиговых рыб, существует ряд других факторов, способных влиять на этот процесс как напрямую, так и косвенно. К первым относятся факторы среды – кроме температуры это освещенность, рН, гидрохимические показатели; ко вторым – генетические особенности рыб, участвующих в нересте, их физиологическое состояние, качество корма в период нагула, качество воды в период инкубации и др.

В совокупности перечисленные факторы имеют возможность определять достаточную вариабельность эмбриогенеза в пределах одного вида. Тем не менее заключительный этап эмбрионального развития (ток крови в жаберных лепестках) на ЦЭС «Ропша» был отмечен в схожие сроки, что и на ООО «Форват», – 162 сут., но количество тепла, полученное зародышем к этому времени, равнялось 318 градусо-дней, что в среднем на 44% больше, чем на ООО «Форват».

Следовательно, количество градусо-дней, полученное икрой за время инкубации, не коррелирует со скоростью эмбриогенеза, что дает основание полагать, что на развитие зародышей влияет не сумма накопленного тепла, выражаемая в градусо-днях, а температурный режим на отдельных этапах развития.

В литературе есть немало подтверждений этому факту. На основе экспериментальных работ А.И. Любицкой (1934) и П.Г. Светловым (1934) было установлено, что отношение развивающегося организма к температуре может быть различно на разных стадиях. Снижение скорости эмбриогенеза тресковых рыб (*Gadidae*) в связи с падением температуры приурочено к поздним этапам роста зародыша, в то время как длительность начальных стадий развития изменяется незначительно (Буслов, Сергеева, 2013). Авторы исследования предположили, что подобные особенности развития можно считать адаптацией к вылуплению в наиболее благоприятных условиях.

На неодинаковое отношение развивающегося зародыша к факторам окружающей среды также могут указывать различные регуляторные механизмы этого процесса. Известно, что с развитием эмбриона более примитивные донервные пути регуляции дополняются сначала механизмами нервной регуляции, а к концу эмбрионально-личиночного периода завершается становление нейроэндокринного комплекса (Barton, 2002; Нечаев и др., 2006; Черняев, 2007). Следовательно, в процессе эмбрионального развития наблюдаются постепенное подключение к процессам регуляции новых механизмов и изменение роли уже существующих (Лукиянов, 2010).

Таким образом, несмотря на различные инкубационные температуры и количество полученного тепла в процессе развития, эмбрионы рыб одного вида, развивающиеся в различных условиях, к определенному этапу эмбриогенеза могут подходить одинаково развитыми. Как было отмечено ранее, последний этап развития зародыша в икринке (ток крови по жаберным дугам) в разные годы инкубации мы наблюдали в возрасте 157-164 сут. при 149-215 градусо-дней (см. табл. 2).

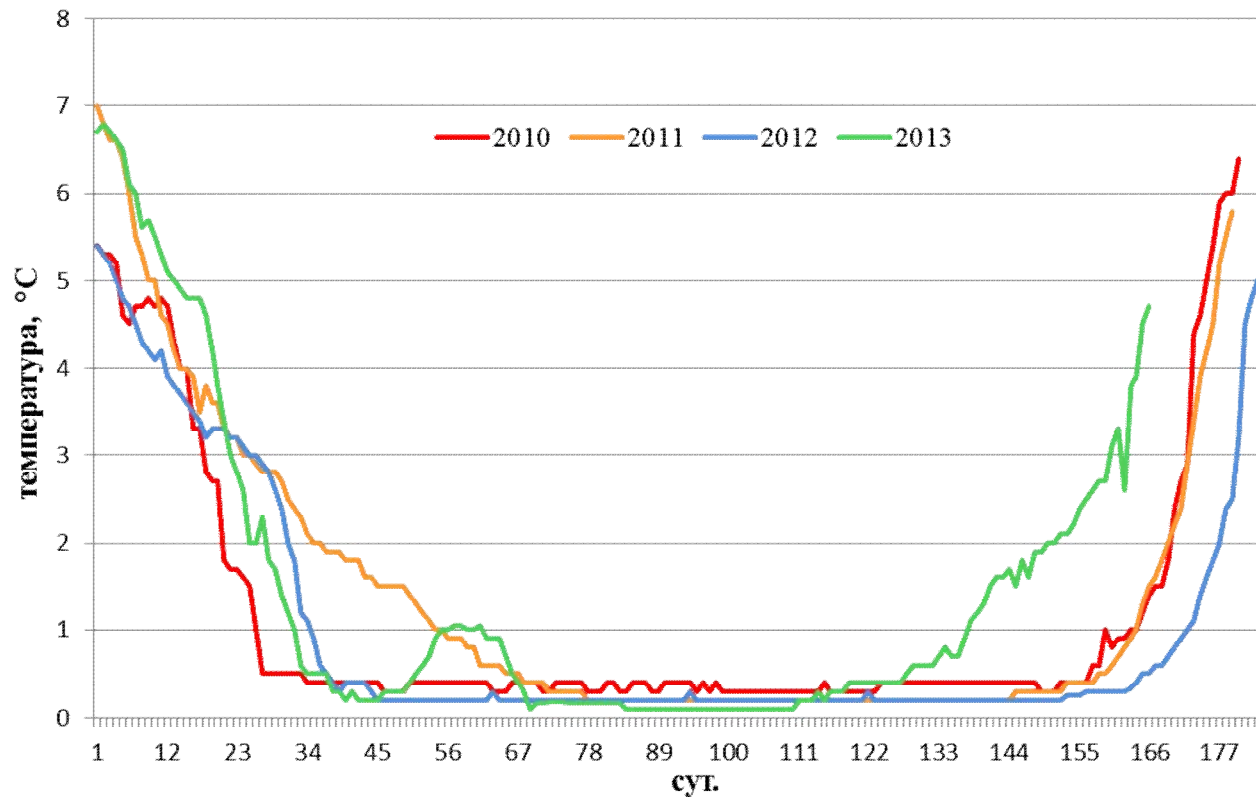
При сравнении наших данных с результатами наблюдений Д.П. Буланова (1976) видно, что этот этап развития эмбрионов кубенской нельмы в условиях ЦЭС «Ропша» проходил в том же возрасте (162 сут.), однако количество полученного тепла икринками было существенно выше – 368 градусо-дней.

Вероятно, подобные особенности развития эмбрионов нельмы, как в случае с тресковыми (Буслов, Сергеева, 2013), есть адаптационные приспособления, которые позволяют организму подойти к этапу вылупления наиболее сформированным, но в то же время с достаточным эндогенным запасом питательных веществ для дальнейшего развития вне оболочки.

Вылупление предличинок нельмы в 2011-2014 гг. проходило в первых числах мая в схожем возрасте (178-182 сут.) при прогреве воды до 5,0-6,0 °С. Масса свежес вылупившихся предличинок в разные годы была в диапазоне 11,1-11,9 мг. Выживаемость также находилась в достаточно близких значениях и составляла от 64 до 68%.

По срокам вылупления исключением явился 2014 год, в котором выход эмбрионов из икринок произошел 20 апреля при температуре 4,7 °С. Продолжительность инкубации составила 165 сут., а масса предличинки была несколько выше, чем в предыдущие годы, и составила 12,4 мг. Несмотря на значительные эндогенные запасы, предлагаемый корм в кишечнике личинок был отмечен в первые дни кормления, что указывает на физиологическую полноценность нельмы и готовность к существованию вне оболочки. Раннее вылупление в 2014 г. вполне объяснимо динамикой изменчивости температуры в период инкубации, которая представлена на рисунке.

Сопоставление динамики температуры за период 2013-2014 гг. с данными эмбриогенеза (см. табл. 2), указывает на довольно быстрый прогрев воды начиная со 130 сут., послуживший ускоренному развитию зародышей. В данном наблюдении был отмечен самый короткий временной отрезок между завершающим этапом эмбриогенеза (160 сут.) и вылуплением (165 сут.). Но, несмотря на это, предличинки были достаточно сформированными, чтобы потреблять внешний корм, что немаловажно при искусственном выращивании рыбы. Более того, раннее вылупление увеличивает вегетационный период, когда идет активное массонакопление быстрорастущей молодь.



Динамика изменения инкубационных температур на ООО «Форват» в различные годы

Учитывая указанные выше преимущества, можно заключить, что температурный режим в 2013-2014 гг. являлся наиболее предпочтительным для целей аквакультуры и может быть рекомендован для инкубации икры нельмы в условиях с регулируемым температурным режимом.

Подводя итог экспериментам по инкубации икры нельмы в различных температурных режимах, можно констатировать, что количество градусо-дней, полученное икрой за время инкубации, не коррелирует со скоростью эмбриогенеза, что дает основание полагать, что на развитие зародышей влияет не сумма накопленного тепла, выраженная в градусо-днях, а температурный режим на отдельных этапах развития. Причем не всегда в более теплом режиме наблюдается ускорение развития.

Литература

- Богданов В.Д. Эмбриональное развитие сиговых рыб на естественных нерестилищах в уральских притоках нижней Оби // Научн. вестник. Экология растений и животных севера Западной Сибири. – Салехард, 2006. - Вып. 6 (2) (43). - С. 3-17.
- Борисов П.Г., Крыжановский С.Г. Развитие икры и личинок переславской ряпушки // Сб. трудов Мосрыбвтуза. - 1955. - Вып. 7. - С. 25-35.
- Буланов Д.П. Эмбриональное развитие кубенской нельмы // Изв. ГосНИОРХ. - 1976. - Т. 118. - С. 3-22.
- Буслов А.В., Сергеева Н.П. Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб дальневосточных морей // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - 2013. - Вып. 29. - С. 5-69.
- Вербицкий В.Б. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журн. общей биологии. - 2008. - Т. 69. - № 1. - С. 44-56.
- Вернидуб М.Ф. Морфологические и физиологические изменения в эмбриональный период развития сига-лудоги *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow // Труды Карельск. филиала АН СССР. - 1956. - Вып. V. - С. 103-118.
- Городилов Ю.Н. Исследование чувствительности рыб к действию высокой температуры в период их эмбриогенеза. 1. Изменение чувствительности развивающейся икры осеннерестующих рыб к действию высокой температуры // Цитология. - 1969. - Т. 11. - № 2. - С. 169-197.
- Игнатьева Г.М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. - М.: Наука, 1979. - 176 с.
- Константинов А.С. Статический и астатический оптимум абиотических факторов в жизни рыб // Тез. докл. I Конгресса ихтиологов России. - М.: Изд-во ВНИРО, 1997. - С. 221-222.
- Константинов А.С., Шолохов А.М. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди севрюги *Acipenser stellatus* Pallas // М.: Вестник МГУ, 1993. Сер. 16. Биология. - № 2. - С. 43-47.
- Костюничев В.В. Инкубация икры и получение ранних личинок сиговых в условиях сбросных теплых вод // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. - 1997. - Вып. 325. - С. 90-112.
- Лебедева О.А. Температурные адаптации эмбрионов сиговых // Природа и хозяйственное использование озер Псковской и прилегающих областей. - Псков: Пед. ин-т, 1971. - С. 122-126.
- Лебедева О.А. Эколого-морфологические особенности развития сиговых рыб. Автореф. канд. дис. - М.: МГУ, 1974. - 28 с.
- Лебедева О.А. Температурные адаптации сиговых в период эмбрионального развития // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. - 1983. - Вып. 209. - С. 56-78.
- Лебедева О.А. Развитие икры и личинок пеляди // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. - 1985. - Т. 236. - С. 74-85.
- Лукиянов С.В. Влияние колебаний абиотических факторов (рН, соленость, температура) на рыб в эмбрионально-личиночный период развития. Автореф. канд. дис. - Саранск: Мордовск. ун-т, 2010. - 20 с.
- Любичкая А.И. О характере зависимости скорости развития грудных плавников от температуры // Труды Лаб. эксперим. зоологии и морфологии животных АН СССР. - 1934. - Т. 3. - С. 118-164.

Мешков М.М., Лебедева О.А. Видовая специфика темпа индивидуального развития лососевидных рыб (Salmonoidei) // Эволюция темпов индивидуального развития животных. - М.: Наука, 1977. - С. 200-216.

Нечаев И.В., Дихнич А.В., Костин В.В., Романенко В.О. Динамика кортизола и развитие глюкокортикоидной функции в раннем онтогенезе атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. - 2006. - Т. 46. - № 3. - С. 398-411.

Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. и др. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): систематика, морфология, экология, продуктивность. - М.: Наука, 1989. - 303 с.

Светлов П.Г. О регенерации хвоста и хвостовой почки у оксолотля на разных стадиях развития // Труды Лаб. эксперим. зоологии и морфологии животных АН СССР. - 1934. - Т. 3. - С. 165—225.

Смирнов Н.В. Внутрипопуляционная изменчивость скорости эмбрионального развития омуля и факторы ее определяющие (на примере посольской популяции) // Морфология и экология рыб. - Новосибирск: Наука, 1987. - С. 48-64.

Черняев Ж.А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. - М.: Наука, 1968. - 91 с.

Черняев Ж.А. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпа эмбрионального развития костистых рыб (на примере сиговых Coregonidae) // Вопр. ихтиологии. - 2007. - Т. 47. - Вып. 4. - С. 475-485.

Шилов И.А. Экология. - М.: Высшая школа, 2000. - 512 с.

Яндовская Н.И., Тихонова З.П. Разведение кубенской нельмы // Изв. ГосНИОРХ. -1961. - Т. 51. - С. 51-59.

Barton B.A. Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids // Integrative and comparative biology. - 2002. - Vol. 42. - P. 517-525.

Brooke L.T. Effect of different constant incubation temperatures on egg survival and embryonic development in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) // Transactions of the American Fisheries Society. - 1975. - Vol. 104. - Iss. 3. - P. 555-559.

Price J.W. Time-temperature relations in the incubation of the whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchill) // J. Gen. Physiology. - 1940. - № 23. - P. 449-468.

EMBRYONIC DEVELOPMENT OF INCONNU STENODUS LEUCICHTHYS NELMA AT VARIOUS TEMPERATURE LEVELS

A. A. Lyutikov

Federal State Budgetary Scientific Establishment «Berg State Research of Lake and River Fisheries», Saint-Petersburg, tokmo@mail.ru

The results of eggs incubation of inconnu at different temperature levels from the year 2010 till 2014 are given. It is shown that there is no correlation between the number of degree-days eggs got during incubation and the pace of embryogenesis. That gives grounds to believe that it is the temperature conditions at various stages what affects the development of embryos but not the general amount of accumulated heat, expressed in degree-days.