

РГБ ОД

**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА
ГосНИОРХ**

На правах рукописи

СЕМЕНЧЕНКО Сергей Михайлович

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИСКУССТВЕННОГО
ВОСПРОИЗВОДСТВА БАРГУЗИНСКОЙ
ПОПУЛЯЦИИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ**

03.00.10 - ихтиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
1994

Работа выполнена в Государственном научно-исследовательском институте озерного и речного рыбного хозяйства и в Восточно-Сибирском научно-исследовательском и проектно-конструкторском институте рыбного хозяйства.

Научный руководитель - доктор биологических наук, профессор
Г. П. Руденко

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
И. Н. Остроумова
кандидат биологических наук
А. Б. Казанский

Ведущая организация - Биологический факультет Санкт-Петербургского государственного университета

Защита диссертации состоится " _____ " мая 1994 г.
в _____ час. на заседании специализированного совета К 117.03.01 при
Государственном научно-исследовательском институте озерного и речного
рыбного хозяйства по адресу: 199053, Санкт-Петербург, В-53, наб.
Макарова, 26.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГосНИОРХ.

Автореферат разослан " 04 " апреля 1994 г.

Ученый секретарь специализированного совета
кандидат биологических наук М. А. Дементьева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Байкальский омуль - проходная литофильная осенне-нерестующая рыба, относящаяся к группе пелагических сигов с конечным ртом. Эта эндемичная форма до настоящего времени составляет основу рыбного промысла на Байкале. Последнее десятилетие (1983 - 1992) ежегодный вылов омуля колебался от 1,4 до 2,1 тыс. т. Аграрное и промышленное развитие Прибайкальского региона, прежде всего, ухудшает условия естественного воспроизводства омуля. Сохранение и увеличение его запасов возможно только при разумном сочетании естественного и заводского воспроизводства. В данный период на Байкале функционируют три рыбоводных завода (Большереченский, Селенгинский и Баргузинский), выпускающих ежегодно 1,2-1,8 млрд. личинок омуля. Эффективность таких крупномасштабных рыбоводных работ напрямую связана со степенью изученности биологических основ всех звеньев технологического процесса, а также со знанием экологии молоди, выпускаемой с заводов.

Несмотря на довольно обширную литературу, посвященную заводскому разведению омуля (Митарин, 1942; 1958; 1960; Черняев, 1968; 1982 и др.), ряд общих вопросов биотехники представляется недостаточно разработанным, а технологические нормативы - не всегда теоретически обоснованными. Большинство исследований, лежащих в основе биотехники разведения этого вида, выполнены 20 - 40 лет назад и, в силу этого, во многом не отвечают современным требованиям. Общим недостатком таких работ является отсутствие статистического анализа и математической интерпретации полученных результатов. Кроме того, исследования, в основном, проводились на посольской популяции омуля, разводимой Большереченским рыбоводным заводом. Как показали первые годы работы нового Баргузинского завода, прямой перенос накопленного на одном заводе опыта на другой не эффективен, поскольку такой подход не учитывает уникальность конкретной популяции. Этим объясняется необходимость изучения эколого-физиологических и экологических основ искусственного разведения баргузинской популяции байкальского омуля.

Цель и задачи исследования. Цель работы - исследовать эколого-физиологические и экологические особенности раннего онтогенеза баргузинской популяции байкальского омуля и ее производителей для совершенствования биотехники искусственного воспроизводства.

Цель достигалась посредством решения конкретных задач: 1. Определить скорость потребления кислорода производителями и оценить их способность переносить гипоксию. 2. Изучить экологические условия созревания и особенности нерестового поведения производителей. 3. Проследить динамику элиминации эмбрионов при инкубации. 4. Изучить динамику энергообмена в эмбриогенезе и показать ее связь с температурой. 5. Исследовать влияние основных факторов среды на выупление зародышей. 6. Показать связь скорости роста молоди с температурой и обосновать эколого-физиологический оптимум развития. 7. Изучить динамику энергообмена в раннем постэмбриональном онтогенезе. 8. Определить толерантные пределы основных факторов среды для молоди. 9. Изучить количественные закономерности питания молоди. Установить связь между размерной доступностью жертв и длиной молоди. Показать зависимость элективности от концентрации жертв. 10. Изучить суточную динамику потребления личинок омуля частиковыми рыбами в естественных водоемах.

Научная новизна. Впервые получены данные по дыханию производителей омуля в преднерестовый период, изучена зависимость продолжительности митотического цикла в период синхронных дроблений blastодиска от температуры, показана связь скорости потребления кислорода в эмбриогенезе с температурой, обнаружен феномен "голодания" личинок под оболочкой яйца при задержке выупления, выявлена функциональная связь между потенциальной скоростью роста молоди и температурой, изучена динамика содержания сухого вещества и калорийности тела молоди, приводятся данные по размерной доступности жертв личинок и мальков, обнаружена зависимость избирательности питания личинок омуля от концентрации жертв.

Практическое значение проведенных исследований заключается во внедрении экологического метода сбора икры омуля в речных условиях, в разработке способа стимуляции выупления зародышей в конце инкубации, в отработке норм посадки производителей и молоди при перевозках, в разработке модификации объемного метода подсчета икры рыб, а также в ряде конкретных рекомендаций по совершенствованию отдельных звеньев искусственного воспроизводства баргузинского омуля.

Апробация работ. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на научных конференциях "Вклад молодых биологов в решение вопросов Продовольственной программы и охраны окружающей среды" (1987 г.), "Биопродуктивность, охрана и рациональное использо-

вание сырьевых ресурсов рыбохозяйственных водоемов Восточной Сибири" (1989 г.), "Биологические ресурсы и проблемы экологии Сибири" (1990 г.); а также на заседаниях Бурятского отделения ВГБО.

Публикации. Основные положения диссертации изложены в 19 опубликованных работах.

Структура и объем работ. Диссертация состоит из введения, материала и методики, пяти глав, выводов, практических предложений, заключения и списка литературы. Работа содержит 217 машинописных страниц, 30 рисунков, 38 таблиц. Список литературы включает 406 источников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала осуществлялся на Баргузинском рыболовном заводе (Бурятия) с 1982 по 1992 гг. Основная часть исследований выполнена на прибрежной эколого-морфологической группе байкальского омуля, составляющей основу баргузинской популяции (Смирнов, Шумилов, 1974). Сбор ихтиологических материалов проводился в соответствии с общепринятыми методиками (Правдин, 1966). Длина личинок и мальков измерялась от рыла до конца уростыля. Во всех остальных случаях приводится промысловая длина (до конца чешуйного покрова). Масса икринок, зародышей и личинок омуля определялась при помощи весов ВЛР-20 с точностью до 0,01 мг. Масса мальков и сеголеток - на весах ВЛР-200 с точностью 0,1 - 1,0 мг. Более крупные рыбы взвешивались с точностью до 1 г. При определении сырой массы организмов продолжительность обсушивания на фильтровальной бумаге составляла 10 сек. Изучение размерно-весовых показателей икринок и личинок омуля проводилось, в основном, на живом материале. В некоторых случаях, например, при изучении питания, приходилось фиксировать личинок 4 % раствором формалина. Обработка фиксированного материала проводилась после месячного хранения. Для восстановления живого веса молоди омуля использовали постоянный поправочный коэффициент 1,10. Поскольку степень изменения длины личинок при фиксации зависит от их размеров, соответствующую поправку (K) рассчитывали по формуле:

$$K = \frac{1}{0,001 \cdot L + 0,931}$$

где L - длина фиксированной рыбы, мм (Семенченко, Семенченко,

1990). В некоторых случаях в описании результатов приводится либо масса, либо длина молоди омуля. Для того, чтобы восстано-
вить недостающий размерно-весовой показатель, можно использо-
вать полученное на живом материале уравнение:

$$W = 0.0004 \cdot L^{3.90} \quad (r = 0,982; n = 382),$$

где W - масса рыбы, мг; L - длина рыбы, мм.

Эмбриональное развитие изучалось на живом материале методом бокового микроскопирования (Черняев, 1981). Этапы раннего он-
тогенеза омуля приведены по Ж.А. Черняеву (1968). Дыхание икры,
молоди и производителей омуля изучалось, соответственно, мето-
дами проточного респирометра, прерванного потока и замкнутого
респирометра (Винберг, 1956; Кляшторин, 1975; 1978). Концентра-
ция кислорода в воде определялась по методу Винклера и при по-
мощи термооксиметров $ELWR0 - 5221$ и $H2O - IOA$. Количество икры
подсчитывалось модифицированным объемным методом (Семенченко и
др., 1989). Калорийность оценивалась методом бихроматного окис-
ления (Гигиняк, 1979). В расчетах использован оксикалорийный ко-
эффициент $4,0$ кал/мг O_2 . Калорийность каждой пробы икры опреде-
лялась 3 - 5 раз, молоди - 2 - 3 раза, и в дальнейшем использовал-
ся осредненный результат. Высушивание проб до постоянного веса
осуществлялось в эксикаторе с прокаленным хлористым кальцием
при температуре $70^{\circ}C$.

Сбор и обработка гидробиологических материалов, а также ма-
териалов по питанию молоди омуля проводились по стандартным ме-
тодикам (Методическое пособие..., 1974; Дука, Синокова, 1976;
Методические рекомендации..., 1984). Веса кормовых организмов
восстанавливались по их длине (Балушкина, Винберг, 1979; Алимов,
1989). При изучении питания молоди анализировалось содержимое
всего пищеварительного тракта каждой рыбы в отдельности.

Полученные результаты обработаны общепринятыми методами ва-
риационной статистики (Лакин, 1971).

За период проведения исследований по диссертационной тематике
обработано 843 пробы на оплодотворяемость икры; скорость потреб-
ления кислорода определена в 55 опытах на производителях, в 125°
- на икре и в 140° - на молоди; критические и пороговые напряжения
кислорода для разноразмерного омуля оценивались в 27 эксперимен-
тальных сериях; калорийность икры определена в 24 пробах, моло-
ди - в 109; содержание сухого вещества - в 144 пробах; прове-
дено 98 опытов по отработке режима стимуляции вылупления зароды-

шей; анализ содержимого пищеварительного тракта произведен у 522 экз. молоди; измерено 11099 жертв молоди омуля; на предмет питания частичковых рыб личинками омуля проанализировано 1779 рыб.

Глава 1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД СБОРА ИКРЫ

Метод заключается в целенаправленном создании условий среды, обеспечивающих выдерживание, созревание и нерест рыб в специальных устройствах, позволяющих осуществлять сбор оплодотворенной икры для ее последующей инкубации. К доминирующим факторам среды, стимулирующим созревание и нерест байкальского омуля, можно отнести температуру воды, скорость течения и освещенность. Нормальное протекание нереста омуля возможно при отсутствии характерного нерестового субстрата (скатанный галечник, гравий, булыжник) (Дзюменко, 1982). Последнее обстоятельство во многом облегчило техническое решение проблемы сбора икры этого вида после нереста в искусственных условиях. Первоначально экологический метод разрабатывался для стационарных садковых баз (Дзюменко, 1984). Поскольку Баргузинский рыбодный завод не обладает такой базой, была осуществлена модификация ранее разработанного устройства с целью сбора икры омуля в речных условиях. Новый вариант представляет собой сборный лоток, оснащенный в передней части щитовым затвором и съемным икроборником из газ-сита в задней. Внутри лотка натягивается садок для выдерживания производителей. Смыв оплодотворенной и набухшей икры со дна лотка в икроборник осуществляется потоком воды (А.с. 106493С). Устройство устанавливается при помощи понтонов в русле реки на участке с гидрологическими характеристиками, обеспечивающими созревание и нерест производителей.

Экологический метод позволяет проводить визуальные наблюдения за процессом нереста. В условиях р. Инны (левый приток р. Баргузин) нерест начинается в первых числах октября при температуре воды 5 - 6°C и заканчивается к 1 ноября при 0,2°. Омуль нерестится в вечерне-ночное время - с 18 до 04 ч с максимумом активности в 20 - 23 ч. В нерестовом акте участвуют одна самка и один самец. Продолжительность акта до 5 сек. В течение одной ночи зрелая самка участвует в нересте многократно с разными самцами. Самцы, соприкасаясь с гладкими стенками устройства в период возбуждения могут имитировать нерестовое поведение без самки. В светлое время суток самцы и отнерестившиеся самки способны по-

едать выметанную икру. Нерест может проходить при высокой плотности посадки производителей - до 400 экз./м³. Однако, как показали наблюдения, между плотностью посадки производителей в устройстве и долей погибших при выдерживании самок существует положительная связь ($r = 0,786$). Поэтому целесообразно отсаживать в устройство более 200 экз./м³.

Плотность посадки производителей определяется, прежде всего, их кислородными потребностями. На основании опытов по respiromетрии были получены уравнения, связывающие скорость потребления кислорода при 20°C (R , мл O₂·ч⁻¹·экз.⁻¹) с массой производителей омуля (W , г) в преднерестовый период:

$$\text{для самок} - R = (0,18 \pm 0,15) \cdot W^{1,10 \pm 0,15} \quad (r = 0,81; n = 30)$$

$$\text{для самцов} - R = (0,08 \pm 0,06) \cdot W^{1,32 \pm 0,13} \quad (r = 0,91; n = 25)$$

Уравнения носят прикладной характер и не отражают уровень стандартного обмена производителей, так как предварительная акклиматизация рыб не проводилась. Критическое напряжение кислорода для самок омуля при нерестовой температуре - 3,03 мг/л, пороговое - 2,35 мг/л; для самцов - 1,95 и 1,25 мг/л соответственно.

В период нереста соотношение количества самцов к самкам должно быть близким к единице. Экспериментально показано, что изменение этого отношения от 0,8 до 1,2 не влияет на оплодотворяемость икры.

Результаты опытов по сбору икры омуля экологическим методом в речных условиях показали его перспективность: снижаются затраты ручного труда, рабочая плодовитость самок увеличивается фактически до абсолютной, оплодотворяемость икры повышается в среднем до 88 %, появляется возможность многократного использования производителей.

Глава 2. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Успешная инкубация икры невозможна без учета особенностей эмбриогенеза конкретной популяции рыб. В частности, биотехника инкубации должна основываться на знании закономерностей элиминации эмбрионов. Максимальная интенсивность гибели эмбрионов омуля приходится на ранние этапы развития. С этапа дробления бластодиска этот показатель быстро возрастает и достигает максимума (4,2 - 6,5 %/сут.) в начале гаструляции на 10 - 13 -не

сутки развития. С середины органогенеза до начала формирования системы кровообращения прослеживается еще один пик интенсивности элиминации до 1,5 %/сут. При последующем развитии происходит стабилизация смертности зародышей на уровне 0,2 %/сут. На Баргузинском заводе наиболее интенсивная гибель зародышей наблюдается в первой декаде ноября, а интенсивность отбора мертвой икры из инкубационных аппаратов достигает максимума в середине декабря. Итоги инкубации определяются первыми 60 сутками развития.

В прогностических целях биологический возраст зародышей удобно оценивать в относительных единицах продолжительности развития $-\tau_0$. Эта величина равна длительности одного митотического цикла в период синхронных делений дробления бластодиска (Детлаф, Детлаф, 1960). У омуля минимальное значение τ_0 отмечено при температуре 11,8°C - 145 мин. При более высокой температуре происходит нарушение процесса дробления бластодиска. По мере снижения температуры длительность митотического цикла возрастает и достигает максимума при температуре, близкой к нулю - 770 мин. при 0,4°C. Результаты опытов хорошо описываются левой ветвью параболы $-\tau_0 = 5,66 \cdot t^2 - 122,76 \cdot t + 312,6$, где t - температура, °C; размерность τ_0 - мин. Характер связи скорости эмбриогенеза омуля с температурой сохраняется при эпизодии.

Энергообмен в эмбриогенезе омуля изучался двумя методами: по потреблению кислорода и по изменению энергетического эквивалента яиц. Скорость потребления кислорода по мере развития зародышей последовательно возрастает от 0,01 (1-й этап) до 1,24 мг $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot тыс. экз.^{-1}$ (IX этап). В условиях Баргузинского завода связь между скоростью потребления кислорода (R , мг $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot тыс. экз.^{-1}$) и возрастом эмбрионов (t , сут.) описывается степенной зависимостью -

$$R = 0,00035 \cdot t^{1,393} \quad (r = 0,972)$$

В начале развития яйца омуля имеют калорийность сухого вещества 6,72 кал/мг, энергетический эквивалент - 17,06 кал/экз. К моменту выдулления (220-е сутки развития) эти показатели снижаются до 5,97 кал/мг и 12,05 кал/экз. соответственно. Траты энергии за период эмбрионального развития равны 5,01 кал/экз. (29,4 % первоначального энергетического эквивалента). Эту же величину дало произведение суммарных затрат кислорода за период эмбрионального развития на оксикалорийный коэффициент. Основные траты энергии в эмбриогенезе омуля приходятся на этап, предшествующий выдуллению (У111) - 63 %. На первых шести этапах раз -

вития расходуется всего 3 % этой энергии. При инкубации в условиях Баргузинского и Селенгинского заводов коэффициент использования запасов энергии желтка на рост зародышей омуля (K_1) равен 0,68 - 0,70.

На основании четырех серий опытов выявлена зависимость скорости потребления кислорода зародышами омуля (R , мг $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot гнс. экз.^{-1}$) от температуры инкубации (T , $^{\circ}C$) в эмбриогенезе:

$$R = 0,00035 \cdot \tau_n^{1,298} \cdot T^{0,228}$$

где τ_n - возраст зародышей, выраженный в сумме τ_0 . Коэффициент множественной корреляции для данной регрессии - 0,980. Температурный коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}), рассчитанный для интервала $0,2 - 10,2^{\circ}$, почти линейно уменьшается в процессе эмбрионального развития омуля с 6,0 в период гастрюляции до 2,4 перед вылуплением:

$$Q_{10} = 0,0101 \cdot \tau_n + 6,42 \quad (r = 0,997).$$

Известно, что эффективность использования запасов энергии зародышами рыб зависит от температуры инкубации. Наиболее сбалансированно развитие организма протекает при тех значениях факторов среды, которые обеспечивают минимальные суммарные энергозатраты за отдельные этапы или периоды онтогенеза. Зона минимальных удельных энергозатрат организма определяет значение физиологического оптимума фактора среды (Озерный, 1985; 1989). За элементарный отрезок эмбриогенеза можно принять длительность одного митотического цикла (τ). В начале инкубации минимальное потребление кислорода зародышами омуля за период времени, соответствующий τ_0 , отмечается при температуре, близкой к 0° . Дальнейшее развитие сопровождается смещением минимума этого показателя в зону более высоких температур с $7,5$ на этапе органогенеза до $9,6^{\circ}$ к моменту вылупления. Этот процесс количественно связан с изменением величины Q_{10} в эмбриогенезе.

Глава 3. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЫЛУПЛЕНИЯ ЗАРОДЫШЕЙ ОМУЛЯ В УСЛОВИЯХ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА

В настоящее время среди исследователей доминирует мнение, что при искусственном воспроизводстве вылупление зародышей омуля происходит в более поздние сроки по сравнению с отмечаемым в естественных условиях (Черняев, 1982). Такая задержка вылупления ставит под сомнение физиологическую полноценность заводской молоди. Анализ последних данных (Майстренко, 1980; Покровский, Балданова, 1989) дает основания полагать, что правильнее говорить

не о задержке вылупления в заводских условиях, а о растянутости во времени этого процесса по сравнению с естественным воспроизводством, поскольку начало массового вылупления в обоих случаях совпадает. Причем, скорость эмбриогенеза при одинаковом температурном режиме в инкубационном цехе и на нерестилище приблизительно равна. Однако, сам феномен несоответствия динамики вылупления зародышей омуля в заводских и естественных условиях, очевидно, объективно существует. Необходимо отметить, что акт вылупления зародышей омуля не строго связан со степенью их развития и может смещаться в пределах У111 - X1 этапов. С увеличением длительности инкубации возрастают размерно-весовые показатели, уменьшаются энергетические запасы и продолжительность предличиночного развития вылупившихся зародышей. Так, в условиях Баргузинского завода с изменением длительности инкубации со 170 до 244 суток средняя длина зародышей в момент вылупления увеличивается с 10,8 до 13,3 мм, масса - с 7,28 до 8,93 мг, энергетический эквивалент уменьшается с 12,07 до 9,43 кал./экз., продолжительность предличиночного развития при 7°C - с 11 суток до 0. Из-за задержки вылупления до 17 % зародышей омуля, достигших личиночного периода и физиологически способных усваивать энергию извне, продолжают некоторое время развиваться под оболочкой яйца за счет эндогенного питания. При этом продолжается весовой и линейный рост зародышей, начинают закладываться лучи непарных плавников, а потери энергии составляют до 12%. Описываемый процесс фактически является голоданием личинок под яйцевой оболочкой, которое, как показали опыты, снижает выживаемость молоди и отрицательно сказывается на ее последующем росте.

Закономерно предположить, что отличия в динамике вылупления зародышей омуля при искусственном и естественном воспроизводстве связаны не с разницей в скорости эмбриогенеза, а со смещением акта вылупления в пределах одного-двух этапов. Причем, определять такое смещение могут различия в значениях факторов среды, возникающие непосредственно перед вылуплением. Анализ литературных данных по влиянию основных факторов среды на функцию желез вылупления эмбрионов рыб (Бузников, 1957; 1961; 1964; Гулидов, 1969 и др.) показал, что акт вылупления является ответной реакцией зародыша на такие изменения факторов среды, которые угрожают его гомеостазу и вызывают стресс. Отсутствие жесткой связи момента

вылупления со степенью развития зародышей рыб и возможность за-
нчивать эмбриональное развитие вне яичевой оболочки (предличиноч-
ное развитие) можно рассматривать как адаптацию, позволяющую ней-
трализовать неблагоприятное воздействие среды на развивающийся ор-
ганизм. Чем раньше в эмбриогенезе условия среды не будут обеспе-
чивать физиологические потребности зародыша, тем на более ранних
стадиях произойдет вылупление, и, соответственно, тем длительнее
будет предличиночное развитие. С этих позиций "задержка" вылу-
пления зародышей омуля на рыбоводных заводах является нормальной
реакцией организма на более стабильные и благоприятные условия
развития при искусственном воспроизводстве. В речных условиях глав-
ными стресс-факторами, синхронизирующими вылупление зародышей
омуля, являются суточные колебания температуры воды, усиление ско-
рости потока и, как следствие, перемещение донных отложений. При-
чем, два последних фактора не действуют на икру, инкубирующуюся
на рыбоводном заводе. Однако, в контролируемых условиях появляет-
ся возможность активно влиять на динамику вылупления.

Под управлением динамикой вылупления зародышей рыб понимается
целенаправленное использование естественной возможности смещения
акта вылупления в пределах нескольких этапов развития, завершаю-
щих эмбриогенез, под воздействием факторов среды. Такое воздей-
ствие должно быть относительно кратковременным и направлено не на
изменение скорости эмбриогенеза, а на функцию механизма вылу-
пления зародышей. При отработке режима стимуляции вылупления зароды-
шей необходимо учитывать следующие особенности: а/ органы вылу-
пления зародышей должны быть полностью сформированы; сила воздей-
ствия фактора среды не должна приводить к повреждающим зародыш
последствиям; в/ механизм вылупления обладает определенной инер-
тностью, т. е. вылупление может происходить после некоторого ла-
тентного периода. При стимуляции вылупления зародышей сиговых
наиболее эффективным оказалось комбинированное воздействие на них
разных факторов: колебание температуры, газового режима и меха-
ническое раздражение (барботирование икры мелкодисперсным кисло-
родом или воздухом) .

Глава 4. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И РОЛЬ ОСНОВНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ В РАННЕМ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ ОМУЛЯ

Общие тенденции изменения интегральных показателей, характе-
ризующих энергетический обмен в постэмбриональном онтогенезе рыб

к настоящему времени достаточно четко определились. Рост организма сопровождается непрерывным снижением интенсивности потребления кислорода (Винберг, 1956). По крайней мере, до полового созревания уменьшается содержание влаги в теле, увеличиваются жирность и калорийность (Шульман, 1972; Шерстюк, 1975; Рыжков, 1976; 1979 и др.). Однако, накопились факты, показывающие, что энергообмен в период личиночного развития рнб имеет более сложный характер (Шамадрина, 1954; Озернюк, 1985; *Dabrowski*, 1986 и др.).

Как показали опыты, у личинок омуля с момента перехода на смешанное питание и до начала X11 этапа развития происходит возрастание интенсивности потребления кислорода с $0,75$ до $1,13 \text{ мл O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (температура 20°C). В этот период параллельно увеличивается относительная скорость роста массы тела с 7 до 25% /сут. (при отсутствии пищевого лимитирования). Дальнейшее развитие сопровождается закономерным снижением обоих показателей. К концу личиночного периода интенсивность потребления кислорода равна $0,70 \text{ мл O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, а относительная скорость роста - 20% /сут. Характер связи показателей, отражающих энергетическую ценность организма, с массой и возрастом личинок противоположен описанному для интенсивности энергообмена и скорости роста. Максимальные величины относительного содержания сухого вещества в теле личинок, калорийности сухого вещества и жирности были отмечены непосредственно после выдупления зародышей: $19,8\%$; $6,29 \text{ кал/мг}$; $26,3\%$ соответственно. Затем эти показатели снижаются и достигают минимума на X11 - в начале X111 этапа развития: содержание сухого вещества - $14,7 \%$; калорийность - $5,05 \text{ кал/мг}$; жирность - $7,5 \%$. Последующее развитие сопровождается ростом энергетической ценности организма.

Таким образом, в процессе личиночного развития байкальского омуля существуют моменты, когда функциональная связь массы организма с показателями, отражающими рост и энергообмен, меняет свою направленность на противоположную. Из этого следует вывод о некорректности попыток описания энергообмена и характеристик с ним связанных одним степенным уравнением в течение всего постэмбрионального развития. Необходимо использовать, по крайней мере, два уравнения: первое - отражающее связь этих показателей с массой организма до точки экстремума ("личиночный тип зависимости"), второе - после этой точки ("взрослый тип").

В период нарастания интенсивности обмена (масса рнб $8 - 18 \text{ мг}$)

связь скорости потребления кислорода с массой личинок омуля выражается уравнением:

$$R = (0,520 \pm 0,199) \cdot W^{1,37 \pm 0,08} \quad (r = 0,940; n = 40),$$

где R - скорость потребления кислорода при 20°C , мл $\text{O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$
 W - масса рыб, г. Для рыб массой свыше 18 мг вид зависимости существенно меняется:

$$R = (0,63 \pm 0,04) \cdot W^{0,87 \pm 0,02} \quad (r = 0,990; n = 100).$$

В соответствии с методикой опытов данные уравнения не характеризуют стандартный обмен, а скорее всего, отражают общий обмен, поскольку непосредственно перед опытами рыбы питались, а объем респирометров мало ограничивал их двигательную активность. Для мальков и сеголеток наше уравнение может несколько завышать результаты по сравнению с их реальным общим обменом из-за эффекта "избыточного" реагирования при отсадке.

Уравнения, описывающие динамику сухой массы и энергетического эквивалента тела молоди байкальского омуля получены на основании обобщения данных по всем основным популяциям. До точки экстремума (масса около 40 мг) -

$$W' = (0,279 \pm 0,014) \cdot W^{0,804 \pm 0,019} \quad (r = 0,981; n = 70)$$

$$\text{и} \quad E = (2,476 \pm 0,204) \cdot W^{0,632 \pm 0,032} \quad (r = 0,943; n = 52),$$

где W' - сухая масса рыбы, мг; W - сырая масса рыбы, мг; E - энергетический эквивалент тела рыбы, кал/экз. Для рыб массой свыше 40 мг уравнения имеют вид:

$$W' = (0,103 \pm 0,003) \cdot W^{1,086 \pm 0,005} \quad (r = 0,999; n = 62)$$

$$\text{и} \quad E = (0,435 \pm 0,031) \cdot W^{1,111 \pm 0,011} \quad (r = 0,998; n = 53)$$

Вероятно, баланс энергии и вещества на первых этапах личиночного развития рыб направлен на обеспечение максимального роста сырой массы и, соответственно, абсолютных размеров тела организма не только благодаря поступлению энергии извне, но и за счет снижения энергетической ценности вещества тела, что, в свою очередь, должно повышать выживаемость личинок, так как смертность молоди рыб находится в обратной связи с ее размерами (Васнецов, 1947).

В сиговодстве принято проводить выдерживание свободных эмбрионов без пищи до перехода на смешанное питание. Однако, в условиях искусственного воспроизводства подавляющее количество зародышей омуля вылупляется в состоянии личинки и сразу способно

перейти на смешанное питание. Возникает вопрос о биологической целесообразности выдерживания личинок омуля. На основании опытов можно заключить, что даже кратковременное трехдневное выдерживание личинок омуля без пищи при 13°C отрицательно сказывается на их дальнейшем развитии. Через 32 дня кормления они имели массу на 27 % меньше контрольных. У голодающих личинок за счет эндогенных запасов энергии в течение первых четырех дней продолжалось развитие: увеличивались линейные размеры, происходило формирование лучей в непарных плавниках, сырая масса несколько увеличивалась за счет обводнения тканей. Выживаемость личинок при последующем выращивании после 10 суток голодания составила 56 %, 15 суток - 8%. Следовательно, длительность обратимого голодания у личинок омуля массового вылупления около 10 суток. Тем не менее, выдерживание личинок в заводских условиях нецелесообразно.

При искусственном воспроизводстве рыб появляется возможность контролировать значение основных факторов среды. Поэтому биотехника воспроизводства должна основываться на знании эколого-физиологических границ существования и оптимума развития конкретного объекта. Прежде всего, это касается таких факторов, как температура и концентрация кислорода.

Опыты по уточнению величины летальной пороговой температуры для молоди омуля с учетом возрастных особенностей показали, что она минимальна непосредственно после вылупления личинок - 24°C. К концу личиночного развития она возрастает до 27°. У сеголеток этот показатель снижается до 26°. Кратковременно молодь омуля способна переносить более высокую температуру. С X по XV этап развития максимальная температура, при которой не наблюдалась гибель молоди при трехчасовой экспозиции, повышалась с 25 до 28°C. Полная гибель рыб происходила при 29°. Гибель личинок и мальков отмечалась при моментальном перепаде температуры на 19° и выше. Нижняя пороговая температура начала питания личинок омуля находится в интервале 1,0 - 1,5°C.

Влияние температуры на рост молоди омуля при отсутствии пищевого лимитирования оценивалось в специальной серии опытов. В течение первого месяца развития при постоянном температурном режиме в диапазоне 5 - 20°C прослеживалась положительная связь скорости роста омуля с температурой воды:

$$W = e^{(0,131 \cdot T + 0,135 \cdot t + 0,234)}$$

(коэффициент множественной корреляции $R = 0,950$); при 20 - 24°C - отрицательная: $W = T^{1,950} e^{2,790 - 0,143 \cdot t}$ ($R = 0,982$),

где W - индивидуальная масса рыб, мг; T - возраст, сут.; t - температура, °C. Максимальная скорость роста была отмечена при 20°. Через 30 суток выращивания при данной температуре молодь достигла этапа сеголетки и имела среднюю массу 1,1 г.

Для ряда видов рыб показано положительное влияние на рост переменного температурного режима по сравнению с постоянным (Константинов и др., 1987; 1989; Константинов, 1988). В наших опытах средняя масса личинок омуля, выращиваемых 17 суток при температуре $18 \pm 1^\circ$ и $18 \pm 2^\circ$, оказалась выше на 5 - 8 %, чем при стабильном значении этого фактора. Однако, различия были статистически недостоверными. При суточном терморегиме $18 \pm 4^\circ$ личинки росли существенно медленнее, чем в контроле (на 20 %; $P < 0,001$). Счевидно, положительное влияние оптимизации температуры на рост молоди омуля не столь ярко выражено, как у других более эвритермных рыб.

Полученные ранее уравнения, связывающие скорость роста с температурой, скорость потребления кислорода и калорийность с массой тела, позволили рассчитать эффективность конвертирования энергии в период личиночного развития омуля при различной температуре. Минимальные удельные энергозатраты на развитие личинок при избыточном кормлении отмечены при 15,6 - 17,4°C. Под удельными энергозатратами понимается количество кислорода, затрачиваемое на прирост массы тела личинки на 1 мг. В указанном диапазоне температур этот показатель равен 0,08 - 0,11 мл O_2 /мг. Как известно, минимум удельных энергозатрат определяет значение оптимума развития фактора среды (Озерник, 1985; 1992). При отклонении температуры от оптимальной происходит увеличение удельных затрат кислорода. Зависимость эффективности использования ассимилированной пищи на рост (K_2) от температуры оказалась зеркально противоположной. Максимальное значение коэффициента K_2 для личинок омуля приходится на зону температурного оптимума - 63 - 66 %.

У молоди омуля массой от 0,01 до 3,84 г в температурном диапазоне от 5 до 20°C критические величины содержания кислорода в воде изменяются от 2,20 до 3,60 мг/л (36 - 83 гПа), пороговые - 1,65 - 3,00 мг/л (28 - 70 гПа). Личинки при переходе на внешнее питание лучше переносят гипоксию, чем более старшие особи: критические величины - 2,20 - 3,05 мг/л; пороговые - 1,65 - 2,20 мг/л. Начиная с Х11 этапа развития, динамика обоих показателей в онто-

генезе не прослеживается. Как пороговая, так и критическая концентрация кислорода возрастают с повышением температуры.

При оценке кормовой базы молоди рыб важно выделить ту ее часть, которая потенциально может быть потреблена. На ранних этапах постэмбрионального развития рыб одним из главных факторов, лимитирующих доступность жертв, является их размер (Ивлиев, 1977). Размер используемого корма во многом определяет успех выращивания молоди в искусственных условиях. Как известно, максимальный размер жертв ограничивается размером ротового отверстия рыб (Михеев, 1984). У молоди байкальского омуля ширина рта и длина тела находятся в тесной зависимости:

$$m_0 = 0,0646 \cdot L_p^{0,963 \pm 0,013} \quad (r = 0,991; n = 112),$$

где m_0 - ширина рта, мм; L_p - длина рыб, мм. Измерения проводились на рыбах длиной от 14 до 70 мм по схеме, предложенной В. Н. Михеевым (1984). Доступность жертв зависит от пропорций тела, прочности наружных покровов, наличия защитных шипов и выростов, от особенностей оборонительного поведения. Поэтому максимальные размеры жертв, относящихся к разным таксономическим группам, отличаются. Например, максимальная толщина потребляемых омулем дафний может превышать ширину рта мальков и сеголеток в 1,30 - 1,51 раза, толщина личинок рыб - в 1,05 - 1,39 раза. Тогда как аналогичное соотношение для личинок хищников равно в среднем 0,72. Феномен захвата жертвы, толщина которой превышает ширину ротового отверстия рыбы, вероятно, связан с растяжением рта в момент захвата крупной жертвы и со способностью ее деформации (Werner, 1974; Hartmann, 1983). Общая для разных типов жертв зависимость максимальной их толщины ($d_{ж, мм}$) от длины тела молоди омуля ($L_p, мм$) аппроксимирована уравнением:

$$d_{ж} = 0,064 \cdot L_p - 0,196 \quad (r = 0,881; n = 37).$$

В изучаемом диапазоне длин омуля (12 - 60 мм) усредненный максимальный размер жертв оказался близким к ширине его ротового отверстия с отклонением до 19%. Для приблизительных оценок можно принять, что максимальный размер жертв ($d_{ж}$) личинок омуля равен 5; мальков - 5,5; сеголеток - 6% длины тела.

Минимальный размер жертв у рыб планктофагов определяется расстоянием между жаберными тычинками, образующими цедильный аппарат (Васнецов, 1953; Решетников, 1980). Необходимо отметить, что если модальные и максимальные размеры жертв быстро увеличиваются

с ростом молоди омуля, то минимальные размеры доступных организмов меняются крайне медленно. Так, минимальный размер жертв сеголетки омуля длиной 57 мм составляет 0,15 мм, что всего в два раза превышает аналогичный показатель для личинки длиной 12 мм, только начавшей активно питаться. При этом, модальный размер жертв сеголеток возрос в 12, а максимальный - в 46 раз. Таким образом, по мере роста омуля происходит значительное расширение диапазона доступных жертв.

Средние размеры основных объектов питания молоди омуля изменяются в соответствии с уравнениями:

$$\bar{d}_{жс} = 0,00506 \cdot L_p^{1,287} \quad - \text{ для ветвистоусых рачков ;}$$

$$\bar{d}_{жс} = 0,00979 \cdot L_p^{1,024} \quad - \text{ для веслоногих, где } \bar{d}_{жс} - \text{ средняя}$$

толщина жертв, мм; L_p - длина рыбы, мм. Уравнения получены на основании данных по питанию омуля при дневной освещенности и концентрации корма свыше 500 экз./л. С момента начала питания (длина 12 мм) до этапа сеголетки (длина 70 мм) $\bar{d}_{жс}$ возрастает с 0,12 - 0,14 до 0,98 - 1,20 мм. В относительных величинах это составляет 1,0 - 1,7 % длины тела и 17,5 - 31,0 % ширины рта омуля. На эти величины, очевидно, следует ориентироваться при определении размеров живого и искусственного корма, используемого при выращивании омуля в контролируемых условиях.

Связь средней массы жертв ($\bar{m}_{жс}$, мг) с размером омуля при концентрации корма свыше 500 экз./л выражается уравнением:

$$\bar{m}_{жс} = 1,87 \cdot 10^{-6} \cdot L_p^{2,98 \pm 0,26} \quad (r = 0,932).$$

Одним из главных факторов, определяющих избирательность в питании рыб, является размер жертв (Ивлиев, 1977; Гиляров, 1987). Из-за различий в форме тела по линейным показателям довольно трудно соотносить размеры систематически отличающихся жертв. Наиболее интегральной величиной является масса жертв. Сравнение по 24 пробам средней массы жертв личинок омуля длиной 12 - 15 мм с концентрацией доступных организмов в среде (C , экз./л) показало наличие достоверной обратной связи ($r = -0,901$; $P < 0,001$):

$$\bar{m}_{жс} = (-0,0033 \pm 0,0003) \cdot C + 0,0325.$$

Следовательно, при высоких концентрациях корма личинками омуля избираются относительно мелкие жертвы, а при низких - крупные. Наиболее ярко размерная избирательность выражена при концентрациях менее 3 экз./л и свыше 1 тыс. экз./л. В первом случае средняя масса потребленных жертв может в 14 раз превышать среднюю

массу доступных организмов в среде, во втором - в 11 раз быть меньше этого показателя. При концентрации от 20 до 500 экз./л жертвы, потребленные личинками и находящиеся в среде, имеют приблизительно одинаковые средние массы.

У личинок омуля избирательность питания зависит как от концентрации жертв, так и от их систематического положения. Если пищевой комплекс представлен смесью систематически различных форм, ветвистоусые избираются личинками омуля лучше веслоногих лишь при низких концентрациях корма (менее 20 экз./л). В остальных случаях, как правило, предпочитается веслоногие. Коловратки избегаются вне зависимости от концентрации из-за мелких размеров и слабой пигментации.

В общем виде можно заключить, что у личинок омуля в зависимости от концентрации жертв реализуется один из трех видов размерной избирательности: возрастающая, куполообразная и нисходящая кривые. Куполообразная кривая может иметь как правую, так и левую асимметрию.

Анализ модели пищевого поведения личинок омуля, построенной на основе уравнения Холлинга (Holling, 1966) показал, что форму кривых размерной избирательности определяют, прежде всего, зависимость эффективности потребления жертв от дистанции обнаружения и связь эффективности захвата жертв с их размерами. Однако, роль каждого из этих факторов в процессе выбора жертв во многом определяется их концентрацией. При низкой концентрации корма за счет обнаружения крупных жертв в большем объеме они относительно чаще атакуются по сравнению с мелкими. Ограничивает потребление крупных жертв эффективность их захвата, которая снижается с увеличением размеров жертв. Взаимодействие этих двух процессов дает куполообразную кривую размерной избирательности с различной степенью асимметрии (Ивлев, 1977; Zaret, 1980). При высоких концентрациях корма зависимость обнаружения жертвы от ее размеров сводится к минимуму, и избирательность, в основном, определяется эффективностью захвата жертвы, что приводит к смещению максимума элективности влево. В случае отсутствия ограничений в минимальном размере жертв крайний вариант этого процесса - нисходящая кривая. Правая асимметрия куполообразной кривой избирательности при низкой концентрации связана с частичным снижением роли эффективности захвата крупных жертв за счет неоднократного повторения атак одной жертвы в случае неудачной попы-

тки. Такая особенность поведения личинок связана со степенью их насыщения.

Несмотря на бедность кормовой базы, личинки омуля начинают питаться сразу после выпуска с рыбоводного завода в р.Ину. В этот период концентрация корма в реке колеблется от 2,6 до 25 тыс.экз./м³; биомасса — от 13 до 45 мг/м³. В первые дни после выпуска личинок основу питания по массе составляют организмы дрейфа (61 %) и веслоногие рачки (33 %). В среднем индекс потребления равен 211⁰/ооо. В р.Ине личинки омуля способны задерживаться до конца второй декады июня. За месяц отдельные особи достигают массы 120 мг. Массовый скат подростовой молодежи происходит при прогреве воды до 16 — 19⁰С. По мере роста спектр питания нагуливающейся в речной системе молодежи значительно расширяется. Роль веслоногих и ветвистоусых рачков становится примерно равной — 36 и 34 % по массе соответственно. Среди потребленных организмов дрейфа появляются куколки хирономид, личинки коаборусов, остракоды, водяные клещи. Кроме того, личинки начинают потреблять с поверхности мелких воздушных насекомых. Индекс потребления в среднем равен 282⁰/ооо.

Таким образом, пойменная система общей долины Ины и Баргузи-на заменяет омулевой молодежи отсутствующую типичную дельту и является нагульным водоемом, что необходимо учитывать при выпуске личинок с Баргузинского рыбоводного завода.

Основной хищник по отношению к личинкам омуля в бассейне р. Баргузин — сибирский елец. Им потребляется около 76 % от всей поедаемой рыбами молодежи омуля. В среднем, на одного ельца, отловленного у места выпуска омуля с завода, приходится 21 экз. личинок при частоте встречаемости 38 %. Максимальное количество личинок (350 экз.) было обнаружено в четырехгодовалом ельце массой 24г. Плотва — менее активный хищник. Она потребляет около 20% от выедаемых рыбами личинок. В среднем, в месте выпуска одна плотва потребляет 8 экз. личинок при максимуме — 200 экз. Роль остальных видов рыб в элиминации личинок омуля невелика.

В динамике активности питания частичковых рыб четко прослеживается суточная ритмика, изучение которой позволило обосновать два периода, наиболее благоприятных для выпуска личинок омуля с завода. Первый приходится на ночное время с 1 до 3 часов и второй — на дневное с 12 до 15 часов. По мере ската личинки рассредотачиваются по реке, их концентрация падает и выедаемость хищниками быстро снижается.

Глава 5. ЭФФЕКТИВНОСТЬ БИОТЕХНИКИ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА БАРГУЗИНСКОГО ОМУЛЯ

За 12 лет функционирования Баргузинского рыбоводного завода произошел заметный рост качественных показателей всех звеньев рыбоводного процесса. Благодаря внедрению экологического метода сбора икры ее сплотиваемость возросла с 64 до 85 %. Количество оплодотворенной икры, собранное от одной отловленной самки, отнесенное к средней индивидуальной плодовитости, увеличилось с 24 до 76 %. Отход оплодотворенной икры за период инкубации уменьшился с 31 до 9 %. Количество личинок, приходящееся на одну отловленную самку, отнесенное к средней индивидуальной плодовитости, возросло с 17 до 69 %. Ежегодный выпуск личинок омуля увеличился с 73 до 155 млн. экз. Наблюдаемое в течение последних четырех лет увеличение вылова производителей в период нерестового хода дает основание говорить о расширенном воспроизводстве баргузинской популяции омуля.

В В О Д Ы

1. К доминирующим факторам внешней среды, стимулирующим созревание и нерест производителей омуля, относятся температура, скорость потока и освещенность. Нормальное протекание нереста возможно при отсутствии характерного нерестового субстрата.

2. В процессе эмбрионального развития омуля основная часть наследственных и приобретенных морфо-физиологических дефектов зародышей реализуется в период от образования бластулы до начала формирования системы кровообращения. Максимум интенсивности элиминации эмбрионов приходится на гастрюляцию.

3. В зоне толерантных температур скорость дробления бласто- диска яйца омуля находится в прямой зависимости от температуры - с повышением температуры интервалы между последовательными дроблениями уменьшаются. Аналогичная связь между температурой и скоростью эмбриогенеза сохраняется при эпиболлии.

4. Скорость потребления кислорода последовательно возрастает в эмбриогенезе омуля и положительно связана с температурой в толерантных пределах. В начале инкубации удельные траты кислорода на эмбриональное развитие минимальны при температуре, близкой к 0°C. Дальнейшее развитие сопровождается смещением минимума этого показателя в зону более высоких температур с 7,5° в период органогенеза до 9,6° к моменту выдупления, что связано со снижением

значения температурного коэффициента Q_{10} .

5. Между моментом вылупления и степенью развития зародышей омуля отсутствует жесткая связь. Как ранее (V111 этап), так и позднее (XI этап) вылупление зародышей снижает эффективность использования эндогенных запасов энергии.

6. Барботирование смеси воды с икрой мелкодисперсным воздухом или кислородом, а также осцилляция температуры воды стимулируют вылупление зародышей сиговых рыб.

7. В период с конца XI и до начала XII1 этапов развития личинок омуля происходит смена функциональных характеристик процессов роста, энергонакопления и энергообмена. До соответствующих точек экстремума относительная скорость роста сырой и сухой массы тела, интенсивность потребления кислорода повышаются, а значения показателей, связанных с энергетической ценностью организма (калорийность, жирность, содержание сухого вещества), снижаются. Дальнейшее развитие сопровождается изменением характера связей на противоположный.

8. В течение личиночного развития омуля происходит возрастание устойчивости организма к повреждающему воздействию повышенной температуры. С момента вылупления и до малькового состояния верхняя граница толерантности отодвигается с 24 до 27°C. Личинки омуля не питаются при температуре ниже 1°.

9. Максимальные размеры потребляемых молодью омуля организмов, относящихся к разным систематическим группам, существенно отличаются. Максимальная толщина различных типов жертв колеблется от 0,8 до 1,5 ширины рта молодки. Осреднение результатов дает величину, близкую к ширине рта.

10. Между концентрацией организмов в среде и средней массой жертв личинок омуля существует обратная связь, т.к. при низкой концентрации избираются относительно крупные жертвы, а при высокой - мелкие. Вид кривой размерной избирательности жертв личинок омуля определяется, в основном, эффективностью обнаружения и захвата жертв, а также степенью насыщения личинок.

11. Полойная система общей долины рек Ины и Баргузина является местом активного нагула личинок омуля вплоть до малькового периода.

12. В р. Баргузин потребление личинок омуля частиковыми рыбами при выпуске с рыбозводного завода подвержено ярко выраженной суточной ритмике.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

1. При сборе икры омуля экологическим методом в речных условиях с использованием лотковых устройств необходимо учитывать следующие особенности: а/ оптимальная скорость течения при выдерживании производителей - 0,15 - 0,25 м/с; б/ длина лотка не должна превышать его ширину более чем в четыре раза; в/ в том случае, когда стенки лотка изготовлены из материала, имеющего гладкую поверхность, в нем необходимо устанавливать делевый сажок; г/ для предотвращения приклеивания икры на дно лотка следует наносить гидрофобное покрытие; д/ максимальная плотность посадки производителей - 200 экз./м³; соотношение полов должно быть близким к 1 : 1.

2. В период повышенной чувствительности зародышей омуля к внешним воздействиям (первые 50 - 60 сут. развития) манипуляции с икрой должны быть сведены к минимуму, а расход воды в инкубационных аппаратах - уменьшен до 2 л/мин.

3. Целесообразно стимулировать вылупление зародышей омуля, достигших XI этапа развития, поскольку задержка вылупления снижает потенцию роста и жизнестойкость личинок.

4. При стимуляции вылупления зародышей омуля с помощью барботирования воды с икрой кислородом в переменном терморегиме необходимо учитывать следующие особенности: а/ интенсивность барботирования должна обеспечивать перемешивание всей загруженной в емкость икры; б/ амплитуда колебаний температуры - не более 8°; в/ максимальная температура - 16°; г/ длительность фазы цикла изменения температуры - 1 ч; д/ количество циклов изменения температуры - 1 - 3.

5. Биологически нецелесообразно осуществлять выдерживание личинок омуля без пищи после вылупления в заводских условиях.

6. При выращивании молоди необходимо учитывать, что максимальная скорость роста наблюдается при температуре 18 - 20°, а максимальная эффективность использования пищи на рост - при 15 - 17°.

7. Размер частиц искусственного корма, используемого при выращивании молоди омуля, должен составлять 1,5 % длины тела.

8. Учитывая суточную ритмику питания частиковых рыб в р. Баргузин, выпуск личинок омуля с рыбоводного завода следует проводить с 1 до 3 и с 12 до 15 часов. Выпуск в утренние и вечерние часы - недопустим.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможность контроля значений основных факторов среды при искусственном воспроизводстве рыб создает условия для активного воздействия на процесс развития объекта рыбоводства. Перспективное направление совершенствования биотехники - разработка оптимальных режимов развития. В данной работе на байкальском омуле предприняты лишь первые попытки в этом направлении. Предложены температурные режимы инкубации икры и выращивания молоди омуля, обеспечивающие максимальную эффективность развития (т. е. развития с минимальными удельными затратами энергии), обособлены оптимальные с энергетических позиций сроки выдупления зародышей, показана принципиальная возможность управления скоростью эмбриогенеза и динамикой выдупления зародышей. Внедрение экологического метода сбора икры омуля открывает перспективы управления процессом созревания и нереста производителей.

Однако, необходимо отметить, что при искусственном воспроизводстве популяций, являющихся элементами устойчивых естественных экосистем, возможности управления эмбриогенезом и динамикой выдупления зародышей ограничены. Активное воздействие на развитие организма усугубит проблему влияния заводского разведения на силу и направленность отбора, что, в конечном итоге, может привести к нежелательному изменению генофонда уникальной популяции. В данном случае биотехника воспроизводства должна быть направлена на имитацию условий среды, к которым адаптирована конкретная популяция. Более широкие возможности для управления процессами развития открываются при товарном выращивании рыбы в контролируемых условиях - в лотках, бассейнах, садках, прудах и т.д.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Семенченко С.М., Семенченко И.В. Опыт подращивания личинок байкальского омуля на стартовых кормах // Икhtiология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология : Тез. докл. XI Всесоюз. симп. Биол. пробл. Севера. Якутск, август 1986. - Якутск, 1986. - Т.4. - С.56 - 57.
2. Покровский В.С., Кутейников С.Е., Семенченко С.М. Результаты мечения нерестового омуля на р.Баргузин // 11 регион. конф. Вклад молодых биологов в решение вопросов Продовольствен-

ной программы и охраны окружающей среды: Тез. докл. Улан-Удэ, 10 - 12 марта 1987. - Улан-Удэ, 1987. - С. 85 - 86.

3. Дзюменко Н.Ф., Семенченко С.М. Сбор икры сиговых рыб в речных условиях // Рыбн. хоз-во. - 1987. - № 6. - С. 44 - 46.

4. Дзюменко Н.Ф., Семенченко С.М. Сбор икры омуля в речных условиях: Информ. лист. - Улан-Удэ: Бурятский ЦНТИ, 1988. - 3 с.

5. Семенченко С.М., Семенченко И.В. Питание личинок баргу-зинской популяции байкальского омуля в период ската // Пробл. экол. Прибайкалья: Тез. докл. 111 Всесоюз. науч. конф. Иркутск, сент. 1988. - Иркутск, 1988. - Ч. 3. - С. 141.

6. Семенченко С.М. Влияние продолжительности голодания личинок байкальского омуля на последующий рост и энергообмен // У1 Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб: Тез. докл. Мурманск, сент. 1988. - М., 1988. - Ч. 2. - С. 90 - 92.

7. Семенченко С.М., Кутейников С.Е. К вопросу о выборе нерестилищ байкальским омулем // Биопродуктивность, охрана и рациональное использование сырьевых ресурсов рыбохозяйственных водоемов Восточной Сибири: Тез. докл. регион. конф. Улан-Удэ, март 1989. - Улан-Удэ, 1989. - С. 64 - 65.

8. Семенченко С.М., Семенченко И.В. Метод определения поедаемости стартовых кормов // Биопродуктивность, охрана и рациональное использование сырьевых ресурсов рыбохозяйственных водоемов Восточной Сибири: Тез. докл. регион. конф. Улан-Удэ, март 1989. - Улан-Удэ, 1989. - С. 65 - 66.

9. Семенченко С.М., Дзюменко Н.Ф., Покровский В.С., Семенченко И.В. Модификация объемного метода подсчета икры рыб // Сб. науч. тр. Гос. н.-и. ин-та оз. и реч. рыб. х-ва. - 1989. - Вып. 293. - С. 139 - 144.

10. Семенченко С.М., Семенченко И.В. Опыт выращивания молоди омуля в оз. Саган-Нур // Биол. ресурсы и пробл. экол. Сибири: Тез. докл. 111 регион. конф. Улан-Удэ, март 1990. - Улан-Удэ, 1990. - С. 123 - 124.

11. Семенченко С.М., Семенченко И.В. Влияние фиксации в формалине на длину и вес молоди байкальского омуля // У1 Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб: Тез. докл. Вологда, ноябрь 1990. - Л., 1990. - С. 23 - 24.

12. Дзюменко Н.Ф., Семенченко С.М., Покровский В.С. Устройства для экологического метода сбора икры сиговых рыб // У1 Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб: Тез.

докл. Вологда, ноябрь 1990. - Л., 1990. - С. 117 - 118.

13. Семенченко С.М. Выедание рыбами личинок байкальского омуля // Рыбн. хоз-во. - 1990. - № 11. - С. 53 - 56.

14. Семенченко С.М. Влияние продолжительности инкубации на энергетические и размерно-весовые показатели эмбрионов байкальского омуля // Сб. науч. тр. Гос. н.-и. ин-та оз. и реч. рыб. х-ва. - 1991. - Вып.307. - С. 149 - 156.

15. Семенченко С. М. Динамика энергетического обмена в период личиночного развития байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius*// Вопр. ихтиологии. - 1992. - Т. 32. - Вып. 3. - С. 117 - 123.

16. Семенченко С.М. Калорийность и содержание сухого вещества в теле молоди байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius (Georgi)* // Гидробиол. журн. - 1992. - Т. 28. - № 5. - С. 50 - 55.

17. Семенченко С.М. Эмбриональный энергообмен у байкальского омуля и байкальского озерного сига // Сб. науч. тр. Гос. н.-и. ин-та оз. и реч. рыб. х-ва. - 1993. - Вып. 320. - С. 101 - 111.

18. Семенченко С.М. Зависимость скорости раннего эмбриогенеза байкальского омуля от температуры // Сб. науч. тр. Гос. н.-и. ин-та оз. и реч. рыб. х-ва. - 1993. - Вып. 320. - С. 150 - 153.

19. Семенченко С.М., Неронов Ю.В. Динамика элиминации эмбрионов омуля при инкубации на рыбоводных заводах Байкала // Сб. науч. тр. Гос. н.-и. ин-та оз. и реч. рыб. х-ва. - 1993. - Вып. 320. - С. 154 - 156.

Семенченко