

ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. В. В. КУЙБЫШЕВА

18383
ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ
ПО БИОЛОГИЧЕСКИМ НАУКАМ

На правах рукописи

Ж. А. ЧЕРНЯЕВ

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ
БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ
(*Coregonus autumnalis migratorius*)**

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научные руководители:
доктор биологических наук, профессор

С. Г. Крыжановский

кандидат биологических наук, доцент
С. Г. Соин

ТОМСК, 1966

Pink - 7000 cc @ 18000.

ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. В. В. КУЙБИШЕВА

ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ
ПО БИОЛОГИЧЕСКИМ НАУКАМ

На правах рукописи

Ж. А. ЧЕРНЯЕВ

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ
БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ
(*Coregonus autumnalis migratorius*)

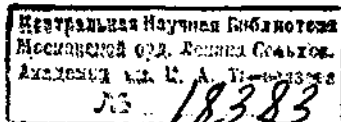
Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научные руководители:
доктор биологических наук, профессор

С. Г. Крыжановский,

кандидат биологических наук, доцент

С. Г. Соин



ТОМСК, 1966

Диссертация выполнена в Лимнологическом институте
Сибирского отделения Академии наук СССР.

Байкальский омуль (*Coregonus autumnalis migratorius*, Georgi) является основным объектом промысла, составляя в настоящее время 60—80% от общего вылова рыбы в бассейне Байкала. Однако уловы этой ценной промысловой рыбы подвержены значительным колебаниям, которые вызваны как интенсивностью промысла, так и природными факторами.

Недавно принятые новые правила рыболовства на озере Байкал (увеличение размера ячеи промысловых сетей и ряд других охранных мероприятий) должны привести к увеличению значительно снизившихся за последнее время запасов омуля, что позволит интенсифицировать его промысел. Этому во многом должно содействовать искусственное разведение омуля заводским способом, т. к. при естественном размножении, вследствие ряда неблагоприятных факторов севы промысловый возврат омуля составляет всего 0,05—0,07% (Мишарин, 1953).

Искусственное воспроизводство байкальского омуля было введено в практику в 1934 году и осуществляется по настоящее время во все расширяющихся масштабах. Общая мощность ныне действующих Большеэченского и Сарминского рыбодоводных заводов равна 700 миллионам икринок. На ближайшее время на притоках Байкала запланировано строительство рыбодоводных заводов общей мощностью в три миллиарда икринок.

Все больший интерес приобретает акклиматизация байкальского омуля в других водоемах. За последние годы несколько сот миллионов икринок было вывезено и донкубировано для зарыбления Ладжского озера, водохранилищ Закарпатья и Средней Азии и даже озер Великобритании.

Следует признать, что промысловый возврат рыбы при искусственном разведении на байкальских рыбоводных заводах, хотя значительно превосходит показатели других рыбоводных заводов страны, все же остается довольно низким (0,22%). Это в значительной мере объясняется отсутствием точных знаний об эколого-морфологических особенностях развития омуля на каждом этапе эмбриогенеза. Для правильной и научно обоснованной биотехники искусственного разведения омуля эти знания крайне необходимы. С этой целью и было проведено детальное изучение особенностей размножения и развития байкальского омуля.

Некоторые сведения о развитии и биологии молоди этого вида рыбы имеются в ряде работ (Мишарин, 1942, 1953, 1958, Щелканова, 1960, 1962; Топорков, 1963; Топорков и Тугарина, 1963).

Нашими исследованиями были затронуты следующие стороны размножения и развития байкальского омуля; а) экология размножения, б) эколого-морфологические закономерности развития, в) влияние температурного и газового режима на ранних стадиях эмбриогенеза.

В основу теоретических воззрений нашей работы положены: теория экологических групп С. Г. Крыжановского и теория этапности развития рыб В. В. Васнецова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение эмбриогенеза омуля проводилось на Большереченском рыбоводном заводе БурАССР в рыболовный сезон 1959—1960 гг. и на Сарминском рыбоводном заводе Иркутской области в сезоны 1960—1961 гг. и 1961—1962 гг. Материалом исследований служила икра байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* посольской, чивыркуйской и северобайкальской рас, инкубируемая на этих заводах.

Для определения сроков развития икры омуля под наблюдение брались заводские аппараты Вейса, дата оплодотворения икры в которых соответствовала началу (первые числа октября), середине и концу сбора икры (конец октября). Изучение развития омуля прово-

дилось нами на живых организмах. Стадии развития последовательно зарисовывались при помощи рисовального аппарата. Всего по эмбриогенезу омуля выполнено 291 рисунок и сделано 72 гистологических препарата.

Прижизненная методика изучения развития рыб, разработанная С. Г. Крыжановским и его учениками, имеет определенное преимущество по сравнению с исследованиями на фиксированном материале. Живые икринки и зародыши, в отличие от фиксированных, прозрачны, благодаря чему у них можно рассматривать не только внешнюю, но и внутреннюю структуру при малом увеличении микроскопа. При этом для обезвреживания эмбрионов применяется наркоз (уретан, хлорэтон).

Однако применение этой методики для изучения икры лососевых рыб затруднительно, поскольку эта икра содержит большое количество желтка и жировых капель, интенсивно окрашенных каротиноидными пигментами, которые сильно поглощают идущий от конденсора свет. Ввиду прозрачности тела зародыша, расположенного над жировыми каплями, наблюдать и зарисовывать его строение при нормальном положении микроскопа, очень трудно. Во избежание этого, нами была применена методика бокового микрофотографирования развивающихся икринок (Черняев, 1962). Особенность этого метода заключается в том, что микроскоп закрепляется таким способом, при котором предметный столик его принимает вертикальное положение, а оптическая ось объектива получает горизонтальное направление. При этом икра помещается в специальную камеру из органического стекла, наполненную водой и закрывающуюся покровным стеклом, которое своими краями плотно прилегает к корпусу камеры за счет смачивания водой и сил поверхностного натяжения. Камера прижимается к предметному столику микроскопа клеммами. Икринки за счет своих гидростатических свойств поворачиваются в поле зрения микроскопа анимальным полюсом вверх и рассматриваются сбоку.

ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Байкальский омуль относится к группе пелагических сигов с конечным ртом и является проходной, осеннерестующей, полициклической рыбой с однократным икрометанием (Мишарин, 1953). По условиям нереста он относится к литофильной группе рыб.

В Байкале по морфологическим и биологическим признакам различают четыре расы омуля (Мухомедяров, 1942). В реках Верхней Ангारे и Кичере нерестится северобайкальская раса омуля, в Селенге — селенгинская раса, в реках Чивыркуйского залива и других небольших притоках западного и восточного побережий Байкала нерестится чивыркуйская раса, и наконец, в реки, впадающие в Посольский сор — Большая, Абрамиха, Култучная, входит посольская раса омуля, численность стада которой, главным образом, обусловлена деятельностью Большереченского рыбозводного завода (Мишарин, 1953, 1958).

Возраст наступления половозрелости для северобайкальской расы омуля, развитие которой нами изучалось, следующий: самцы созревают на четвертом-пятом году жизни, достигая длины около 300 мм и веса 300—400 г, самки на пятом-шестом году при длине около 350 мм и весе 400—600 г. Омули посольской и чивыркуйской рас, эмбриогенез которых изучался особенно подробно, созревают соответственно на два года позже и имеют вес на 150—200 г больше. Плодовитость самок омуля посольской расы изменяется с возрастом от 8 до 30 тыс. икринок, при средней плодовитости 23,6 тыс. штук, а для северобайкальской — от 9 до 30 тыс. икринок, при средней плодовитости 12,3 тыс. штук (Мишарин, 1958).

Созревание гонад у половозрелых самок начинается в начале лета. В период интенсивного питания, чаще всего во второй половине лета и в начале осени, наблюдается наибольшее ускорение роста и созревания половых продуктов. Так, в июне-июле гонады, как правило, находятся на II стадии зрелости; в августе — на III, в сентябре — на IV стадии развития. С этой последней стадией развития гонад омуль входит в реки на нерест в конце сентября — начале октября при температуре воды 6—9°. (Мишарин, 1953). Как правило, на нерест в

реку Большую заходят два косяка — сентябрьский и октябрьский. Подъем производителей на нерестилища осуществляется со скоростью 10—12 км в сутки, главным образом, в вечернее время, достигая максимума к 22—24 часам (Тюрин и Сосинович, 1937). На нерестилищах обычно наблюдается преобладание самцов, которые составляют в среднем 65% от общего количества производителей. Вероятно, это вызвано тем, что самцы приходят на нерест каждый год, а самки через год. Основную массу нерестового стада (70—80%) составляют 7—8-летки (Мишарин, 1953).

Икрометание байкальского омуля начинается обычно в начале октября при температуре воды 4—5°. Нерест происходит в сумерки и ночью. Обратный скат от нерестившихся омулей начинается сразу после икрометания. Самки скатываются раньше самцов (Селезнев, 1942).

Выметанная икра несколько тяжелее воды. Она沉сится на десятки метров вниз по течению и, опускаясь на дно, приклеивается к грунту. Плотность залегания икры в реке Большой колеблется от 2,3 тыс. до 11,2 тыс. икринок на квадратный метр. 70% выметанной икры приклеивается на крупную гальку, 12% — на мелкую, 5% — на песок и 11% — на ил. Зимой на илах икра погибает (Мишарин, 1958).

Распределение выметанной икры омуля на нерестилищах в зависимости от скоростей течения воды в реке следующие: 10 см/сек — 9%, 30 см/сек — 18%, 50—60 см/сек — 34%, 70—80 см/сек — 26% и 100 см и выше — 13%. На участках реки со слабым течением икра зимой погибла (Мишарин, 1958).

Глубина реки на нерестилищах меняется от 30 до 200 см, в зависимости от сезонных колебаний ее уровня. Температура воды на нерестилищах в среднем бывает следующей:

(°C)

сент.	окт.	нояб.	декаб.	январь	февр.	март	апр.	май
7—8	3,2	0,31	0,00	0,04	0,08	0,5	0,24	4,2

Ледяной покров держится на реке с конца октября до середины апреля. Часто до 60% площади перестилец зимой промерзает (Стариков, 1953).

ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИННОЕ РАЗВИТИЕ

Этапность развития байкальского омуля характеризуется следующими эколого-морфологическими особенностями.

А. Эмбриональный период

I этап. Оводнение икринки и появление перивителлиновой полости. Длительность 6 часов при температуре 3°C. Зрелая ненабухшая икринка омуля имеет диаметр в среднем 2,5 мм. В ней содержатся значительные запасы желтка и жира. Последний концентрируется на анимальном полюсе в виде жировых капель.

Сперматозоиды омуля движутся в воде около 3 минут, затем движение их прекращается. За это время они успевают проникнуть через микропиле в икринку и оплодотворить ее. Следующее за этим набухание икры, сопровождающееся отставанием яйцевой оболочки от желточного мешка и образованием перивителлиновой полости, происходит за 3 часа. В течение этого времени вторичная оболочка с короткими ворсинками сохраняет способность к приклеиванию, затем это свойство у нее утрачивается и обесклеенные икринки заносятся под камни. Набухшая икра омуля имеет диаметр около 3 мм. На анимальном полюсе яйца появляется плазматический бугорок, под которым сконцентрированы жировые капли. Последние выполняют гидростатическую функцию, удерживая яйцо анимальным полюсом вверх, т. е. в наиболее обширной части перивителлинового пространства, что обеспечивает лучший газообмен развивающегося зародыша с окружающей средой. Постепенно происходит увеличение прочности первичной оболочки с 50 г до 1,5 кг на раздавливание.

II этап. Дробление бластодиска. Первая борозда дробления образуется через 6—8 часов после оплодотворения. Этап дробления завершается при $T^{\circ} = 0,5^{\circ}$ на 11 суток образованием мелкоклеточной морулы. Анимальный полюс яйца при этом совершает круговые дви-

жения внутри перивителлиновой полости за счет сокращения наружного плазменного слоя яйца. Движение зародыша в перивителлиновой полости является приспособлением для улучшения диффузии газов через яйцевую оболочку, что способствует дыханию зародыша.

III этап. Бластула. Возраст 11 сутки развития. Внутри бластодиска образуется овальная полость бластоцеля, вследствие расхождения внутренних бластомеров к периферии. При дальнейшем развитии зародыша полость бластоцеля увеличивается в диаметре одновременно с увеличением поперечника бластодиска, а толщина клеточного слоя, покрывающего бластоцель сверху, уменьшается.

IV этап — гастрuliaция. Образование зародышевых пластов экто-, энто- и мезодермы начинается на 14 сутки развития при температуре $0,5^{\circ}$ и сопровождается обрастанием желточного мешка бластодермой. Благодаря эксцентричной закладке полости бластоцеля толщина бластодермы не одинакова. В наиболее утолщенной краевой части бластодиска формируется зародышевый узелок. В этой области происходит активное деление клеток, которые при нарастании бластодермы подворачиваются во внутрь, образуя зачаток тела зародыша.

V этап — органогенез. Происходит образование первого тяжа, хорды, мускулатуры и пр. Возраст 25 суток при $T^{\circ} = 0,5^{\circ}$. Длина зародыша 2 мм. $\frac{3}{4}$ желточного мешка покрыто бластодермой, в туловище появляется первый мезодермальный сегмент.

Замыкание желточной пробки совершается на 29—30 сутки развития при $T^{\circ} = 0,5^{\circ}$. Длина эмбриона равна 3,2 мм, в туловище 15 миотомов, в головном отделе заметны мозговые пузыри, имеются глазные бокалы, обонятельные и слуховые плакаты, образована сердечная трубка.

Обособление хвостового отдела от желточного мешка и начало подвижного состояния эмбриона. В глазах появляется хрусталик, в туловище имеется 30 миотомов, длина тела 4 мм, возраст 40—45 суток ($T = 0,1^{\circ}$). Хвостовой отдел эмбриона удлиняется за счет образования новых миотомов и медленно изгибается то влево, то вправо. Сердечная трубка начинает пульсировать.

VI этап — появление и развитие системы кровообращения. $T = 0,1^{\circ}$. Длина зародыша 7 мм. Форменные элементы крови появляются на 75 сутки развития к моменту окончания сегментации мезодермы. В теле эмбрионов насчитывается 73 миотома. Пигментация глаз меланином завершена, эмбрион подвижен и совершает периодические движения хвостовой частью тела, что создает ток перивителлиновой жидкости под оболочкой, улучшая этим условия дыхания зародыша.

VII этап — начало подвижного состояния жаберно-челюстного аппарата. Тело и желточный мешок покрываются сетью меланофоров, в глазах появляется гуанин, происходит формирование нижней челюсти и жаберного аппарата, закладываются псевдобранхии. Образуются грудные плавники и в кишечнике появляется просвет.

VIII этап — выклев свободного эмбриона. Выклев эмбрионов, развивавшихся в естественных условиях, происходит в среднем на 180 сутки развития, т. е. в апреле месяце при температуре воды около $0,5^{\circ}\text{C}$. Длина свободных эмбрионов на данном этапе равна 12 мм. Запасы желтка сильно сокращены. Однако жировая капля почти не уменьшилась в диаметре. После выклева эмбриона из оболочки она несет гидростатическую функцию, способствуя плавучести эмбриона. Имея положительные фото- и реотаксисы, эмбрионы относятся в низовья рек и попадают в прибрежную часть мелководий и соров Байкала, еще покрытых льдом.

При искусственном разведении омуля выклев эмбрионов задерживается по сравнению с развитием в естественных условиях приблизительно на месяц-полтора (в возрасте 220 дней), и их выпуск с рыбоводных заводов совершается в середине мая и даже начале июня при температуре воды около 5°C . Вскоре после выклева зародыши начинают питаться.

Б. Личиночный период

IX этап — смешанного питания. Длина личинки 12,5 мм, возраст 220 суток. При наличии небольшого количества желтка личинки переходят на активное питание коловратками и мелкими колеподами. Капилляры, омывающие кишечную трубку, при этом усиленно снабжаются кровью.

X этап — полного экзогенного питания. Длина 13 мм, возраст 8 суток после выклева, температура воды 10°. Желтка нет, жировая капля уменьшилась, личинки ведут пелагический образ жизни. В хвостовом плавнике формируются костные лучи. В основании преанальной плавниковой складки, на уровне кишечной трубки закладываются брюшные плавники.

XI этап — дифференциации непарных плавников. Длина личинки 18 мм; возраст 20 суток после выклева. Жировая капля полностью редуцировалась. Кишечник и часть жаберной крышки покрываются гуанином. В спинном и анальном плавниках образуются костные лучи. Хвостовой плавник небольшой выемкой делится на верхнюю и нижнюю лопасти.

XII этап — наполнения плавательного пузыря воздухом. Длина личинки 23 мм, возраст 30 суток, температура воды 10°. Плавательный пузырь заполнен воздухом. Гуанин покрывает почти всю жаберную крышку и миотомы брюшной мускулатуры; на жаберных дужках образовались жаберные тычинки, на челюстях имеются зубы. Непарные плавники обособлены, непарная плавниковая складка почти полностью редуцировалась, сохранилась только небольшая преанальная складка.

В. Мальковый период

XIII этап. Длина малька 26 мм. Возраст 45 суток. Тело сплошь покрыто гуанином, костные лучи как в парных, так и непарных плавниках полностью сформированы. Преанальная плавниковая складка редуцировалась. В спинном отделе образовалось большое количество меланофоров. Малек принимает серебристую пелагическую окраску. К двухмесячному возрасту длина молоди омуля в искусственных условиях достигает 60 мм, тело покрывается чешуей и по внешним признакам малек похож на взрослую особь.

* * *

Настоящее описание развития байкальского омуля дано на основании наиболее изученной нами посольской расы. Дополнительное изучение эмбриогенеза северобайкальской и чивыркуйской рас омуля позволило

установить следующие отличия в развитии этих трех рас омуля.

Икра северобайкальской расы омуля имеет несколько больший диаметр и более интенсивно окрашена каротинсидными пигментами. Темп развития икры этой расы омуля, в равных с другими упомянутыми расами условиях, происходит быстрее. Выклев эмбрионов происходит на месяц раньше других рас омуля.

СПЕЦИАЛЬНЫЕ СТОРОНЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА.

Изучение эмбриогенеза омуля позволило выявить некоторые специальные его стороны, ранее не отмечавшиеся другими исследователями. К ним относятся:

а) Развитие органа кроветворения. Этот орган появляется на 75 сутки развития и расположен справа и сзади от сердечной трубки. Он связан с венозным синусом через правый юкьеров проток. Стенки его выстланы эндотелием, наполнен он эритроцитами с небольшой примесью гемоцитобластов и лейкоцитов. Этот орган можно рассматривать как гомолог правой желточной вены, которая, как правило, отсутствует у сиговых. Позже, с развитием сети эмбрионального кровообращения и, в частности, желточного кровообращения, к кроветворному органу подключаются передние и задние кардинальные вены, а через полмесяца он редуцируется полностью. Этот орган, имеющий форму мешочка, назван нами *Sacculus sanguinoinsularis*.

б) Развитие перибластического синуса. Этот орган, обнаруженный нами (Соин, Черняев, 1960), является производным бластоцеля. Последний при гастрულიции не редуцируется, а по мере обрастания желтка бластодермой все более выпячивается, образуя пузыревидное вздутие на желточном мешке перед головным отделом эмбриона. Перибластический синус, по всей вероятности, выполняет роль дополнительного гидростатического органа, служащего для удержания зародыша головным отделом вверх в наиболее обширной и хорошо аэрируемой части перивителлинового пространства, что обеспечивает оптимальные условия дыхания зародыша. С появлением дыхательной системы жел-

точного кровообращения и началом активного движения эмбриона перибластический синус редуцируется.

в) Частичный партеногенез неоплодотворенной икры. Партеногенетическое развитие икры омуля наблюдалось нами в течение 30—35 суток с момента оводнения и активации зрелой яйцеклетки. Набухание неоплодотворенной икры несколько задерживается ввиду образования микронильной воронки в области плазменного бугорка и микропиле, которые находятся в соприкосновении около 15 минут после попадания икры в воду. Это явление следует рассматривать как приспособление к увеличению вероятности оплодотворения икры. Развиваясь партеногенетически, икра омуля проходит стадии псевдодробления, псевдоморулы, псевдогастроулы. Внешне они напоминают истинные стадии дробления и гастроуляции оплодотворенной икры, что затрудняет их визуальное отличие между собой при определении степени оплодотворенности икры в рыбободной практике. Дальше стадии ложной гастроулы развитие неоплодотворенной икры не идет, и она погибает.

ВЛИЯНИЕ ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЭМБРИОГЕНЕЗ ОМУЛЯ

Развитие икры при средней температуре воды 3°, т. е. при более повышенной по сравнению с температурой естественных условий (0,5°C), приводит к общему ускорению процесса развития икры и к выклеву эмбрионов омуля на месяц-полтора раньше, чем искусственно разводимой икры при средней температуре 0,5°.

Воздействие повышенной температуры (3,0°) на отдельные этапы развития выразилось в следующем (табл. 1).

Следовательно, повышение температуры воды до 3° приводит к ускорению дробления бластодиска. Так, этап дробления до этапа бластулы включительно при повышенной температуре проходит за 9 суток, вместо 15 суток при температуре 0,5°. Этап же гастроуляции и обрастания желточного мешка бластодермой проходит за 18—19 суток, в то время как при температуре 0,5° замыкание желточной пробки происходит за 16—17 су-

Таблица 1

Влияние повышенной температуры (30°C) на скорость развития икры омуля (в сутках)

Стадии	Температура (°C)	
	0,5	3,0
Начало дробления	1	0,5
8 blastomeres	2,5	2
Средняя морула	5	3,5
Поздняя морула	11	7
Начало гаструляции	14	9
Обрастание желточного мешка на 0,5	17	12
Замыкание желточной пробки . . .	30 31	27-23
Начало пигментации глаз	70	54

Таблица 2

Влияние повышенной температуры (3,0°C) на морфо-биологические характеристики икры омуля

Признаки	Температура (°C)	
	0,5	3,0
Число сегментов (конец сегментации)	73	61
Длительность развития до выклева*	220	200
Окончательное количество сегментов в туловище и хвосте	38,2, 20,9	35,9 18,0
Отход икры (в %)	25	75
Уродства (в %)	почти нет	50-60

* Вывод икры при $T = 3^{\circ}$ начался в конце февраля, пушечная затем вода с $T = 0,1^{\circ}\text{C}$ задержала вывод до мая месяца.

ток, т. е. быстрее. Таким образом, мы наблюдаем замедление процесса эпиморфии клеточного материала при повышении температуры.

Сегментация мезодермы при более высокой температуре (3,0°) начинается на 22 сутки развития и оканчивается на 61-е, таким образом, весь процесс происходит за 39 суток. При нормальной температуре (0,5°) этот

процесс начинается на 25-е сутки и заканчивается на 73 сутки развития. В данном случае сегментация проходит за 49 суток, т. е. на 9 суток дольше. Вместе с тем, процесс сегментации мезодермы при повышенной температуре ($3,0^{\circ}$) заканчивается образованием в туловище эмбриона 65 миотомов. При нормальной же температуре ($0,5^{\circ}$) развития этот процесс идет дальше и завершается образованием в туловище 73 миотомов. Таким образом, при развитии икры в воде с температурой $3,0^{\circ}$ туловище эмбриона в момент окончания процесса сегментации имеет в среднем на 8 миотомов меньше. При выклеве эмбрионы, развивавшиеся при более высокой температуре, имеют в теле в среднем 54 сегмента, против 59 у эмбрионов, развивавшихся в воде со средней температурой $0,5^{\circ}$ (количество миотомов в теле эмбрионов в процессе развития сокращается).

Как показали наши наблюдения на Сарминском рыбобоводном заводе зимой 1960—61 гг., развитие икры омуля при средней повышенной температуре 3° приводит к увеличению отхода икры до 70%. Оставшаяся живая икра на 60% содержала уродливые эмбрионы. Уродства носили следующий характер: полное или частичное отсутствие глаз, искривление туловища вследствие неравномерности роста хорды и остальных тканей, «мопсовидность», т. е. недоразвитие верхней челюсти, и т. д.

Некоторая часть икры омуля на первых этапах развития (дробление, бластула, гаструляция, органогенез) воздействию повышенной температуры не подвергалась, и только на этапе развитой эмбриональной системы кровообращения в аппараты была подана вода с температурой 3°C . При этом было замечено, что одна часть икры немедленно погибла, а у оставшихся в живых эмбрионов морфологических изменений при выклеве обнаружено не было. Дальнейшее развитие эмбрионов при повышенной температуре привело лишь к ускорению выклева, который наблюдался необычно рано — в феврале-марте месяце. Включенная затем вода с температурой $0,1^{\circ}$ приостановила выклев до мая месяца.

ДЫХАНИЕ ИКРЫ ОМУЛЯ В ПЕРИОД ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

При изучении дыхательной активности икры байкальского омуля в процессе ее развития было взято 480 проб на определение кислорода и 365 проб на углекислый газ. Наши исследования (Мещерякова, Черняев, 1963) показали, что во время развития икры омуля наблюдается постепенное увеличение потребления кислорода (табл. 3).

Таблица 3

Потребление O_2 икрой омуля на разных стадиях развития
в мг на 1000 икринок в час

Сутки развития	Стадии эмбрионального развития	Потребление O_2 (мг) на 1000 икринок в час.
2	2—4—8 бластомеров	0,10
4	Морула	0,10
10	Бластула	0,10
14	Гастроула	0,13
25	Замыкание желточной пробки	0,13
30	Начало роста хвостовой почки	0,13
43	Появление сердечной трубки	0,13
50	Начало движения туловища	0,15
65	Начало пигментации глаз, пульсации сердца	0,17
75	Появление форменных элементов крови и образование сети кровеносных сосудов	0,29
187	Стадия выклева	0,54

На ранних стадиях развития икра омуля имеет очень невысокую дыхательную активность: 0,10 мг O_2 на 1000 икринок в час. Газообмен икринки совершается за счет диффузии газов через оболочку. Приспособлением, способствующим дыханию яйца, о чем уже говорилось, является медленное круговое движение апикального полюса яйца с зародышем, которое совер-

шается за счет сокращений наружного плазменного слоя желточного мешка. При этом зародыш постоянно находится в токе перивителлиновой жидкости. Вращение зародыша заканчивается к моменту замыкания желточной пробки, когда у эмбриона в головном отделе уже имеются энцефаломеры, глазные бокалы, а в туловище 10 миотомов. В этот момент зародыш строго ориентирован головным отделом вверх, в сторону наиболее обширной части перивителлинового пространства, что обеспечивает наилучшие условия дыхания этой части зародыша. Такая ориентация достигается за счет гидростатических функций жировых капель и перибластического синуса. Газообмен совершается пассивно всей поверхностью эмбриона. Потребление кислорода в этот момент составляет 0,13 мг на 1000 икринок в час.

Движение эмбриона начинается вскоре после замыкания бластопора. Уровень потребления кислорода на этом этапе развития достигает 0,15 мг на 1000 икринок в час.

При появлении форменных элементов крови и образовании системы кровообращения у эмбриона, уровень потребления кислорода повышается до 0,29 мг на 1000 икринок в час. Это связано прежде всего с тем, что на желточном мешке эмбриона образуется густая дыхательная сеть кровеносных сосудов и эмбрион к этому моменту начинает активно вращаться внутри оболочки, что и усиливает у него процесс газообмена.

На этапе выклева зародышей из оболочки интенсивность потребления кислорода достигает максимума, составляя 0,54 мг O_2 на 1000 икринок в час. В связи с этим, даже кратковременное отсутствие проточности воды вызывает гибель эмбрионов, причем в первую очередь поражаются нервные центры: у погибающих от недостатка кислорода эмбрионов происходит помутнение головного мозга, в то время как кровообращение продолжает функционировать.

Выделение углекислого газа имеет общую тенденцию к постепенному нарастанию в процессе развития зародышей, причем характеризуется наличием двух пиков интенсивности: первый — при развитии желточной системы кровообращения эмбриона, второй — в момент выклева. Дыхательный коэффициент развивающейся икры омуля, как правило, меньше единицы. Исключение

из этого составляют этапы развития кровеносной системы и выклева эмбрионов из оболочек, когда его величина бывает больше единицы.

Проведенные эксперименты показали отсутствие стойкой дыхательной реакции у икры омуля.

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО СОВЕРШЕНСТВОВАНИЮ БИОТЕХНИКИ ИСКУССТВЕННОГО РАЗВЕДЕНИЯ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Проведенные нами исследования позволяют высказать следующие соображения по дальнейшему совершенствованию биотехники искусственного разведения омуля.

а) Для получения жизнестойких личинок омуля на рыбоводном заводе необходимо отбирать икру хорошего качества, зная для этого соответствующие признаки. Эти признаки следующие: нормально зрелая икра окрашена в ровный светлооранжевый цвет каротиноидными пигментами; незрелая икра менее прозрачна и имеет комковатую консистенцию; перезрелая икра выделяется из тела самки с большим количеством полостной жидкости, имеет часто неправильную форму и неравномерно окрашена в бледно-желто-оранжевый цвет.

Травмированные производители имеют икру, смешанную с кровью, которая, препятствуя проикновению сперматозоида через микропиле в яйцеклетку, резко снижает процент оплодотворения.

б) Сперматозоиды омуля двигаются при температуре воды 3° около трех минут. Поэтому при отборе икры в больших количествах необходимо, по мере накопления икры в тазу, добавлять сперму самцов, избегая преждевременного попадания воды в таз для предотвращения активации икры и спермиев. Перед оводнением массу икры с молоками необходимо тщательно и осторожно перемешать и только после этого производить заливку водой.

в) Промывку и обесклеивание икры необходимо проводить в проточной воде в течение 3-х часов, когда происходит набухание икры и частичное затвердевание оболочки, а в конце этого срока — утрата вторичной обо-

лочкой клейкости. После этого можно производить закладку икры в аппараты Вейса для инкубации.

г) Ввиду того, что на ранних и поздних стадиях партепогенетического развития неоплодотворенной икры омуля наблюдается внешнее сходство со стадиями развития оплодотворенной икры, определения процента оплодотворяемости последней необходимо проводить на 3—5 сутки развития, после оплодотворения каждой партии. В это время деформация ложно дробящейся плазмы неоплодотворенной икры выражена наиболее резко по сравнению с оплодотворенной икрой, которая при этом образует первые симметрично расположенные бластомеры. Отмирание неоплодотворенной икры происходит постоянно по мере развития, а полная ее гибель наступает на 30—35 сутки развития.

д) Наиболее стойкими к механическому воздействию являются стадии, непосредственно следующие за оплодотворением икры, на которых икра хорошо переносит перевозки на небольшое расстояние. После начала дробления чувствительность икры к сотрясениям резко возрастает. На стадиях начала пигментации глаз и образования сети кровеносных сосудов на желточном мешке (80—90 сутки развития) икра омуля снова обладает повышенной чувствительностью к механическому воздействию и способна благополучно переносить длительные перевозки. Наиболее чувствительной к механическому воздействию она становится на стадиях от поздней морулы до закрывания желточной пробки, т. е. с 4—5 суток развития и до 30-х суток включительно.

е) Повышение температуры воды до 3° при инкубации икры омуля на стадиях органогенеза, т. е. с 14 по 45 сутки развития, приводит к увеличению гибели икры и образованию большого процента уродливых эмбрионов вследствие нарушения нормального процесса закладки органов. Оптимальным температурным режимом для развития икры омуля является естественная температура воды реки в зимнее время (в среднем 0,5°). Верхней допустимой температурной границей на этапах гастрюляции и органогенеза следует считать 1,0°C.

ж) Существующий в настоящее время газовый режим поступающей на рыбозводный завод воды удовлетворителен, т. к. в течение всего периода развития икры в аппаратах поддерживается высокое содержание кис-

лорода (около 13 мг/л) и относительно небольшое количество углекислого газа (2,7—4,6 мг/л). Однако перед выклевом и в момент выклева зародышей из оболочки потребление ими кислорода резко возрастает, поэтому для улучшения условий дыхания зародышей в этот период развития необходимо увеличивать водообмен в инкубационных аппаратах.

з) Выпуск личинок с рыбоводных заводов в естественный водоем необходимо приурочивать к середине апреля, т. е. к естественным срокам ската личинок с нерестилищ. Фактически же в искусственных условиях выпуск личинок, как правило, задерживается на месяц-полтора, когда в водоемах, в местах выпуска концентрируется огромная масса голянов, которые уничтожают значительную часть еще мало подвижных личинок. В случае же естественного ската в апреле подо льдом имеются соответствующие корма для личинок, переходящих на активное питание, и скопления голяна не наблюдаются.

С целью выпуска личинок с рыбоводного завода в естественные сроки необходимо повышать температуру воды, подаваемой в аппараты, начиная с апреля месяца до 3—5°, когда зародыши становятся стойкими к такой температуре. Это мероприятие позволит значительно повысить выживаемость личинок и в целом поднять эффективность искусственного воспроизводства байкальского омуля.

ВЫВОДЫ

1. Байкальский омуль является типичной литофильной рыбой, выметывающей икру на каменистые грунты. Икра его имеет клейкую ворсинистую оболочку для прикрепления к субстрату, а также прочную первичную оболочку, защищающую развивающегося эмбриона от механических воздействий.

2. Яйца олигоплазматического типа содержат большое количество жировых капель, концентрирующихся на анимальном полюсе, благодаря чему яйцо ориентировано этим полюсом вверх. Зародыш находится в более свободной и хорошо аэрированной части перивителлинового пространства.

3. В связи с развитием омуля в осенне-зимнее время при низкой температуре воды ($0,1-3,0^{\circ}\text{C}$) сроки инкубации икры и выклева молоди сильно растянуты. Эмбриональное развитие в оболочке длится 190—230 суток, вне оболочки до 10 суток, личиночное развитие 45 суток (после выклева), мальковое развитие (состояние сеголетка) до 1 года.

4. Эмбрионально-личиночное развитие характеризуется наличием 12 этапов, которые отличаются различными эколого-морфологическими особенностями.

5. Икра приспособлена к развитию в условиях относительно невысокого содержания кислорода в воде, в связи с чем она обладает довольно интенсивной окраской, дыхательными каротиноидными пигментами, а у зародышей имеется хорошо развитая дыхательно-сосудистая система кровообращения на желточном мешке. Улучшению условий дыхания зародыша внутри яйцевой оболочки способствует также ориентации его головным

отделом вверх с помощью перибластического синуса, а также непрерывное вращение яйца, а в дальнейшем и самого зародыша, обеспечивающие перемешивание перивителлиновой жидкости.

6. Раннее кроветворение, связанное с необходимостью обеспечения кровоснабжения желточной дыхательной системы зародыша; происходит в особом кроветворном органе, образующемся в месте закладки правой желточной вены.

7. Зрелая неоплодотворенная икра способна совершать частичное партеногенетическое развитие, причем некоторые стадии ее развития (образование плазменного бугорка, набухание оболочки и псевдогаструляция) внешне сходны с таковыми оплодотворенной икры, что затрудняет их различие при определении процента оплодотворения икры в заводских условиях.

8. Нормальное развитие икры и зародыша совершается в определенном температурном интервале, составляющем для омуля от 0,1 до 1°C.

9. Интенсивность дыхания икры по мере ее развития постепенно возрастает, причем дыхательный коэффициент не превышает, как правило, единицы.

10. Проведенные нами исследования развития байкальского омуля позволили сделать ряд рекомендаций по совершенствованию биотехники его искусственного разведения.

**ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ
СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ:**

1. Черняев Ж. А. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры. Вопросы ихтиологии, т. 2, в. 3, 1962.

2. Черняев Ж. А. Применение вертикальной камеры при изучении развития перибластического синуса икры байкальского омуля. Тезисы докладов IV совещания эмбрионов. Л., 1963.

3. Черняев Ж. А. Вопросы разработки режима инкубации икры сиговых рыб Байкала. Тезисы докладов совещания по теоретическим вопросам рыбоводства. М., 1964.

4. Черняев Ж. А. Особенности раннего кроветворения байкальского омуля и сига. Вопросы ихтиологии, т. 4, в. 4, 1964.

5. Черняев Ж. А. Влияние растворенного в воде железа на икру байкальского омуля. Вопросы гидробиологии, М., 1965.

6. Черняев Ж. А. Разработка режима инкубации икры сиговых рыб Байкала. Теоретические основы рыбоводства. М. 1965.

7. Соин С. Г. и Черняев Ж. А. О развитии перибластического синуса у эмбрионов лососевидных и некоторых костистых рыб. Доклады АН СССР, т. 137, № 5, 1961.

8. Мещерякова А. И. и Черняев Ж. А. Потребление кислорода икрой байкальского омуля в процессе эмбрионального развития. Вопросы ихтиологии, т. 3, в. 4, 1963.

9. Мещерякова А. И. и Черняев Ж. А. Условия инкубации икры байкальского омуля (в печати).

Сдано в набор 22/XI-1965 г. Подписано к печати 25/XI-1965 г. Печ. л. 1,5.
Бумага 84 X 108¹/₃₂. Тираж 250. НЕ 03192. Заказ № К-724.

Типография № 1 Иркутского областного управления по печати,
г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 11.