

УДК 597—13:597.553.2(261.24)

**ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИИ БАЛТИЙСКОГО МОРСКОГО СИГА  
(COREGONUS LAVARETUS)  
В СВЯЗИ С РАЗРАБОТКОЙ БИОТЕХНИКИ  
ИСКУССТВЕННОГО РАЗВЕДЕНИЯ**

Л. Ф. Чертов, В. Д. Нестеров

ВНИРО

**МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ИКРЫ**

Сокращение численности ценных промысловых рыб в основных морских районах, интенсивный промысловый лов и целесообразность повышения общей продуктивности вод мирового океана, вызывает необходимость увеличить или восстановить сырьевую базу промысла там, где одним регулированием рыболовства этой цели достичь нельзя. В связи с этим проводятся работы по искусственному разведению морских рыб.

В настоящее время в ряде стран искусственное разведение морских объектов составляет самостоятельную отрасль рыбного хозяйства.

В нашей стране также создается база для разведения морских рыб. В частности, разрабатывается биотехника искусственного разведения морского сига.

Этот сиг обитает у нас в районе Моазундского архипелага на Балтике, в сильно опресненные заливы моря не заходит, нерестится осенью на мелководных участках с песчано-галечным грунтом. Не совершает длительных миграций, хорошо растет, половозрелым становится на 3—5 году (вес 350—500 г) и является традиционным объектом морского прибрежного промысла эстонских рыбаков.

Промысловый лов сига основан на отлове зрелых производителей на местах нереста. В связи с этим из воспроизводства изымается значительная часть рыбоводно-продуктивного материала. Интенсивность вылова высока, что приводит к сокращению запасов.

Использование для искусственного разведения зрелых производителей, изымаемых промыслом, выращивание жизнестойкой молоди, может увеличить воспроизводство и промысловую численность вида.

Биотехника разведения разрабатывается нами с 1967 г. К настоящему времени выявлены основные технологические узлы рыбоводных работ. Проведено массовое выращивание молоди в прудах, отгороженных участках бухт и морских садках.

Чтобы разрабатывать биотехнику искусственного разведения того или иного объекта нужно знать требования этого объекта к условиям окружающей среды. В свою очередь резистентность развивающегося организма определяется при анализе морфо-экологических закономерностей развития, особенно на ранних этапах.

Поэтому наши исследования и были начаты с выявления этапов развития икры, личинок и молоди балтийского морского сига. Икра была собрана и оплодотворена на местах промысла (остров Саарема), инкубирована на рыбноводном заводе «Пидула».

Проведено сравнение развивающейся икры с морских перестилищ и искусственно оплодотворенной и инкубированной на рыбноводном заводе.

Мы рассматриваем развитие оплодотворенной икры морского сига как часть (период) формирования организма, где физиологические и морфологические процессы развивающегося эмбриона взаимно связаны и носят приспособительный характер.

Наблюдения показали, что эмбриональное развитие морского сига можно разделить на девять последовательных этапов отличающихся морфологически, а также реакцией организма на условия существования.

В литературе нет сведений о развитии икры морского сига и в предлагаемой статье оно описано впервые.

Зрелая икринка морского балтийского сига — мелкая, округлой формы, с тонкой, гладкой и прозрачной оболочкой. Икра почти не клейкая, донная, без визуально различимых пигментных включений. Диаметр икринки 2,8—3,9 мм. Вес икринок диаметром 3,03 мм колеблется в пределах 16,8—17,2 мг.

Наружная, вторичная, оболочка зрелой икринки, до попадания в воду плотно прилегает к желтку, затем по мере проникновения через нее воды отстает и образует перевителлиновое пространство. Набухание икринки заканчивается через 4—6 ч после попадания в воду (температурой 4°C и ниже). Ширина обводненного пространства равна, примерно  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  диаметра икринки.

Цвет икринки — желтовато-сероватый, с зеленоватым или оранжевым оттенками и совпадает с общей цвето-световой гаммой участков морского дна, где откладывается эта икра.

Икринки содержат массу разноразмерных капелек — пузырьков жира. Эти вакуоли прозрачны и окрашены так же, как и остальная часть икры. Они лежат в несколько слоев в приповерхностном слое желтка икринки, концентрируясь около анимального полюса. Благодаря такому расположению жировых веществ внутри икринки, само яйцо, после вымета в воду, всегда занимает строго ориентированное положение и на дне лежит зародышевой (анимальной) частью вверх. Как и у некоторых других видов рыб, и прежде всего проходных сиговых (Соин, 1941; Смольянов, 1954 и др.), относящихся к группе рыб откладывающих икру на песчано-галечном грунте, такое ориентированное положение икринки облегчает ее дыхание во время эмбрионального развития, а также предохраняет зародышевую часть яйца от травм.

Интересен характер распределения жировых включений у неоплодотворенной икринки. Прозрачные пузырьки жира — вакуоли — в процессе зародышевого развития икринки меняют свое местоположение, форму и размер.

У неоплодотворенной зрелой икринки и сразу после оплодотворения пузырьки не очень крупные (как бы сплюснутые с нескольких сторон). Размер самых маленьких менее чем в два раза меньше самых крупных. Эти пузырьки занимают все пространство от вегитативного до анимального полюса. Самые крупные пузырьки лежат у анимального полюса в несколько слоев.

По мере развития икринки (дробления) жировые вакуоли сливаются, число их уменьшается и они принимают шарообразную форму. У неоплодотворенной икры перемещение вакуолей в сторону анимального полюса и их слияние идет очень медленно и не до конца, так что

такую икру легко отличить во время взятия проб, для определения процента оплодотворения.

Во время инкубации икры в заводских условиях зародышевое развитие у морского сига продолжается 108—120 суток 270—300 градусодней). В естественных условиях эмбрионы развиваются гораздо медленнее (150—160 суток), так как температура воды на нерестилищах значительно ниже.

В процессе развития эмбрион проходит ряд последовательных этапов, характеризующихся своими морфо-экологическими особенностями, появлением нового качества, приспособительными чертами к существованию в конкретных условиях.

## ЗАРОДЫШЕВЫЙ ПЕРИОД

**I этап развития** (набухание оплодотворенной икры) — самый короткий этап эмбриогенеза; в условиях рыбзавода «Пидула» заканчивается через 4—6 ч после попадания икры в воду. На этом этапе сохраняется низкая резистентность икринки к различным механическим факторам. Рекомендуется как оплодотворение, так и отмывку (двухкратную смену воды и перемешивание) проводить возможно осторожней.

Существующая сейчас практика сбора икры морского балтийского сига для рыбоводных целей, предусматривает выдерживание икры на местах ее оплодотворения и транспортировку в инкубационный цех лишь после образования в икринке перевителлинового пространства.

Сбор икры в 1970—1972 гг. показал, что нарушение этого порядка может вызвать гибель значительного количества икры (особенно при работах с икрой, взятой у «уснувших» производителей, или с перезрелой, слабой).

**II этап развития** (дробление бластодиска) — продолжается 15—17 суток (при температуре инкубации 4°C и ниже).

Икра морского сига относится к типу телолецитальных мезоплазматических яиц, содержащих небольшое количество зародышевого вещества, т. е. яиц, в которых зародышевая плазма во время дробления размещается лишь на части икринки. Дробление полное, дискоидальное. На анимальном полюсе икринки концентрируется зародышевое вещество, образуется бластодиск. Он имеет форму небольшого бугорка (овал, при виде сверху).

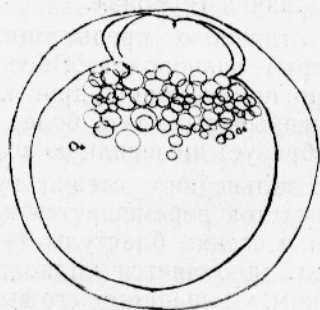


Рис. 1. II этап эмбриогенеза (стадия четырех бластомеров)

Появляется бластодиск на 5—7 ч развития оплодотворенной икринки и располагается непосредственно на анимальном полюсе, в месте скопления крупных вакуолей. К этому времени основная масса пузырьков-вакуолей концентрируется на части яйца, прилегающей к анимальному полюсу, покрывая не более 1/3 ее поверхности. На всех стадиях этого этапа икринка не имеет пигментных клеток.

Первая стадия (2—4 бластомера). Первые бластомеры появляются на 18—20 ч развития икринки. Высота бластомеров менее 1/4 диаметра желтка. Бластомеры одинаковые по размеру и сходные по форме. Первая борозда дробления проходит по середине бластодиска, вторая — под углом 90° к ней. Бластомеры выпуклые и очень четко очерчены (рис. 1).

Существует определенный ритм дробления бластодиска и в дальнейшем соответственно blastomerov. Указанное обстоятельство является одним из критериев качества яйца. В отличие от предыдущей эта стадия проходит нормально лишь у оплодотворенной икринки.

У икры неоплодотворенной на анимальном полюсе также может скапливаться blastoderma и образовываться blastodisk, визуально неотличимый от blastodiska у оплодотворенной икры. Однако деление blastomerov у неоплодотворенной икринки сига проходит ненормально. Их форма и размеры не соответствуют норме. Время и порядок появления борозд дробления нарушается. Для процесса деления blastomerov морского сига, как это отмечено для целого ряда других рыб (Детлаф, Гинзбург, 1954; Чертов, 1970 и др.), характерна определенная ритмика дробления.

Очень резкое нарушение ритма отмечено у неоплодотворенной или недоброкачественной икры сига, а также у икры, инкубирующейся в неблагоприятных температурных условиях. Так, длительное (несколько часов) пребывание икры в воде температурой выше  $8^{\circ}\text{C}$ , даже в самом начале этапа, нарушает ритмику деления и дальнейшее развитие. Поэтому так необходим стабильный и оптимальный температурный режим с самого начала инкубации икры.

Вторая стадия (морула мелких клеток) наступает на 2—3 суток после оплодотворения при температуре воды  $4^{\circ}\text{C}$ . В это время все вакуоли концентрируются в районе анимального полюса. Появляется много крупных вакуолей (20—27), мелкие вакуоли остаются на периферийной части скопления. Клетки морулы темнеют.

Весь комплекс делящихся blastomerov имеет форму колпака с закругленными краями. Его высота на стадии 128 и более blastomerov составляет менее радиуса икринки.

Очень четко просматривается перевителлиновое пространство. Наружная, вторичная оболочка имеет более правильную шаровидную форму, чем собственно желточная часть икринки.

Третья стадия (бластула) длится 4—6 суток при температуре  $4^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 1^{\circ}$ ). Продолжается деление blastomerov, увеличивается число клеток зародышевого вещества. Размер blastomerov уменьшается, величина blastodiska увеличивается. В это время blastoderma имеет форму колпачка (купола).

В отличие от предыдущих стадий форма клеток blastodermy (blastomerov) разнородна. Обособляется наружный слой клеток колпачка, плотно прилегающих друг к другу. Имеется и внутренний слой, представленный рыхлыми, более крупными клетками. Внутренний слой клеток образует щелевидную полость — blastocel.

В дальнейшем стенки купола уплотняются, рыхло расположенный слой клеток перемещается к поверхностному слою и образуется многослойная стенка бластулы (эпителиальная бластула). В это время blastocel заполняется жидкостью. Зародышевый бугорок становится более плоским, уменьшается его высота.

Рыбоводу на рыбоводном заводе важно не пропустить возникновения эпителиальной бластулы. Если с завершением образования перевителлинового пространства и началом деления зародышевого вещества повышается резистентность икринки к различным травмирующим факторам, то в конце этапа дробления (эпителиальная бластула) чувствительность икринки значительно возрастает к тряске, ударам и другим механическим раздражителям. Поэтому транспортировать, отбирать икру и закладывать ее на инкубацию лучше в первые 3—4 суток после оплодотворения икры.

**III этап развития** (гастрюляция, образование зародышевых пластов) наступает на 20—23 сутки после оплодотворения. Продолжительность 4—5 суток (при 4°C).

Еще в конце предыдущего этапа начинается уплощение зародышевого диска и увеличение его площади. На данном этапе этот процесс ускоряется, и через 30—40 ч после начала этапа клетки бластодермы покрывают уже почти  $\frac{1}{4}$  часть поверхности желточной массы. В дальнейшем обрастание идет еще быстрее. Через двое суток бластодерма покрывает уже около половины поверхности желтка. В самом начале обрастания края бластодиска утолщаются, особенно в месте, где появляется бугорок (зародышевый узелок), отмечающий место подворачивания края бластодиска и продвижение клеток бластодермы внутрь. Так образуется второй зародышевый пласт (рис. 2).

По мере обрастания бластодермой желтка икринки, увеличивается зародышевый язычок, образуется зародышевая пластинка, из которой формируется собственно эмбрион. Обрастание клетками бластодермы массы желтка, образование зародышевых пластов и развитие зародышевой пластинки эмбриона — процессы сопряженные. Как показывают наблюдения, образование зародышевой пластинки эмбриона отмечается при обрастании бластодермой около  $\frac{1}{3}$  поверхности желточной массы. В этом случае дальнейшее развитие икринки морского сига происходит нормально.

Запоздалое или раннее формирование эмбриона свидетельствует о нарушениях в развитии икры. На рыбоводном заводе, таким образом, можно контролировать качество инкубируемой икры еще до конца ее сбора, в самом начале процесса инкубации. Заменяв икру низкого качества, продлив сборы икры, можно гарантировать выклев нужного количества предличинков.

Икра морского сига на данном этапе развития, как и у большинства других видов рыб (Вернидуб, Яндовская, 1955; Смирнов, 1963 и др.), чувствительна к тряске и падениям, плохо переносит колебания температуры и даже ее незначительное повышение (более 7—8°C), более требовательна и к кислородному режиму. В конце третьего этапа эмбрионального развития морского сига уже сформировывается несегментированное и недифференцированное на отделы тело эмбриона.

Размер эмбриона увеличивается за счет удлинения задней части тела, которая «растет» по мере продолжения наползания клеток бластодермы на желточную массу икринки. К концу этапа неподвижное и непигментированное тело эмбриона занимает в длину около  $\frac{1}{3}$  периметра икринки (без оболочки). В это время несколько увеличивается головная часть эмбриона — выходит за контуры икринки.

В это же время появляется впереди головной части перибластический синус — пузырьковидное образование, связанное с выпячиванием бластоцеля (Соин, 1961, 1963). Синус выполняет гидростатическую функцию, благодаря чему икринки занимают строго ориентированное положение, что очень важно при развитии икры на дне в период неподвижного состояния зародыша.

На наш взгляд, появление перибластического синуса именно на стадиях гастрюляции — адаптационное средство преодоления критического состояния развивающегося яйца. Как известно, у большинства рыб на этом этапе развития икра наиболее чувствительна к различным травмирующим факторам.

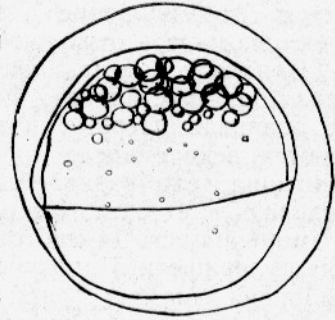


Рис. 2. III этап эмбриогенеза (обрастание желтка бластодермой)

**IV этап развития** (основной органогенез). На 27—30 сутки после оплодотворения (при развитии в воде 3—4°C) начинается дифференцировка тела эмбриона на отделы (головной и туловищный). Появляются зачаточные основные органы и системы: хорда, миотомы, глаза, слуховые капсулы, сердце и др. (рис. 3).

В начале этапа зародыш продолжает оставаться неподвижным. Все тело плотно прилегает к желтку и лишь в конце этапа, после того как закроется бластопор и начнется формирование хвостового отдела, хвостовая часть отчленится от желтка.

В начале этапа появляются зачатки глаз (без хрусталика). Форма глаз вначале овальная. Первые миотомы также появляются вскоре после начала этапа. Сегментация тела начинается с туловищного отдела и идет очень быстро. На 32-е сутки у эмбриона есть 14 миотом, а на 33—34-е сутки уже более 40 миотомов (на туловище и в прихвостовой части тела). В это время длина тела эмбриона занимает  $\frac{1}{2}$  или более периметра желтка.

Продолжается слияние жировых вакуолей, наиболее мелкие скапливаются в районе головы. Голова в 2—2,5 раза шире туловища. Дифференцируется головной мозг. Появляется хрусталик, глаза становятся более округлыми (непигментированные). Появляются зачатки слуховых капсул. Размер капсулы меньше размера глаза и расположена она в конце головного отдела тела. В это время перибластический синус достигает максимальных размеров, благодаря чему икринка ориентирована всегда головой вверх. Следует отметить также очень высокую упругость наружной оболочки икринки (как и на предыдущем этапе).

Большой перибластический синус и повышенная упругость оболочки — морфоэкологические приспособления, защищающие эмбрион от различных травм и облегчающие дыхательную функцию.

Как показывают наблюдения, эмбрион в момент закрытия бластопора очень чувствителен к различным механическим раздражителям. IV этап эмбрионального периода у морского сига заканчивается появлением первых мышечных движений у эмбриона, когда сокращаются несколько миотомов в хвостовой части тела. Эти сокращения и вызываемые ими движения части хвоста носят спорадический характер и связаны с дыхательной функцией.

Оформленной кровеносной системы эмбрион в это время не имеет. Зачаточное сердце в начале этапа не сокращается, а в конце его делает лишь не ритмичные и неполные сокращения. Органов крововетвления и красных кровяных элементов нет. Тело эмбриона не пигментировано.

**V этап развития** (начало пульсации сердца, движения эмбриона, пигментация глаз). У нормально развивающегося эмбриона морского сига через 32—48 суток после оплодотворения имеется однокамерное пульсирующее сердце. Это обстоятельство существенно изменяет всю биологическую характеристику эмбриона. К началу ритмичных сердцебиений возрастает число движений совершаемых эмбрионом (рис. 4).

Рис. 4. V этап эмбриогенеза (начало движения эмбриона)

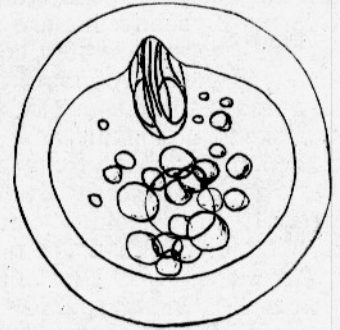


Рис. 3. IV этап эмбриогенеза (основной органогенез)

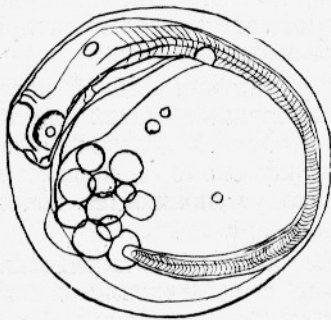


Рис. 4. V этап эмбриогенеза (начало движения эмбриона)

Заканчивается формирование хвостового отдела, в нем появляются миотомы, дифференцируются клетки мозга. Число и продолжительность движений значительно возрастает. Причем эмбрион двигает не только хвостовой, но и туловищной частью тела.

Пulsация сердца и интенсификация моторики эмбриона перемещают вокруг желтка перивителлиновую жидкость, что способствует ускорению проникновения кислорода извне к выходу за пределы оболочки икринки продуктов жизнедеятельности.

Следует обратить внимание на значительное уменьшение тургора, внутреннего давления, что также, по-видимому, связано с изменениями уровня энергообмена эмбриона, повышением потребления кислорода.

На пятом этапе эмбрионального периода развития морского сига начинается пигментация тела эмбриона. Первые пигментные клетки — меланофоры — появляются в глазах. Сначала они покрывают периферийную часть глаз, затем и центральную. Глаза увеличиваются в размерах и становятся почти круглыми. Они «смотрят» вниз. Хрусталик не обособлен. Интенсивно развиваются и органы слуха. Слуховые капсулы увеличиваются в размерах (но остаются меньше глаза) и располагаются теперь ближе к средней части головы.

Появляются зачатки грудного плавника, на спинной части эмбриона и хвосте четко видна эмбриональная плавательная кайма. По сравнению с предыдущим этапом заметно увеличиваются размеры тела эмбриона. Голова становится более массивной, но продолжает оставаться округлой, роострума нет. Голова плотно лежит на желтке. Утолщается туловищный и хвостовой отделы.

Дифференцируются отделы головного мозга. Хорошо видны большие полушария и передний мозг. Продолжается отчленение хвостового отдела от желтка икринки. Сердце располагается в перикардиальной сумке на нижней части головы эмбриона. В начале этапа оно сокращается 16—20 раз в минуту, в конце — 82 раза в минуту (при 3°C). Красных кровяных телец нет.

Перибластический синус стал значительно меньше. Тело эмбриона занимает более  $\frac{2}{3}$  периметра желтка.

На данном этапе эмбрион сига имеет значительно более высокую резистентность к механическим раздражителям. Однако во время инкубации икры на рыбноводном заводе необходимо учитывать более высокий уровень обмена у эмбриона по сравнению с предыдущим этапом, в связи с чем следует повышать содержание кислорода в инкубационных емкостях.

**VI этап развития** (формирование кровеносной системы). У эмбриона сига на 50—55 сутки развития достаточно сложное строение. Длина тела  $L=5-6$  мм. Имеются дифференцированные головной и спинной мозг. Двухкамерное, ритмично пульсирующее сердце (42—60 ударов в минуту при температуре воды 3°C). Имеются зачатки большинства других органов и систем. Эмбрион совершает частые движения хвостовой и туловищной частями тела, отчлененными от желтка. Изменяет свое положение и голова (рис. 5).

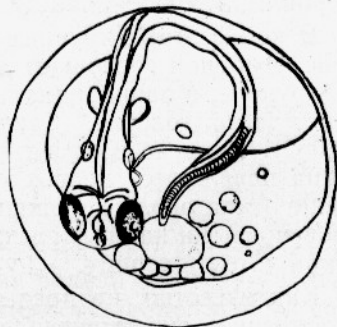


Рис. 5. VI этап эмбриогенеза (формирование кровеносной системы)

Характерным для этого этапа является формирование кровеносной системы и появление гемоглобина, что обеспечивает развивающемуся эмбриону независимое снабжение кислородом и создает необходимые

предпосылки для более интенсивного роста и развития на последующих этапах.

Сложная и совершенная система кровообращения возникает не внезапно, поэтому при описании развития морского сига на шестом этапе, мы выделяем два подэтапа, характеризующие различный уровень развития кровообращения.

*Первый подэтап* (безгемоглобиновое кровообращение). Закладываются различные кровеносные сосуды. На начальных стадиях кровеносная система крайне проста.

Кровь из сердца по аорте направляется вдоль туловища в сторону хвостового отдела. У заднего конца кишечной трубки поворачивает назад, проходит под ней, а затем выходит на левую сторону кишки и захватывает часть желтка. Красных элементов в крови очень мало, поэтому по сосудам движется почти бесцветная жидкость (со слабым желтоватым оттенком). В дальнейшем появляются сосуды на голове и удлиняется подкишечно-желточная вена. На голове формируются сонные артерии и передние кардинальные вены. Кровь из сердца подается в них по мандибулярным дугам аорты. Подкишечно-желточная вена охватывает значительную часть желтка. Однако желточной системы кровеносных сосудов нет.

Тело зародыша увеличивается, теперь оно полностью охватывает весь периметр желтка. Начинается обособление головы от желтка и меняется ее форма. Появляется первая жаберная щель и начинается пигментация туловища отдельными клетками меланофор. Глаза черные, хрусталик не пигментирован. Есть анус.

Различимы остатки перибластического синуса. Почти все жировые вакуоли сливаются в одну крупную, выполняющую гидростатическую функцию как и синус. Продолжительность подэтапа 2—4 дня.

*Второй подэтап.* Формирование подкишечно-желточной сосудистой системы. Кардинальное кровообращение.

Продолжается рост тела зародыша. Появляется зачаточная ротовая щель. В слуховых капсулах есть все три отолита.

Глаза крупные, овальные, выходят за овал контура головы. Глаза пигментированы клетками меланина. В хрусталике гуанин. Появляется рострум, видны обонятельные капсулы. Есть железы вылупления. Грудной плавник малоподвижен. Черные пигментные клетки, в виде парного тяжа отчетливо видны на спине эмбриона. Появляются клетки меланофоров и на брюшной части тела.

В конце этапа крупные клетки меланофоров можно видеть и на голове. Эмбрион совершает частые движения всеми отделами тела. Сердце крупное, в перикардиальной сумке, располагается слева и снизу задней части головы. Сокращения ритмичные 62—85 раз в минуту (2,5°C). Кровеносная система сильно усложняется. Если в начале подэтапа появляются первые сосуды желточной кровеносной системы, то в конце этапа около половины поверхности желтка покрыто мельчайшими кровеносными капиллярами, подающими кровь в мощный кювьеров проток, а затем к сердцу.

Как известно, на предыдущем этапе, даже после соответствующего усложнения, существующая кровеносная система не обеспечивает кровоснабжения хвостового отдела. Кровеносные сосуды огибают задний край кишечной трубки, но по хорде за анус не заходят.

На данном подэтапе начинается расширение кровеносной системы эмбриона, удлиняется спинная аорта, и кровь все дальше проходит в хвостовую часть тела, в дальнейшем появляется задняя кардинальная вена, создающая кардинальное кровообращение, после чего кровь начинает поступать во все участки хвостового отдела. Форменные элементы в массе появляются в начале подэтапа. Их количество быстро растет



и кровь окрашивается в красный цвет. Сначала кровь с эритроцитами начинает циркулировать по подкишечно-желточной сосудистой системе, затем уже появляется кардиальное кровообращение.

Таким образом, на VI этапе эмбрионального периода развития морского сига появляется первая сложная система гемоглобинового кровообращения, обеспечивающая эмбриону относительно высокую жизнестойкость и независимое снабжение кислородом, закладывающие потенциальные возможности интенсивного роста и развития на последующих этапах.

Особое значение приобретает желточная сосудистая система, превращающаяся в специальный эмбриональный орган дыхания.

На данном этапе развития эмбрион сига обладает пониженной чувствительностью к различным травмирующим факторам. На рыбоводных заводах рекомендуется в это время осуществлять профилактический осмотр, отбор и лечение икры. В это время эмбрион хорошо переносит длительные перевозки и неизбежные при этом удары и сотрясения. Он менее требователен и к кислородному и температурному режимам.

**VII этап развития** (печеночно-желточное кровообращение. Формирование жаберного аппарата). На 65—70 сутки развития длина эмбриона морского сига достигает 7—7,5 мм (рис. 6). Совершенствуется строение отдельных отделов тела. Голова становится более массивной, происходит дальнейшая дифференцировка головного мозга, что приводит к сближению глаз и слуховых капсул. Тело эмбриона делает вокруг желтка более одного витка. Сам желток заметно уменьшается.

Эмбрион интенсивно движется внутри оболочки икринки, петлеобразно изгибает тело, совершает полные вращательные движения, настолько интенсивные, что икринка при этом перекачивается.

По сравнению с предыдущим этапом резко усиливается пигментация тела зародыша. Множество черных пигментных клеток с длинными ответвлениями покрывают в несколько рядов спину и брюшную часть тела, много клеток на голове и хвосте. Скопятся меланофоры и на желтке. Для этого этапа характерно наличие трех видов пигментных клеток (меланофоры, гуанин и ксантофоры). Оранжевый и серебристый пигменты дополняют черную окраску глаз.

Появляются зачатки гроздевидной печени. Начинается интенсивное формирование печеночно-желточной сосудистой системы. Кровь из печени поступает на желточный мешок. Усложняется и увеличивается мощность сосудистой системы на желтке. Она теперь занимает более половины поверхности желтка, и состоит из множества капиллярных сосудов, благодаря чему усиливается ее дыхательная функция.

Формируется жаберный аппарат эмбриона, появляются три жаберные щели и три жаберные дужки. Жаберная крышка закрывает первую щель. Значительно увеличивается грудной плавник, линия его прикрепления становится вертикальной. Плавник остается малоподвижным. Увеличивается плавниковая кайма. Она теперь начинается у задней части головы и охватывает все тело. Кайма дифференцирована на отделы.

Сердце лежит на «горле» слева. При температуре воды 2°C оно сокращается 49—52 раза в минуту. С повышением температуры до 6°C число сокращений увеличивается до 83 раз в минуту.

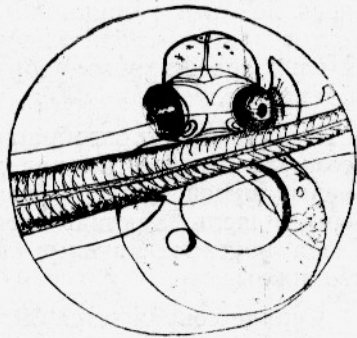


Рис. 6. VIII этап эмбриогенеза (печеночно-желточное кровообращение)

**VIII этап развития** (интенсивное движение грудных плавников. Сегментарное кровообращение). К 79—82 суткам развития длина эмбриона сига превышает 10 мм (при 2°C). Форма эмбриона становится более обтекаемой, голова удлинится, туловище становится более прогонистым.

Эмбрион часто переворачивается внутри оболочки икринки, изгибает различные части тела.

Все тело и желточный мешок интенсивно пигментированы клетками меланофор. Особенно крупные клетки расположены на затылочной части головы. Теперь характер размещения и интенсивность пигментирования у зародыша такие же, какими будут и на последующем этапе.

В постоянном движении находится крупный лопастевидный грудной плавник. К нему подходят кровеносные сосуды. Лопасть плавника имеет мезенхимальные лучи. Интенсивные движения грудного плавника способствуют аэрации в области желточной сосудистой системы, которая в это время достигает своего максимального развития. Осуществление дыхательной функции способствуют и постоянные подрагивания тела эмбриона. Продолжается расширение общей кровеносной системы эмбриона. Начинает действовать сегментарное кровообращение. После завершения формирования верхних конусов сегментарной мускулатуры закладываются многочисленные кровеносные капилляры. Располагаются эти сосудики между отдельными мускульными элементами. Сначала кровь по этим капиллярам начинает циркулировать только около сегментов задней части туловищного отдела, затем зона циркуляции значительно расширяется, образуется целая система сегментарного кровообращения.

Начинается кровообращение и в жаберных дугах. В это время жаберных лепестков еще нет, и жаберный аппарат состоит из четырех жаберных щелей, дуг и жаберной крышки, закрывающей все еще одну жаберную щель. Закладываются челюстные элементы и плечевой пояс. Глаза круглые, крупные, черные с палево-серебристым оттенком, неподвижные.

Сердце сокращается 39 раз в минуту при 2,5°C, при повышении температуры отмечают 74 удара в минуту. Эмбрион, извлеченный искусственно из оболочки, способен совершать поступательные движения, плавать и может продолжать дальнейшее развитие.

На данном этапе, у зародыша на голове (боковых и нижней сторонах ее) расположено множество желез вылупления. Оболочка икринки становится непрочной, быстро лопается от незначительных механических воздействий.

**IX этап развития** (завершение развития эмбриона в оболочке. Появление псевдобранхии, начало редукции желточной сосудистой системы). Длина эмбриона на 98—102 сутки развития — 10,2—10,4 мм. Тело становится более компактным, увеличивается высота туловища, усиливается хвостовой отдел. Голова становится еще более вытянутой. Глаза «подвижные» и более серебристого цвета, чем на предыдущем этапе. Эмбрион реагирует на свет («отворачивается» от яркого освещения).

Псевдобранхия появляется вскоре после начала этапа. В это время начинается формирование жаберных лепестков (рис. 7). Система кровообращения усложняется. Расширяется сегментарное кровообращение в нижней части мускульных сегментов. Кровеносные сосуды имеются как в основании, так и в самой лопасти грудных плавников. Эти плавники становятся еще более крупными, они все время ритмично двигаются.

Рот нижний, закрывается неплотно, нижняя челюсть двигается. Очень много желез вылупления. Теперь они располагаются не только

на голове, но и на перикардиальной сумке и желтке. Расширяется плавниковая кайма. Кроме грудного плавника, мезенхимальные лучи имеются и в хвостовом плавнике.

Число черных пигментных клеток на теле эмбриона не увеличивается, удлиняются лишь отростки меланофор.

В начале этапа сердце сокращается 74 раза в минуту. В конце этапа число сокращений увеличивается до 101—111 раз в минуту. В конце этапа эмбрион имеет развитые жаберные лепестки на трех жаберных дугах. Дуги имеют скелетные элементы. Жаберная крышка покрывает жаберные дуги не полностью.

В это время отмечено начало редукции желточной сосудистой системы — временного эмбрионального органа дыхания.

Еще в первой половине этапа по достижении эмбрионом длины 10,6 мм начинается выклев.

В конце этапа длина эмбриона 13—14 мм. После выхода из оболочки, эмбрионы раннего выклева активно плавание чередуют с отдыхом, опускаются на дно. Эмбрионы, выклюнувшиеся в конце этапа, плавают непрерывно.

Как показывают наблюдения, эмбрионы самого раннего выклева обладают меньшей жизнестойкостью, чем эмбрионы, выклевающиеся позднее, во время массового выклева (т. е. на 12—14 дней позже).



Рис. 7. IX этап эмбриогенеза (эмбрион перед выклевом)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У морского сига, как у подавляющего числа других осенне-нерестующих рыб, длительный эмбриональный период развития. Поэтому несмотря на то что икра на естественных морских нерестилищах развивается в хороших условиях аэрации, длительное пребывание под оболочкой затрудняет газообмен с окружающей средой: обуславливает ранее появление целого ряда временных, эмбриональных морфологических приспособлений, облегчающих выполнение дыхательной функции.

У эмбриона морского сига рано закладываются кровеносная система и появляются эритроциты. На первых этапах эмбрионального развития облегчают условия аэрации специальные приспособления, например; ориентированное положение икринки зародышевой частью вверх благодаря соответствующему расположению жировых вакуолей желтка. После гаструляции, в самом начале формирования тела эмбриона, появляется перибластический синус, — пузырьковидное образование, выполняющее гидростатическую функцию и обеспечивающее неподвижному в это время эмбриону ориентированное положение внутри оболочки, что имеет особое значение при развитии икры на дне (Соин, 1965).

В дальнейшем выполнении дыхательной функции способствуют протоплазматическая и нервно-мышечная моторики яйца, сокращения сегментов отдельных частей тела, движения хвостом и переворачивание эмбриона внутри оболочки, вращательные движения. Существенную роль в выполнении дыхательной функции играет интенсивно развивающаяся и мощная желточная сосудистая система, резко увеличивающая активную поверхность газообмена с окружающей средой. На последних этапах эмбриогенеза грудной плавник превращается в специальный эмбриональный орган дыхания. Постоянные ритмичные движения этого

крупного лопастевидного образования вызывают интенсивное перемешивание околожелточной жидкости, обеспечивая аэрацию в области желточной сосудистой системы. При этом затраты энергии на осуществление газообмена здесь значительно меньше, чем при движении всего эмбриона. (Смирнов, 1963). Обмену газов через оболочку на последних этапах развития икры способствуют и многочисленные железы вылупления, продуцирующие фермент гиалуронидазу (Бузников, Игнатьева, 1958).

Сложные преобразования в строении органов дыхания происходят перед самым вылуплением эмбриона из оболочки икринки. Эти преобразования подготавливают переход от дыхания временными эмбриональными органами к дыханию дефинитивным органом — жабрами. Особое место в системе органов дыхания морского сига занимает псевдобранхия. Как известно, этот орган обеспечивает снабжение окисленной кровью глаза (Крыжановский, 1933). Наличие специального и самостоятельного органа дыхания у глаз бесспорно объясняется той важной ролью, которую они выполняют. Глаза — это основной сигнальный рецептор, необходимый для ориентировки особи в пространстве и добычи пищи. Особенно важна роль этого органа на личиночных этапах развития морского сига (переход на активное питание и др.). Поэтому при рыбоводных работах, например, при подборе объектов питания, необходимо учитывать возможности особи к захвату пищи.

Сравнение икры морского сига, полученной с морских перестилищ\*, с икрой, искусственно оплодотворенной и инкубированной в заводских условиях, показало, что каких-либо значительных различий в развитии не обнаружено.

У икры, собранной в море, средний размер несколько больше, чем у заводской икры (3,17 мм против 3,06 мм), что объясняется селективным воздействием орудий лова (сети берут более мелких производителей). Внешняя оболочка «морской» икры загрязнена и даже иногда обрастает водорослями. Оболочка заводской икры после отмывки, при оплодотворении, становится прозрачной. Икра, развивавшаяся на заводе, более интенсивно пигментирована клетками меланофор, что, как известно, может быть объяснено различной освещенностью.

На сходных стадиях развития у икры, собранной в море, более крупный желточный мешок, это объясняется тем, что на заводе температура воды в среднем выше, чем в море на 1,5—2°C.

Эмбриональное развитие морского сига принципиально отличается от развития других сиговых рыб не имеет. У эмбриона белорыбцы, например, несколько больший размер желточного мешка, чем у сига (Смолянинов, 1954). У белорыбцы более крупные размеры тела эмбриона на всех этапах развития. Аналогичные результаты дает сравнение и с эмбрионом нельмы (Вовк, 1948).

В целом, эмбрион морского сига имеет тот же комплекс приспособлений, что и вся экологическая группа рыб, икра которых развивается на дне. Отсутствие каких-либо приспособлений, связанных с обитанием в морских условиях, свидетельствует о том, что морской сиг является вторично морской формой, относительно молодым видом, сформировавшимся в результате дивергентных изменений близких ему проходных сиговых.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бузников Г. А., Игнатьева Г. М. Ферменты вылупления. «Успехи современной биологии», 1968, т. 46, вып. 3 (6), с. 340—348.  
Вовк Ф. И. Нельма р. Оби. «Труды Сибирского отделения ВНИОРХ», 1948, т. 7, вып. 11, с. 3—245.

\* Икра собрана И. П. Сырмузом.

- Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб в связи с вопросами их разведения. М., изд. АН СССР, 1954, 85 с.
- Крыжановский С. Г. Органы дыхания личинок рыб и псевдобранхия. Труды лаборатории эволюции и морфологии, 1933, т. I, вып. 2, с. 3—104.
- Крыжановский С. Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития. «Труды ТИНРО», 1948, т. 27, с. 3—114.
- Смирнов А. И. Влияние механических воздействий на развивающуюся икру осенней красной. ДАН СССР, 1955, т. 105, № 4, с. 874—876.
- Смирнов А. И. Инструкция по разведению тихоокеанских лососей, «Рыбное хозяйство», 1963, с. 3—61.
- Смольянинов И. И. Этапы развития белорыбицы, нельмы и сига. Автореферат диссертации на соискание уч. степ. канд. биол. наук, 1954, с. 1—15.
- Соин С. Г. Приспособительные особенности развития рыб в связи с различными условиями дыхания. М., изд. МГУ, 1965, с. 3—57.
- Чертов Л. Ф. Эмбриональное развитие сельди-черноспинки. «Труды ВНИРО», 1970, т. 74, с. 253—267.

STUDIES OF THE BIOLOGY OF WHITEFISH FROM THE BALTIC SEA  
IN VIEW OF ELABORATION OF THE BIOTECHNIQUES FOR THEIR  
CULTIVATION

*L. F. Chertov, V. D. Nesterov*

SUMMARY

The development of eggs of Baltic whitefish is described for the first time in detail. All observations were made on live material. A total of 9 stages of embryogenesis were isolated. During the periods of egg-swelling, gastrulation and organogenesis embryos were very sensitive to various factors. The comparison between the eggs fertilized artificially and eggs collected from marine spawning grounds indicated no difference in their development. Recommendations on incubation of eggs at hatcheries are given.

ETUDE DE LA BIOLOGIE DES LAVARETS BALTIQUES EN RAPPORT  
AVEC LA BIOTECHNIQUE DE L'ÉLEVAGE

*L. F. Tchertov, V. D. Nesterov*

RÉSUMÉ

On décrit pour la première fois d'une façon détaillée le développement des oeufs des lavarets baltiques. Les observations étaient effectuées sur les objets vivants. Il était révélé 9 phases d'embryogénèse. On a constaté une grande sensibilité des embryons aux facteurs variés au cours du gonflement des oeufs, de la gastrula et de l'organogénèse principale. La comparaison des oeufs artificiellement fécondés avec ceux récoltés dans les frayères de la mer n'a pas montré de différence dans leur développement.

Les recommandations sur l'incubation des oeufs dans les fermes sont présentées: