

УДК 597.5:591.3(282.257.2)

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЧИРА *COREGONUS NASUS* (COREGONIDAE) р. АНАДЫРЬ В УСЛОВИЯХ РЫБОВОДНОГО ЗАВОДА

Р. Р. Юсупов, И. А. Болотин

Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Магадан
E-mail: yusupov@magniro.ru

Приведены результаты многолетних наблюдений за эмбриональным развитием чира *Coregonus nasus* (Pall.) р. Анадырь в условиях заводской инкубации. Установлены сроки прохождения всех этапов и стадий эмбриогенеза вида. Описаны особенности морфо- и органогенеза у эмбриона чира на разных этапах развития. Выявлены границы термического оптимума инкубации икры, в пределах которых развитие эмбриона проходит без нарушений. Даны практические рекомендации оптимальных сроков транспортировки икры от места сбора до рыбоводного завода.

Ключевые слова: р. Анадырь, чир *Coregonus nasus*, эмбриогенез, этап и стадия развития.

Как показано многими исследователями, наряду с пелядью *Coregonus peled* (Pall.), значительный интерес в качестве объекта пастбищной аквакультуры вызывает другой представитель сиговых рыб – чир *Coregonus nasus* (Pall.) (Кравчук, 1959; Ольшанская, Красикова, 1960; Красикова, Ольшанская, 1961; Головкин, 1962; Коровина, 1962; Черникова, 1964а, б; Головкин и др., 1967; Коровина и др., 1972; Лебедева, 1974, 1982, 1983; и др.).

В 80-х гг. прошлого века специалистами Северо-Восточной ихтиологической лаборатории Управления «Охотскрыбвод» были проведены комплексные ихтиологические и гидробиологические исследования внутренних водоемов Магаданской области, позволившие сформировать первое биологическое обоснование акклиматизации сиговых рыб (протокол Межведомственной ихтиологической комиссии № 94 от 13.05.1986 г.). Это послужило основой для начала экспериментальных работ по заводскому воспроизводству чира в целях вселения его в водоемы североохотоморского побережья. В качестве донорского стада была выбрана популяция чира р. Анадырь.

В настоящей работе представлены итоги многолетних исследований эмбрионального развития чира р. Анадырь в условиях искусственного воспроизводства – важного звена в биотехнике индустриального освоения объектов акклиматизации. Интерес к проведению этих работ был обусловлен также опубликованными результатами исследований С. В. Фролова (1986), установившего генетическую обособленность анадырского чира, проявляющуюся наличием в его карิโอ типе до-

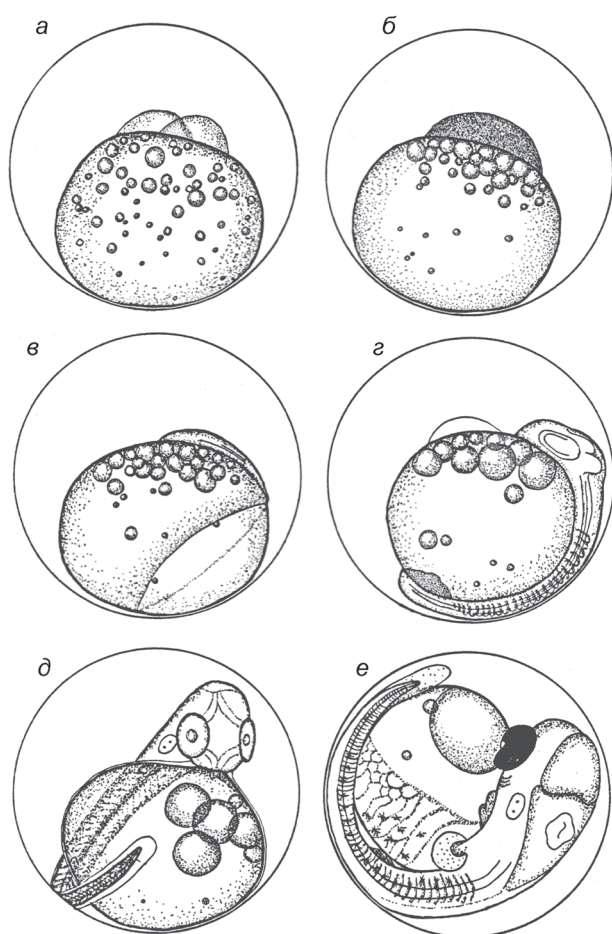
бавочных хромосом, отсутствующих у чиров рр. Чаун и Обь (Викторовский, Ермоленко, 1982; Кайданова, 1983).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особенности эмбрионального развития чира авторы изучали в 1986–1990 гг. Сбор икры чира осуществляли на р. Анадырь. Искусственное оплодотворение икры проводили традиционным «сухим» способом. В течение всех лет исследований икру транспортировали на II этапе развития в возрасте 1–9 сут. Икру инкубировали в аппаратах Вейса на Ольской экспериментальной производственно-акклиматизационной базе (ОЭПАБ) Управления «Охотскрыбвод». Ежедневно регистрировали температуру воды. Содержание кислорода в разных зонах инкубационного аппарата определяли с помощью прибора «Наріба». Развитие эмбрионов наблюдали на живой икре методом бокового микроскопирования (Черняев, 1962). Этапы эмбрионального развития чира установлены в границах, принятых в монографической работе Ю. С. Решетникова с соавторами (1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Зрелая оплодотворенная икра чира, попав в воду, через 5–8 мин заметно увеличивает свои размеры и в течение суток достигает максимального объема (в среднем $22,24 \pm 0,90$ мм³). Механически слабая оболочка икры сохраняет клейкость в течение 4–6 ч. Набухшая икринка имеет значительное перевителлиновое пространство и характеризуется полиплазматическим типом, что, по мнению О. А. Лебедевой (1982), способствует улучшению обменных процессов. Плазма бесцвет-



Эмбриональное развитие чира р. Анадырь в индустриальных условиях: *a* – II этап, стадия 2 бластомеров; *b* – III этап, морула мелких клеток; *c* – IV этап, образование зародышевого валика; *d* – V этап, замыкание желточной пробки; *e* – VI этап, начало пульсации сердечной трубки, пигментации глаз и формирования плавниковой складки; *e* – VII этап, развитие подкишечно-желточной системы кровообращения

The round-nosed whitefish *Coregonus nasus* at its embryonic stage of development in hatchery conditions: *a* – the 2nd phase, the stage of 2 blastomeres; *b* – the 3rd phase, a small cells morula; *c* – the 4th phase, formation of a germinal platen; *d* – the 5th stage, the yolk sac development; *d* – the 6th phase, the heart tube pulsation, the eye pigmentation and fin fold formation; and *e* – the 7th phase, development of subintestine-yolk blood system

ная, желток слабо окрашен желтоватым, чаще зеленоватым пигментом. В желтке насчитывается 60–80 жировых капель размером 0,05–0,14 мм. В начальный период набухания жировые капли диффузно распределены по всему объему желтка. К моменту образования перевителлинового пространства и зародышевого диска жировые капли постепенно начинают ориентироваться в сторону анимального полюса, где формируется бластодиск.

Второй этап – дробление зародышевого диска – у анадырского чира наступает на 2-е сут развития (см. рисунок, *a*). Через 30–32 ч после оплодотворения бластодиск делится на 2 бластомера. К кон-

цу 2-х сут у большинства икринок насчитывается от 4 до 6 бластомер. Деление идет интенсивно, и через 70–72 ч количество клеток достигает 16. Морула крупных клеток отмечена через 7 сут, мелких – на 10-е сут развития. Сумма тепла для первых двух этапов составила, соответственно, 12 и 14 градусо-дней.

Отметим, что в результате наших наблюдений за развитием икры при температуре 3°C обнаруживается сходство с данными В. Д. Богданова (1983), изучавшего эмбриональное развитие обского чира в естественных условиях при температуре 0,2°C. Несмотря на существенное различие температур, сроки прохождения первых двух этапов в обоих случаях ограничены завершением, соответственно, 1-х и 7-х сут с момента оплодотворения. Лишь с III этапа более низкие температуры воды в р. Обь обуславливают задержку в эмбриональном развитии. Результаты исследований первых двух этапов развития икры обского чира, проведенные О. А. Лебедевой (1982), существенно отличаются от результатов, полученных В. Д. Богдановым (1983) и нами. По данным этого исследователя, дробление бластодиска в икре чира начинается лишь на 3-и сут и длится до 17 сут. По всей видимости, причина столь сильного несоответствия заключается в различной технике микроскопирования. По имеющемуся в статье О. А. Лебедевой (1982) рисунку набухшей икры чира можно заключить, что наблюдение проводилось при нормальном вертикальном расположении микроскопа. В этом положении малая оптическая плотность бластодиска и бластомеров не позволяет четко регистрировать стадии деления в проходящем свете на фоне оптически более плотного желтка, о чем говорил Ж. А. Черняев (1962), обосновывая преимущества техники бокового микроскопирования. По этой причине достоверные данные о сроках прохождения стадий деления можно получить лишь при боковом микроскопировании, когда камера установлена вертикально при горизонтальном расположении микроскопа. При таком способе наблюдения бластомеры хорошо регистрируются на фоне оптически менее плотной плазмы.

У неоплодотворенной икры I этап развития происходит синхронно с оплодотворенной икрой. Начиная со II этапа у такой икры процесс деления клеток происходит асинхронно, вследствие чего в одной икринке можно наблюдать бластомеры разной величины, соответствующие стадиям от 16 бластомеров до морулы крупных клеток. Дальнейшее деление приводит к образованию «ложной морулы», аналогичной детально описанной Ж. А. Черняевым (1968) у байкальского омуля. На начальной стадии гастрюляции развитие неоплодотворенной икры прекращается и большинство икринок погибает, хотя отдельные продолжают оставаться живыми до 1,5 мес.

В течение III этапа – на 18-е сут развития (27 градусо-дней) – активно протекает процесс гаструляции и эпиболии (см. рисунок, б). К этому времени края бластодиска утолщены и хорошо видны при боковом микрокопировании. Процесс гаструляции у икры чира протекает так же, как у байкальского омуля, маломорского сига и пеляди, детально описанных Ж. А. Черняевым (1968, 1973) и Ю. С. Решетниковым с соавторами (1989). Гидростатическую функцию выполняют жировые капли, плотно сконцентрированные под бластодиском, но их слияния не наблюдается. Длительность III этапа охватывает 8–9 сут.

Четвертый этап – образование зародышевого валика – наступает на 26–27-е сут развития при сумме тепла 50–52 градусо-дня и продолжается 8–10 дней. К этому времени бластодерма покрывает более 2/3 поверхности желтка (см. рисунок, в). Эмбрион чира довольно четко дифференцирован на головной и хвостовой отделы. Хорошо просматривается хорда. В начале этапа перибластический синус еще небольшой и основную гидростатическую функцию продолжают выполнять жировые капли. Начинается слияние жировых капель. Судя по максимальным размерам капель, не превышающим 0,15 мм, можно полагать, что слиянию подвержены в первую очередь мелкие. К середине этапа происходит образование зачатков глазных бокалов. К этому времени перибластический синус хорошо развит. Его высота достигает 0,35 мм, а отношение к диаметру желтка выражается как 1:5. При сумме тепла 66 градусо-дней у эмбриона хорошо развиты глазные бокалы, а в теле сформировано 8–10 миотомов. К концу этапа происходит активное слияние жировых капель; их численность снижается до 20–25, а диаметр отдельных жировых капель достигает 0,4 мм. Весь эмбрион тесно прижат к желтку. Хорошо просматривается завершение обрастания желточного мешка бластодермой.

Пятый этап – завершение эпиболии и замыкание желточной пробки – у эмбрионов чира наступает на 37–38-е сут развития (80–85 градусо-дней) (см. рисунок, г). Продолжительность этапа 7–8 сут. Головной мозг хорошо дифференцирован на отделы. Закончилось формирование не только глазных бокалов, но и хрусталиков, однако появления в них пигментных клеток не отмечено. Примерно 1/8 часть хвостового отдела отделяется от желточного мешка. В теле насчитывается 15–20 миомеров.

Шестой этап – пигментация глаз и начало пульсации сердца – наступает на 40–45-е сут развития (см. рисунок, д, е). Наблюдается интенсивный рост массы эмбриона. Примерно 1/6–1/7 часть хвостового отдела отделилась от желточного мешка. Головной отдел сформирован более рельефно и продолжает быть тесно прижатым к желточному мешку. В возрасте 45 сут начинается образова-

ние пигментных клеток глаза. Сгущение меланофор отмечено лишь по внутренней периферии глазного бокала. Обнаруживается сердечная моторика. Форменных элементов крови нет, и сердечная трубка перегоняет плазму с частотой 34–50 (в среднем 45) сокращений в минуту.

На 47–48-е сут существенных изменений в развитии эмбриона не отмечено. К этому возрасту в хвостовом отделе, отделившемся от желточного мешка, до анального отдела и вдоль дорсальной стороны тела начинает формироваться плавниковая складка в виде тонкой каймы. На 51–52-е сут развития (125 градусо-дней) вновь наблюдается всплеск активности органогенеза. В первую очередь это касается появления форменных элементов крови. Скопления эритроцитов отмечены в сердце и кроветворном мешочке, сокращающихся при небольшом сдвиге синхронности с частотой 50–62 (в среднем 58) удара в минуту. Наблюдается расширение плавниковой каймы, особенно в хвостовом отделе. Задняя часть тела, отделенная от желтка, совершает слабые и редкие движения. Голова продолжает быть тесно прижатой к желтку. Более интенсивно окрашена хроматофорами периферия не только глазного бокала, но и зрачка. В сформировавшихся слуховых пузырьках образовались отолиты. Появились зачатки грудных плавников. У отдельных эмбрионов по краю желточного мешка, примыкающего к телу, появляются мелкие разветвленные меланофоры. Еще через 3 сут у отдельных эмбрионов голова начинает отделяться от желточного мешка.

В возрасте 2 мес (140–145 градусо-дней) у зародышей развивается дыхательная сосудистая система. На желточном мешке появляется подкишечно-желточная вена, соединяющая подкишечную вену с венозным синусом сердца. Интенсивность пульсации сердца составляет 50–64 (в среднем 58) удара в минуту. Размеры грудных плавников 0,46 мм, положение их основания ближе к горизонтальному. По периметру желточного мешка (в районе подкишечно-желточной вены) пигментация слабая, но меланофоры крупные и хорошо разветвлены. Отдельные пигментные клетки появляются по бокам тела. На переднем конце головы развиваются обонятельные ямки. Жировые капли в большинстве своем слились в одну, диаметром 1,25–1,40 мм. У всех эмбрионов рыло отделено от желточного мешка. Хвостовая моторика более энергична.

Как было установлено В. В. Костюничевым (1997), температурная адаптация эмбрионов обского чира на стадии пигментации туловища значительно возрастает, что позволяет проводить их дальнейшую инкубацию даже в условиях теплых сбросных вод гидроэлектростанций при температуре 9–11°C.

В процессе инкубации икры анадырского чира мы также отмечали, что с завершением основно-

го органогенеза и на стадии пигментации туловища эмбриона повышению температуры воды в инкубационных аппаратах до 5–6°C не приводило к увеличению количества уродливых эмбрионов. Возможно, начиная с середины VI этапа эмбрионального развития температурная адаптация анадырского чира имеет и более высокий температурный порог, не нарушающий нормального хода эмбриогенеза. Однако при инкубации икры при повышенной температуре следует учесть, что на этапе развития дыхательно-сосудистой системы резко возрастает чувствительность эмбрионов к кислородному режиму. В это время в застойных зонах аппарата Вейса с содержанием кислорода в воде ниже 6 мг/л может происходить массовая гибель икры. По нашему мнению, реализовать ускоренную инкубацию икры анадырского чира при повышенной (выше 6°C) температуре воды возможно лишь с применением принудительной аэрации.

Через 79–80 сут грудные плавники эмбриона увеличиваются до 1 мм, впервые отмечено их движение синхронно сокращениям сердца. Частота пульсации сердца увеличивается до 60–72 (в среднем 66) ударов в минуту. Меланофоры развиты не только на боковой, но и на дорсальной стороне тела. Вдоль спины меланофоры располагаются попарно. Отдельные звездчатые меланофоры развиты и на теменной части головы. Вся верхняя часть тела приобретает зеленоватый оттенок. В глазах появляются иридоциты. К завершению VI этапа при сумме тепла 195–200 градусо-дней (85-е сут) происходит вылупление отдельных эмбрионов, главным образом имеющих аномалии в развитии. Еще через 12 дней (104–105-е сут) начинается вылупление первых нормально развитых личинок, массовое вылупление – по истечении 5–7 сут при сумме среднесуточных температур 260–265 градусо-дней, окончание – на 120–122-е сут (275 градусо-дней).

Рассматривая прикладной аспект результатов исследований, отметим также, что одним из важных моментов при искусственном воспроизводстве анадырского чира, влияющим на весь ход дальнейшего эмбрионального и постэмбрионального развития, является процесс транспортировки икры от места ее сбора до рыбоводного завода. В течение всех лет исследований икру чира транспортировали на II этапе развития в возрасте 1–9 сут. Выявлено, что на разных стадиях этапа икра характеризуется различной чувствительностью. Наибольшей устойчивостью к транспортировке отличается икра начальных стадий дробления, до возраста 4–5 сут. По мере трансформации бластомеров до стадий морулы чувствительность икры к механическому воздействию повышается. Наибольшая чувствительность наблюдается у икры на стадии поздней морулы, или морулы мелких клеток (по терминологии Ж. А. Черняева, 1968, 1973 и Ю. С. Решетникова и др., 1989). По-

лученные данные хорошо согласуются с выводами Т. И. Привольнева (1953), исследовавшего критические периоды в эмбриональном развитии у рыб различных групп. Отметим, что гибели оплодотворенной икры не наблюдалось при различных способах транспортировки воздушным и наземным транспортом. Следствие механического воздействия проявляется лишь в большем или меньшем проценте уродливых эмбрионов. При транспортировке икры позже 6 сут с момента оплодотворения количество аномально развитых эмбрионов увеличивается и достигает 90–95% при транспортировке икры в возрасте 9 сут (стадии, близкие к началу гастрულიции).

ВЫВОДЫ

1. Несмотря на генетическую обособленность анадырского чира от популяций вида водоемов Сибири, диапазон температурного оптимума инкубации и сроки прохождения этапов его эмбрионального развития в заводских условиях в целом соответствуют ранее установленным для обского чира.

2. Наиболее чувствительна к повышенным температурам (4–5°C и выше) икра на I, II и особенно на III этапе развития. С появлением оформленного эмбриона верхний диапазон температур, не нарушающий нормального хода эмбриогенеза анадырского чира, повышается до 5–6°C.

3. Отношение инкубируемой икры чира к содержанию кислорода в течение большинства этапов довольно лабильно. Гибель икры наблюдалась лишь при снижении в воде кислорода до 4–5 мг/л. Чувствительность эмбрионов к кислородному режиму резко возрастает к середине общего периода эмбриогенеза – с началом развития дыхательной сосудистой системы. В это время в застойных зонах аппарата Вейса, где насыщение кислородом ниже 6 мг/л, может наблюдаться массовая гибель икры.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданов В. Д. Эмбриональное развитие обского чира в естественных условиях // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб : тез. координац. совещ. по лососевидным рыбам. – Л. : Наука, 1983. – С. 16–17.
- Викторовский Р. М., Ермоленко Л. Н. Хромосомный набор чира и пыжьяна и вопросы дивергенции кариотипов сигов // Цитология. – 1982. – Т. 24, № 7. – С. 797–801.
- Головков Г. А. Первый опыт разведения чира // Рыбоводство и рыболовство. – 1962. – № 2. – С. 14–15.
- Головков Г. А., Коровина В. М., Лебедева Л. И. и др. Чир *Coregonus nasus* (Pallas) и перспектива его использования в рыболовстве // Изв. ГосНИОРХ. – 1967. – Т. 63. – С. 41–56.
- Кайданова Т. И. Сравнительно-кариологический анализ пяти видов сиговых рыб // Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры : Материалы II Все-

союз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. Ростов-на-Дону, 16–20 марта 1981 г. – М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. – С. 73–78.

Коровина В. М. О кормлении личинок чира в период перехода на активное питание // Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ. – 1962. – № 15. – С. 57–61.

Коровина В. М., Лебедева Л. И., Максимова Л. П. Зависимость роста и развития личинок чира *Coregonus nasus* (Pallas) от пищевого режима // Изв. ГосНИОРХ. – 1972. – Т. 63. – С. 57–73.

Костюничев В. В. Инкубация икры и получение ранних личинок сиговых в условиях сбросных теплых вод // Тр. ГосНИОРХ. – 1997. – Вып. 325. – С. 90–112.

Кравчук В. А. Опыт сбора и перевозки икры чира для рыбоводных целей // Науч.-техн. бюл. ВНИОРХ. – 1959. – № 8. – С. 42–45.

Красикова В. А., Ольшанская О. Л. Чир как объект акклиматизации // Вопр. ихтиол. – 1961. – Вып. 17. – С. 81–87.

Лебедева О. А. Эколого-морфологические особенности развития сиговых рыб : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1974. – 20 с.

Лебедева О. А. Эмбрионально-личиночное развитие чира *Coregonus nasus* (Pallas) и муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Продуктивность и рыбохозяйственное освоение водоемов Псковской области // Тр. ГосНИОРХ. – 1982. – Вып. 185. – С. 92–113.

Лебедева О. А. Температурные адаптации сиговых в период эмбрионального развития // Тр. ГосНИОРХ. – 1983. – Вып. 209. – С. 56–78.

Ольшанская О. Л., Красикова В. А. Наблюдения над молодью чира в аквариуме // Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ. – 1960. – № 10. – С. 40–43.

Привольнев Т. И. Критические периоды в развитии и их значение при акклиматизации рыб // Изв. ВНИРО. – 1953. – Т. 32. – С. 238–248.

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

Фролов С. В. Добавочные хромосомы в кариотипе чира // Цитология. – 1986. – Т. 28, № 2. – С. 215–218.

Черникова В. В. Физиологические показатели молоди чира, выращенной при различных температурах // Изв. ГосНИОРХ. – 1964а. – Т. 57. – С. 286–289.

Черникова В. В. Интенсивность дыхания молоди чира *Coregonus nasus* (Pallas), отношение ее к температуре, к содержанию кислорода и углекислоты в воде // Изв. ГосНИОРХ. – 1964б. – Т. 58. – С. 117–122.

Черняев Ж. А. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопр. ихтиол. – 1962. – Т. 2. – Вып. 3. – С. 457–462.

Черняев Ж. А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. – М. : Наука, 1968. – 93 с.

Черняев Ж. А. Размножение и развитие байкальского озерного сига *Coregonus lavaretus baicalensis* Dib. в связи с вопросом его искусственного разведения // Вопр. ихтиол. – 1973. – Т. 13. – Вып. 2 (79). – С. 259–274.

Поступила в редакцию 06.04.2007 г.

EMBRYONIC DEVELOPMENT OF ROUND-NOSED WHITEFISH *COREGONUS NASUS* (COREGONIDAE) AT THE ANADYR R. FISH HATCHERY

R. R. Yusupov, I. A. Bolotin

The results of long-term studies of *Coregonus nasus* (Pall.) in its embryonic period in conditions of a fish hatchery at the Anadyr River are presented in this paper. Through these studies, the duration of any embryonic stage and phase of this fish species is reported. The peculiar morphogenesis and organogenesis characteristics of this fish species at its embryonic stage of development are described. The temperature optimum thresholds are established for fish roe incubation, under which an embryo is developing safe. The recommendations are made regarding the due time interval of roe transportation from the site of its collecting to the fish hatchery.

Key words: the Anadyr River, round-nosed whitefish *Coregonus nasus*, embryogenesis, development stage, phase.