

## СВЕДЕНИЯ ОБ ЭМБРИОГЕНЕЗЕ И РАННЕМ ПОСТЭМБРИОГЕНЕЗЕ РУЧЬЕВОЙ ФОРЕЛИ (*SALMO TRUTTA CISCAUCASICUS DOROFEEVA*)

© А.В. ЯКИМОВ

ФГБУ «Запкасрыбвод», Нальчик

(статью представил академик АН ЧР Умаров М.У.)

*В работе приведены оригинальные сведения об эмбриональном и раннем постэмбриональном развитии ручьевой форели в условиях рек Кабардино-Балкарии.*

*Ключевые слова: ручьевая форель, эмбриогенез, постэмбриогенез, Центральный Кавказ.*

*In work original data about embryonic and early postembryonic development brown trout in conditions of the rivers of Kabardino-Balkariya are resulted.*

*Keywords: brown trout, embryonic and early postembryonic, the Central Caucasus.*

**Введение.** Популяции ручьевой форели в целом по России пребывают в критическом состоянии. Их оставшееся количество неизвестно, вследствие чего назрела необходимость составления для каждого субъекта РФ конкретных программ по их сохранению [1]. Обитающая в бассейне р. Терек ручьевая форель – жилая форма предкавказской кумжи (*Salmo trutta ciscaucasicus* Dorofeeva, 1967) [2] – вследствие жесткого антропогенного пресса также обнаруживает заметные тенденции к сужению и фрагментации ареала, сокращению численности локальных микропопуляций. Часто при сохранении облика «форелевых речек» в верховьях горных рек и их родниковых притоков форель отсутствует из-за барьеров, созданных гидростроительством и загрязнением низовий, нарушающих устоявшиеся миграционные процессы [3–5]. Компенсационные мероприятия зачастую сводятся к подмене радужной форелью, заводская технология выращивания которой хорошо отработана.

Между тем, сохранение популяций ручьевой форели как индикаторов благополучия территорий является одной из первостепенных экологических задач. Восстановление ее численности и организация действенной охраны требует детальных знаний по ее биологии и экологии. В связи с этим, нами с середины 90-х гг. прошлого столетия ведется всестороннее изучение ручьевой форели среднего Терека в условиях Центрального Кавказа [3–11]. В настоящем сообщении приведены оригинальные сведения по раннему онтогенезу этого вида.

**Материал и методика.** Из нерестовых бугров родниковых ручьев предгорья Кабардино-Балкарской Республики в декабре 1996 г. – январе 1997 г. взято более 3500 икринок, эмбрионов и зародышей. Материал брался как из практически идеальных нерестилищ, так и из загрязняемых бытовыми отходами. Значительная часть икры (более 1000 икринок) была доинкубирована в лабора-

торных условиях с поддержанием необходимых светового и температурного режимов. В одном варианте инкубирование осуществлялось с искусственной аэрацией при помощи микрокомпрессора, в другом – без принудительной аэрации. Получены практически все этапы развития ручьевой форели – от набухания икры до выклева личинок и перехода последних на смешанное и экзогенное питание. Стадии развития икры и свободных зародышей определялись по общепринятой схеме [12–14]. Кормление личинок осуществлялось вареным растертым яичным желтком. Морфология мальков изучалась по природному материалу.

**Результаты и их обсуждение.** Фенология развития ручьевой форели приведена в хронологическом аспекте.

18.12.96 г. Появление нерестовых бугров (=время откладки икры). Диаметр выкопанной из бугров икры 4,0–4,5 мм, в среднем 4,2 мм.

27.12.96 г. (9 день после откладки). Образование зародышевого кольца (рис. 1). Диаметр кольца 2,4–2,7 мм; четко просматриваются 3 концентрических круга – внутренний с мелкими, средний со средними и внешний с крупными жировыми каплями; зародышевая пластинка только намечается.

30–31.12.96 г. (12–13 день). Органогенез (рис. 2, а). В начале этапа длина эмбриона 2,0–2,5 мм, сомитов – 5–7, наблюдается закладка глазных пузырей. По ее окончании длина зародыша около 7,0 мм, сомитов 33–35, проявляются глазные бокалы и слуховые капсулы.

2–4.01.97 г. (15–17 день). Начало подвижного состояния зародыша и пульсации сердца (рис. 2, б, в). Сомитов 44–46, зачатки грудных плавников, в глазах хрусталики, зародыш начинает потягиваться. Появляется широкая плавниковая кайма.

4–5.01.97 г. (17–18 день). Появление подвижных форменных элементов крови (рис. 3). Степень васкуляризации желточного мешка составляет 2/3,

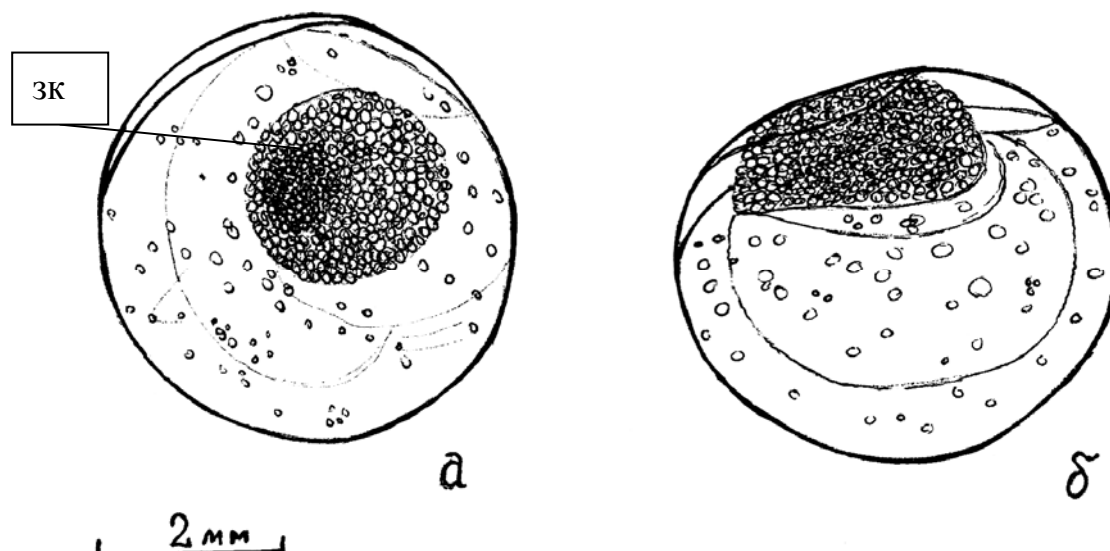


Рис. 1 (ориг.). Эмбриогенез ручьевой форели. Стадия образования зародышевого кольца: а – вид сверху, б – вид сбоку, зк – зародышевое кольцо

кровь красного цвета, усиливается пигментация глаз, видны зачатки ротового аппарата и жаберных дуг, наряду с левым приносящим кровеносным сосудом, появляется правый, сомитов 55–57.

10–12.01.97 г. (23–25 день). Печеночно-желточное кровообращение (рис. 4). Степень васкуляри-

зации желточного мешка – 5/6, глаза интенсивно пигментированы, просматриваются 4 пары жаберных дуг, видны предсердие и желудочек. Частота сердечных сокращений 69–70 уд/мин при температуре 8,0°C. Зародыш время от времени потягивается, совершает резкие и быстрые потряхивания. В

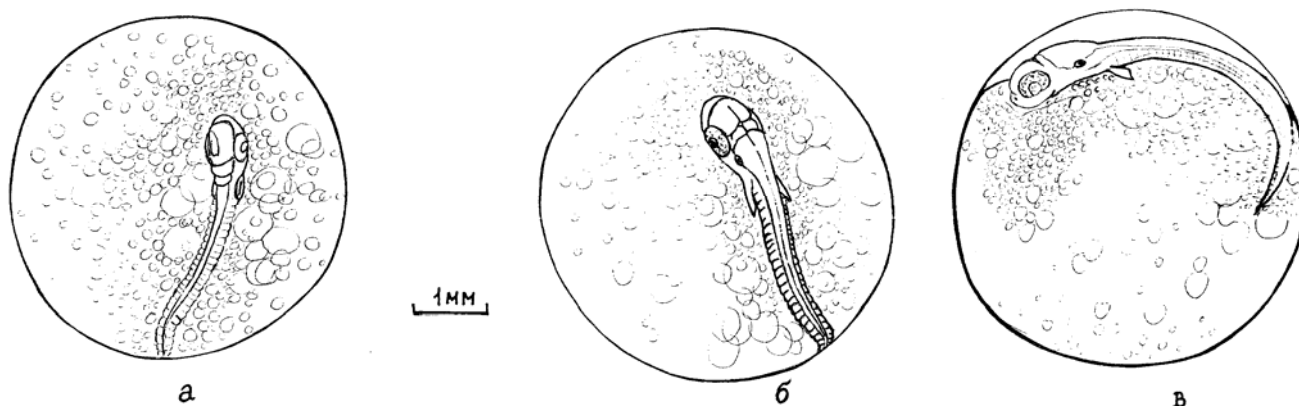


Рис. 2 (ориг.). Органогенез (а). Начало подвижного состояния зародыша (б, в)

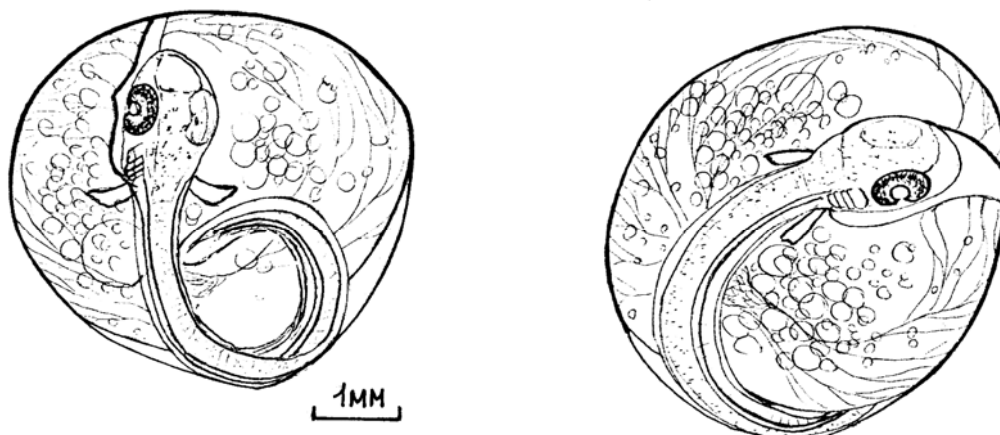


Рис. 3 (ориг.). Появление подвижных форменных элементов крови

полости тела четко просматриваются кишечник и мочевой пузырь.

21.01.97 г. – 16.02.97 г. (34–61 день). Подготовка к вылуплению и выход зародыша из оболочки (рис. 5). Средний диаметр яиц 4,43 мм. Сомитов 56–59 (туловищных 33–36, хвостовых 22–24), лучей в спинном плавнике 8–11, в анальном – 7–9. Длина зародыша 12,3–14,4 мм, в среднем 13,17 мм. Частота сердечных сокращений в среднем 69,9 уд/мин. Грудные плавники непрерывно двигаются. Меланофоры покрывают голову и спину перед спинным плавником.



Рис. 4 (ориг.). Поздний эмбриогенез. Печеночно-желточное кровообращение

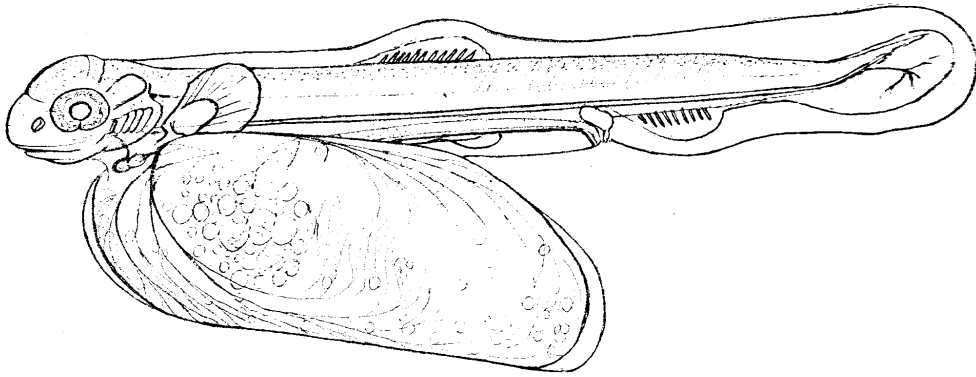


Рис. 5 (ориг.). Свободный зародыш после вылупления

28.01.97 г. – 16.02.97 г. (41–61 день). Начало дыхания свободного зародыша преимущественно за счет жаберного аппарата (рис. 6). Длина предличинки 16,58 (14,9–18,6) мм, резорбция желточного мешка – 1/3, рот приобретает конечное положение. Спинной плавник обособляется от плавниковой каймы, в нем просматриваются 10–13 лучей; в анальном – 9–11 лучей. Дыхание за счет жаберного аппарата – двигаются жаберные крышки. Тело почти полностью покрыто крупными и мелкими меланофорами. Предличинки избегают света, сбиваются в группы в углах аквариума.

Первая и вторая декады февраля (спустя около 2 мес. после откладки икры). Смешанное питание

(рис. 7). Резорбция желточного мешка – 2/3, длина личинок около 20 мм, масса 69,17 (53,5–89,9) мг. Лучей в спинном плавнике 11–13, анальном – 9–11, в брюшных – по 8 лучей. Остатки плавниковой каймы перед анальным и хвостовым плавниками. Тело приобретает желтоватый оттенок, пигментация усиливается. Жаберные крышки покрывают все жаберные дуги. Плавательный пузырь заполнен воздухом – личинки не заваливаются на бок.

Конец февраля – март (возраст 2,5–3 мес.). Переход на экзогенное питание (рис. 8). Длина личинок 22,21 (19,5–23,9) мм, масса 65,18 (41,8–91,4) мг, лучей в спинном плавнике 13–15, в анальном – 11–12. Личинки активно брали измельченный спе-

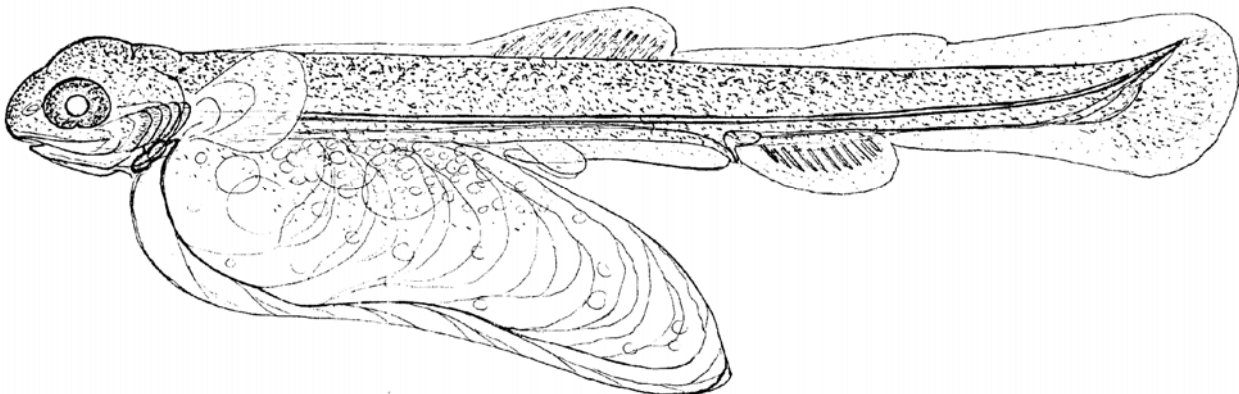


Рис. 6 (ориг.). Начало дыхания свободного зародыша преимущественно за счет жаберного аппарата

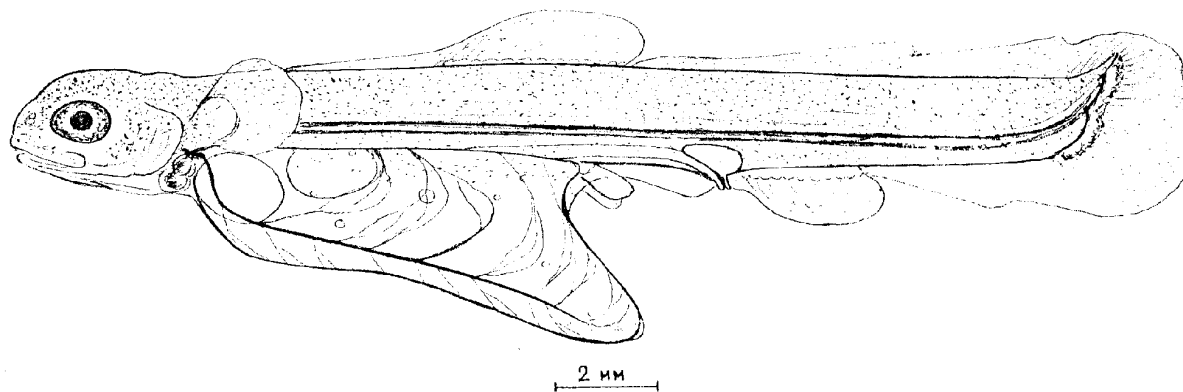


Рис. 7 (ориг.). Предличинка ручьевой форели. Переход на смешанное питание

циальный форелевый корм. Такие личинки в природе отмечаются во 2 декаде марта – начало апреля. Их возраст около 3 мес. с момента откладки икры; длина тела 21,53 (19,5–23,7) мм, масса 67,92 (44,4–89,7) мг, лучей в спинном – 12–14, анальном – 9–12. Остатки плавниковой каймы только у хвостового плавника. В кишечниках фрагменты боко-

плавов, мелких поденок, трипсы, имаго мелких двукрылых.

Апрель (возраст – от 3 мес. после откладки икры). Мальковый период (рис. 9). Длина тела в среднем 26,28 мм, масса 123,85 мг. Лучи в плавниках дифференцированы на неветвистые и ветвистые, в спинном – 13–15, анальном – 10–13 лучей.

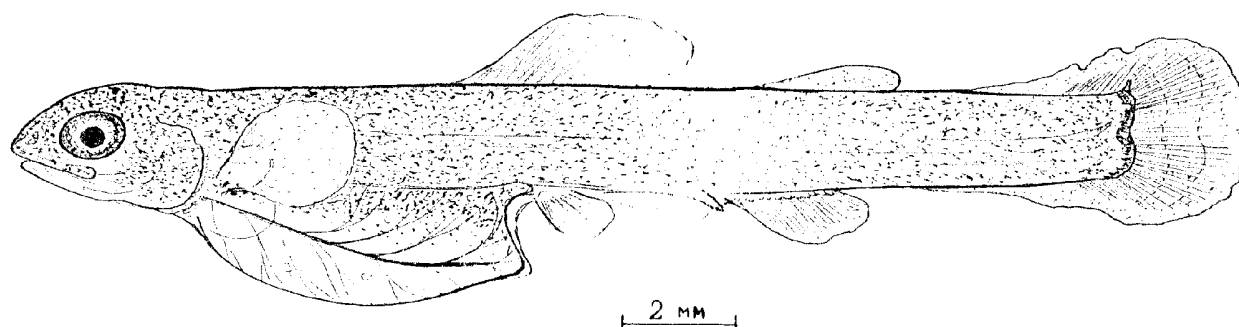


Рис. 8 (ориг.). Личинка ручьевой форели. Переход на экзогенное питание. Подготовка к выходу из нерестового бугра

Появляется чешуя. Тело сильно пигментировано, появляются крупные фоновые пятна на спине и по бокам (11–12 на левом боку). Жировой плавник нежно-оранжевого оттенка. Исчезают остатки плавниковой каймы.

Продолжительность эмбрионального развития до вылупления в условиях эксперимента (доинку-

бирования) при температуре 7–9°C составила 35–61 сутки. Растяннутость сроков выклева, скорее всего, связана с условиями эксперимента. В отсутствии дополнительной аэрации выклев произошел на 35–40-е сутки. В варианте с аэрацией вылупление, начавшееся также с 35-х суток, практически прекратилось, и только отключение аэрации (на 61-е

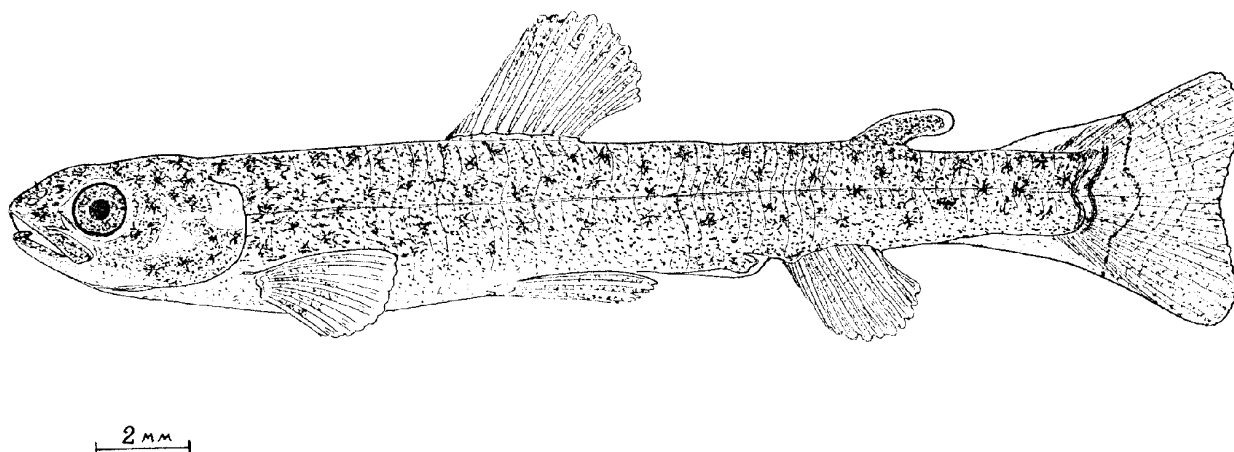


Рис. 9 (ориг.). Малек ручьевой форели сразу после выхода из нерестового бугра

сутки после откладки икры) позволило в последующие несколько дней довести выклев до конца.

В естественных оптимальных условиях вылупление, очевидно, идет в более сжатые сроки: практически одновозрастная выборка в 170 личинок с длиной тела 20,4–24,3 мм и резорбцией желточного мешка наполовину нами получена из одного нерестового бугра. При заилении в одном бугре отмечалась разновозрастность – от ранних стадий эмбриогенеза до личинок. Попытки доинкубирования такой икры заканчивались ее гибелью.

Полная резорбция желточного мешка у личинок в ручьях наблюдается через 1,5–2 мес. после выклева зародышей. Все это время они находятся в нерестовых буграх, проявляя отрицательный фототаксис. В марте – начале апреля происходит выход молоди из нерестовых бугров. Мальки скапливаются на небольших затончиках и участках с умеренным течением и песчано-каменистым дном. При опасности прячутся под крупные камни, в складках рельефа дна и среди водных растений. По мнению ряда авторов, именно личиночный период в жизни лососевых является наиболее критическим [14, 16–18]. Миграция и вообще любые перемещения личинок и мальков этих рыб происходят в основном ночью.

Сравнивая полученные результаты по ручьевой форели с работами Д.А. Павлова [14, 15] с другими формами вида *Salmo trutta* L. (кумжа и озерная форель Севера), мы не отметили существенных морфологических различий на разных этапах развития, кроме размерных: в нашем случае свободные зародыши и личинки оказались несколько мельче. Так, к периоду смешанного питания личинки ручьевой форели достигали 20 мм длины против 22,0–24,0 у озерной, а при переходе на смешанное питание длина личинок ручьевой форели была в пределах 19,5–23,9 мм, тогда как у озерной форели – 25,0–27,0 мм.

В ходе исследований нами отмечен ряд отклонений в развитии ручьевой форели. Аномалии у эмбрионов и личинок проявились в искривлении и закручивании тела, непропорциональном телосложении, отклонениях в формировании сердечно-сосудистой системы, плавников, в образовании двойных зародышей с общей кровеносной системой и т. д. (рис. 10–13) Фактически все эти уродства отмечаются в нарушенных местообитаниях и, как справедливо замечено [19, 20], связаны с заморными явлениями, возникающими в нерестовых буграх. Эмбрионы с такими уродствами в массе отходят до стадии вылупления, не доживая до малькового состояния.

В условиях эксперимента удалось отследить эмбриогенез и выклев двух аномально развивающихся зародышей, взятых из загрязненных нерестовых бугров. У одного из них (рис. 11) желточный мешок имел поперечную перетяжку, передняя часть которого была меньше задней. Левый глаз с гематомой, в области темени два крупных кровяных пятна. Большая часть капилляров выведена из кровообращения и пустует. Сердце двухкамерное,

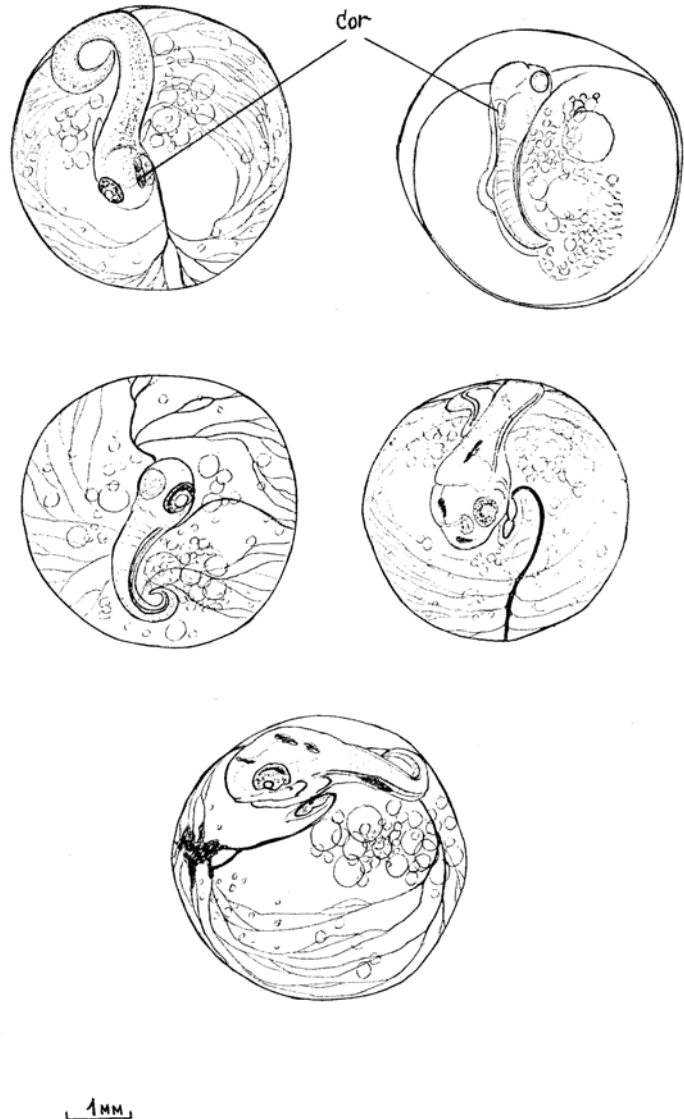


Рис. 10 (ориг.). Различные аномалии на ранних стадиях развития ручьевой форели

но предсердие крупнее желудочка. Печеночно-желточная вена перед впадением в сердце разветвлена. Грудные плавники развиты неравномерно – левый меньше правого, причем правый расположен на желточном мешке. Хвостовой отдел загнут вверх и влево. Нижняя челюсть срослась со стенкой желточного мешка. Второй зародыш (рис. 12) также имел деформированные грудные плавники, изогнутый хвостовой отдел, прикрепленную к оболочке желточного мешка нижнюю челюсть. Дополнительно на заднем крае желточного мешка был виден разрыв и частичный выход желтковой массы.

Как редкое явление у лососевых, особого внимания заслуживает случай с двойным эмбрионом (рис. 13). Диаметр яйцевой оболочки – 4,3 мм, длина левого зародыша – 4,8 мм, правого – 3,5 мм. Левый эмбрион с хорошо оформленными грудны-



Рис. 11 (ориг.). Аномалии развития ручьевой форели. Свободный зародыш: вид сбоку и сверху



Рис. 12 (ориг.). Аномалии развития ручьевой форели. Свободный зародыш

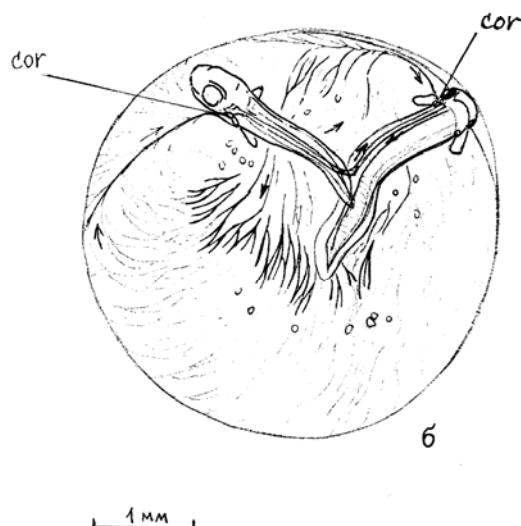
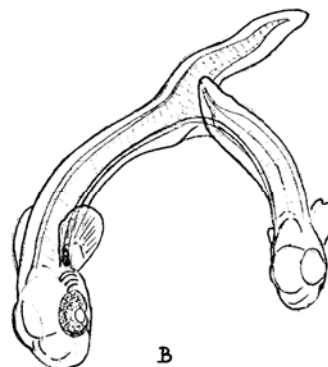


Рис. 13 (ориг.). Аномалии развития ручьевой форели. Сиамские близнецы (а – общий вид, б – вид сверху, в – отпрепарированный двойной зародыш)

ми плавниками, пигментированными глазами. Задний отдел тела искривлен. Сердце имеется, но оно небольшое и не сокращается. У правого зародыша глаза не пигментированы, развит только левый грудной плавник, но сердце оформленное, функционирующее. Кровеносная система обоих зародышей общая, при этом вся нагрузка лежит на сердце правого. Кровь, двигаясь по спинному сосуду левого зародыша, переходила в брюшной сосуд правого зародыша, далее – в действующее сердце. Помимо этого, каждый эмбрион имел с левой стороны свою подкишечно-желточную вену.

Подобного рода отклонение в развитии отмечено у семги и радужной форели [15, 21, 22]. Случаи появления таких аномалий различные авторы [15, 19, 20, 23, 24] связывают либо с воздействием высоких температур воды, либо комбинированным воздействием отрицательной температуры и дефицита кислорода на начальных этапах развития. Формирование личинок-двойников также может

происходить из-за нарушения связи между клетками на стадии двух бластомеров [15].

### Выводы

1. Продолжительность эмбрионального развития ручьевой форели в условиях эксперимента при температуре 7–9°C составила 35–61 сутки. Дополнительная аэрация в период позднего эмбриогенеза, устраняя необходимый фактор гипоксии, приводит к растягиванию выклева.

2. Выявленные этапы раннего онтогенеза ручьевой форели свидетельствуют об отсутствии принципиальных отличий от таковых проходной кумжи и озерной форели. В связи с этим, можно говорить о возможности применения технологии выращивания кумжи при налаживании компенсационного воспроизводства ручьевой форели.

3. Аномалии развития ручьевой форели отмечаются в нарушенных местообитаниях и проявляются в виде морфологических и физиологических отклонений.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: АСТ, 2001. 862 с.
2. Дорощева Е.А. Систематика и история расселения европейских лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии, 1998. Т. 38. Вып. 4. С. 437–447.
3. Хатухов А.М., Якимов А.В. К экологии и биологии ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario* L.) в условиях Кабардино-Балкарии // Межведомст. тематич. сб. научн. тр.: Вопросы экологии и растениеводства. Нальчик: КБГУ, 1997. С. 156–164.
4. Хатухов А.М. Раздел 3. Рыбы / Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик: Эль-Фа, 2000. С. 132–148.
5. Якимов А.В. Экология и биология ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario* L., 1758) в условиях Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии). Автореф. дисс... к.б.н. Ростов н/Д: АЗНИИРХ, 2002. 24 с.
6. Хатухов А.М. О рыбах бассейна Терека // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар: КубГУ, 1998. С. 131–132.
7. Хатухов А.М., Якимов А.В. Высотный аспект в характере нереста ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario* L.) на Центральном Кавказе // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Мат. XV межреспубл. н.-п. конф. Краснодар: КубГУ, 2002. С. 162–163.
8. Якимов А.В. Питание ручьевой форели в условиях предгорья Кабардино-Балкарии // Сев.-Кав. регион. научн. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Перспектива – 99». Нальчик: КБГУ, 1999. С. 270–272.
9. Якимов А.В. Некоторые сведения о раннем онтогенезе ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario* L.) в условиях КБР // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар: КубГУ, 2001. С. 142–144.
10. Якимов А.В., Хатухов А.М. О некоторых итогах комплексного изучения ручьевой форели (*Salmo trutta morpha fario* L.) в бассейне среднего течения Терека // Прикаспийский регион: человек и природная среда: Материалы заочной научной конференции 20 июня 2001 г. / Ассоциация университетов прикаспийских государств. Элиста: КалмГУ, 2003. С. 63–65.
11. Якимов А.В., Хатухов А.М., Позняк В.Г. Биотопическое распределение ручьевой форели *Salmo trutta ciscaucasicus* Dorofeeva, 1967 (*Salmonidae*) в водоемах Кабардино-Балкарской Республики // Материалы 4-й Международной заочной научной конференции «Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов». Элиста: КГУ, 2006. С. 134–136.
12. Соин С.Г. Эколого-морфологические особенности развития лососевидных рыб // Лососевидные рыбы. Сборник научных трудов. Л.: Наука, 1980. С. 6–17.
13. Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1981. 208 с.

14. Павлов Д.А. Морфологические особенности эмбрионально-личиночного развития проходной и озерной кумжи *Salmo trutta* // Зоол. журнал. Т. 63. 1984. С. 707–719.
15. Павлов Д.А. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 1989. 216 с.
16. Elliott J.M. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. The critical time for survival // J. Anim. Ecol., 1989. 58, №3. P. 987–1001.
17. McCart P. Behaviour and ecology of sockeye salmon fry in the Babine Rives // J. Fish. Res. Board Canada, 1967. 24, №2. P. 375–428.
18. Moore A., Potter E.C.E. The movement of a river trout, *Salmo trutta* L., smolts through a river estuary // Fish. Manag. and Ecol., 1994. 1, №1. P. 1–14.
19. Зорбиди Ж.Х. Экология ранних стадий развития кижуча *Oncorhynchus kisutch* поздней расы // Вопр. ихтиол., 1988. 28, №1. С. 70–75.
20. Помазовская И.В., Федорова Н.В. Влияние гербицидов на эмбриональное развитие форели // Пробл. вод. токсикол. Петрозаводск, 1988. С. 57–59.
21. Laale H.W. Polyembryony in teleostean fishes: double monstrosities and triplets // J. Fish. Biol., 1984. Vol. 24. № 6. P. 711–719.
22. Tomasik L., Wawrzyniak W., Winnicki P. Oxygen deficiency and negative temperature as teratogenic factors in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) // Acta ichthyol. et piscator, 1982. Vol. 12, № 2. P. 93–100.
23. Cooper A.C. The effect of transported stream sediments on the survival of sockeye and pink salmon eggs and alevin // Bull. Internat. Pacif. Salmon. Fish Commiss, 1965. №18. 71 p.
24. Olsson T.J., Persson B.-G. Effect of deposited sand on ova survival and alevin emergence in brown trout (*Salmo trutta*) // Arch. Hydrobiol., 1988. 133, №4. P. 621–627.