

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СИГОВЫХ РЫБ (Coregonidae) КАК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ “ПАГОФИЛЬНОЙ” ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

© 2013 г. Ж. А. Черняев

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
117071 Москва, Ленинский просп., 33
e-mail: gerarchernyaev@mail.ru*

Поступила в редакцию 31.04.2012 г.

Исследования условий размножения и эмбрионального развития шести видов сиговых рыб выявили возможность нормального развития их оплодотворенной икры, замороженной в лёд нерестового водоема. Этому способствует крайне низкая дыхательная активность зародышей в ранний период эмбриогенеза (с этапа дробления до этапа органогенеза). Низкий уровень потребления кислорода и выделения углекислого газа является адаптацией к слабой диффузной газопроницаемости льда. Основным регулятором темпа эмбрионального развития сиговых рыб является не температура, а интенсивность и периодичность солнечного света. Без солнечного света, служащего облигатным внешним фактором, нормальный процесс развития невозможен. В экспериментальных условиях, при близких к нулевым значениям температуры воды или во льду, нормальный морфогенез эмбрионов байкальского омуля и севанского сига проходил при освещенности в 50–300 лк. Обнаруженный в водорастворимой части желтка яйцеклетки сиговых рыб пигмент – гемопротеид цитохром β_{560} , являясь биохимическим маркером икры рыб сем. Coregonidae, скорее всего осуществляет протекторные (антиоксидантные) функции, препятствуя спонтанному окислению жировых включений зародыша. При недостатке кислорода внутри ледяной капсулы цитохром β_{560} , возможно, обеспечивает окислительные процессы тканевого дыхания зародыша. Жировая капля, сохраняемая до момента вылупления, уже в качестве временного гидростатического органа способствует плавучести личинок в период постэмбрионального метаморфоза. Она служит также энергетическим запасом после ската личинок с нерестилищ вплоть до момента их перехода на экзогенное питание зоопланктоном. Сообразуясь с экологическими особенностями размножения и развития, выявленными морфогенетическими, физиологическими и биохимическими особенностями, предлагается отнести все описанные к настоящему времени 26 видов сиговых рыб к “пагофильной” группе размножения.

Разнообразие условий нереста и развития рыб на ранних стадиях оттогенеза позволило С.Г. Крыжановскому (1948) классифицировать рыб по экологическим особенностям размножения. **Пелагофилы** – рыбы, эмбриогенез которых проходит в свободном парении в толще водной среды или у ее поверхности (нейстон). **Фитофилы** выметывают икру на живой или отмерший растительный субстрат. **Литофилы** откладывают икру на каменистую поверхность россыпью, либо кладкой, а **псаммофилы** рассеивают икру в песке. **Остракофилы** размещают икру в мантийную полость двусторчатых моллюсков или под панцирь крабов. Группа **живородящих** рыб, вынашивающая развивающуюся икру в полости тела до вылупления зародышей из оболочки, является особой экологической группой. Ученик и последователь

С.Г. Крыжановского – Е.К. Балон разработал наиболее полную классификацию **репродуктивных групп** рыб (Balon, 1975, 2002). Все известные виды рыб объединены им в три этологические секции: 1) **не охраняющие** икру, 2) **охраняющие** икру и 3) **вынашивающие**. Первая этологическая секция подразделена на две экологические группы – разбрасывающие икру и прячущие. Вторая секция рыб, **охраняющих** кладки икры, подразделена на проявляющих заботу о кладке и прячущих икру – гнездящихся. Третья этологическая секция – **вынашивающие** – также подразделена на две экологические группы: вынашивающие вне полости тела, включая ротовую полость (cichлиды, Cichlidae) и желудок (сомовые, Siluridae), и вынашивающие внутри полости тела (живородящие). В каждую экологическую группу входит

несколько репродуктивных гильдий (reproductive guilds), характеризующихся типом нерестового субстрата и особенностями раннего онтогенеза.

По мнению Балона, эволюция способов размножения рыбообразных происходила с Нижнего Кембрия от пелагофильного типа к охраняющим и вынашивающим потомство видам рыб, начиная с Силура. Концепция репродуктивных гильдий в определенной степени находится в корреляции с эволюцией стратегий размножения рыб, состоящей в переходе от мелких и незащищенных яиц рыб с высокой плодовитостью производителей к способу размножения рыб с крупной икрой и низкой плодовитостью самок. Крупная икра и вылупившаяся из нее молодь оснащена более эффективными механизмами защиты от внешних неблагоприятных факторов по сравнению с рыбами, размножающимися по личиночному типу с мелкой икрой. Данный подход позволил Балону (Balon, 1975) вслед за Б.С. Матвеевым (1940) и Т.С. Рассом (1948) обосновать существование двух типов онтогенеза – прямого (direct) и непрямого (indirect), т.е. мальковый и личиночный типы постэмбрионального развития.

У икринок и эмбрионов перечисленных выше экологических групп рыб имеются приспособления к особенностям условий развития: прочность и диаметр первичной и степень клейкости вторичной оболочек (Зотин, 1961; Рубцов, Черняев, 1979), размеры перивителлинового пространства и соотношение масс плазмы и желтка зародыша, определяющие темп и тип эмбриогенеза. Различная степень окраски икры и состав каротиноидных пигментов (Макеева, 1992; Микулин, 2000) также определяют уровень пассивной сопротивляемости зародышей рыб внешним повреждающим факторам среды.

Нерест большинства пресноводных рыб происходит весной и летом. Особняком стоят нерестящиеся осенью сиговые рыбы. О.А. Лебедевой (1974) было показано, что при равных прочих условиях более интенсивно пигментированная икра сиговых рыб медленнее развивалась по сравнению с менее окрашенной каротиноидными пигментами. Структура и состав желтка, наличие, количество и расположение жировых капель, степень пигментации и состав пигментов яйца, отношение к водо- и газообмену зародыша с внешней средой, реакция зародыша на температурный фактор определяют возможные границы условий размножения. Минеральный состав водной среды, pH, световое и механическое воздей-

ствие также влияют на эмбриогенез сиговых рыб (Мешков, Лебедева, 1976).

Познанию и осмыслению аспектов, связанных с особенностями экологических групп размножения рыб, посвящены работы авторов, продолживших разработки С.Г. Крыжановского (1948) и В.В. Васнецова (1953). Это исследование А.И. Зотина (1961), М.В. Гулидова (1963), И.И. Смольянова (1957, 1966), С.Г. Соина (1968, 1981), А.И. Смирнова (1975), Б.М. Медникова (1962), А.Е. Микулина (1978, 2000), В.В. Махотиной (1982), П.Н. Резниченко (1982), А.П. Макеевой (1992), Д.А. Павлова (2007) и ряда других отечественных и зарубежных исследователей эмбриологии рыб.

Сиговые рыбы выработали адаптации к выживанию в условиях отрицательных температур и предотвращению замерзания воды в протоплазме клеток. Настоящая работа посвящена механизмам выживания икры осеннерестующих сиговых рыб. Ее цель – упорядочение и систематизация эколого-морфологических данных исследований эмбрионально-личиночного развития этой важной для пресноводных экосистем группы рыб. Стимулом к изучению экологии размножения сиговых рыб послужили фундаментальные исследования Л.К. Лозина-Лозинского (1972), выполненные на насекомых и беспозвоночных.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОГЕНЕЗА СИГОВЫХ РЫБ

Наши исследования охватывали размножение и развитие байкальского омуля (*Coregonus autumnalis* Pallas, 1776), байкальского озерного сига (*C. lavaretus* Linnaeus, 1758), весеннерестующего баунтовского сига (*C. l. baunti* Muchomedijarov, 1948), обыкновенного валька (*Prosopium cylindraceum* Pallas, 1784) и переславской ряпушки (*C. albula* Linnaeus, 1758) (Черняев, 1971, 1982, 1984, 1990, 2007; Черняев, Пичугин, 1999; Русанов и др., 2003). Икра всех этих видов рыб при нересте осенью, во время шугохода и ледостава, после оплодотворения и набухания способна вмерзать в лед и нормально развиваться до весны вплоть до вылупления жизнеспособных личинок. Эти данные подтверждаются наблюдениями В.Д. Богданова (1983, 2006) за условиями размножения и развития пеляди (*C. peled* Gmelin, 1789), чира (*C. nasus* Pallas, 1776), тугуна (*C. tugun* Pallas, 1814) и сига-пыжьяна (*C. lavaretus pidschian* Gmelin, 1788) в бассейне р. Манья – притока Нижней Оби. Результаты этих исследований подтверждают наблюдения И.Г. Юданова (1939),

констатировавшего промерзание нерестилищ (до глубины 1,5 м) обской ряпушки (*C. sardinella* Valenciennes, 1848) без губительных последствий для потомства.

Согласно исследованиям К.И. Мишарина (1953), до 60% нерестилищ байкальского омуля, нерестующего в реках – притоках оз. Байкал: Верхняя Ангара и Кичера, промерзают до дна. В зимний период этим автором на свободных ото льда нерестилищах омуля 72% развивающейся икры было обнаружено приклеенной к крупной гальке при скорости течения 70–80 см/с, 12% к мелкой гальке (скорость течения воды 50–60 см/с), 5% икры было расположено на песке (скорость течения 10–30 см/с) и 11% на иловых отложениях (скорость течения воды до 10 см/с). По нашим данным (Черняев, 1971), на значительной части нерестилищ байкальского озерного сига, расположенных на прибрежных песках зал. Мухор в Малом Море Байкала (Крогиус, 1933), его икра вмержает в нарастающий до дна лёд, пассивно защищаясь от выедания донными широколобками (*Cottidae*), бокоплавами (*Gammaridae*) и планариями (*Turbellaria*).

Установлено (Зюсько и др., 1992; Русанов и др., 2003), что нерест валька (*P. cylindraceum* Pallas, 1784) происходит непосредственно в момент шугохода, перед ледоставом реки. Крупная (диаметром 4–6 мм) икра валька имеет соотношение объемов плазмы зародыша с желточным мешком порядка 1/70 и обширное перивителлиновое пространство, как у икры хариусовых (*Thymallidae*) (“полилецитальный” тип). У сиговых рыб обычное соотношение плазменного бугорка к объему желтка колеблется в пределах 1/3–1/30 (Мешков, Лебедева, 1976). Икра валька развивается по “хариусовому” пути (Соин, 1981), т.е. чрезвычайно чувствительна к резким механическим воздействиям на этапах органогенеза и обрастания желтка перидермой зародыша при эпиболии. Она прочно вмержает в толщу льда и весь остальной период развития проходит в неподвижном состоянии, что обеспечивает ей защиту от механических воздействий, приводящих к разрыву цитоплазматической оболочки желтка и гибели зародыша. Близкими параметрами строения икры характеризуются ещё два вида сиговых рыб – чир (*C. nasus* Pallas, 1776) и муксун (*C. muksun* Pallas, 1814), откладывающие свою достаточно крупную икру также в момент ледостава. Такая адаптация спасает икру от выедания рыбами и водными беспозвоночными, а также предохраняет зародыш от зимних заморных явлений, сопряженных с низким содержанием кислорода, высокими кон-

центрациями в воде гуминовых кислот и других продуктов разложения органических веществ, включая техногенные загрязнения от промышленных предприятий.

Следует отметить, что искусственное воспроизводство названных видов сигов сталкивается с высокой смертностью икры при инкубации в проточных (водоструйных) аппаратах Вейса по причине гидравлического удара по перемешиваемой массе икры. Подаваемая в аппарат под напором вода приводит к разрыву цитоплазматической оболочки желтка эмбриона, особенно на этапе обрастания желтка бластодермой зародыша.

Подавляющее число сиговых рыб нерестует осенью и зимой, и их икра весь зимний период развивается чаще всего подо льдом. Встречается некоторые виды сиговых, сохранившие признаки своих тепловодных предков и нерестующие в весенний период (в марте-апреле), как это происходит у баунтовской ряпушки (*C. lavaretus bauntii* Muchomediarov, 1948), но все же подо льдом (Мухомедиаров, 1948; Решетников 1980; Черняев, Пичугин, 1999). Канадские ихтиологи (Hénault, Fortin, 1990), исследуя размножение ряпушки Артеди (*C. artedii* Lesueur) в Корочьем озере (Lac des Ecorces) в провинции Квебек, выявили, что нерест данного вида происходит с конца мая до середины июня на глубинах свыше 20 м, ниже зоны температурного скачка, при температуре 5,7°–6,8° С. Развитие икры продолжается 72 сут в жидком поверхностном иле при содержании кислорода 7,52–11,04 мг/л. Вылупление личинок длиной 9,9 мм происходит в августе при температуре воды у поверхности 24°С.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ВО ЛЬДУ

И.Г. Юданов (1939), исследуя размножение ряпушки в Обской губе, установил, что оплодотворенная в период ледостава икра способна вмержать в лёд, переносить отрицательные температуры, и весной из нее вылупляются жизнеспособные личинки. Кроме того, им было высказано предположение, что время вылупления определяется интенсивностью солнечного света.

В экспериментах по воздействию близких к 0 °С отрицательных температур на развивающуюся икру байкальского омуля на этапе органогенеза (Черняев, 1971) были получены следующие результаты. Быстрое вмораживание в лёд при экспозиции 2 ч и температуре до –4 °С обеспечивало 100%-ную выживаемость эмбрионов омуля, но при медленном вмораживании в лёд до –2 °С гибель икры составила 85%. При сни-

жении температуры до -6°C как при быстром, так и при медленном замораживании происходит полная гибель зародышей из-за оттока перивителлиновой жидкости при 0°C сквозь оболочку икры наружу. При быстром вмораживании также наблюдается обезвоживание перивителлинового пространства, но инкапсулирование в лёд наступает столь быстро, что оболочка икры остается практически сферической, она не соприкасается с телом эмбриона, что препятствует процессу обморожения тканей зародыша. Температура же -6°C даже для подвижного эмбриона является летальной. В природных условиях переход икры в "пагон" происходит на более ранних этапах развития: оплодотворения, набухания и начальных стадиях этапа дробления бластодиска. Вмораживание происходит при наивысших значениях тургора оболочек икры, выдерживающих нагрузку на раздавливание в 1.5–2 кг, как это было установлено для икры байкальского омуля и озёрного сига (Черняев, 1971, 1974, 1982, 1990; Tcherniaev, 1977).

Механизмы, предохраняющие организм животных от повреждающего воздействия низких и отрицательных температур, были всесторонне рассмотрены Л.К. Лозина-Лозинским (1972) для беспозвоночных животных и насекомых. Этим исследователем было показано, что при быстром охлаждении тканей организма внешняя кристаллизация воды ограничивает степень переохлаждения внутриклеточной протоплазмы. Одновременно повышение вязкости протоплазмы при выходе молекул воды через клеточные мембраны в межклеточное пространство приводит к значительному снижению порога переохлаждения, а замерзание протоплазматической жидкости в клетках тканей животных может вообще не наступить.

Устойчивости зародыша к переохлаждению способствует присутствие в желтке ненасыщенных жирных кислот, мукополисахаридов, пигментов, препятствующих образованию зачатков кристаллов льда – нуклеусов. Де Фриз (De Vries et al., 1982) установил, что низкая точка замерзания жидкостей тканей антарктических рыб, существующих в морской среде с температурой ниже -3°C , обусловлена биохимическими соединениями – антифризами (гликопептидами), состоящими из повторяющихся трёх аминокислот (аланин – аланин – треонин) и дисахаридом, ковалентно связанным с третьей аминокислотой (треонином). Отличие данных антифризов заключается главным образом в длине цепочки молекул. Самая крупная молекула имеет молекуляр-

ную массу в 33700 дальтон, а самая мелкая – 2600 дальтон. Эти соединения адсорбируют молекулы воды на центрах кристаллизации, препятствуя образованию в протоплазме клеток зачатков кристаллов – нуклеусов, увеличивая антифризную устойчивость тканей в 200–300 раз по сравнению с растворами той же концентрации, но лишенными гликопептидов. Установлено, что на ранних стадиях развития устойчивость к переохлаждению различна: наиболее устойчивыми являются самые ранние и самые поздние этапы эмбриогенеза (Истмен, Де Фриз, 1987). В икре сиговых рыб аналогичных антифризов не обнаружено, но высокое содержание белков, жиров и углеводов в желтке (Kamler, 1992) и особенно мукополисахаридов в перивителлиновой жидкости, по нашему мнению, должно способствовать ее высокой антифризной устойчивости. Больше половины жировых включений в икре сиговых рыб составляют холестерин и лецитин (Петренко, 1977).

Известно, что теплопроводность льда (как и светопроводимость) довольно высока, и если его поверхностные слои, в зависимости от толщины снегового покрова, являются зоной теплотерь в атмосферу, то придонные участки льда получают тепло от воды подруслового потока, либо придонных водных масс, имеющих положительную температуру. Тем самым икра сиговых рыб, находясь в толще льда, защищена от вымерзания тепловым потоком, направленным от дна к поверхности водоема.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЭМБРИОГЕНЕЗ СИГОВЫХ РЫБ

Для всех рыб, нерестующих как весной, так и осенью, действует общая закономерность, когда повышение температуры воды в естественных пределах вызывает ускорение процесса развития, а снижение температуры ведет к его замедлению. Однако для осенненерестующих сиговых рыб на ранних этапах развития наблюдалась обратная зависимость: повышение температуры воды в пределах $2-4^{\circ}\text{C}$ приводило к замедлению процесса обрастания желточного мешка бластодермой зародыша и образования миотомов (Colby, Brooke, 1970; Лебедева, 1974; Черняев, 1982; Городилов, 1988). Выявлена следующая закономерность: для нерестующих осенью сиговых рыб возможно развитие эмбрионов и вылупление жизнеспособного потомства при повышенных значениях температуры в случае, если начальные этапы эмбриогенеза проходят на фоне снижения температуры, что соответствует динамике изменений естественно-го режима развития (Мунтян, 1976).

На примере байкальского омуля исследовалось воздействие температур 0.5 °C и 3.0 °C на эмбриогенез. Было установлено, что при 3 °C дробление бластодиска проходит за 9 сут, а при 0.5 °C за 14 сут, или на 5 сут дольше, т.е. на этапе дробления воздействие низкой температуры аналогично реакции икры весенненерестующих рыб. На последующем этапе обрастания желтка (эпиболлии) воздействие повышенных температур на зародыши сиговых рыб вызывало замедление процесса эпиболлии клеточного материала. Так, при температуре 0.5 °C процесс обрастания до замыкания желточной пробки завершился за 16 сут, а при температуре 3.0 °C за 18 сут, т.е. на 2 сут дольше (Черняев, 1982). Г.М. Игнатьева (1979) также показала, что в относительных единицах τ_0 (детлафах) продолжительность обрастания желточного мешка у таких рыб, как пелядь и чир, при повышении температуры инкубации увеличивается. Замедление темпа развития при повышении температуры воды для осенненерестующих рыб, вероятно, является адаптацией, предохраняющей от преждевременного вылупления личинок из оболочек и выхода их во внешнюю среду в непригодных для выживания условиях (Черняев, 1968; Городилов, 1988). Аналогичную реакцию на повышенные температуры во время метаморфоза рачков *Calanus finmarchicus* в Баренцевом море наблюдал Б.М. Медников (1962). В ряде случаев жизнедеятельность пойкилотермных (экзотермных) организмов относительно независима от температуры окружающей среды, а более низкие температуры у холодолюбивых животных вызывают более высокий уровень метаболизма (Слоним, Ибрагимова, 1980).

При 3 °C сегментация мезодермы эмбриона проходит быстрее, чем при более низкой температуре. К моменту замыкания желточной пробки при 3 °C в теле зародыша насчитывается 16–17 миотомов, а при 0.5 °C – 14–15. При низкой температуре 0.5 °C процесс сегментации заканчивается на 73-е сутки развития при наличии в теле эмбриона 70–71 сегмента. При более высокой температуре 3.0 °C относительное замедление темпа развития на 45–50-е сутки прекращается, эмбриогенез снова ускоряется и сегментация тела зародыша завершается на 60–61-е сутки развития. Количество миотомов при этом составляет в среднем 65, подтверждая “Второе правило Джордана”, которое гласит, что при развитии эмбрионов рыб при более высоких значениях температуры воды у появившегося на свет потомства количество меристических признаков (туловищных сегментов, позвонков, лучей в плавниках и пр.) насчитывается в меньшем количестве

по сравнению с потомством того же вида рыб, развивавшегося при более низких температурах воды (Jordan, 1891).

ДЫХАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ЗАРОДЫШЕЙ СИГОВЫХ РЫБ

В момент замерзания воды в кристаллическом льду за счет вымораживания остается небольшое количество солей и газов. Так, в метровом слое байкальского льда кислорода содержится в верхнем слое 3.9, в среднем – 2.2, а в нижнем – 3.7 мг/кг (Черняев 1971; Tcherniaev, 1977). Исследования газообмена и дыхательной активности развивающейся икры байкальского омуля (Мещерякова, Черняев, 1963) и икры белорыбицы (*Stenodus leucichthys* Guldenstadt, 1772) (Строганов, 1987) выявили исключительно низкую дыхательную активность в период ледяного плена. Это способствует длительному существованию икры сиговых рыб в состоянии “пагона” с учетом того, что диффузия газов через лед имеет место, но крайне замедлена. Общее потребление кислорода в процессе развития икры постепенно возрастает без значительных перепадов интенсивности дыхания от этапа к этапу, начиная с 0.1 на этапе дробления и до 0.54 мг кислорода на 1000 икринок в час на этапе вылупления.

Опыты в замкнутых сосудах при постепенном снижении содержания кислорода выявили значительные возможности преодоления эмбрионами кислородной недостаточности (оставаясь живыми при 1.3–1.5 мг/л кислорода в течение длительного времени в условиях проточности). Это указывает на приспособленность икры омуля к развитию в условиях низкого содержания кислорода, слабой проточности и невысокого уровня общего газообмена, т.е. в условиях, наиболее характерных для “пагона”. Значимое выделение углекислого газа в процессе дыхания зародышей омуля наблюдали только после образования эмбриональной системы кровообращения, а также после вылупления из оболочки: 0.65 мг углекислого газа на 1000 икринок в час (Мещерякова, Черняев, 1963). В.П. Билько (1973) установил, что углекислый газ является необходимым компонентом дыхания развивающихся зародышей: его определенное количество стимулирует двигательные центры центральной нервной системы к мускульной активности эмбриона, без чего нормальный процесс вылупления из оболочек невозможен.

Для развития при низком содержании кислорода в воде эмбрионы сиговых рыб в процессе эволюции выработали ряд приспособлений и вре-

менных органов дыхания, связанных с эмбриональной системой кровообращения. С.Г. Крыжановским (1948) и С.Г. Соинным (1968) открыты и описаны подсистемы капиллярного кровообращения, выполняющие дыхательную функцию: псевдобранхии у глаз, поверхность перикардия, капиллярная сеть сосудов желточного мешка, грудных и непарных плавников, кишечной трубки и сегментальных сосудов. Исключительно у зародышей сиговых рыб описан специализированный кроветворный орган на месте редуцированной правой желточной вены, который соединен правым Кювьеровым протоком с венозным синусом сердца эмбриона (Черняев, 1964, 1982). Этот выстланный эндотелием провизорный орган образуется до формирования замкнутой эмбриональной системы кровообращения, продуцирует и накапливает форменные элементы крови – эритробласты, гемоцитобласты и лейкоциты. Кроме того, у личинок сиговых рыб описана сеть капиллярных сосудов, распространяющаяся по поверхности хвостовой плавниковой складки по мере сокращения дыхательной сети капиллярных сосудов поверхности желточного мешка при его резорбции. Степень развитости провизорных эмбриональных органов дыхания у зародышей сиговых рыб находится в обратной зависимости от насыщения среды кислородом. Улучшению газообмена способствует также увеличение проницаемости оболочек икры при выделении железами вылупления зародыша фермента гиалуронидазы на этапе образования эмбриональной системы кровообращения и перед вылуплением (Бузников, 1961; Мещерякова, Черняев, 1963; Рубцов, Черняев, 1979).

Приспособленность икры сиговых рыб к развитию в условиях “пагона” проявляется в низком уровне потребления кислорода и выделения углекислого газа, плавном ходе смен дыхательных функций провизорных органов, заблаговременном накоплении форменных элементов крови в кроветворном мешочке до образования замкнутой эмбриональной системы кровообращения (Резниченко, 1982).

ВОДОРАСТВОРИМЫЙ ФЕРМЕНТ ЦИТОХРОМ

У эмбрионов сиговых рыб нами был выявлен специфический пигмент желтка – водорастворимый фермент гемопротеид цитохром β_{560} (Черняев и др., 1988; Tcherniaev et al., 1990; Валюшок и др., 1993). Спектральные характеристики живой, ненабухшей и неоплодотворенной икры сиговых показали, что цитохром β_{560} первоначально нахо-

дится в восстановленной форме и имеет максимум поглощения для α – 560, для β – 530 и для γ – 428 нм. После оводнения и набухания икринки цитохром присутствует в желтке в окисленной форме и имеет только один максимум поглощения в γ -полосе – 410 нм. Обнаруживается цитохром β_{560} , начиная с III стадии зрелости гонад самки. Находясь в яйцеклетках в гонадах самки в восстановленной форме, цитохром β_{560} при икремении и попадании яйцеклеток в воду переходит в окисленное состояние. В процессе развития цитохром сохраняется до вылупления личинок, хотя его количество уменьшается, что связано с рассасыванием желточного мешка. В тканях мышц, печени, почек половозрелых сиговых рыб цитохром β_{560} полностью отсутствует.

Содержание цитохрома в икре разных видов сиговых рыб отличается значительно: чем ниже значения температуры, при которых проходит развитие зародышей, тем большее количество фермента содержится в желтке. Например, в икре омуля, нерестящегося в реках Таймыра, его больше, чем в икре байкальского омуля. Однако содержание цитохрома сильно варьирует и у разных рас байкальского омуля: так, в икре посольской расы, нерестующей в коротких, промерзающих притоках Байкала, цитохрома b-типа содержится больше, чем в икре селенгинской расы, нерестящейся в многоводной р. Селенге. Наиболее значительно различие в содержании данного гемопротеида у представителей рода *Stenodus*: содержание его в икре нельмы из р. Енисей ($0.952 \text{ мкмоль/г } 10^{-2}$) на порядок превышает концентрацию цитохрома в икре белорыбицы из Волги ($0.083 \text{ мкмоль/г } 10^{-2}$) (Черняев и др., 1988).

Вполне логично было ожидать наличие цитохрома β_{560} в яйцах лососевых (Salmonidae), хариусовых (Thymallidae) и корюшковых (Osmeridae) рыб, как наиболее близких в систематическом отношении, и в меньшей степени в икре сельдевых (Clupeidae), шуковых (Esocidae) и харациновых рыб (Characidae). Однако в икре **лососевых** – тайменя (*Hucho taimen* (Pallas, 1773)), ленка (*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)), кеты (*Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792)), форели (*Salmo ischchan*, Kessler), **хариусовых** – белого байкальского хариуса (*Thymallus arcticus brevipinnis* Svetovidov, 1931) и сибирского хариуса (*T. arcticus* (Pallas, 1776)), **корюшковых** – малоротой корюшки Сибири (*Osmerus mordax* Mitchill) и корюшки Балтийского моря (*Osmerus eperlanus* L.) этот гемопротеид не обнаружен. В икре налима (*Lota lota* L.), сайки (*Boreogadus saida* Lepechin) и полярной тресочки (*Trisopterus*

esmarki Vil.), размножение которых происходит при температурах, близких к 0 °С, цитохром также обнаружен не был. В яйцах живородящих карповых (Cyprinodontidae), окунёвых (Percidae) и голомянковых (Comperhoridae) рыб, при развитии которых газообмен зародышей обеспечивается целым комплексом приспособлений, данный гемопротеид выявлен не был. Икра карповых (Cyprinidae), камбаловых (Pleuronectidae) и пинагоровых (Cyclopteridae) рыб, окрашенная каротиноидными пигментами, во время развития достаточно интенсивно облучается солнечной радиацией. Тем не менее цитохром β_{560} в ней не найден. Только в икре атлантической сельди (*Clupea harengus harengus* L.) выявлен цитохром С-типа. Таким образом, цитохром β_{560} , обнаруженный исключительно в икре сиговых рыб (Coregonidae), является биохимическим маркером этого семейства (Черняев и др., 1988).

Цитохром β_{560} несомненно выполняет существенную функцию жизнеобеспечения икры сиговых рыб в специфических условиях развития во льду при низких температурах, т.е. в условиях “пагона”, обеспечивая, вероятно, дыхательную функцию зародыша, с одной стороны, и поддержание необходимых энергетических трат – с другой. Роль цитохрома β_{560} в качестве поглотителя световой энергии, а также его фотопротекторная и фоторегулирующая функции (а возможно, и криопротекторная) вполне вероятны и должны быть целью дальнейших изысканий.

КАРОТИНОИДНЫЕ ПИГМЕНТЫ

Икра сиговых рыб достаточно интенсивно окрашена также каротиноидными пигментами от светло-соломенного (как у белорыбицы) до темно-вишневого цвета (как у валька). У одного и того же вида из одного водоема интенсивность пигментации может варьировать в значительных пределах. Так, у байкальского омуля цвет икры может быть у разных самок от светло-жёлтого до ярко-оранжевого. Чечуга (Czeczuga, 1975) определил различия состава пигментов у разных видов сиговых рыб, а Д.С. Валушок (1988) показал, что основу каротиноидной пигментации икры этого семейства составляют ксантофилы, в то время как у лососевых рыб красный цвет икры определяет астаксантин (Яржомбек, 1970).

Выживаемость слабоокрашенной икры сиговых рыб всегда ниже по сравнению с интенсивно окрашенной того же вида. Тем не менее слабоокрашенная икра развивается значительно быстрее ярко окрашенной каротиноидами, причем

ускорение морфогенеза наблюдается после формирования осевых органов эмбриона (Лебедева, 1974; Мешков, Лебедева, 1976).

Исследуя закономерности изменений содержания каротиноидных пигментов в процессе развития костистых рыб различных экологических групп, А.Е. Микулин установил, что суммарное содержание каротиноидов в икре за период развития практически не меняется, но происходит их некоторое перемещение из желтка в плазменную часть зародыша. По его мнению, наиболее вероятной функцией белково-каротиноидных комплексов желтка рыб является участие каротиноидных пигментов в водно-солевом обмене эмбриона (Микулин, 1978; Kitahara, 1984).

А.Е. Микулин (1978) установил, что каротиноидные пигменты в жировых включениях икры несут функцию протекторов против спонтанного окисления жировых запасов икры, которые обеспечивают энергетические траты во время развития эмбриона и способствуют достаточно длительной по времени плавучести личинок после вылупления до перехода на активное питание (Крыжановский, 1960). Устойчивость интенсивно пигментированной икры к кислородному голоданию внешне никак не связана с биохимическими свойствами каротиноидных пигментов: каротиноиды являются антиоксидантами и по современным представлениям могут накапливать углекислый газ и продукты метаболизма внутри оболочки икры (Яржомбек, 1970; Петруняк, 1979; Микулин, 2000).

Экологическое значение каротиноидных пигментов заключается в их полифункциональной роли (Черняев, 1982). По мнению О.А. Лебедевой (1974), разнокачественность икры одного срока нереста сигов за счет гетерохроний темпа развития зародышей проявляется в разновременности сроков вылупления и неоднородности морфологического состояния вылупляющихся личинок, что увеличивает вероятность выживания хотя бы части поколения в случае неблагоприятных гидроклиматических условий при переходе на активное питание. Точка зрения А.Е. Микулина (1978) о протекторной функции каротиноидов в качестве антиоксидантов и В.В. Петруняки (1979) о каротиноидах, как о носителях ионов кальция в осуществлении калий-натриевого обмена на уровне клеточных мембран, не противоречит представлению о роли каротиноидов, как о пигментах, обеспечивающих отправление комплекса жизненно важных функций в эмбриогенезе рыб.

ВОЗДЕЙСТВИЕ СВЕТОВОГО ФАКТОРА

Свет, как и температура, определяет жизнеспособность эмбрионов, влияя на темп развития и процессы дифференциации тканей зародыша. Важными факторами являются периодичность, длительность и интенсивность освещенности, определяющие сезонные и суточные ритмы жизнедеятельности организмов. Изучением воздействия света на икру сиговых рыб занимались И.Г. Юданов (1939), Джон и Хаслер (John, Hasler, 1956), Браун (Brown, 1936). Ими были получены данные о положительном влиянии светового фактора на эмбриогенез и выживание зародышей. Влияние различных участков видимой части света на развитие икры рыб изучали многие исследователи (Smith, 1916; Любичкая, Дорофеева, 1961, и др.). Было установлено, что свет активизирует метаболизм так же, как воздействие повышенных температур. Кроме того, была отмечена обратная зависимость между интенсивностью света и количеством меристических признаков: чем сильнее был уровень освещенности, тем меньше образовалось костных элементов позвоночника.

Развиваясь в близких к 0 °С температурах, заключенные в лёд эмбрионы сиговых рыб вылупляются в строго очерченные фенологические сроки. Их темп развития регулируется общим экологическим фактором – интенсивностью, периодичностью и продолжительностью солнечного света. Именно световое воздействие обеспечивает вылупление личинок сиговых рыб в сроки, наиболее благоприятные для их перехода на активное питание, когда в водоемах происходит вспышка фитопланктона, а затем мелкого зоопланктона, состоящего из инфузорий, коловраток и науплиальных стадий копепоид (Черняев, Довгий, 1969; Мазепова, 1957; Сорокин, Сорокина, 1977; Черняев, 1984, 1990, 2007).

Для определения количества световой энергии, поступающей к земной поверхности в районах нерестилищ омуля (и сиговых рыб вообще) за период эмбриогенеза, были использованы данные метеостанций границ географических широт ареала распространения сиговых рыб в Сибири: на Крайнем Севере (р-н Красноярского края) – актинометрической метеостанции “Игарка” (67.4° СШ) и на южной границе – метеостанции “Мысовая” (52.17° СШ) на восточном берегу Байкала. Было определено, что за фотоактивный период развития сиговых рыб (с этапа органогенеза до вылупления) для региона среднего течения Енисея в Туре (64.2° СШ) с сентября по май приход солнечной радиации составляет 44.6 ккал/см², а для широты Иркутска (с октября по апрель) –

47.6 ккал/см², т.е. разница в сумме поглощенной солнечной энергии между северными и южными широтами незначительна. Это и обеспечивает вылупление личинок на разных широтах в наиболее благоприятные для выживания в каждом регионе сроки (Черняев, 1984, 1990).

В опытах по изучению воздействия светового фактора на эмбриогенез с целью поиска оптимальных границ освещенности икра севанского сига при развитии в полной темноте давала 100% эмбрионов-уродов. При интенсивности светового облучения с применением газоразрядных ламп искусственного освещения в 500 лк по 12 ч/сут после ускорения темпа развития зародыша наблюдалась полная гибель икры от разрушения светом гемоглобина в эритроцитах (Черняев, 1984, 1990). Гибель зародышей сопровождалась пикнозом меланофоров, что позже было подтверждено исследованиями А.Р. Рубеняна и др. (1990). Этими авторами было установлено, что оптимум освещенности при инкубации икры севанского сига находится в пределах от 50 до 300 лк. В природных условиях икра погибала от избытка освещенности в глубоководном Малом Севане (где прозрачность воды высокая), начиная с глубин 9 м и меньше, в Большом Севане (мелководном, где прозрачность не столь высокая) гибель икры от инсоляции начиналась с глубин менее 6 м (Рубенян и др., 1990). Эти наблюдения объясняют неудачные попытки вселения сиговых рыб в недостаточно глубокие горные водоемы (Черняев, 1995).

Для выяснения воздействия фотопериодичности на эмбриогенез сиговых рыб была проведена серия опытов (Черняев, 1993). Помещенная в холодильники икра сиговых рыб в течение всего периода развития (с октября по май) подвергалась освещению газоразрядными лампами с разной периодичностью в двух вариантах: 1) 12 ч – свет и 12 ч – темнота, 2) 6 ч свет и 6 ч – темнота. Несмотря на то что в сумме время экспозиции в сутки в обоих случаях было равным, полученные результаты оказались довольно неожиданными. При более частой смене освещенности и темноты время развития икры сократилось, и личинки вылупились на 41 сут раньше, чем при той же интенсивности, но со сменой освещенности в 12 ч. Влияние фотопериодичности на темпы развития эмбриона начинает сказываться с момента начала формирования миотомов (Черняев, 2007).

Для выяснения причин наблюдаемой на Большереченском рыбоводном заводе задержки темпа развития и сроков вылупления личинок сиговых рыб (главным образом омуля) по сравнению с

естественными условиями, с помощью подводного пиранометра и “зайчикового” гальванометра были проведены замеры солнечной радиации, получаемой развивающейся икрой как в цехах завода внутри инкубационных аппаратов, так и на местах нереста. Расчеты показали, что за весь период развития икра омуля на нерестилищах получила 5549.2 Дж/см² солнечной энергии, а на поверхность инкубационных аппаратов Вейса, содержащих по 250 тысяч интенсивно окрашенных каротиноидами, а позже и меланином икринок, при естественном освещении поступило 251.4 Дж/см². С учетом перемешивания икры в аппарате количество световой энергии, доступное для всей массы икры, оказалось в десятки раз меньше, чем на нерестилищах. Икра омуля в цехах рыбоводного завода, недополучая световую энергию, при той же температуре воды развивалась на месяц дольше. Вылупление зародышей происходило только при повышении температуры воды, закачиваемой из реки непосредственно с нерестилищ, что давало дополнительные 20% тепловой энергии за счет удлинения сроков развития на фоне весеннего прогрева воды (Черняев, Довгий, 1969; Черняев, 1982).

Именно солнечная радиация в значительной степени связывает темп развития сиговых рыб и время вылупления эмбрионов с моментом образования подо льдом скоплений зоопланктона, что происходит в естественных условиях. Из-за регулирующего темп развития светового фактора выпуск личинок с рыбоводных заводов задерживается на месяц-полтора. Несвоевременное попадание личинок в природные условия в несвойственную им фенологическую фазу сопровождается огромными потерями личинок из-за рассредоточения зоопланктона в свободной ото льда воде при увеличении размеров и массы дафний, циклопов и диаптомусов, становящихся, таким образом, недоступными для личинок омуля (Черняев, 2004).

Анализ взаимодействия светового и температурного факторов во время развития зародышей сиговых рыб (на примере байкальского омуля) позволил выявить этап органогенеза, на котором воздействие светового фактора становится решающим. Световая энергия на этапе начала сегментации мезодермы оказывает прямое физиологическое воздействие на эмбрион и становится фактором, определяющим темп развития и сроки вылупления. До появления специализированных органов фоторегуляции темпа развития зародыша (эпифиз, меланофоры, иридоциты, эритроциты, глазные бокалы) имеет место простое фотопо-

глощение световой энергии тканями мезодермальных сегментов. После образования фоторегулирующих систем эмбриона свет выступает в роли ведущего физиологического стимулятора (Крыжановский, 1948; Чижевский, 1976), а температурный фактор становится подчиненным при осуществлении темпа индивидуального развития сиговых рыб (Черняев, 1990, 1993, 2007).

Работами Г.А. Бузникова (1964, 1987) было установлено, что при формировании сегментов в мезодерме зародыша происходит интенсивное размножение клеточного материала, выделяющего в формирующиеся ткани эмбриона *нейротрансмиттеры*. Высказано предположение, что эти предшественники централизованной нервной системы играют роль нейрогуморальных регуляторов темпа морфогенеза под воздействием внешних факторов (Черняев, 2007). Следует отметить, что Х.С. Коштойац еще в 1957 г. предвидел существование нейрорегуляции на эмбриональном уровне онтогенеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Установлено, что шесть видов осенненерестующих сиговых рыб, обитающих в Восточной Сибири, проходят ранние периоды онтогенеза при низких (близких к 0 °С) температурах. Их оплодотворенная икра обладает способностью к нормальному развитию, вмерзая в донный или поверхностный лед.

2. Представители сиговых рыб выработали в процессе эволюции такие адаптации к переохлаждению, как прочность оболочек икры, низкий уровень газообмена, присутствие биохимических компонентов (ненасыщенных жирных кислот, мукополисахаридов, пигментов – белково-каротиноидных комплексов), препятствующих образованию внутри клеток кристаллов льда (Черняев, 1990).

3. Эмбриональное развитие сиговых рыб облигатно происходит под периодическим воздействием солнечного света. “Фотофилия” зародышей сиговых рыб резко отличает их от остальных представителей рыб отряда *Salmoniformes*, развитие эмбрионов которых осуществляется в каменистом грунте нерестилищ, либо под камнями при отсутствии света, который для них губителен. По имеющимся наблюдениям подвижные (свободные) эмбрионы лососевидных после вылупления из оболочки, активно используя межгравийные пустоты, уходят от света в тень (“фотофобия”).

4. Освещённость в значительной степени связывает темп развития сиговых рыб, синхронизи-

руя время вылупления эмбрионов с моментом образования подо льдом скоплений зоопланктона, что происходит в естественных условиях. Выпуск личинок с рыбоводных заводов из-за недостаточной освещенности задерживается на месяц-полтора. Несвоевременное попадание личинок в природных условиях в несвойственную им фенологическую фазу сопровождается огромными потерями из-за рассредоточения зоопланктона в свободной ото льда воде и увеличения размеров пищевых объектов (Мазепова, 1957, Кожов, 1972).

5. С.А. Зернов (1928), изучая зимовку водных организмов во льду и мёрзлой земле, назвал это состояние “пагоном” от греческого слова “пагос” – лёд. “Лёд является хранилищем жизни”, – постулировал С.А. Зернов. На основании вышеизложенного предлагается новая по типу размножения экологическая группа рыб, в которую можно включить все описанные к настоящему времени 26 видов сиговых рыб. Название этой группы (“пагофильная”) отражает экологические особенности размножения и развития. Учитывая, что икра сиговых рыб не погибает, а вмерзает и инкапсулируется в лёд, оставаясь живой, приоритет остаётся за термином “пагон”, как наиболее близким по смыслу названием, предложенным С.А. Зерновым (1928) по аналогии с “планктоном”, “сестоном” и пр. Кроме сиговых рыб, к “пагофильной” группе рыб, вероятно, можно также отнести ряд арктических и антарктических рыб, мечущих свою икру в лёд, как это наблюдается предположительно у полярной камбалы (*Leopsetta glacialis* Pallas), выметывающей свою икру на нижнюю кромку льда (Aronovitch et al., 1975).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Билько В.П., 1973. Влияние содержания углекислого газа на выживаемость рыб в эмбриональный период // Водоемы Сибири и их хозяйственное использование. Томск: Изд-во Том. ун-та. С. 68–70.
- Богданов В.Д., 1983. Вылупление и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 55–57.
- Богданов В.Д., 2006. Эмбриональное развитие сиговых рыб на естественных нерестилищах уральских притоков Нижней Оби // Науч. вестн. Ямало-Ненецкого авт. округа. Вып. № 6 (43). Экология растений и животных севера Западной Сибири. С. 3–17.
- Бузников Г.А., 1961. Гиалуронидаза и фермент вылупления в эмбриогенезе костистых рыб // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 33. С. 173–217.
- Бузников Г.А., 1964. Зависимость некоторых физиологических процессов в эмбриогенезе костистых рыб от кислородного режима // Проблемы современной эмбриологии. М.: Изд-во МГУ. С. 251–257.
- Бузников Г.А., 1987. Нейротрансмиттеры в эмбриогенезе. М.: Наука. 232 с.
- Валюшок Д.С., 1988. Качественный состав и локализация пигментов в икре сиговых рыб // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти. С. 46–48.
- Валюшок Д.С., Быховский В.Я., Арцатбанов В.Ю., 1993. Новый тип цитохрома в икре сиговых рыб // Биохимия. Т. 58. С. 1462–1470.
- Васнецов В.В., 1953. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 207–227.
- Городилов Ю.Н., 1988. Сравнительный анализ динамики раннего онтогенеза лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 2. С. 230–241.
- Гулидов М.В., 1963. Органы дыхания зародышей живородящих костистых рыб // Вопр. ихтиологии. 3. Вып. 2. С. 288–303.
- Зернов С.А., 1928. О зимовке организмов во льду и мёрзлой земле. По материалам И.В. Болдыревой, П.П. Шарминовой и Ю.Д. Шмелевой. О “Пагоне” – новый термин // Рус. гидробиол. журн. Т. VII. № 1–26. С. 1.
- Зотин А.И., 1961. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М.: Изд-во АН СССР. 318 с.
- Зюсько А.Я., Русанов В.В., Черняев Ж.А., 1992. Особенности биологии валька реки Чара // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 5. С. 63–73.
- Игнатьева Г.М., 1979. Ранний онтогенез рыб и амфибий. М.: Наука. 175 с.
- Истмен Д.Т., Де Фриз А.Л., 1987. Антарктические рыбы // В мире науки. № 1. С. 58–66.
- Кожов М.М., 1972. Очерки по байкаловедению. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во. 255 с.
- Коштыяну Х.С., 1957. Основы сравнительной физиологии. Т. 2. Сравнительная физиология нервной системы. М.;Л.: Изд-во АН СССР. 483 с.
- Крогиус Ф.В., 1933. Материалы по биологии и систематике сига оз. Байкал // Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР. Т. 5. С. 5–148.
- Крыжановский С.Г., 1948. Экологические группы рыб и закономерности их развития // Изв. Тихоок. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 47. С. 3–114.
- Крыжановский С.Г., 1960. О значении жировых включений в яйцах рыб // Зоол. журн. Т. XXXIX. Вып. 1. С. 1–123.
- Лебедева О.А., 1974. Эколого-морфологические особенности развития сиговых рыб: Автореферат дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. 20 с.

- Лозина-Лозинский Л.К., 1972. Очерки по криобиологии. Л.: Наука. 288 с.
- Любичкая А.И., Дорофеева Е.А., 1961. Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на выживание и метамерию тела *Esox lucius* L. и *Acerina cernua* L. // Зоол. журн. Т. XL. № 7. С. 1046–1058.
- Мазепова Г.Ф., 1957. К познанию вертикальных миграций *Ciclops colensis* Lill. озера Байкал // Изв. Вост.-Сиб. филиала АН СССР. № 4. С. 213–225.
- Махотин В.В., 1982. Особенности раннего онтогенеза тресковых рыб Белого моря: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. 20 с.
- Макеева А.П., 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ. 216 с.
- Матвеев Б.С., 1940. Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса // Зоол. журн. Т. 19. Вып. 4. С. 530–547.
- Медников Б.М., 1962. О продолжительности метаморфоза веслоногих рачков (Calanoida) и определении продукции видов с растянутым периодом размножения // Океанология. Т. 2. С. 881–887.
- Мешков М.М., Лебедева О.А., 1976. Разнокачественность раннего онтогенеза лососевидных рыб // Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР. С. 77–78.
- Мещерякова А.И., Черняев Ж.А., 1963. Потребление кислорода икрой байкальского омуля в процессе эмбрионального развития // Вопр. ихтиологии. Т. 3–4 (29). С. 668–674.
- Микулин А.Е., 1978. Исследование роли каротиноидов в эмбриогенезе рыб: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. 20 с.
- Микулин А.Е., 2000. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. М.: Изд. ВНИРО. 231 с.
- Мишарин К.И., 1953. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля в Байкале // Изв. БГИ при ИГУ. Т. 14. С. 3–132.
- Мунтян С.П., 1976. К разработке оптимального температурного режима инкубации икры судака // Проблемы экологии и морфологии животных. М.: Изд-во МГУ. С. 81.
- Мухомедияров Ф.Б., 1948. Ряпушка *Coregonus sardinella* Bauntii subspecies nova из системы Ципо-Ципиканских озер бассейна реки Витим // Докл. науч. сес. Якутской базы АН СССР. Якутск. С. 270–280.
- Павлов Д.А., 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС. 263 с.
- Петренко И.Н., 1977. Оценка сиговых рыб по некоторым химическим показателям и калорийности // Тез. Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. Тюмень: Минрыбхоз СССР. С. 77–78.
- Петруняк В.В., 1979. Сравнительное распределение и роль каротиноидов и витамина А в тканях животных. Участие полиенов в механизмах накопления и транспорта кальция // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 15. Вып. 1. С. 112–119.
- Расс Т.С., 1948. О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. С. 292–305.
- Резниченко П.Н., 1982. Преобразование и смена механизмов и функций в онтогенезе низших позвоночных. М.: Наука. 216 с.
- Решетников Ю.С., 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 248 с.
- Рубенян А.Р., Мурадян В.М., Рубенян Т.Г., 1990. Влияние интенсивности освещения на икру сига оз. Севан // Тез. IV Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. Вологда; Ленинград: ГосНИОРХ, ИЭМЭЖ АН СССР. С. 63–64.
- Рубцов В.В., Черняев Ж.А., 1979. Изменение архитектуры оболочек яиц байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*) во время эмбриогенеза // Онтогенез. Т. 10. С. 289–292.
- Русанов В.В., Зюсько А.Я., Липатова Т.В., Черняев Ж.А., 2003. Валёк (*Prosopius cylindraceum*) новый объект рыбоводства // Матер. конф. “Современное состояние рыбоводства на Урале и перспективы его развития”. Екатеринбург: ГОСНИОРХ. С. 43–50.
- Слоним А.Д., Ибрагимова Г.И., 1980. Температурная компенсация дыхания тканей озерной лягушки (*Rana ridibunda*) и ее зависимость от температуры среды и гормональных влияний // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука. С. 93–100.
- Смирнов А.И., 1975. Биология размножения и развития тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ. 333 с.
- Смолянов И.И., 1957. Развитие белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthys*, нельмы *S. I. nelma* и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmushka* // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 20. С. 275–292.
- Смолянов И.И., 1966. Эмбриональное развитие муксуна (*Coregonus muksun* Pallas) // Вопр. ихтиологии. Вып. 6. С. 58–70.
- Соин С.Г., 1968. Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ. 89 с.
- Соин С.Г., 1981. К вопросу о разнообразии экологических групп рыб по условиям их размножения и развития // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука. С. 124–141.
- Сорокин В.Н., Сорокина А.А., 1977. Воспроизводство селенгинской популяции омуля и экология её молоди // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и её изменчивость. Новосибирск: Наука. С. 141–155.
- Строганов А.Н., 1987. Закономерности изменения потребления кислорода и особенности энергетическо-

- го обмена у некоторых видов рыб на ранних этапах онтогенеза при различных значениях абиотических факторов: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. 20 с.
- Черняев Ж.А., 1964. Особенности раннего кроветворения у эмбрионов байкальского омуля и сига // *Вопр. ихтиологии*. Т. 4. Вып. 4. С. 762–764.
- Черняев Ж.А., 1968. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.: Наука. 90 с.
- Черняев Ж.А., 1971. Возможности развития икры байкальских сиговых рыб в переохлажденном состоянии пагона // *Биологические проблемы Севера*. Вып. 42. Магадан. С. 67–73.
- Черняев Ж.А., 1974. Размножение и развитие байкальского озерного сига (*Coregonus lavaretus baikalensis*) в связи с вопросом его искусственного разведения // *Вопр. ихтиологии*. Т. 13. Вып. 2(79). С. 259–274.
- Черняев Ж.А., 1982. Воспроизводство байкальского омуля. М.: Лег. и пищ. пром-сть. 128 с.
- Черняев Ж.А., 1984. Воздействие температурного и светового факторов на эмбриональное развитие сиговых рыб Байкала // *Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных*. М.: Наука. С. 97–119.
- Черняев Ж.А., 1990. Эколого-физиологические особенности размножения и развития сиговых рыб: Дис. докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 280 с.
- Черняев Ж.А., 1993. Воздействие светового фактора на эмбриональное развитие сиговых рыб // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* №1. С. 64–73.
- Черняев Ж.А., 1995. Проблемы и перспективы работ по акклиматизации сиговых рыб в горных озерах // *Результаты работ по акклиматизации водных организмов*. СПб.: Госкомрыболовство РФ. С. 107–112.
- Черняев Ж.А., 2004. Эколого-морфологические особенности эмбриогенеза сиговых рыб (Coregonidae) как представителей “пагофильной” группы размножения // *Тр. кафедры зоологии позвоночных*. Т. 2. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та. С. 132–147.
- Черняев Ж.А., 2007. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпов эмбрионального развития костистых рыб (на примере сиговых рыб Coregonidae) // *Вопр. ихтиологии*. № 47. С. 475–485.
- Черняев Ж.А., Довгий Т.Н., 1969. О воздействии световой радиации на развитие сиговых рыб // *Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири*. Иркутск: Иркут. кн. изд-во. С. 50–52.
- Черняев Ж.А., Пичугин М.Ю., 1999. Особенности раннего онтогенеза весеннерестующего баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 1. С. 78–88.
- Черняев Ж.А., Микулин А.Е., Арцатбанов В.Ю., Валошук Д.С., 1988. Особенности пигментации икры сиговых рыб // *Биология сиговых рыб*. М.: Наука. С. 152–159.
- Чижевский А.Л., 1976. Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль. 366 с.
- Юданов И.Г., 1939. Условия нереста и развития икры ряпушки в заморной зоне Обской губы // *Рыб. хоз-во*. № 4. С. 34.
- Яржомбек А.А., 1970. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб // *Тр. ВНИРО*. Т. 69. С. 234–267.
- Aronovich I.W., Doroshev S.I., Spectrova L.V., Makhotin V.V., 1975. Egg incubation and larval rearing of navaga (*Eleginus navaga* (Pallas), polar cod (*Boreogadus saida* (Lepechin) and Arctic flounder (*Lyopsetta glacialis*, Pallas) in the laboratory // *Aquaculture*. V. 6. P. 233–242.
- Balon E.K., 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition // *J. Fish. Res. Board Canada*. V. 32. P. 821–864.
- Balon E.K., 2002. Epigenetic processes. When *natura non facit saltum* becomes a myth, and alternative ontogenies mechanism of evolution // *Environ. Biol. Fish.* V. 65. P. 1–35.
- Brown A.F., 1936. Light intensity and melanophore response in minnow, *Ericymba buccata* Cope // *Biol. Bull.* V. 70. № 1. P. 8–15.
- Colby P.J., Brooke L.T., 1970. Survival and development of lake herring (*Coregonus artedii*) eggs at various incubation temperatures // *Biology coregonid fishes*. P. 417–428.
- Czczuga V., 1975. Carotinoids in fish. 4. Salmonidae and Thymallidae from polish water // *Hydrobiologia*. V. 46. P. 223–239.
- De Vries A.I., O'Grady S.M., Schrag J.D., 1982. Temperature and level of glycopeptides antifreeze in antarctic fishes // *Antarctic J. US*. V. 17. № 5. P. 173–175.
- Henault M., Fortin R., 1990. Une population unique au Canada. Les cisco du lac *Coregonus artedii* frayant au printemps dans le lac des Ecorces, Quebec // *Abstr. Inter Symp., biol. et aménagement de coregones*. Univ. Laval, OC. Quebec, Canada. GIK 7P4. P. 68.
- John K.R., Hasler A.D., 1956. Observation on some factors affecting the hatching of eggs and survival of young shalowwater cisco (*Leucichthys artedi* Le Sueur) in lake Mendota. Wisconsin // *Limnology and Oceanology*. V. 3. P. 176–194.
- Jordan D.S., 1891. Relation of temperature to vertebrae among fishes // *Proc. US Nat. Mus.* V. 14. P. 107–120.
- Kamler E., 1992. Early Life History of Fishes // *An Energetic Approach*. Ldn. N.Y.; Tokyo; Melbourne; Madras: Chapman & Hall. 267 p.

- Kitachara T.*, 1984. Behavior of carotenoid in the chum salmon *Oncorhynchus keta* during development // Bull. Lap. Soc. Scient. Fisheries. V. 50(3). P. 531–536.
- Smith V.*, 1916. Effect of light on the development of young salmon // Puget Sound Marine station publication. V.I. № 11. P. 171.
- Tcherniaev G.A.*, 1977. Conditions ecophysiologiques de la survie dans la glace des oeufs des coregonides du lac Baical // Bull. Franc. Pisciculture. №. 266. P. 33–39.
- Tcherniaev G.A., Valushok D.S., Artzatbanov V.Yu., Miculin A.E.*, 1990. Cytochrom β_{560} in the eggs of whitefish as biochemical marker of Coregonidae family // Canadian J. fisheries and aquatic sciences. P. 145.

Embryonic development of whitefishes (Coregonidae) as representatives of the “pagophilous” ecological group

G. A. Chernyaev

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
119071 Moscow, Leninskii Pr., 33
e-mail: gerarchernyaev@mail.ru*

Studies of reproduction and embryonic development in six species of coregonid fishes have revealed the possibility of their fertilized eggs to develop normally while being embedded in the ice of a spawning water body (optionally). Such ability is facilitated by extremely low respiratory activity of embryos at early stages of embryogenesis (from the stage of fission to the stage of organogenesis). Low level of oxygen consumption and carbon dioxide emission is an adaptation to low diffusion gas permeability of the ice. The main factor controlling the rate of coregonids embryonic development is not temperature, but intensity and periodicity of insolation. Without the sunlight – an obligatory external factor – normal development is just not possible. Under experimental conditions, when developing in the water at near zero temperature or in the ice, normal morphogenesis of Arctic cisco and Sevan whitefish embryos was observed at the illumination of 50–300 lux. Hemoproteid cytochrome β_{560} , the pigment that has been discovered in water-soluble part of coregonids oocyte yolk and is treated as a biochemical marker for eggs of the family Coregonidae, in all likelihood performs protective (antioxidant) functions preventing spontaneous oxidation of embryo's fatty inclusions. Under the oxygen shortage inside the ice envelope, cytochrome β_{560} probably sets conditions for oxidation processes of embryo's tissue respiration. Spherome, being kept till the time of hatching, acts as a temporary hydrostatic organ and ensures larvae buoyancy at the stage of postembryonic metamorphosis. It also serves as an energy store after downstream migration of larvae from the spawning areas till their shift to exogenous feeding on zooplankton. Conforming to ecological traits of reproduction and development, and also to revealed morphogenetic, physiological, and biochemical features, it is proposed to ascribe all of the currently known 26 species of whitefishes to “pagophilous” ecological group.