

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
«ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА им. Л.С. БЕРГА»

На правах рукописи



ЛЮТИКОВ АНАТОЛИЙ АНАТОЛЬЕВИЧ

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НЕЛЬМЫ  
*STENODUS LEUCICHTHYS NELMA* В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ**

03.02.06 — Ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
Остроумова Ирина Николаевна,  
доктор биологических наук, профессор

Санкт-Петербург 2016

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	5
Глава 1. Характеристика объекта, обзор работ по искусственному разведению нельмы, особенности содержания производителей в индустриальных условиях.....	11
1.1. Характеристика объекта.....	11
1.2. Первые опыты искусственного разведения нельмы.....	15
1.3. Искусственное разведение кубенской нельмы: выращивание в прудах.....	19
1.4. Выращивание кубенской нельмы в озерах.....	24
1.5. Обсуждение работ по искусственному воспроизводству нельмы.....	26
1.6. Индустриальное выращивание.....	28
1.7. Современное состояние индустриального воспроизводства нельмы. Некоторые биологические особенности производителей нельмы при их содержании за пределами естественного ареала.....	30
Глава 2. Материал и методы исследований.....	32
Глава 3. Эмбриональное развитие нельмы под воздействием различных факторов среды.....	36
3.1. Эмбриональное развитие нельмы.....	37
3.2. Влияние температурного режима на эмбриональное развитие нельмы.....	43
3.3. Влияние освещенности на эмбриональное развитие нельмы.....	52
3.4. Влияние механического воздействия на икру нельмы на ранних этапах эмбрионального развития (использование разных методов инкубации икры).....	63
Глава 4. Особенности развития личинок нельмы в искусственных условиях.....	71
4.1. Характеристика предличинок в период вылупления.....	72
4.2. Личиночное развитие нельмы в условиях рыбоводного хозяйства...	75

4.3. Влияние освещенности на рост и развитие личинок нельмы.....	82
4.4. Влияние разных плотностей посадки и режимов кормления на биологические показатели нельмы.....	88
Глава 5. Биотехнология использования искусственных и живых кормов и режимов кормления при выращивании личинок нельмы в искусственных условиях.....	96
5.1. Результаты исследования комбинированной методики кормления (последовательно живым, затем искусственным кормом) и монорационов из живого и различных искусственных кормов.....	99
5.1.1. Наполняемость кишечника и избирательность личинками кормов.....	101
5.1.2. Рост, развитие и выживаемость личинок.....	103
5.1.3. Биологические показатели личинок при их переводе с живого на искусственный корм.....	107
5.1.4. Биохимические показатели личинок, выращенных на различных кормах.....	111
5.2. Результаты исследования различных методик комбинированного кормления с использованием сначала искусственного, затем живого корма. Определение оптимального периода использования живых кормов при выращивании личинок нельмы .....	114
5.2.1. Наполняемость кишечника и избирательность личинками нельмы живых и искусственных кормов.....	116
5.2.2. Рост и выживаемость личинок.....	118
5.2.3. Биохимические показатели личинок, выращенных на различных кормах.....	121
5.3. Обсуждение результатов экспериментов, проведенных в 2013 и 2014 гг., по кормлению личинок нельмы различными методиками.....	124
Заключение.....	127
Выводы.....	135
Практические рекомендации.....	137

Список литературы.....	139
Приложения.....	161
Приложение А Акт внедрения.....	162
Приложение Б Акты выпуска.....	163

## ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Нельма *Stenodus leucichthys nelma* – ценный и самый крупный представитель семейства сиговых рыб, единственный хищник в этом семействе. Большие размеры и высокие вкусовые качества делают нельму желаемым объектом промысла, в том числе незаконного, что в совокупности с антропогенным воздействием на водоемы, крайне негативно отразилось на состоянии естественных популяциях нельмы в нашей стране. Как следствие, эта ценная рыба внесена в региональные красные книги, а северо-западная популяция – в Красную Книгу России (2001).

Наихудшим образом перечисленные факторы отразились на жилой форме нельмы из оз. Кубенского (Вологодская обл.), которая к настоящему времени находится под угрозой исчезновения (Красная ..., 2008). Восстановление численности кубенской нельмы только за счет естественного нереста уже становится невозможным, поэтому необходимо применять методы искусственного воспроизводства, среди которых наиболее перспективными выступают индустриальные технологии (Костюничев, 2010; Лютиков, 2014б). При дефиците доступных прудовых площадей и озер-питомников подобные технологии позволяют организовать полностью контролируемый рыбоводный процесс в необходимых объемах.

Однако в отличие от других сиговых рыб, для многих из которых к настоящему времени разработана биотехника искусственного разведения и созданы ремонтно-маточные стада (Рыжков, 1972, 1988; Канидьев и др., 1977, 1987; Терехин, 1981; Раденко и др., 1983; Dabrowski et al., 1984, 1986; Кудерский, Князева, 1985; Drouin et al., 1986; Luczynski et al., 1986; Rösch, 1988; Пономарев и др., 1989; Колядин и др., 1990; Семенченко, 1994; Князева и др., 1987; Князева, Костюничев, 1988, 1991; Koskela et al., 1997; Костюничев 1999; 2005; 2010; Kostyunichev, 2014), нельма является менее изученным видом. Нельму характеризует хищный тип питания, что отражается на раннем формировании ее

пищеварительной системы. Известно, что зачаток желудка у нельмы отмечен уже к моменту перехода на смешанное питание, т.е. на 2-3 сут. жизни (Богданова, 1977; Федорова, Джуматова, 2012), в то время как у остальных сигов на 15-22 сут. (Ковалев, 1962; Богданова, 1980, 1981; Коровина, 1981; Князева и др., 1984; Костюничев, 1986). Подобные биологические особенности требуют особенного подхода при искусственном разведении нельмы.

В 1970-х гг. в ГосНИОРХ были разработаны нормативы по заводскому воспроизводству кубенской нельмы (Буланов, 1979а), однако тогда молодь выращивали в прудах и озерах питомниках на естественной кормовой базе. Более перспективные, индустриальные технологии выращивания нельмы, в нашей стране были реализованы в Республике Карелия на кубенской нельме (в литературе эти данные не представлены) и в Красноярском крае на енисейской популяции этого вида (Бурнев и др., 2009; Заделенов, 2010). Однако эти работы можно считать экспериментальными, так как в них не были отражены важные элементы рыбоводного процесса, основанные на биологических особенностях разводимого объекта, а маточные стада не доведены до промышленного использования.

Таким образом, к настоящему времени технология выращивания молоди нельмы по индустриальной технологии не разработана, отсутствуют биотехнические нормативы и методические рекомендации для выращивания более старших возрастов.

В первую очередь, для разработки и реализации полносистемной технологии выращивания нельмы в искусственных условиях, необходимо изучить ее биологию на наиболее важных этапах онтогенеза – эмбриональном и личиночном. Именно от успешного прохождения этих этапов зависит дальнейшая судьба популяции рыбы в естественных условиях и численность выращиваемого объекта в искусственных.

Эмбриональное развитие нельмы было достаточно полно изучено И.И. Смольяновым (1957) и Д.П. Булановым (1976), однако авторы в своих работах практически не приводят сведений по влиянию различных факторов

среды на икру этого вида. В то же время известно, что температура, освещенность и механическое воздействие на икру сиговых рыб способны изменить ход эмбриогенеза, отразиться на размерах, сроках вылупления и выживаемости эмбрионов (Любицкая, 1952, 1956; Мишарин, 1953; Борисов, Крыжановский, 1955; Вернидуб, 1956; Зотин, 1961; Любицкая, Дорофеева, 1961; Яндовская, Тихонова, 1961; Коровина и др., 1965; Черняев, 1968, 1984; Городилов, 1969; Буланов, 1976; Мешков, Лебедева, 1977; Игнатьева, 1979; Кугаевская, 1981, 1985, 1987; Решетников и др., 1989; Костюничев, 1997; Богданов, 2006; Смешливая, Семенченко, 2013, 2015). В связи с развитием сиговодства в нашей стране, вопросы о воздействии факторов среды на развивающуюся икру нельмы крайне актуальны.

Рост и развитие личинок нельмы также сопряжены с действием температуры и, в меньшей степени, освещенности. Кроме того, при искусственном выращивании рыб необходимо учитывать такие важные рыбоводные нормативы, как плотность посадки и режимы кормления. Соответствие подобных нормативов оптимальным значениям способно существенно повысить результативность выращивания нельмы в индустриальных условиях.

В настоящее время для выращивания ранней молоди сиговых рыб в рыбоводстве используют искусственные экструдированные корма западных фирм-производителей. Однако, несмотря на многочисленные исследования по разработке стартовых кормов для личинок многих видов рыб, пока не удалось создать искусственные корма, которые бы полностью удовлетворяли пищевые потребности рыб на ранних этапах постэмбрионального развития (Остроумова, 2005). По этой причине в аквакультуре широко используют живые корма, которые существенно повышают показатели роста и выживаемости ранней молоди рыб.

С другой стороны, применение живых кормов в рыбоводстве ведет к дополнительным финансовым и трудовым затратам. В связи с этим, актуальным является исследование режимов использования живого корма – норм выдачи, продолжительности его применения для выращивания личинок нельмы и др.

Таким образом, изучение биологических особенностей нельмы в период эмбрионального и раннего постэмбрионального развития в индустриальных условиях позволит разработать технологию производства жизнестойкой молоди кубенской нельмы, что, в свою очередь, будет способствовать началу работ по искусственному воспроизводству ее популяции в материнском водоеме – оз. Кубенском. Кроме того, индустриальный метод выращивания позволит производить товарную рыбу, которая обеспечит потребительский рынок ценной пищевой продукцией и снизит промысловую нагрузку на малочисленные природные стада (Костюничев, 1997; 2010).

Цель данной диссертационной работы заключалась в исследовании эмбриогенеза кубенской нельмы под воздействием различных факторов среды, изучении личиночного развития нельмы в условиях рыбоводного завода, и разработке нормативов выращивания жизнестойкой молоди на искусственных и живых кормах (науплии артемии).

Для достижения поставленной цели, в работе были определены следующие задачи:

1. Изучить влияние температуры, освещенности и технологических особенностей инкубации на эмбриональное развитие нельмы;
2. Изучить особенности предличиночного и личиночного развития нельмы в условиях индустриального выращивания;
3. Провести сравнительную оценку разных плотностей посадки, кормов и режимов кормления на биологические показатели личинок нельмы при их выращивании в индустриальных условиях;
4. Исследовать возможность кормления нельмы в раннем онтогенезе искусственными кормами и в сочетании с живыми (науплии артемии);
5. Изучить кормовые предпочтения и определить оптимальную продолжительность использования живых кормов в раннем онтогенезе нельмы.

#### Научная новизна

Впервые на основании проведенных исследований были биологически обоснованы и разработаны методы инкубации икры кубенской нельмы с учетом

ее видовых особенностей и факторов среды, повлияющих на ход эмбриогенеза. Исследовано личиночное развитие нельмы в индустриальных условиях, на основании чего разработана методика комбинированного кормления ранней молоди искусственным и живым кормом. Определены оптимальные плотности посадки и режимы кормления при выращивании личинок нельмы в индустриальных условиях на искусственных кормах.

#### Теоретическая и практическая значимость

Полученные автором результаты могут быть использованы для развития теоретических основ разведения сиговых рыб. Закономерности, установленные при изучении влияния внешних факторов на эмбриогенез и ранний постэмбриогенез нельмы, включая температуру, освещенность, механическое воздействие, характер пищи и режимы питания, послужили основой практических рекомендаций для снижения смертности, увеличения скорости роста и, в целом, повышения эффективности инкубации икры и выращивания жизнестойкой молоди кубенской нельмы в индустриальных условиях.

#### Основные положения, выносимые на защиту.

1. Инкубация икры нельмы в диапазоне температуры от 0,2 до 4-6°C при освещенности 0-240 лк позволяет получить физиологически полноценных жизнестойких предличинок.
2. Выращивание личинок нельмы от 20 мг при температуре 13-17°C в естественной освещенности до 3800 лк с суточной нормой корма от 10 до 12% повышает темп роста, выживаемость и улучшает физиологический статус молоди.
3. Комбинированное кормление личинок нельмы искусственным и живым кормом оказывает положительное влияние на рыбоводно-биологические показатели, а также позволяет обеспечить благоприятный дальнейший перевод молоди полностью на искусственные корма.

Апробация работы. Основные результаты исследований были доложены на научных конференциях и научно-производственных совещаниях: «Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса» (г. Москва, 2011),

«Комплексные исследования биологических ресурсов южных морей и рек» (г. Астрахань, 2012), «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (г. Мурманск, 2013), «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (г. Санкт-Петербург, 2013), «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (г. Петрозаводск, 2013), «Биология, биотехника и состояние запасов сиговых рыб» (г. Тюмень, 2013), The 12<sup>th</sup> International Symposium on the Biology and Management of Coregonid fishes (пос. Листвянка, г. Иркутск, 2014), «Проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса на современном этапе» (г. Мурманск, 2014), «Актуальные проблемы аквакультуры в современный период» (г. Ростов-на-Дону, 2015).

Публикации результатов исследований. По теме диссертационного исследования опубликовано 15 работ, из которых 7 – в периодических рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, практических рекомендаций, библиографического списка и двух приложений. Работа изложена на 165 страницах печатного текста, содержит 34 таблицы и 19 рисунков. Список литературных источников включает 227 наименований, в том числе 26 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор приносит особую благодарность научному руководителю д.б.н., профессору И.Н. Остроумовой и зав. лабораторией аквакультуры и воспроизводства ценных видов рыб, к.б.н. В.В. Костюничеву за выбор направления исследования и неоценимую помощь в процессе работы над диссертацией. Автор искренне благодарит сотрудников лаборатории аквакультуры и воспроизводства ценных видов рыб ГосНИОРХ: А.Е. Королева, А.К. Шумилину, И.И. Терешенкова и Т.Г. Бойко за методическую помощь в обработке материала, постановке экспериментов и всестороннюю поддержку. Отдельную благодарность автор выражает всем работникам рыбоводного хозяйства ООО «Форват».

Глава 1. Характеристика объекта, обзор работ по искусственному разведению нельмы, особенности содержания производителей в индустриальных условиях

### 1.1 Характеристика объекта

Нельма – крупная рыба семейства сиговых, ее размеры могут достигать в длину 1,5 м и более, массы до 50 кг (Кириллов, 1972). Будучи хищником, нельма составляет отдельный род этого семейства – *Stenodus*, представленный одним видом *S. leucichthys*, к которому относятся два подвида: нельма *S. leucichthys nelma* и белорыбица *S. leucichthys leucichthys*. Белорыбица является эндемиком Каспия, нерестится в Волге.

В видовом названии нельмы и белорыбицы отражены некоторые их морфологические особенности, так «*stenodus*» по-гречески означает «узкий зуб» – у нельмы нижняя челюсть заметно выступает вперед и спереди загибается вверх, и в виде «зуба» входит в выемку верхней челюсти. «*Leucichthys*», в свою очередь, переводится как «белая рыба». Действительно, мясо нельмы, как и других сиговых, белого цвета, обладает высокими вкусовыми качествами и пищевой ценностью – в возрасте 3+ калорийность мяса нельмы составляет 1266 ккал/кг (Нестеренко, 1993), у половозрелых особей – более 1900.

Тело щуковидное, сжатое с боков. Окраска на дорзальной стороне от темно-зеленой до светло-коричневой, на вентральной стороне и с боков – серебристая. Полос на теле не имеет, плавники темные. Чешуя крупная, циклоидная (рис. 1).

Нельма имеет обширный ареал, в нашей стране она распространена в бассейне Северного Ледовитого океана от Белого моря на западе до р. Анадырь на востоке (Атлас..., 2002). Наибольшее распространение и промысловое значение имела в реках Сибири, где добывалось около 97% общего количества вылова этой рыбы. Например, в 1960-х гг. уловы нельмы достигали 5500 т

(Андряшев, 1954). В Европейской части России нельма многочисленна в бассейнах рек Печоры и Северной Двины, однако ее запасы здесь всегда были невелики. Интенсивная антропогенная нагрузка крайне отрицательно сказывается на состоянии естественных популяций нельмы, которая повсеместно сокращает свою численность. Многочисленные популяции этой ценной рыбы внесены в региональные Красные книги, а из рек европейской части России – в Красную Книгу РФ (2001).

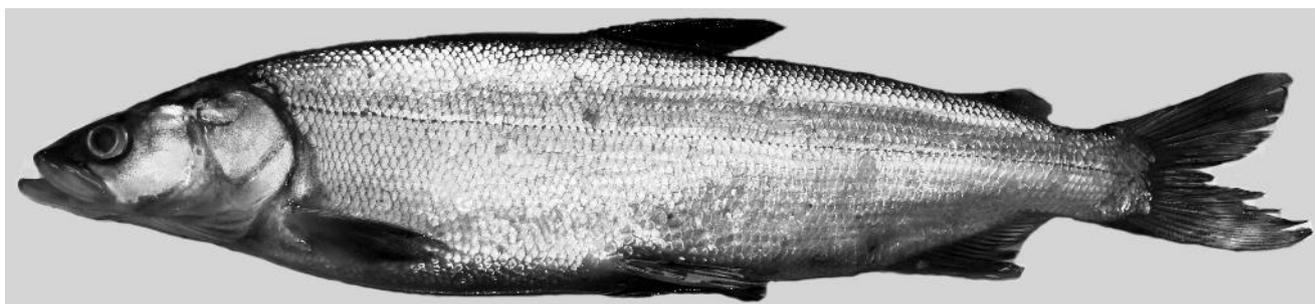


Рисунок 1. Кубенская нельма, выращенная на рыбноводном хозяйстве ООО «Форват»,  
возраст 3+

Продолжительность жизни нельмы в различных водоемах достигает 22 лет (Решетников, 1980; Черешнев и др., 2000), имеются сведения о поимке экземпляров в р. Енисей возрастом 29 лет (Белов и др., 2011). Нагуливается в опресненных участках морей и низовьях рек с низкой соленостью 4-11‰, выдерживает соленость до 18-20‰, известны случаи встречаемости в водах с океанической соленостью (30-34‰) (Черешнев и др., 2000; Шестаков, 2005).

Нельма – единственный вид из сиговых, ведущий во взрослом состоянии исключительно хищный образ жизни (Конева, 1972; Нестеренко и др., 1976; Решетников, 1980), на хищное питание переходит при достижении 30 см длины. Молодь питается личинками насекомых, мизидами и молодью других рыб. При дефиците корма способна осваивать и другие кормовые источники, например организмы зообентоса (Визер, 2006). Взрослая нельма также не оказывает предпочтение какому-то одному виду корма и потребляет любую доступную рыбную пищу (Кириллов, 1972; Alt, 1987; Черешнев и др., 2000).

Половое созревание происходит в возрасте 9-15 лет и четко не связано с достижением каких-то определенных длины и массы (Черешнев и др., 2000), однако в литературе указан размерный диапазон половозрелых рыб 60-90 см при средней массе 4,5 кг (Решетников, 1980; Атлас..., 2002).

На нерест поднимается вверх по рекам, иногда до самых верховьев. Нерестится в сентябре-октябре при температуре 3-6°C. Нерестилища располагаются на обширных плесах с песчано-галистым грунтом на глубинах 2-3 м. Эмбриональное развитие длится 250-260 сут., массовое вылупление наблюдается в мае – начале июня при прогреве воды до 5-6°C.

Благодаря высокой экологической пластичности нельма способна образовывать жилые формы в реках – Иртыш, Бия, Катунь, Индигирка (Меньшиков, 1935; Вовк, 1948; Кириллов, 1955) и озерах и водохранилищах, например, в оз. Зайсан, Новосибирском и Бухтарминском водохранилищах (Березовский, 1930; Смирнова, 1945; Конева, 1969; Богданов, Мельниченко, 2013). Несмотря на большое количество жилых популяций нельмы, наибольшее рыбохозяйственное значение получил эндемик из оз. Кубенское (Титенков, 1961).

Своим происхождением кубенская нельма обязана полупроходной северодвинской популяции, производители которой поднимались на нерест в верховья р. Сухоны, вытекающей из озера Кубенского. В 1834 г. Сухону зарегулировали плотиной, преградившей обратный путь производителям. Часть оставшегося в водоеме нерестового стада со временем образовала самовоспроизводящуюся популяцию жилой формы (Титенков, 1961).

Подобная изоляция отразилась на некоторых биологических особенностях вновь сформировавшейся популяции нельмы, отличающих ее от северных полупроходных популяций. Среди них выделяют быстрый темп роста и раннее наступление половозрелости (самцы 4+, самки 5+) (Титенков, 1961). Также к отличительным чертам кубенской нельмы можно отнести короткую продолжительность жизни – до 9+ лет (Болотова, Коновалов, 2008), небольшие размеры – масса до 9 кг (Межаков, 1856) и, как следствие, невысокую плодовитость – до 180 тыс. икринок (Титенков, 1961). Подобные биологические и

некоторые морфологические особенности позволили определить кубенскую нельму как самостоятельную форму *Stenodus leucichthys nelma natio cubensis* (Титенков).

В качестве альтернативной версии происхождения кубенской нельмы было выдвинуто предположение о том, что жилая форма нельмы могла произойти от белорыбицы, которая имела возможность проникновения в Кубенское озеро по Северо-Двинскому судоходному каналу из Волги (Берг, 1928). Однако данное предположение весьма сомнительно, так как кубенская нельма имеет наибольшее сходство с полупроходной формой, чем с каспийским эндемиком (Титенков, 1961). Это подтверждается и генетическими исследованиями белковых локусов методом электрофореза, которые указывают на низкий уровень генетической дивергенции между популяциями нельмы оз. Кубенского и р. Северная Двина, что объясняется сравнительно недавним разделением этих двух популяций и наличием генного обмена между ними (Голованова, 2004). В то же время средние коэффициенты генетического сходства между представителями рода *Stenodus* из разных речных бассейнов в Северном регионе выше, чем между особями Северного и Южного регионов (Голованова, 2004; Sendek et al., 2013). Это может рассматриваться в пользу того, что период генетической изоляции белорыбицы по отношению к северным популяциям нельмы имеет бóльшую продолжительность, чем у северных популяций между собой.

Первые упоминания о кубенской нельме относятся к середине XIX века. А.П. Межаков (1856), исследовавший озеро Кубенское в 1855 г., отмечал поимку нельмы массой 9 кг. Спустя 40 лет, А.В. Круглов (1898) в своих путевых заметках после посещения Вологодской области писал: «Особенно славится озеро нельмой». Это дает основание полагать, что к тому времени была сформирована устойчивая популяция ценной рыбы. Тогда же нельма начала регулярно встречаться в уловах, однако до 1940-х годов объемы вылова были невелики и в среднем не превышали нескольких тонн в год.

С образованием Кубенской рыбоконторы к 1950-м годам вылов нельмы значительно возрос, с 1953 по 1955 гг. добывалось в среднем около 50 т

(максимум – 61,5 т в 1953 г.). Значительное увеличение уловов было связано с переоснащением промысловой базы и внедрением высокоуловистых капроновых сетей. Использование современных орудий лова привело к резкому снижению численности нельмы в озере и изменению возрастного состава стада, т.к. изымалось более 60% неполовозрелых рыб (Титенков, 1961). С другой стороны, на состояние жилого стада нельмы повлияло загрязнение нерестовых рек – Кубены и Ельмы, чему способствовал молевой сплав древесины. Также происходило постепенное обмеление и заиление озера, и как следствие, ухудшение уровневого и кислородного режима, особенно в зимний период (Болотова, 1999). Такое качественное изменение условий обитания отразилось не только на снижении численности стада, но и на ухудшении популяционных показателей нельмы. В частности, наблюдалась тенденция снижения темпа роста и упитанности рыб (Bolotova, Bolotov, 2002).

Таким образом, комплекс неблагоприятных факторов привел жилое стадо кубенской нельмы в депрессивное состояние. Восстановление численности популяции этой ценной рыбы только за счет естественного воспроизводства не представлялось возможным, в связи с чем в 50-х гг. прошлого столетия были начаты работы по ее искусственному воспроизводству.

Однако прежде чем перейти к описанию этих работ, необходимо привести сведения о первых опытах по искусственному разведению обской нельмы, которые были начаты в 1930-х гг. на р. Оби. Также следует обратить внимание, что в данном обзоре не учитывались материалы по воспроизводству белорыбицы, т. к. работы с ней проводятся в иных условиях, обусловленных, в первую очередь, относительно высокими температурами воды.

## 1.2 Первые опыты искусственного разведения нельмы

Как и в случае с нельмой озера Кубенского, естественная популяция обской нельмы была истощена по схожим причинам: нерациональное использование промысловых запасов, экстенсивный промысел, бурное развитие рыбной

промышленности в низовьях Оби, чрезмерный вылов молоди на местах нагула и снижение эффективности естественного размножения на верхне-обских нерестилищах (Вовк, 1948).

Заметное снижение численности нельмы в р. Оби послужило к началу работ по ее искусственному воспроизводству, которые впервые были проведены в 1934 г. в районе Томского рыбоводного завода. Тогда в рыбоводных целях было собрано 1,1 млн. икринок. В следующем году была добыта только одна самка, а в 1936 г. не удалось отловить самцов. В последующие годы подходов производителей нельмы в районе завода не наблюдалось, что послужило прекращению рыбоводных работ на этом участке (Вовк, 1948).

Более масштабная «нельмовая кампания» была проведена Запсибрыбтрестом в верховьях р. Оби осенью 1936 г. В рамках проводимых работ были задействованы 6 рыбоводных пунктов по сбору икры, с помощью которых было получено 21,9 млн. икринок. Инкубацию проводили в аппаратах Чаликова, в которые помещали икру после набухания. Аппараты, прикрепленные к кольям, плавали на поверхности воды, температура которой днем прогревалась до 9,0-9,5°C. Результаты инкубации икры автором не приводятся, однако есть сведения, что от икры, собранной на р. Катунь и перевезенной на инкубацию на Томский рыбоводный завод, удалось получить личинок. Развитие данной икры проходило также в аппаратах Чаликова в реке подо льдом, в условиях, близких к естественным. Продолжительность инкубации составила 182 сут., после вылупления с поступлением весенних вод личинки выносились в р. Обь (Вовк, 1948).

После длительного перерыва, работы по искусственному воспроизводству обской нельмы были возобновлены после возведения Новосибирской ГЭС. Строительство гидроузла еще более усугубило ситуацию с естественным воспроизводством обской нельмы, преградив производителям путь к верхним нерестилищам, составляющим до 40% естественных нерестилищ рыб. А из-за масштабного строительства были загрязнены и нижние нерестилища (Злоказов, Рудаков, 1975; Дубинин, Гончаров, 2007).

Это обстоятельство вынудило мигрирующих на нерест производителей нельмы использовать другие приемлемые для нереста участки, в том числе и прилегающие к плотине ГЭС. Именно в нижнем бьефе Новосибирской ГЭС был создан рыбоводный пункт, на котором с 1961 г. получали небольшие партии икры – до 2-х млн. шт. В первый же год работы пункта было получено 1,9 млн. икринок от 7 самок, однако температурный режим для инкубации икры сиговых оказался неблагоприятным – температура воды находилась в диапазоне 2,5-4,0°C. Например, выживаемость икры в 1966 г. составила 36,9% (Злоказов, 1970).

Успешная инкубация икры нельмы была осуществлена лишь в 1971 г. в инкубационном цехе Новосибирского нерестово-выростного хозяйства. Для этих целей были использованы 8-литровые аппараты Вейса, в которых размещалось по 150 тыс. икринок. Благодаря поддержанию благоприятных для развития икры нельмы температур (0,1-0,6°C), весной следующего года вылупилось 800 тыс. личинок (Злоказов, Рудаков, 1975).

Многолетний опыт проводимых работ на рыбоводном пункте Новосибирской ГЭС позволил значительно усовершенствовать биотехнику рыбоводных работ. В частности, специалисты улучшили методику выдерживания производителей, что позволило сохранять всех отловленных в реке рыб. Это стало возможным после использования для выдерживания нельмы земляного садка размером 15×15×2 м. Ранее, для этих целей использовали деревянные живорыбные прорези Астраханского типа, что приводило к смертности 25-30% производителей. Благодаря новой методике удалось существенно увеличить объемы заготавливаемой рыбоводной икры, максимальное количество которой было собрано в 1985 г. – 4,6 млн. икринок от 26 самок (Дубинин, Гончаров, 2007).

Полученные после инкубации личинки нельмы вселялись в пруды и озера Новосибирской области. В 1971 г. 100 тыс. личинок в возрасте 8-9 сут. было высажено в экспериментальные пруды (в одном из прудов плотность составила 185 тыс.экз./га.), и 200 тыс. личинок – в оз. Сартлан. В июне рацион нельмы в прудах включал личинок стрекоз, плавунцов, клещей и других организмы, что свидетельствует о переходе нельмы на потребление вынужденной пищи.

Прямые наблюдения за молодь в естественных условиях показали, что в это время нельма переходит на хищное питание. К осени в прудах масса молоди достигала 6,1 г, в то время как в природе 80-90 г. Полученные результаты позволили авторам заключить, что выращивать нельму в прудах целесообразно до ее перехода на хищное питание – 30-40 сут. (Злоказов, Рудаков, 1975).

В оз. Сартлан двухлетки нельмы в августе имели массу 230-260 г., а в октябре – 400 г, что выше, чем у нельмы в р. Обь. В желудках выращиваемой в озере рыбы был отмечен только мелкий окунь (от 3 до 18 см). Данные о выживаемости нельмы в прудах и озерах, к сожалению, не приводятся (Злоказов, Рудаков, 1975; Злоказов, 1978). Кроме этого, в 1975 г. в оз. Сартлан осуществлялось вселение подрощенной в прудах молоди нельмы. Для этого в начале июля в озеро было выпущено 15 тыс. сеголетков средней массой 7 г, в ноябре их масса равнялась 120 г., в возрасте 1+ – от 280 до 700 г. Трехлетки имели массу 970-1400 г. Исследования питания выращенной нельмы показывает, что в 100% случаев в рационе присутствует молодь окуня, что и обеспечивает вселенцам достаточно высокий темп роста (Злоказов, 1978).

Полученные положительные результаты выращивания нельмы в прудах и оз. Сартлан позволили авторам рекомендовать Новосибирское нерестово-вырастное хозяйство в качестве базы для массового искусственного воспроизводства этой ценной рыбы. По их мнению, это дало бы возможность поддерживать запасы нельмы в верхней Оби на должном уровне (Злоказов, Рудаков, 1975). Тем не менее, исследования динамики численности нельмы Обь-Иртышского бассейна за период 1969-2005 гг. позволили сделать вывод, что работы по искусственному воспроизводству нельмы существенным образом не повлияли на состояние ее популяции в р. Оби (Матковский, 2006).

С другой стороны, по данным Н.А. Дубинина и В.П. Гончарова (2007), личинок нельмы, полученных в результате рыбоводных работ в Новосибирской области, никогда не выпускали в р. Обь, а вселяли в озера. Наибольшее количество «вселенцев» пришлось на 1986 г. и составило 2,9 млн. экз., однако к середине 1990-х гг. количество вселяемой молоди сократилось до 98 тыс. экз.,

а к 2003 г. работы по искусственному разведению Обской нельмы были прекращены (Дубинин, Гончаров, 2007).

### 1.3 Искусственное разведение кубенской нельмы: выращивание в прудах

Более продуктивные попытки искусственного разведения нельмы были достигнуты с жилой формой этой ценной рыбы из оз. Кубенское и относились к 50-60-м годам прошлого столетия (Балашев, 1961; Яндовская, Тихонова, 1961; Сонин, 1967; Звенигородская, 1971). Так, в 1953-1955 гг. сотрудниками лаборатории рыбоводства ГосНИОРХ Н.И. Яндовской и З.П. Тихоновой (1961) были проведены работы по отлову и выдерживанию производителей нельмы в садках. Цель мероприятий заключалась в получении годной к оплодотворению икры и последующей ее инкубации. Изначально выдерживание производителей в небольших садках из мелкочаистой дели не привело к их созреванию, отмечалась высокая смертность рыб. Икру получили от самок, которых содержали при более низкой температуре, в связи с чем авторами было высказано предположение, что смертность и отсутствие зрелых половых продуктов при первом выдерживании была связана с высокой температурой воды – около 7°C.

Полученную икру осеменяли сухим способом. В первый год исследований процент оплодотворения не превышал 50%. Такой неудовлетворительный результат, по мнению самих авторов, был вызван ранними сроками сбора икры, которая могла быть недозрелой. На следующий год биотехника этого процесса была оптимизирована, половые продукты получали от «текучих» самок, что позволило увеличить оплодотворяемость до 86-93%.

Икру инкубировали на Волховском рыбоводном заводе в аппаратах Вейса. Результаты инкубации в разные годы были различны и зависели от температурного режима. Так, в диапазоне от 0,5 до 5,0°C выживаемость икры составляла 75%, при 4,0-8,0°C этот показатель снижался до 1,0-8,0%. Помимо высокой смертности икры в условиях более высоких температур, на стадии вылупления были отмечены предличинки с различными отклонениями в

развитии, которые оказывались нежизнеспособными. Весной часть предличинок была выпущена в один из выростных прудов ЦЭС «Ропша» (Ленинградская обл.) в количестве 11,5 тыс. экз./га. Осенью при облове было поймано 980 сеголеток средней массой 20,2 г, выживаемость составила 8,5% (см. табл. 1).

Подобные работы по искусственному разведению кубенской нельмы, начиная от лова производителей до выращивания молоди в прудах, были проведены Р.И. Балашевым (1961). Ему удалось добиться 100% созревания самок за счет улучшения условий выдерживания производителей, которых содержали в небольших по площади непроточных озерах, расположенных в пойме р. Кубены. Полученная икра была высокого рыбоводного качества, процент оплодотворения составлял 93-97%, а смертность икры за инкубацию – 24-40%. Результаты прудового выращивания указывали на быстрый темп роста нельмы, которая при наличии кормовой базы, соответствующей хищнику, способна достигать к осени массы до 200-250 г при выживаемости 40-45%.

В этот же период опыты по выращиванию молоди кубенской нельмы в прудах проводились под руководством Л.А. Жакова (1963) и В.П. Сонины (1967), которые в качестве корма использовали личинок и молодь других рыб. Л.А. Жаков для перевода нельмы на хищное питание вселял в пруд личинок окуня. К июлю сеголетки нельмы имели массу 9 г, что в 3 раза превышало массу молоди, питавшейся планктоном. В августе отдельные особи достигали 35 г. В опыте В.П. Сонины в качестве живого корма в пруд вселяли личинок корюшки. На хищном питании масса сеголеток в июле равнялась 9-10 г, в конце сентября до 35 г, выживаемость при этом невелика – 3,5% (табл. 1).

Экспериментальные работы по прудовому выращиванию нельмы проводили в Новгородской области (Звенигородская, 1971). В выростной пруд площадью 22 га было выпущено 100 тыс. личинок кубенской нельмы, для обеспечения молоди пищей в водоем вселяли верховку и икру окуня. К осени масса сеголеток составила от 6 до 226 г, после чего они были высажены в зимовальный пруд, в котором находилась молодь окуня. Весной следующего года, в пруду было отловлено 2 тыс. экз. годовиков средней массой 20 г (от 15 до 250 г). Большие

колебания показателей массы указывают на неблагоприятные условия подращивания молоди, возможно, причина могла быть в недостаточной обеспеченности пищей и относительно невысоких плотностях посадки, что снижало вероятность встречи хищника с жертвой.

Таблица 1. Результаты экспериментальных работ по прудовому выращиванию сеголеток кубенской нельмы в 1955-1963 гг.

Год	Пруд	S пруда, га	Плотность посадки личинок, тыс.экз./га	Выловлено, тыс. экз./га	Средняя масса, г	Выживаемость, %	Рыбопродуктивность, кг/га
Ленинградская область и Республика Карелия (по: Яндовская, Тихонова, 1961; Сонин, 1967)							
1955	ЦЭС «Роша»	1,0	11,5	0,98	20,2	8,5	21,0
1961	Салмиский*	0,17	17,6	6,1	21,0	3,5	128,0
Новгородская область (по: Звенигородская, 1971)							
1961	п/х Завысочье*	22	4,6	0,24	20,0	5,2	4,8
1963	п/х Яжелбицы	2,2	71,0	6,5	5,2	9,1	33,8

Примечание: \* – выращивание на хищном питании

Для выяснения возможности выращивания сеголеток кубенской нельмы при высоких плотностях посадки, пруд площадью 2,2 га был зарыблен личинками из расчета 71 тыс. экз./га. (Звенигородская, 1971). Такое количество оказалось чрезмерно высоким, и к осени масса сеголеток составила в среднем 5,2 г, выживаемость 9,1% (табл. 1).

Проведенные исследования по разработке отдельных этапов биотехники искусственного разведения кубенской нельмы указывают на возможность использования этого объекта в рыбоводных целях. Однако опыты по выращиванию нельмы в прудах были биологически необоснованны, что выразилось в низкой выживаемости и неудовлетворительном росте молоди при питании естественным кормом. Несмотря на это, отдельные работы (Балашев, 1961; Жаков, 1963) позволяют заключить, что при наличии развитой кормовой базы и использовании в качестве корма личинок и молоди других рыб нельма в

искусственных условиях способна развивать высокий темп роста. Это делает ее перспективным объектом для товарного выращивания.

Исследования по выращиванию кубенской нельмы в искусственных условиях были продолжены в 1970-х гг. сотрудником ГосНИОРХ Д.П. Булановым (1974). Под его руководством была разработана методика отлова производителей из нерестовых рек, их выдерживания и получения зрелых половых продуктов. Было показано, что температура воды в период отлова и выдерживания нельмы не является фактором, определяющим выживаемость готовых к нересту рыб. Отловленные особи переносили температуру воды до  $15,5^{\circ}\text{C}$ , при этом выжило 98,6% рыб, из них созрело 93%. Высокую смертность нельмы в опытах Н.И. Яндовской и З.П. Тихоновой (1971) он связывал с ее травмированием в процессе отлова сетями.

Кроме того Д.П. Булановым (1974, 1979б) были проведены эксперименты по инкубации икры нельмы в различных температурных условиях, на основании которых он подтвердил полученные ранее данные о негативном влиянии высоких температур на этот процесс. Так, выживаемость икры в результате инкубации при относительно низком температурном режиме (средняя температура ( $t_{\text{cp}}$ )= $1,3^{\circ}\text{C}$ ) составляла 68,8% против 57,2% в условиях с более высокой температурой ( $t_{\text{cp}}$ = $2,7^{\circ}\text{C}$ ).

При выращивании сеголеток кубенской нельмы в прудах опытные работы были направлены на определение оптимальных плотностей посадки и уровня развития кормовой базы, наиболее соответствующей потребностям молоди. Для этих работ были задействованы пруды Ленинградской, Новгородской и Челябинской областей, которые зарыблялись личинками нельмы в количестве от 2,7 до 50,0 тыс. экз./га. Для подкормки молоди в некоторые пруды подсаживали личинок других видов рыб.

Данные контрольных обловов показали неодинаковый рост нельмы в прудах. Наибольшая рыбопродуктивность была получена при посадке личинок нельмы из расчета 20,0 тыс. экз./га. Для формирования благоприятной для роста хищника кормовой базы в пруд было посажено 600 тыс. личинок карпа. Самые крупные

сеголетки (70,2 г) были выращены при низкой плотности посадки и достаточной обеспеченности кормом, выживаемость при этом была минимальной – 3,2%. В пруду с естественной кормовой базой и высокой плотностью (31,0 тыс. экз./га) наблюдался не только замедленный рост, но и повышенная смертность личинок, достигающая 80% (табл. 2). Экспериментальное выращивание нельмы в прудах позволило установить, что увеличение темпа роста происходит в июне с повышением среднемесячной температуры воды до 15,6-18,1°С и развитием естественной кормовой базы. В последующие месяцы показатели суточного прироста массы молоди снижались.

Анализируя темп роста молоди нельмы в прудах и оз. Кубенском по данным И.И. Смольянова (1957) и И.С. Титенкова (1961), Д.П. Буланов делает вывод, что рост нельмы в прудах и озере одинаков только до момента перехода ее на хищное питание, после чего молодь в прудах отстает в росте из-за недостаточной обеспеченности рыбной пищей. В связи с этим выпуск нельмы в оз. Кубенское был бы наиболее целесообразным в конце июня – начале июля, когда размеры и масса сеголеток в прудах и озере имели бы примерно одинаковую величину: около 10 см в длину и массы 4-5 г (Буланов, 1975). Результаты выращивания нельмы в прудах представлены в таблице 2.

Таким образом, работы по искусственному разведению сеголеток кубенской нельмы в прудах подтверждают полученные ранее сведения об ускорении ее роста при переходе на хищное питание. Так, в прудах Ивановский и №3 при схожей плотности посадки рыбопродуктивность на хищном питании увеличилась в 2,3 раза, а индивидуальная масса в 2 раза в сравнении с питанием планктонными организмами. Помимо этого, своевременный переход молоди нельмы на хищное питание положительно отражался на ее выживаемости, за исключением пруда им. С. Разина, где была отмечена крайне высокая смертность. К сожалению, Д.П. Буланов (1975) не указывает причину элиминации, однако можно предположить, что из-за большой площади водоема не удалось корректно оценить показатель выживаемости. Также автором не приведены характеристики нельмы при ее переходе на хищное питание.

Таблица 2. Результаты опытных работ по выращиванию сеголеток кубенской нельмы в прудах 1972-1974 гг. (по: Буланов, 1975).

Год	Пруд	Площадь пруда, га	Плотность посадки, тыс. экз./га	Выловлено, тыс. экз./га	Средняя масса, г	Выживаемость, %	Рыбопродуктивность кг/га
Ленинградская область							
1972	Ивановский	8,75	14,5	10,0	4,8	67,0	48,0
1973	№ 1	0,09	31,0	6,2	9,6	20,0	59,8
	№ 2*	0,28	20,0	11,8	13,6	58,6	160,0
	№ 3*	0,21	17,0	11,7	9,6	67,5	111,9
	№ 4*	0,05	20,0	8,6	14,2	41,8	123,2
1974	№ 2	0,28	40,0	7,2	7,9	18,1	56,6
	№ 3	0,21	50,0	19,9	7,6	40,2	151,2
Новгородская область							
1972	Долгобородский	5,0	30,0	3,6	3,0	12,0	10,9
Челябинская область							
1973	им. С. Разина*	85,0	2,7	0,1	70,2	3,2	60,0

Примечание: \* – выращивание на хищном питании.

По нашему мнению, выращивание нельмы на естественной кормовой базе проводилось при завышенной плотности посадки, что вело к недостатку корма и, как следствие, снижению показателей выживаемости, индивидуальной массы сеголеток и рыбопродуктивности. При относительно разреженной плотности посадки (Ивановский пруд) выживаемость была не ниже таковой при выращивании на хищном питании, однако средняя масса молоди и продуктивность пруда сильно уступали аналогичным показателям в водоемах с использованием в качестве дополнительного корма живой рыбы.

#### 1.4 Выращивание кубенской нельмы в озерах

Помимо выращивания кубенской нельмы в прудах, исследовалась возможность подращивания ее в озерах. Подобные работы проводились в 60-х годах прошлого столетия сотрудниками Карельского отделения ГосНИОРХ. Зарыбление осуществлялось личинками и подрощенной молодь. Для

определения целесообразности вселения личинок были задействованы два небольших озера в Карелии, плотность посадки в которые составляла 24 и 33 тыс. экз./га. Однако из-за наличия в водоемах хищной рыбы оценить эффективность зарыбления не удалось. В дальнейшем личинок нельмы в количестве 260 тыс. экз. выпустили в предварительно обезрыбленное озеро Сювяярви площадью 15,7 га, спустя месяц для подкормки молоди в водоем было подсажено 11 млн. личинок корюшки. В конце июня в прибрежных зонах озера были отмечены стайки нельмы (Сонин, 1967).

Карельскими специалистами были проведены опыты по зарыблению озер сеголетками нельмы. Так, в оз. Кудом (67 га) вселяли нельму средней массой 21 г, выращенную в пруду на хищном питании. Весной следующего года в озере удалось поймать 3 особи нельмы (размерно-массовые характеристики не приводятся). Результаты проведенных исследований позволили заключить автору, что для создания маточного стада нельмы в озерах необходимо предварительное подращивание ее в прудах.

В литературе имеются сведения по выращиванию кубенской нельмы в поликультуре с другими сиговыми. В 1974 г. в озерном рыбопитомнике Большой Окуненок нельму содержали вместе с муксуном *Coregonus muksun* и гибридом пелядь×чир. Результаты опыта приведены в таблице 3 (Ерофеев, 1983).

Таблица 3. Результаты выращивания нельмы в поликультуре с другими сиговыми в оз. Б. Окуненок в 1974 г. (по: Ерофеев, 1983)

Вид	Плотность посадки, тыс. шт./га	Конечная масса, г	Рыбопродукция, кг/га	Промысловый возврат, %
Пелчир	8,3	31,0	141,36	85,0
Муксун	6,3	24,0	56,0	37,0
Нельма	3,3	18,0	23,0	38,7

Как видно из таблицы, конечная масса сеголеток нельмы заметно уступает этому показателю у пелчира и муксуна, что, по-видимому, связано с типом

питания выращиваемых объектов. Являясь полифагом, пелчир гибко реагирует на изменение условий питания, осваивая доминирующие кормовые организмы и избегая жесткой пищевой конкуренции. Нельма, напротив, имеет более узкий спектр питания, с месячного возраста ее рацион составляют бентосные организмы, а роль зоопланктона, по сравнению с началом питания, снижается до 0,05% (Максимова, 1965). В дальнейшем для полноценного роста хищнику необходим доступный корм в виде живой рыбы, который в озерном питомнике отсутствовал. Отсутствие необходимых кормовых организмов для нельмы отразился на ее промысловом возврате, который более чем в 2 раза уступал таковому у пелчира. Результаты выращивания нельмы в поликультуре с другими сиговыми без ее перехода на хищное питание указывают на неэффективность данного метода.

В постсоветский период была проведена еще только одна попытка искусственного воспроизводства кубенской нельмы с последующим вселением ее молоди в озера. В 1997 г. под руководством Управления рыболовства Администрации Вологодской области от производителей, выловленных в естественных условиях, была получена икра, из которой весной следующего года вылупилось 50 тыс. личинок. В дальнейшем подрощенную до 2 г молодь выпустили в озера Кубенское в количестве 10 тыс. экз. и Ковжское – 11,5 тыс. экз. (Разработать..., 2001). В феврале 2002 г. в оз. Ковжском был отловлен один экземпляр нельмы промысловой длиной 68 см и массой 5 кг. Имеются сведения о поимке в этом озере еще четырех экземпляров массой 4-5 кг. Данных о результате вселения нельмы в оз. Кубенское не приводится.

### 1.5 Обсуждение работ по искусственному воспроизводству нельмы

Исследования, проведенные множеством авторов по инкубации икры и выращиванию нельмы в прудах и озерах-питомниках, позволили установить некоторые биологические особенности и условия выращивания этой ценной рыбы, которые могут быть использованы для успешного продолжения работ по ее

искусственному воспроизводству. В частности, разработана биотехника выдерживания производителей и получения зрелых половых продуктов, определены наиболее подходящие для нельмы температурные режимы инкубации икры. Для выращивания молоди в прудах установлены оптимальные плотности посадки и характеристики кормовой базы, соответствующие потребностям молоди. Показано, что питание хищной пищей значительно ускоряет рост нельмы – трехлетки, перешедшие на питание рыбой, достигают массы 1400 г. Именно пищевые предпочтения нельмы отрицательно сказываются на росте и выживаемости при ее выращивании в поликультуре с другими сиговыми.

С другой стороны, несмотря на большое количество работ по искусственному выращиванию нельмы, в литературе отсутствуют данные, характеризующие переход нельмы к хищному питанию: размерно-массовые параметры, физиологические изменения в организме хищника, его поведенческие реакции и др. Не разработан перевод нельмы на хищное питание, а приводится только констатация факта ускорения роста молоди при питании рыбой.

Подводя итог анализу литературных источников по искусственному воспроизводству нельмы, можно заключить, что вплоть до начала настоящего столетия выращивание молоди проводили в прудах и озерах-питомниках, однако оба эти способа не нашли широкого применения. В большинстве случаев причиной этому послужили неудовлетворительные результаты выращивания, при которых в отсутствии рыбной пищи молодь имела мелкие размеры. С другой стороны развитию практики прудового и озерного выращивания нельмы препятствовали недостаток прудовых площадей и озер-питомников, а также сложность управления на них рыбоводными процессами.

Для решения задач по воспроизводству и выращиванию кубенской нельмы в искусственных условиях может быть перспективно применение новых индустриальных технологий, которые в отсутствие доступных прудовых площадей и озер-питомников позволят организовать полностью контролируемый рыбоводный процесс в необходимых объемах (Костюничев, 2010; Лютиков, 2014б). К тому же использование индустриального метода позволяет выращивать

товарную рыбу для потребительского рынка, что может способствовать снижению промысловой нагрузки на природное стадо кубенской нельмы, находящееся на грани исчезновения.

### 1.6 Индустриальное выращивание

До настоящего времени технология индустриального воспроизводства кубенской нельмы не разработана, однако в литературе имеются сведения об искусственном выращивании енисейской нельмы.

Подобные работы проводились в Красноярском крае в конце 90-х – начале 2000-х гг. Икру получали от производителей, пойманных в р. Енисей в 1999 и 2001 гг. общим объемом 574,4 тыс. икринок. Инкубацию проводили в научно-производственном комплексе ФГНУ «НИИЭРВ» и инкубационном цехе Красноярской ТЭЦ-2 (Бурнев и др., 2009; Заделенов, 2010). В 1999 г. икра инкубировалась 166 сут. при средней температуре 2,1°C, в 2001 г. – 138 сут. при 2,8°C (382,8 градусо-дней). В последнем случае для интенсификации вылупления осуществляли плавное повышение температуры воды с 2,5 до 6,5°C. Массовое вылупление предличинок прошло в конце февраля, средние показатели их длины и массы равнялись 12,0 мм и 14,1 мг, соответственно.

Раннюю молодь выращивали в мальковых бассейнах типа ИЦА-2. Температура в период выращивания личинок равнялась 4,2-11,0°C, мальков – 10-18°C. В качестве стартового корма использовали декапсулированные яйца артемии, которые начинали давать предличинкам в возрасте одной недели, еще через неделю вся молодь перешла на экзогенное питание, после чего личинок кормили искусственным кормом SGP-493 фирмы «Aller Aqua» (Дания).

К концу первого года выращивания средняя масса нельмы достигала 41 г. В возрасте 6+ большая часть рыбы была со зрелыми половыми продуктами, ее средняя масса составляла 3,7 кг (Бурнев и др., 2009). В декабре 2007 г. от этих производителей была получена икра.

Икру инкубировали в аппаратах Вейса при средней температуре воды около 4,5°C, что позволило получить предличинок через 85 сут. после оплодотворения (373,4 градусо-дней). Таким образом, сумма тепла приблизительно равнялась этому показателю в 2001 г., однако продолжительность инкубации сократилась на 50 сут. Авторы указывают, что полученные личинки имели среднюю массу 11,3 мг и были без патологических отклонений в форме тела и внутренних органах, но не приводят выживаемость за период инкубации. Кормление личинок было начато в возрасте 5 сут., к третьей декаде мая средняя масса молоди составляла 4-6 г.

Дальнейшая судьба молоди и производителей енисейской нельмы, выращенной в искусственных условиях, не известна. Других данных, по разведению нельмы р. Енисей, в литературе не встречается.

Опыт по сокращению периода инкубации икры нельмы, проведенный красноярскими специалистами, в практике рыбоводства впервые был реализован в начале 1990-х гг. на Кадуйском тепловодном хозяйстве (Вологодская обл.). Икра обской нельмы в возрасте 135 сут. (84 градусо-дня, стадия окончания пигментации глаз) была переведена в более теплые условия, в которых температуру повышали от 8 до 11°C. Это привело к резкому сокращению сроков инкубации без существенной смертности свободных эмбрионов на стадии вылупления (Костюничев, 1997).

Также в литературе имеются сведения по выращиванию личинок кубенской нельмы на ООО «Новосибирский рыбзавод» (Новосибирская обл.), куда икра была доставлена с рыбоводного хозяйства ООО «Форват» в феврале 2010 г. Вылупление проходило в период 10-18 мая при температуре воды 5-8° С. Средняя длина предличинок на момент вылупления составляли в длину 15,0 мм при массе 13,8 мг. Кормление было начато на вторые сутки жизни, в качестве корма использовались науплии и цисты артемии. Через неделю наряду с живыми кормами стали применять искусственные (наименование корма не уточняется). По достижению личинками массы 32 мг в их рацион была включена дафния.

К концу июля масса нельмы превышала 100 мг, что позволило авторам сделать вывод о перспективности продолжения подобных работ (Егоров и др., 2010).

1.7 Современное состояние индустриального воспроизводства нельмы. Некоторые биологические особенности производителей нельмы при их содержании за пределами естественного ареала

В настоящее время работы по формированию индустриального маточного стада нельмы проводятся в ФГБНУ ГосНИОРХ им. Л.С. Берга. Для этих целей на базе садкового рыбоводного хозяйства ООО «Форват» сотрудниками лаборатории аквакультуры и воспроизводства ценных видов рыб ежегодно, начиная с 2009 г. собирается икра от производителей кубенской нельмы, которые были выращены на рыбоводном хозяйстве Кондопожского ЦБК (Респ. Карелия). В свою очередь, в Карелию молодь нельмы была перевезена с Кадуйского рыбоводного хозяйства (Вологодская обл.).

При содержании нельмы в индустриальных условиях за пределами естественного ареала, были определены некоторые особенности ее созревания. Многолетние наблюдения показали, что производители кубенской нельмы в Ленинградской обл. переходят в «текущее» состояние в одни и те же сроки при разных значениях температуры воды. Первые самки в завершающей стадии зрелости появляются в первых числах ноября при понижении температуры воды до 7-6°C. Общая продолжительность нерестового периода ограничивается 10-12 сут. и заканчивается при 6,7-4,1°C. Массовый нерест нельмы ежегодно приходится на 4-5 ноября, когда созревает до 60 % самок.

В природных условиях кубенская нельма нерестится в р. Кубене в октябре в диапазоне 6,5-2,4°C. Пик нереста приходится на первую декаду октября при понижении температуры в реке до 4,8-4,0°C (Титенков, 1961; Буланов, 1974). Таким образом, производители нельмы на ООО «Форват» переходят в нерестовое состояние на 2-4 недели позже и при температуре на 3-4°C выше, чем в материнском водоеме.

Известно, что температурный режим является очень важным экологическим фактором, регулирующим нерест сиговых рыб. Однако если значение температуры в нерестовый период не принимает оптимальных величин, как это часто происходит при содержании сигов за пределами их естественного ареала, то усиливается влияние других экологических факторов. По нашему мнению, наиболее значимым из таких факторов является фотопериод, под воздействием которого производители нельмы способны нормально созревать при более высокой, чем в материнском водоеме, температуре (Lyutikov, Kostyunichev, 2014; Лютиков, Костюничев, 2015).

Подобные особенности существенным образом не отражаются на рыбоводном процессе, но при длительном охлаждении воды в осенний период высокие температуры могут негативно сказываться на выживаемости икры на ранних этапах эмбрионального развития, что имело место в 2015 г.

Подводя итог проведенному литературному обзору по искусственному разведению нельмы, можно сделать вывод, что использование в настоящее время прудов и озер-питомников для выращивания молоди не является перспективным направлением. В связи с этим необходима разработка современных технологий выращивания этого ценного объекта. По нашему мнению наиболее перспективным является индустриальный метод, который обеспечивает полный контроль над процессом выращивания рыбы. Более того, в рыбоводной практике имеется опыт создания маточных стад енисейской и кубенской нельмы с применением искусственных кормов, однако эти работы можно считать экспериментальными, так как они не содержат в себе важных элементов рыбоводного процесса, таких как, особенностей кормление личинок и молоди разного возраста, режимов кормления, определение оптимальных плотностей посадки и др.

В связи с этим, задачей настоящих исследований является разработка технологии выращивания физиологически полноценной молоди кубенской нельмы в индустриальных условиях с применением искусственных кормов для целей воспроизводства и получения товарной продукции.

## Глава 2. Материал и методы исследований

Исследования по теме диссертации проводились с 2009 по 2015 гг. на садковом рыбоводном хозяйстве ООО «Форват», расположенном на оз. Суходольском на северо-западе Ленинградской области. На хозяйстве при участии сотрудников ГосНИОРХ осуществляется выращивание и содержание маточных стад сиговых рыб, сформированных по технологии института (Костюничев, 2005). Созданы маточные стада обских муксуна и чира *Coregonus nasus*, озерной и речной пеляди *C. peled*, трех форм сига *C. lavaretus* (волховский, ладожский озерный и балтийский), а в последнее время и кубенской нельмы.

Помимо садковых линий, рыбоводное хозяйство ООО «Форват» располагает инкубационным цехом, в котором возможна инкубация до 250-300 млн. шт. сиговой икры. Для выращивания молоди сиговых рыб на хозяйстве используются прямоточные лотки ейского типа.

Вода в инкубационный цех и лотковую линию закачивается насосами из озера. Качество воды полностью соответствует нормативам, предъявляемым к водным объектам рыбохозяйственного значения (Нормативы ..., от 18.01.2010 г. №20). Содержание кислорода на водоподаче составляет в зимний период в среднем 12,3 мг/дм<sup>3</sup>, летом – 8,7. Водородный показатель среды изменяется в течение сезона от 6,9 до 7,3 ед. рН. Общая минерализация воды не превышает 59,0 мг/дм<sup>3</sup>.

Температурный режим на рыбоводном хозяйстве ООО «Форват» достаточно благоприятен для сиговых. Развитие икры проходит при температурах от 6 до 0,2-0,1°C, молоди – от 4-6 до 21 °С. Температурные режимы в период с 2009 по 2015 гг. представлены в табл. 4.

Таблица 4. Средняя температура воды на рыбноводном хозяйстве ООО «Форват» в 2009-2015 гг., °С

Годы	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль
09-10	3,1	1,2	0,2	0,2	0,3	2,6	7,2	-	-
10-11	3,9	0,4	0,4	0,3	0,4	1,7	7,2	-	-
11-12	4,8	2,0	0,5	0,2	0,2	1,1	9,4	15,1	18,7
12-13	3,9	0,5	0,2	0,2	0,2	0,9	9,1	16,9	21,2
13-14	5,2	0,7	0,4	0,1	0,8	4,0	9,7	15,1	-
14-15	3,5	1,0	0,2	0,3	0,7	3,7	9,1	14,7	18,4

Опыты по изучению влияния внешних факторов среды на эмбриогенез нельмы проводились с 2010 по 2015 гг. Икру для исследования получали от одновозрастных производителей кубенской нельмы. Инкубацию икры в экспериментах с исследованием различных температурных и световых режимов на развитие зародышей осуществляли в классических 8-литровых аппаратах Вейса. Для изучения механического воздействия икру инкубировали в опытных аппаратах, предназначенных для инкубации икры форели, а также модифицированных автором аппаратах Вейса. Опыты проводили в двух повторностях. Количество икры в аппаратах Вейса равнялось приблизительно 150 тыс. икринок, в модифицированных аппаратах Вейса – 120, в аппаратах форелевого типа – 330 тыс. икринок.

Исследование эмбрионального развития нельмы вели на живом материале способом бокового микроскопирования, предложенного Ж.А. Черняевым (1968). Для этих целей использовали микроскоп МБИ-3. Для определения стадий и этапов развития пробы икры отбирались на анализ в количестве не менее 30 шт. Этапы эмбрионального развития приняты такими же, как в работах И.И. Смольянова (1957) и Д.П. Буланова (1979б). Освещенность в инкубационных аппаратах измеряли люксометром Ю-116 с точностью  $\pm 5\%$ .

Определение размерно-массовых показателей и подсчет миотомов у предличинок проводили на фиксированном в 2% растворе формальдегида материале. Длину тела измеряли от конца рыла до конца хвостового плавника

(с точностью до 0,1 мм), массу определяли на электронных весах с точностью до 0,1 мг. Объемы выборок для эмбрионов составляли не менее 15 экз. в пробе (всего за период исследований 1391 экз.), для предличинок – не менее 25 экз. (всего 573 экз.).

При изучении личиночного развития нельмы, а также влияния освещенности и плотности посадки на ее биологические показатели в индустриальных условиях, личинок выращивали в прямоточных лотках размером 4,2×0,7×0,7 м при уровне воды 0,4 м. Для определения суточных норм искусственного корма использовали экспериментальные лотки размером 0,215×0,4×0,17 м с уровнем воды 0,15 м. В качестве корма использовали искусственные гранулированные корма Troco («Сорпенс», Голландия) и Biomar larviva wean-ex («Biomar Group», Дания).

В опыте по исследованию влияния солнечной инсоляции на развитие ранней молоди нельмы освещенность измеряли ежедневно с 7 до 22 ч у поверхности воды по всей длине лотков люксметром Ю-116.

Изучение влияния различных искусственных и живых кормов и их сочетания на рост, выживаемость и физиологическое состояние личинок нельмы проводили в экспериментальных бассейнах размером 1,0×1,0 м с уровнем воды 0,4 м. Начальная плотность посадки в каждом бассейне составляла 10 тыс. экз. В качестве корма использовали искусственные экструдированные корма в виде микрогранул Biomar larviva wean-ex («Biomar Group», Дания); Aller futura larvae ex; Aller artex, содержащий экстракт из цист артемии («Aller Aqua», Дания), а также живые корма – науплии артемии.

Нормы кормления в первые две недели выращивания равнялись 10% от массы личинок. По мере роста рыбы количество выдаваемого корма рассчитывали в соответствии с массой молоди и температурным режимом, руководствуясь при этом методическими указаниями по выращиванию сиговых рыб (Костюничев и др., 2005). Для живого корма суточный рацион рассчитывался по сухой массе. Кормление осуществляли вручную с 7 до 23 ч. с интервалом в один час.

Пробы личинок для дальнейшего морфометрического анализа фиксировали 2%-ным раствором формальдегида. Для характеристики интенсивности роста молоди в различных вариантах рассчитывали среднюю суточную скорость роста по уравнению Г.Г. Винберга (1956). Этапы и стадии развития молоди приняты такими же, как в работе И.И. Смольянова (1957). Индексы наполнения кишечника и интенсивность питания у молоди массой от 80 мг вычисляли по фактической массе пищевого комка, у более ранней молоди ввиду незначительной массы пищи в кишечной трубке пользовались реконструкцией массы по методике В.П. Барановой (1985). Количество исследованной молоди равнялось не менее 25 экз. Всего на морфометрический анализ, определение питания и роста личинок, было отобрано и исследовано 3726 экз. молоди нельмы.

Биохимические показатели определяли по стандартным методикам (Бурштейн, 1963; Инструкция..., 1984), содержание витамина С в теле рыб – методом титрования экстракта витамина в соляной кислоте реактивом Тильманса (Князева, 1979). Для биохимического анализа использовали по 5 совокупных проб личинок общей массой не менее 60 г. Пробы для биохимического анализа отбирали на завершающем этапе личиночного развития, общее количество личинок составило 5272 экз.

Статистическую обработку собранного материала проводили в соответствии с принятыми методами (Лакин, 1980) с помощью программы Microsoft Office Excel, достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента.

### Глава 3. Эмбриональное развитие нельмы под воздействием различных факторов среды

Положительный эффект при разработке биотехники индустриального разведения рыб возможен лишь на основе знаний их биологических особенностей на различных этапах онтогенеза, среди которых важнейшее место занимает эмбриональное развитие. Именно от результатов инкубации икры зависит дальнейшая численность популяции вида в природе и количество разводимой рыбы в искусственных условиях.

Первые сведения об эмбриональном периоде жизни кубенской нельмы встречаются в работе И.С. Титенкова (1953), который описал условия развития икры в природе. В частности автор указывает, что нельма в р. Кубене нерестится на перекатах с быстрым течением и песчаным дном на глубине 50-150 см. Икрометание происходит прямо на песок и гальку, после чего икра приклеивается к субстрату, состоящему из древесной коры, сосновых и еловых шишек и разного древесного и растительного сора.

Изучение эмбрионального развития кубенской нельмы (и нельмы как подвида) было связано с началом работ по ее искусственному воспроизводству и впервые проведено в 1953-54 гг. И.И. Смольяновым (1957). До этого времени изучение нельмы носило лишь промыслово-ихтиологический характер и касалось главным образом взрослых рыб и подростовой молодежи (Лукаш, 1918; Меньшиков, 1935; Меньшиков, Ревнивых, 1937; Вовк, 1948; Евтеев, 1940; Петкевич, 1953).

Однако первый опыт исследования эмбрионального развития нельмы был неудачным. Из-за неблагоприятных условий перевозки икры к месту инкубации практически вся икра погибла, а оставшаяся развивалась с отклонениями. В связи с этим автору удалось описать лишь два этапа развития икры в искусственных условиях, а также завершающий этап непосредственно на Кубенском озере, и сравнить полученные данные с собственными материалами по развитию

зародышей белорыбицы и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka*. Анализ показал, что эмбриональное развитие белорыбицы и нельмы, как подвидов одного вида, отличается незначительно, и имеет более существенные различия с сигом-нельмушкой (Смольянов, 1957).

Дальнейшие исследования в этом направлении были продолжены в начале 1970-х гг. сотрудником ГосНИОРХ Д.П. Булановым (1976), который дал достаточно подробное описание этого процесса от оплодотворения икры до первых дней жизни свободных эмбрионов. Результаты исследований Д.П. Буланова будут представлены позже, в сравнении с полученными нами данными.

Наблюдения за эмбриональным развитием кубенской нельмы мы проводили на живом материале. Икру инкубировали в условиях рыбоводного хозяйства в классических 8-литровых аппаратах Вейса, при загрузке икры 150-200 тыс. шт./апп. Известно, что развитие икры в значительной степени зависит от температурных условий и может существенно варьировать по срокам прохождения отдельных этапов эмбриогенеза в различные годы, поэтому описание эмбрионального развития приводится за один инкубационный период с ноября 2011 по май 2012 гг.

### 3.1 Эмбриональное развитие нельмы

Созревание производителей кубенской нельмы в условиях рыбоводного хозяйства ООО «Форват» проходит в первой декаде ноября при понижении температуры воды до 7-6°C. По собственным наблюдениям икра нельмы довольно крупная, диаметр зрелой икринки равняется  $2,61 \pm 0,02$  мм, при массе  $10,21 \pm 0,18$  мг. После набухания ее размер и масса увеличиваются до  $3,26 \pm 0,02$  мм и  $18,57 \pm 0,21$  мг, соответственно. Осеменение икры проводится сухим способом, длительность поступательного движения спермиев составляет в среднем 111 с при температуре 6,4°C. Набухание икры сопряжено с образованием перевителлинового пространства и начинается через 5-7 мин после контакта

икринки с водой, завершение этого процесса происходит спустя 110-140 мин. Одновременно с увеличением перевителлинового пространства формируется бластодиск, под которым концентрируются жировые капли (рис. 2). Оболочки икринки в этот период слабые, при легком надавливании лопаются.

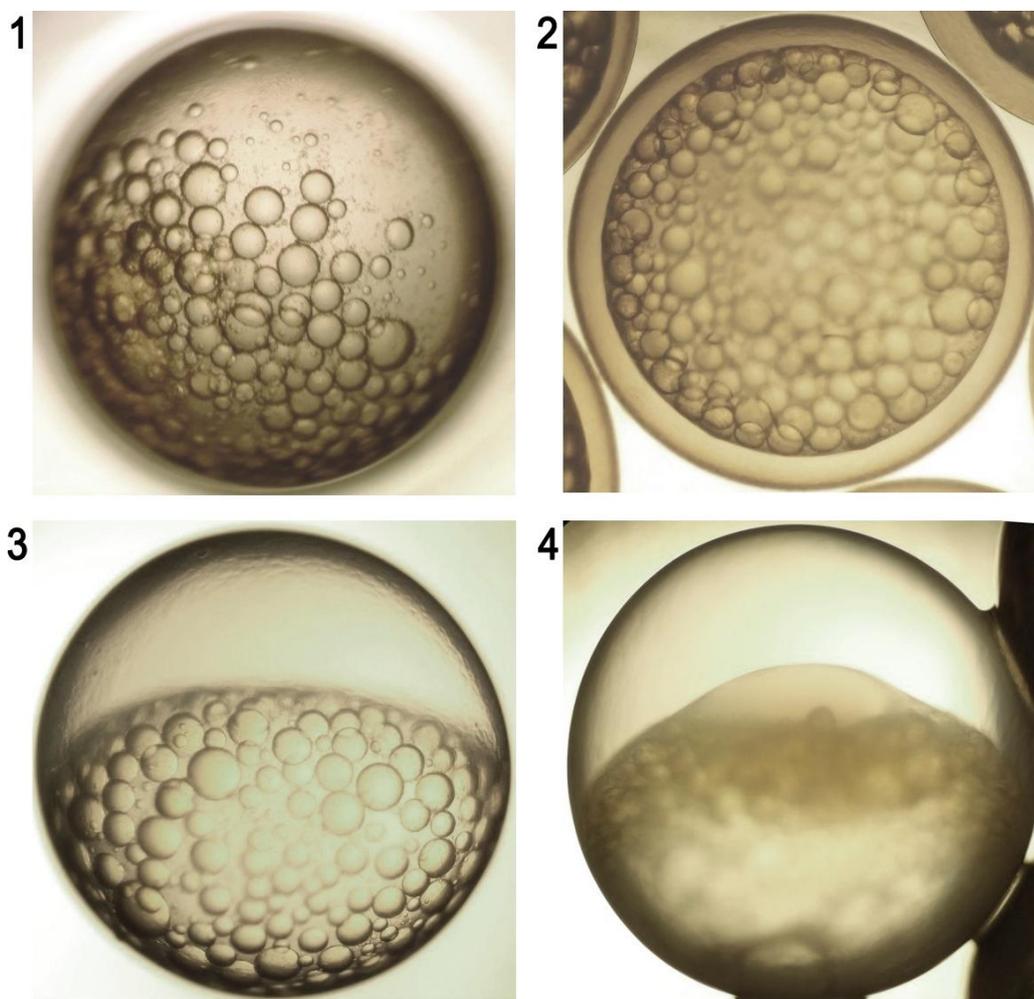


Рисунок 2. Кортикальная реакция и образование бластодиска в икринке нельмы.

1 – неоплодотворенная икринка; 2-3 – образование перевителлинового пространства;  
4 – образование бластодиска

Дробление зародышевого диска на два бластомера происходит спустя 10 ч после оплодотворения, второе деление – через 13 ч. Борозда второго деления проходит перпендикулярно первой и образует 4 бластомера. 8 бластомеров образуются через 17 ч, 16 – через 21 ч. Спустя 50 ч отмечена стадия крупноклеточной бластулы. На 4-е сутки бластомеры становятся трудно

различимыми, что предопределяет переход зародыша на стадию бластулы мелких клеток (рис. 3). Обрастание желточного мешка бластодермой происходит в конце 4-х сут., спустя сутки обрастание желтка достигает половины его поверхности. К этому времени на бластодиске происходит образование краевого узелка. Первая пара мезодермальных сегментов отмечена на 9-е сут. развития.

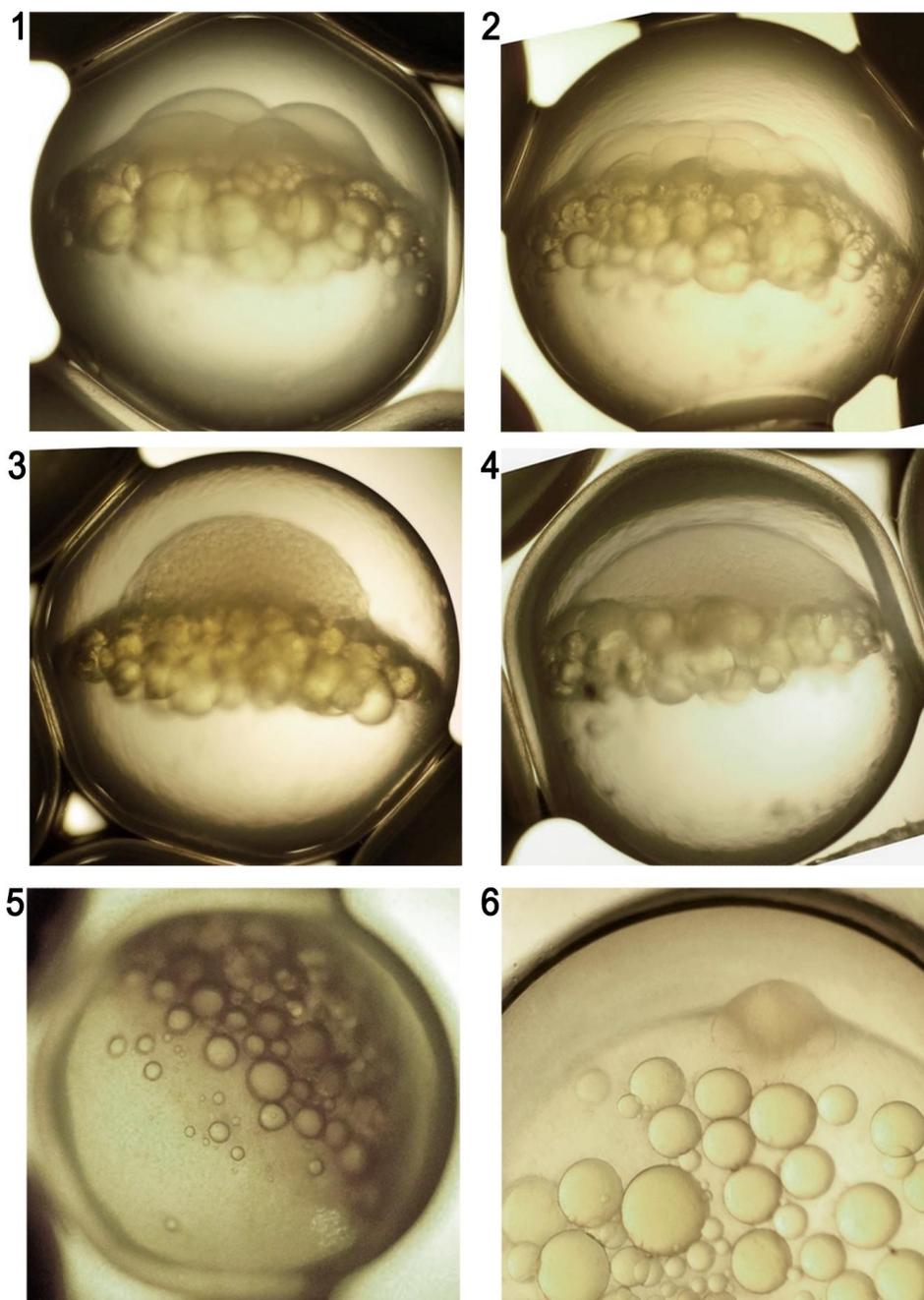


Рисунок 3. Этапы дробления, обрастания и формирования эмбриона.

1 – 4 бластомера; 2 – 16 бластомеров; 3 – крупноклеточная морула; 4 – мелкоклеточная морула; 5 – обрастание более половины желтка; 6 – формирование эмбриона, образование глазных пузырей

Полное обрастание желточного мешка бластодермой и замыкание желточной пробки происходит на 12-е сут., когда у эмбриона уже сформированы глазные пузыри, хорошо видна нервная трубка и хорда. Длина зародыша равняется 3,3 мм, в теле насчитывается 18-20 миотомов. На 23 сут. развития наблюдаются редкие сокращения сердечной трубки (около 6 уд./мин), но тока плазмы по сосудам еще нет. Отделение хвостового отдела от желточного мешка происходит на 25-е сут., к 32 сут. хвост отделен на уровне анального отверстия. Сокращение сердечной трубки к этому времени составляет около 60 уд./мин, количество миотомов – 50-52, глаза слабо пигментированы (рис. 4).

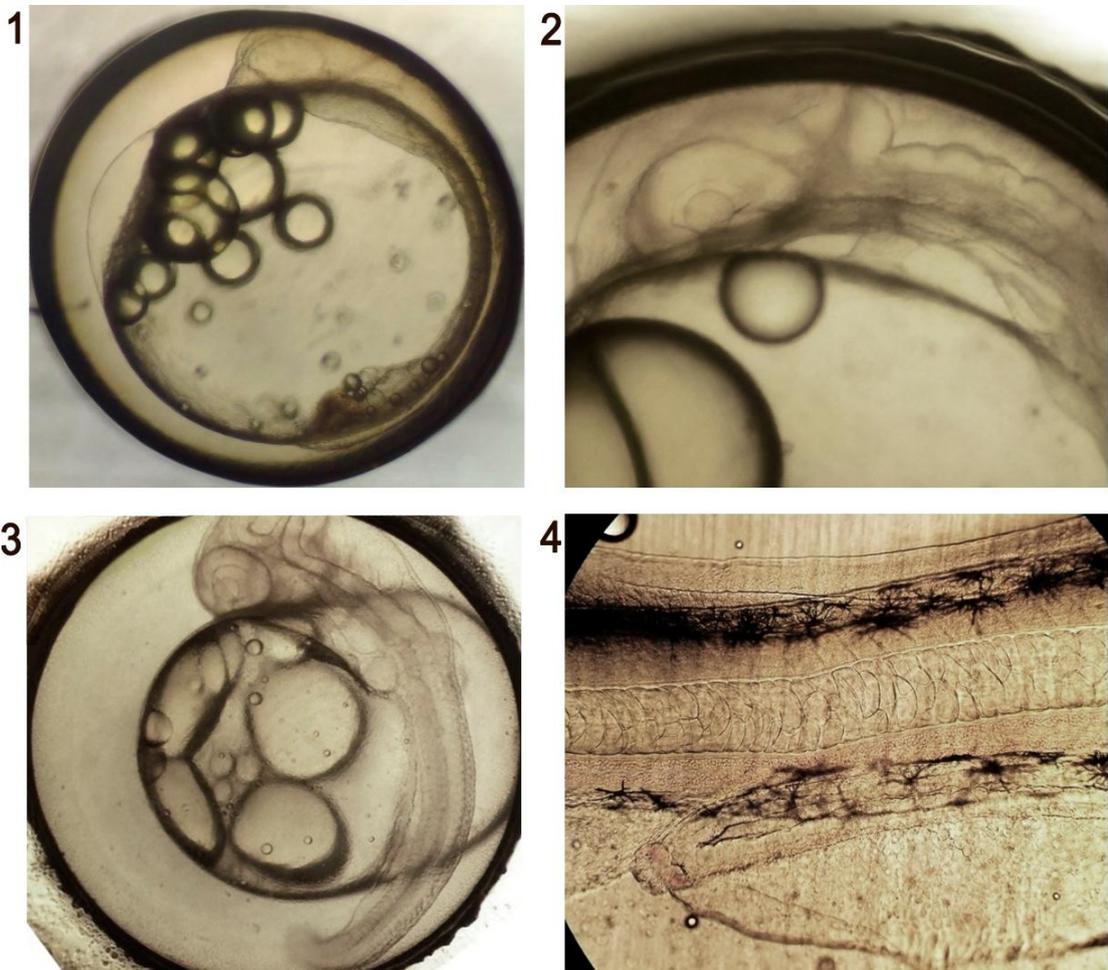


Рисунок 4. Развитие эмбриона.

1 - эмбрион огибает половину желтка; 2 – функционирование сердечной трубки; 3 – хвост отходит от желтка на уровне анального отверстия; 4 – стадия кардинального кровообращения

В возрасте 40-45 сут. эмбрион выглядит достаточно сформированным, дальнейшее его развитие заключается в становлении систем организма, среди которых наиболее интенсивно развивается кровеносная система. Движение крови по замкнутому циклу отмечено на 40-е сут., спустя неделю происходит увеличение количества кровеносных сосудов на желточном мешке. К 58 сут. начинает функционировать задняя кардинальная вена, которая получает связь с хвостовой веной по капиллярным сосудам и осуществляет перенос крови из хвостового отдела к желточному мешку. Ранее эту функцию выполняла подкишечная вена, которая в последующем связана с дорзальной аортой несколькими задними кишечными артериями. Спустя месяц начинается движение крови по жаберным дугам.

Также, в процессе развития, усиливается пигментация кожных покровов зародыша. Количество и размеры меланофоров постоянно увеличиваются, покрывая верхнюю часть головы и спины эмбриона, а также вентральную его часть и желточный мешок. Помимо этого усиливается пигментация глаз и форменных элементов крови. Спустя 70-75 сут. после оплодотворения у эмбрионов происходит накопление гуанина и появление гуанофор в сосудистой оболочке глаз, которые обретают серебристый оттенок (рис. 5).

К возрасту около 100 сут. снабжение кровью жаберного аппарата заметно усиливается, что необходимо для развития жаберных лепестков, появление которых отмечено на 115-117-е сут. На 140-е сут. появляются гиоидные дуги аорты, впадающие в мандибулярные дуги, что способствует развитию псевдобранхий. Завершающим моментом в развитии зародыша можно считать начало кровообращения в жаберных лепестках, эта стадия отмечена в возрасте 155-160 сут (рис. 5).

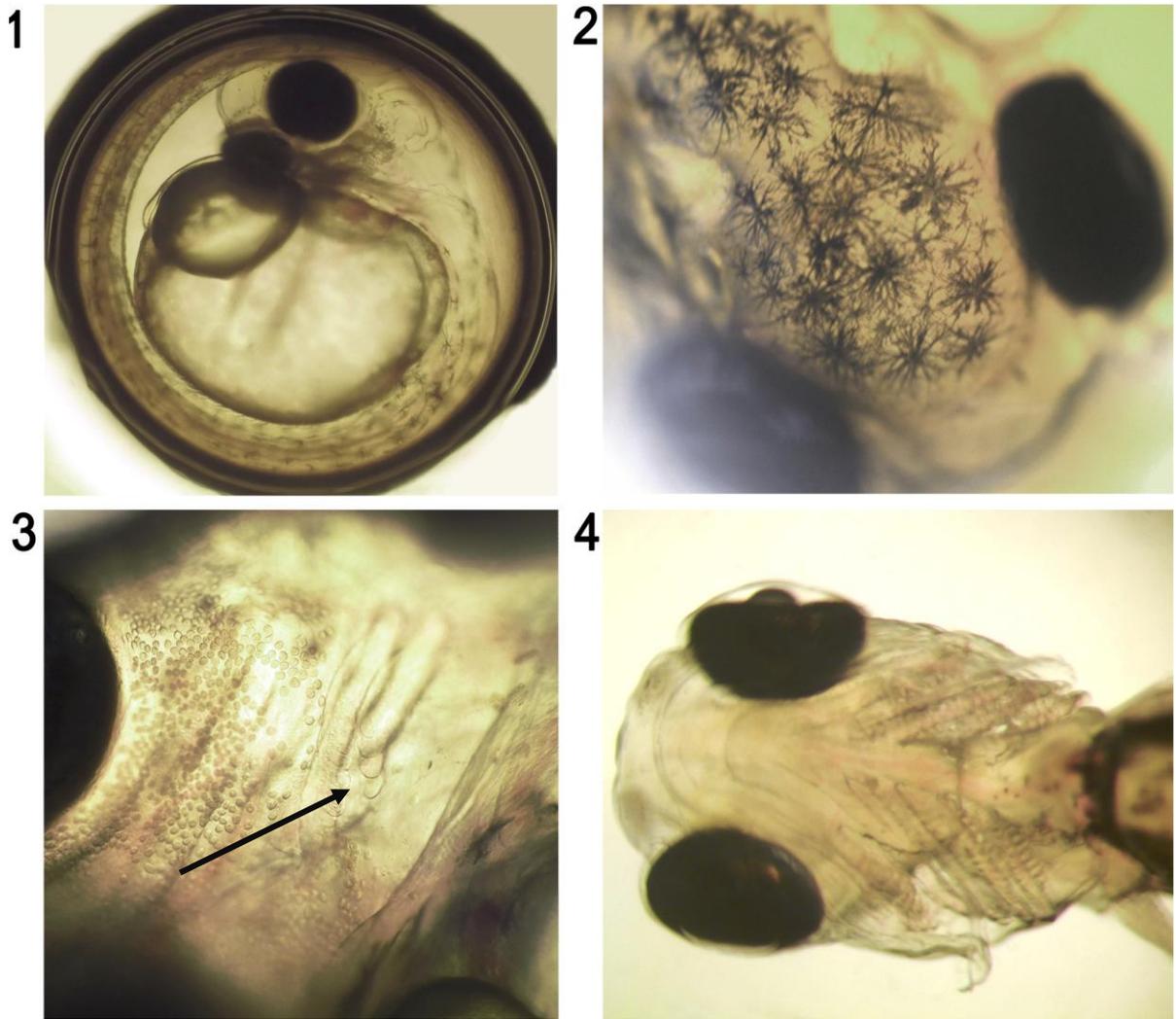


Рисунок 5. Завершающие этапы эмбрионального развития.

1 – завершение пигментации глаз (возраст эмбриона 76 сут.); 2 – усиление пигментации покровов тела; 3 – формирование жаберных лепестков (отмечены стрелкой); 4 – голова нельмы на этапе вылупления, видно большое количество жаберных лепестков

Вылупление предличинок происходит спустя 176-184 сут. (234-254 градусо-дней) после оплодотворения. Однако с наступлением ранней весны и быстрого прогрева воды, период инкубации сокращается до 164-168 сут. (232-252 градусо-дней), что было отмечено нами в 2014 г. Выход свободного эмбриона из икринки обычно начинается с хвоста (рис. 6).

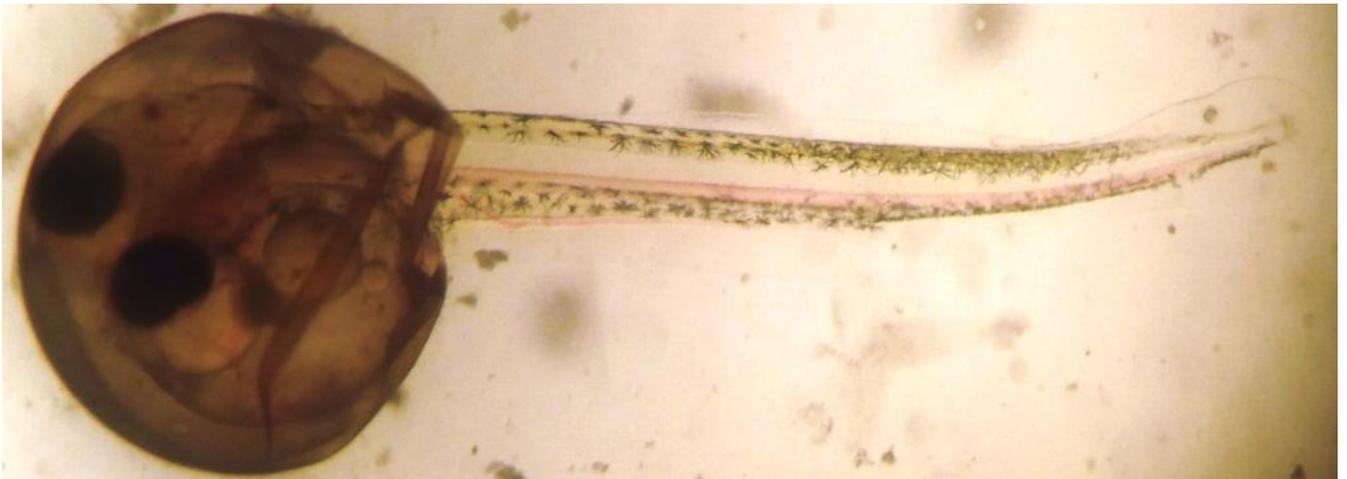


Рисунок 6. Эмбрион кубенской нельмы на стадии вылупления

Размягчение оболочки обусловлено деятельностью желез вылупления, которые в большом количестве расположены на голове эмбриона сиговых рыб (Лебедева, 1985).

### 3.2 Влияние температурного режима на эмбриональное развитие нельмы

Влияние температуры на развивающийся организм общеизвестно – повышение температуры (в определенном диапазоне) ускоряет темп эмбриогенеза рыб, понижение, напротив, замедляет этот процесс. Сиговые в этом отношении не являются исключением, скорость их эмбрионального развития также сопряжена с температурой окружающей среды (Борисов, Крыжановский, 1955; Вернидуб, 1956; Яндовская, Тихонова, 1961; Черняев, 1968; Городилов, 1969; Brooke, 1975; Буланов, 1976; Мешков, Лебедева, 1977; Игнатьева, 1979; Решетников и др., 1989; Костюничев, 1997; Богданов, 2006).

Развитие икры сиговых рыб может проходить в достаточно широком диапазоне температур (Лебедева, 1971; 1983), однако зона температурного оптимума существенно уже. Так, Дж.В. Прайсом (Price, 1940) при инкубации икры сельдевидного сига *Coregonus clupeaformis* в температурных условиях от 0 до 12°C было показано, что успешное развитие этого вида происходит от 0,5 до 6°C. Оптимальные температурные условия развития икры сельдевидного сига были определены Л.Т. Бруком (Brooke, 1975) и соответствуют диапазону

температур 3,2-8,1°C. Оптимальные температуры развития икры пеляди лежат в диапазоне 2-5°C, верхний порог развития составляют 7-8°C (Лебедева, 1974, 1985).

Под оптимумом понимают количественное выражение фактора (например градусо-дни), соответствующее потребностям организма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизнедеятельности (Шилов, 2000; Вербицкий, 2008). Температурный оптимум для рыб видоспецифичен и определен экологическими особенностями обитания вида в естественной среде. Определение температурного оптимума для развивающегося организма может служить обоснованием к его успешному воспроизводству в искусственных условиях.

Как правило, в литературе приводятся сведения по изучению эмбрионального развития рыб при статичных температурах, в то время как в природе температурный режим достаточно динамичен. В настоящее время накоплен богатый экспериментальный материал, свидетельствующий о том, что наилучшим образом жизнедеятельность организмов протекает при некотором изменении параметров среды в пределах толерантного диапазона, а не при поддержании постоянных условий с заданными оптимальными значениями (Константинов, 1997; Вербицкий, 2008; Лукиянов, 2010).

Работы, направленные на изучение влияния астатичности температурного фактора, проводились, главным образом, на молоди рыб (Константинов, Шолохов, 1993), в то время как исследованию влияния этого фактора на эмбриональное развитие рыб было уделено заметно меньше внимания. В связи с этим изучение воздействия температурного режима на инкубацию икры при искусственном воспроизводстве рыб носит актуальный характер.

Исследование эмбрионального развития кубенской нельмы в различных температурных режимах были проведены нами в период с 2010 по 2014 гг. При анализе полученных результатов также были использованы данные Д.П. Буланова (1976). Средние температуры воды в период исследований представлены в табл. 5.

Таблица 5. Средние температуры воды в период эмбрионального развития кубенской нельмы на ООО "Форват" (собственные данные) и ЦЭС "Ропша" (Буланов, 1976), °С

Период инкубации	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	t <sub>ср</sub>
2010-2011	-	3,9	0,4	0,4	0,3	0,4	1,7	6,1	1,2
2011-2012	-	4,8	2,0	0,5	0,2	0,2	1,1	5,2	1,4
2012-2013	-	3,9	0,5	0,2	0,2	0,2	0,9	5,0	1,1
2013-2014	-	5,0	0,7	0,4	0,1	0,8	2,9	-	1,4
1972-1973 (ЦЭС «Ропша»)	5,0	2,8	2,7	1,7	1,0	1,5	4,4	-	2,7

Результаты исследований показали, что эмбрионы, получавшие схожее количество тепла, выраженного в градусо-днях, находились на различных этапах эмбрионального развития. Возраст эмбрионов в эти периоды также мог существенно отличаться (табл. 6). Однако на более ранних этапах эмбриогенеза (до окончания гаструляции) развитие в различных температурных режимах проходило достаточно синхронно – замыкание "желточной пробки" наблюдалось на 11-13-е сут. при 59-74 градусо-днях (табл. 6).

По мере развития икры температура все больше отражалась на скорости эмбриогенеза. Так, в 2012 г., когда был отмечен наиболее холодный температурный режим, отставание на различных этапах эмбрионального развития в сравнении с 2011 и 2013 гг. доходило до 15-19 сут. (формирование жаберных лепестков), а количество полученного тепла было меньше на 21-51 градусо-дней (табл. 6). Темп развития эмбрионов нельмы в 2010 г. был схож с таковым в 2012 г. вплоть до начала тока крови по жаберным дугам, однако относительно высокие температуры воды на последующих этапах эмбриогенеза (см. табл. 5) определили более быстрое развитие зародышей в период 2010-2011 гг. Несмотря на это, ток крови по жаберным лепесткам во все годы наблюдений был отмечен в схожем возрасте, но сумма полученного тепла при этом существенно варьировала – от 148 до 215 градусо-дней.

Таблица 6. Эмбриональное развитие кубенской нельмы на рыбоводном хозяйстве ООО «Форват» (2010-2014 гг.) и Центральной экспериментальной станции «Ропша» (1972-1973 гг.) (по: Буланов, 1976)

Стадии развития	2010-2011 гг. начало 5.11, t=5,4°C		2011-2012 гг. начало 9.11, t=7,0°C		2012-2013 гг. начало 3.11, t=5,4°C		2013-2014 гг. начало 7.11, t=6,7°C		По: Буланов, 1976	
	Возраст, ч, сут.	Градусо- часы, -дни	Возраст, ч, сут.	Градусо- часы, -дни						
Завершение «набухания»	2 ч	0,5	1,7 ч	0,5	2 ч	0,5	1,7 ч	0,5	2 ч	0,5
2 бластомера	12 ч	2,7	10 ч	2,9	12 ч	2,7	11 ч	3,3	14 ч	2,9
4 бластомера	18 ч	4,1	13 ч	3,8	18 ч	4,1	17 ч	4,7	18 ч	4,1
16 бластомеров	28 ч	6,3	21 ч	7,0	28 ч	6,3	25 ч	7,0	27 ч	6,2
Мелкоклеточная бластула	4,5	24	4	28	4,5	23	4	27	4-4,5	22-26
Гастрюляции	5	26	4,8	33	5	26	4,5	33	5,5	35
Замыкание «желточной пробки»	12	59	12	74	13	59	11	73	12	73,3
Пульсация сердечной трубки	28	96	23	110	25	99	20	110	25	114
Пигментация глаз	33	99	28	124	31	115	26	125	30	134
Ток крови по замкнутой системе	52	106	40	156	49	125	44	139	41	174
Кардинальное кровообращение	92	121	58	174	87	132	71	156	61	197
Ток крови по жаберным дугам	117	129	99	187	118	138	103	160	84	212
Формирование жаберных лепестков	132	134	116	191	135	142	120	163	124	243
Появление псевдобранхий	-	-	140	196	-	-	-	-	151	294
Ток крови в жаберных лепестках	162	148	157	201	164	149	160	215	162	318
Вылупление	179	209	178	254	182	185	165	241	178	368
Время вылупления и температура	3 мая, t=6,0 °C		5 мая, t=5,8 °C		4 мая, t=5,0 °C		20 апреля, t=4,7 °C		Нет данных, t=5,0 °C	

Сравнение эмбрионального развития кубенской нельмы на ООО «Форват» и ЦЭС «Ропша» (Буланов, 1976) также указывает на отмеченные ранее закономерности – высокие инкубационные температуры на ЦЭС «Ропша» ускоряют развитие икры начиная со стадии замыкания желточной пробки (табл. 2). Темп эмбриогенеза в наблюдениях Д.П. Буланова сопоставим с таковым в нашем опыте 2012 г. вплоть до начала пигментации глаз, что объяснимо схожим температурным режимом в этот период развития. Дальнейший температурный режим на ООО «Форват» был существенно холоднее, что сказалось на появлении различий в темпе эмбриогенеза. Начиная со стадии циркулярного кровообращения до начала тока крови по жаберным дугам на ЦЭС «Ропша» потребовалось 43 сут., в то время как в наших наблюдениях в среднем 63 сут. Однако до следующего этапа (формирование жаберных лепестков) в более теплых условиях прошло 40 сут., в то время как в наших наблюдениях в различные годы от 15 до 17 сут.

Подобные особенности развития сложно объяснить, однако в литературе есть сведения, что повышение температуры воды во время эмбриогенеза осеннерестующих рыб, помимо общего ускорения органогенеза способно на определенных этапах тормозить процесс развития (Черняев, 1968; Городилов, 1969). Кроме того, было показано, что высокие температуры на ранних этапах эмбрионального развития байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius*, приводят к замедлению его развития на более поздних этапах (Смирнов, 1987). При этом чем выше температура во время прохождения начальных этапов, тем раньше и четче проявляется замедление последующих. Возможно, с этим связано длительное прохождение этапа от кругового кровообращения до кровоснабжения жаберных дуг в наблюдениях Д.П. Буланова (1976), тем более что температурный режим инкубации икры в первые месяцы был достаточно теплым (см. табл. 5).

Помимо перечисленных выше особенностей, отражающихся на эмбриогенезе сиговых, существует ряд других факторов, способных влиять на ход развития зародыша как напрямую, так и косвенно. К первым относятся факторы среды – кроме температуры, это освещенность, рН, гидрохимические показатели.

Ко вторым – генетические особенности рыб, участвующих в нересте, их физиологическое состояние, качество корма в период нагула, качество воды в период инкубации и др. В совокупности перечисленные факторы способны определять достаточную вариабельность эмбриогенеза в пределах одного вида. Тем не менее заключительный этап эмбрионального развития (ток крови в жаберных лепестках) на ЦЭС «Ропша» был отмечен в схожие сроки, что и на ООО «Форват» – 162 сут., но количество тепла, полученное зародышем к этому времени, равнялось 318 градусо-дней, что в среднем на 44% больше, чем на ООО «Форват».

Следовательно, количество градусо-дней, полученное икрой за время инкубации, не коррелирует со скоростью эмбриогенеза. Это дает основание полагать, что на развитие зародышей влияет не сумма накопленного тепла, выражаемая в градусо-днях, а температурный режим на отдельных этапах развития.

В литературе есть немало подтверждений этому факту. На основе экспериментальных работ А.И. Любичкой (1934) и П.Г. Светловым (1934) было установлено, что отношение развивающегося организма к температуре может быть различно на разных стадиях. Снижение скорости эмбриогенеза тресковых рыб (*Gadidae*) в связи с понижением температуры, приурочено к поздним этапам роста зародыша, в то время как длительность начальных стадий развития изменяется незначительно (Буслов, Сергеева, 2013), что было отмечено и в наших наблюдениях на икре нельмы. Авторы исследования предположили, что подобные особенности развития можно считать адаптацией к вылуплению в наиболее благоприятных условиях.

На неодинаковое отношение развивающегося зародыша к факторам окружающей среды могут также указывать различные регуляторные механизмы этого процесса. Известно, что с развитием эмбриона более примитивные донервные пути регуляции дополняются сначала механизмами нервной регуляции, а к концу эмбрионально-личиночного периода завершается становление нейроэндокринного комплекса (Barton, 2002; Нечаев и др., 2006;

Черняев, 2007). Следовательно, в процессе эмбрионального развития наблюдается постепенное подключение к процессам регуляции новых механизмов и изменение роли уже существующих (Лукиянов, 2010).

Таким образом, несмотря на различные инкубационные температуры и количество полученного тепла в процессе развития, эмбрионы рыб одного вида, развивающиеся в различных условиях, к определенному этапу эмбриогенеза могут подходить одинаково развитыми. Как было отмечено ранее, последний этап развития зародыша в икринке (ток крови по жаберным дугам) в разные годы инкубации мы наблюдали в возрасте 157-164 сут., при 149-215 градусо-дней (см. табл. 6). При сравнении наших данных с результатами наблюдений Д.П. Буланова (1976) становится видно, что этот этап развития эмбрионов кубенской нельмы в условиях ЦЭС «Ропша» проходил в том же возрасте – 162 сут, однако количество полученного тепла икринками было существенно выше – 368 градусо-дней.

По-видимому, подобные особенности развития эмбрионов нельмы в данных температурных режимах, как в случае с тресковыми (Буслов, Сергеева, 2013), есть адаптационное приспособление, которое позволяет организму подойти к этапу вылупления наиболее сформированным, но, в то же время, с достаточным эндогенным запасом питательных веществ для дальнейшего развития вне оболочки.

Вылупление предличинок нельмы в 2011-2014 гг., как видно из табл. 6, проходило в первых числах мая в схожем возрасте (178-182 сут.) при прогреве воды до 5,0-6,0°C. Масса предличинок в разные годы равнялась 11,1-11,9 мг. Выживаемость также находилась в достаточно близких значениях и составляла от 64 до 68%. Однако в этом показателе не была учтена неоплодотворенная икра, которая у сиговых рыб способна развиваться партеногенетически в течение месяца (Борисов, Крыжановский, 1955; Беляева, 1959; Соин, 1968) до стадии замыкания желточной пробки (Черняев, 1982). Количество такой икры нами не определялось.

По срокам вылупления исключением явился 2014 г., в котором выход свободных эмбрионов из икринок произошел 20 апреля при температуре 4,7°C.

Продолжительность инкубации составила 165 сут., а масса предличинки была несколько выше, чем в предыдущие годы, и составила 12,4 мг. Несмотря на значительные эндогенные запасы, предлагаемый корм в кишечнике личинок был отмечен в первые дни кормления.

Раннее вылупление в 2014 г. вполне объяснимо динамикой изменчивости температуры воды в период инкубации, которая представлена на рис. 7. Сопоставление графика динамики температуры за период 2013-2014 гг. с данными эмбриогенеза (см. табл. 6) указывает на довольно быстрый прогрев воды, начиная с 130 сут., способствующий ускоренному развитию зародыша. В данном наблюдении был отмечен самый короткий временной отрезок между завершающим этапом эмбриогенеза (160 сут.) и вылуплением (165 сут.). Но, несмотря на это, предличинки были достаточно сформированными, чтобы потреблять внешний корм, что немаловажно при искусственном выращивании рыбы. Более того, раннее вылупление увеличивает вегетационный период, когда идет активное массонакопление быстрорастущей молодью.

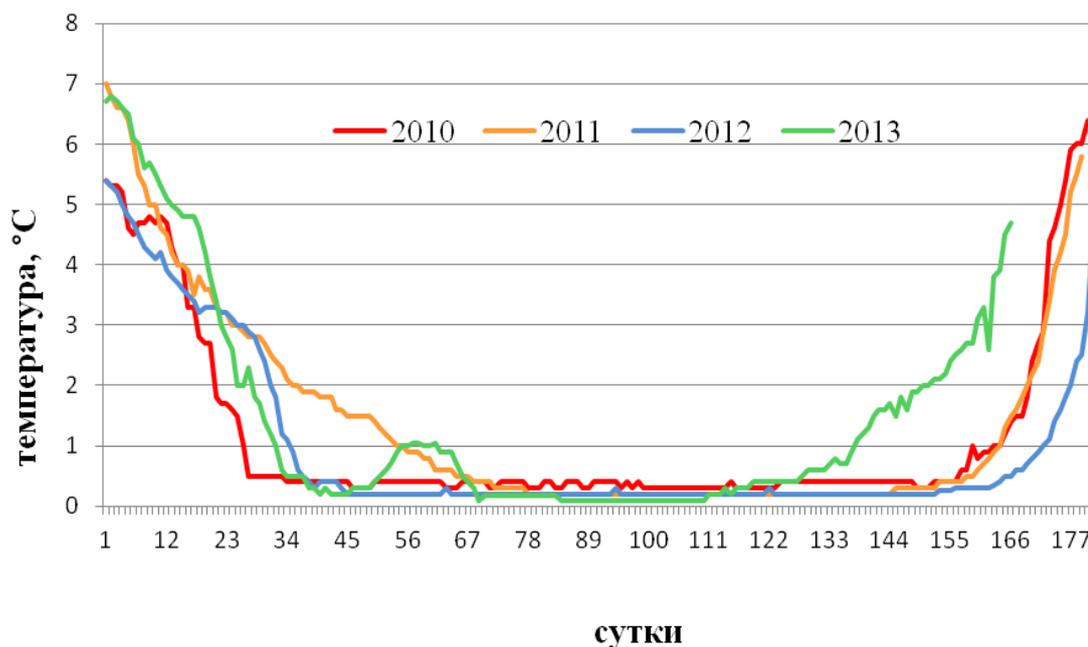


Рисунок 7. Динамика изменения инкубационных температур на ООО «Форват» в различные годы (с ноября по май)

Учитывая указанные выше преимущества, можно заключить, что температурный режим в период инкубации 2013-2014 гг. являлся наиболее предпочтительным для целей аквакультуры, и может быть рекомендован для инкубации икры нельмы в условиях с регулируемым температурным режимом.

Для раннего получения предличинок нельмы можно использовать и более высокие температуры. В опыте с икрой сиговых рыб и нельмы (обской популяции) было показано, что значительное повышение температуры (до 8-11°C) на поздних стадиях развития (образование зачатков хвостового плавника и пигментация туловища) приводит к сокращению периода инкубации на 54-55 сут. (Костюничев, 1997). Подобные изменения условий развития существенно не влияют на выживаемость эмбрионов на стадии вылупления, а также на физиологическое состояние предличинок, которые на 3-4-е сут. жизни начинают потреблять внешнюю пищу. Мальковый этап развития такой молодежи начинался на 51-52 сут. раньше, чем при естественном температурном режиме.

На широкий диапазон температур (от 0 до 10°C) при котором может проходить нормальное развитие икры сиговых рыб, также указывала О.А. Лебедева (1983, 1985). Однако если повышенные температуры не оказывают отрицательного влияния на поздние стадии эмбрионального развития, то на ранние этапы излишнее тепло действует губительно. У пеляди чувствительный период к высоким температурам определен до стадии пигментации глаз, причем максимум чувствительности приходится на период завершения обрастания желтка икринки (Городилов, 1969). М.Ф. Вернидуб (1950, 1951) были определены критические температуры для сигов на этапе дробления равные 10°C, когда происходит слияние blastomerov. Развитие икры байкальских сигов на ранних этапах при 6°C также значительно увеличивает смертность эмбрионов (Бахарева, 1934). Выживаемость кубенской нельмы, икра которой развивалась при 4,0–8,0°C, составляла всего 1,0–8,0% (Яндовская, Тихонова, 1961). Помимо высокой смертности икры, при вылуплении были отмечены предличинки с различными отклонениями в развитии, которые оказывались нежизнеспособными. Д.П. Буланов (1974, 1979б) также отмечал негативное влияние высоких

температур на эмбриональное развитие кубенской нельмы. Выживаемость икры в результате инкубации в относительно низком температурном режиме ( $t_{ср.} = 1,3^{\circ}\text{C}$ ) составляла 68,8% против 57,2% в условиях более высокой температуры ( $t_{ср.} = 2,7^{\circ}\text{C}$ ). Выживаемость икры обской нельмы в диапазоне инкубационных температур 2,5-4,0 $^{\circ}\text{C}$  составила 36,9% (Злоказов, 1970).

Учитывая полученные нами результаты и литературные данные по влиянию температуры на эмбриональное развитие нельмы, можно сделать вывод, что начальные этапы эмбриогенеза (включая формирование зародыша и начало органогенеза) должны проходить в условиях «холодного» температурного режима, с понижением температуры от 4-6 до 0,4-0,2 $^{\circ}\text{C}$ . В дальнейшем, начиная со стадии окончания пигментации глаз, для получения физиологически полноценных жизнестойких предличинок, возможно повышение температуры вплоть до 8-11 $^{\circ}\text{C}$ .

Подобная стратегия зародышевого развития свидетельствует о значительных адаптационных возможностях нельмы, что характерно и для других сигов. На основании работ, проведенных с различными сиговыми рыбами, была выявлена следующая закономерность: эмбриональное развитие осеннерестующих рыб возможно при повышенных температурах в случае, если начальные этапы эмбриогенеза проходят на фоне снижения температуры окружающей среды (Турдаков, Никитин, 1972; Черняев, 2007),

Подводя итог проведенным исследованиям по эмбриональному развитию кубенской нельмы, следует отметить существенное влияние внешних факторов среды на этот процесс, среди которых температура занимает ведущее место. Однако другим немаловажным фактором в онтогенезе рыб, в том числе на ранних его этапах, может выступать освещенность.

### 3.3 Влияние освещенности на эмбриональное развитие нельмы

В отличие от температуры, исследования, посвященные влиянию освещенности на эмбриогенез рыб в литературных источниках представлены в

существенно меньшем объеме, не смотря на то, что первые опыты по изучению воздействия света на развитие икры рыб относятся к началу прошлого века. Так, зарубежными исследователями Хейном (Hein, 1906), Риделом (Riedel, 1907), Уолтером (Walter, 1912) было отмечено стимулирующее действие света на зародышевое развитие ручьевой форели *Salmo trutta morpha fario* (по: Любицкая, 1956). Позже Шеффелт (Scheffelt, 1926) установил, что увеличение уровня освещенности во время эмбриогенеза вызывает снижение числа туловищных сегментов, позвонков и лучей в непарных плавниках у зародышей сиговых рыб (по: Черняев, 2007). По такому принципу воздействия на развивающийся организм освещенность сравнили с температурой (Smith, 1916; Рощупкин, Потапов, 1977).

Первым из отечественных авторов, обративших внимание на значение освещенности в эмбриогенезе рыб, был И.Г. Юданов (1939), наблюдавший за развитием вмерзшей в лед икры ряпушки *Coregonus albula* в Обской губе. Автор установил факт нормального развития икры и сделал предположение о том, что под влиянием солнечной радиации происходит ускорение эмбриогенеза указанного вида после полярной ночи.

Последующее изучение роли освещенности в эмбриональном развитии различных видов рыб были выполнены отечественными исследователями в 1950-1960-х гг. Ими было установлено, что изменение интенсивности светового потока и его спектра в процессе развития икры отражается на морфометрических признаках зародышей, скорости их роста и жизнеспособности (Любицкая, 1952, 1956; Мишарин, 1953; Любицкая, Дорофеева, 1961; Коровина и др., 1965). Ж.А. Черняевым (1984) было показано, что солнечный свет ускоряет развитие икры байкальского омуля и определяет сроки вылупления предличинок. Зарубежные исследования на сиговых позволили установить, что солнечный свет в видимом диапазоне спектра оказывает положительное влияние на выживаемость икры и стимулирует темп эмбриогенеза (John, Hasler, 1956; Lindstrom, 1970).

Также были определены предельные значения освещенности, существенно ограничивающие воспроизводство сиговых рыб в природе. Чрезмерная инсоляция, превышающая 700 лк, снижает эффективность естественного воспроизводства сигов в высокогорных районах, а солнечный свет в видимом диапазоне в пределах 5-500 лк жизненно необходим в период развития зародышей сиговых (Рубенян, 1988; Рубенян и др., 1990; Черняев, 1990). Для поздних этапов эмбриогенеза предельные значения освещенности установлены на уровне 300 лк, при более высоких показателях происходит разрушение молекул гемоглобина в эритроцитах эмбриональной системы кровообращения и зародыши гибнут от анемии (Черняев, 2014).

С развитием методов искусственного воспроизводства вопросы влияния внешних факторов среды на эмбриональное развитие рыб стали весьма актуальными. С целью повышения выживаемости икры в процессе инкубации, а также получения физиологически полноценной жизнестойкой молодежи необходимо определить оптимальные световые режимы на этапе зародышевого развития рыб.

Для изучения влияния светового фактора на эмбриональное развитие кубенской нельмы в 2010 и 2013 гг. были поставлены эксперименты, в которых инкубация икры осуществлялась в различных режимах естественной и искусственной освещенности. В 2010 г. количество инкубируемой икры в каждом варианте равнялось около 300 тыс., в 2013 г. – около 30 тыс. икринок.

Для создания условий инкубации в полной темноте аппараты Вейса оборачивали светонепроницаемой пленкой и накрывали крышкой. При продолжении инкубации в условиях освещенности пленку с опытных аппаратов снимали. Икра, развитие которой изначально проходило при свете, инкубировалась в аппаратах, не подвергавшихся изменениям. Для создания постоянного освещения аппаратов Вейса в 2013 г. использовались лампы накаливания мощностью 40 Вт. Лампы располагались таким образом, что освещалось не менее 75% поверхности аппаратов, световая величина равнялась около 150 лк.

В 2010 г. икру инкубировали в двух вариантах: №1 – развитие проходило в темноте до вылупления предличинок; №2 – икра затемнялась до окончания пигментации глаз у эмбрионов (78 сут.), далее развитие продолжалось при свете. В контроле икра развивалась при естественной освещенности дневным светом, проходящего через окна инкубационного цеха. Освещенность в цехе с ноября по февраль составляла в среднем 9 лк, в марте – 75 лк, в апреле – 240 лк.

В 2013 г. опыты проводили в 4-х вариантах: №4 – на всем протяжении эмбрионального развития икра находилась в круглосуточном освещении искусственным светом; №5 – в полной темноте; №6 – до формирования зрачка при круглосуточном освещении, затем – в полной темноте; в №7 – до формирования зрачка в полной темноте, далее при постоянном освещении. В контроле икра инкубировалась при естественном освещении, которое составляло не более 7 лк. Схема экспериментов приведена в таблице 7.

Таблица 7. Схема экспериментов по влиянию освещенности на эмбриональное развитие нельмы.

Вариант опыта	Дробление	Формирование зрачка	Окончание пигментации глаз	Вылупление
2010-2011 гг.				
Темнота, №1				
Темнота/свет*, №2				
Контроль	Естественная освещенность			
2013-2014 гг.				
Свет**, №4				
Темнота, №5				
Свет/темнота**, №6				
Темнота/свет**, №7				
Контроль	Естественная освещенность			

Примечание: Серый фон – периоды развития икры в темноте, белый – при свете; \* – естественная освещенность; \*\* – круглосуточная искусственная освещенность.

Разница естественной освещенности в 2010 и 2013 гг. связана с различным размещением инкубационных аппаратов в помещении цеха. Температурные условия развития икры представлены в табл. 1 (см. раздел 3.2).

Полученные в 2010-2011 гг. результаты показали, что на начальных этапах эмбриогенеза (дробление, гаструляция) в темноте (вариант №1 и 2) и при свете (контроль) развитие проходило синхронно. В возрасте 17 сут. (IV этап) были отмечены первые достоверные различия (при  $p < 0,05$ ), которые выражались в различном количестве сегментов тела – в затемнении 39, в контроле 40. Длина зародышей при этом не различалась и равнялась 4,1 мм. Дальнейшие различия в опыте и контроле представлены в таблице 3.

Интересна динамика увеличения количества миотомов в теле зародышей нельмы – до V этапа развития эмбрионы в темноте имели меньше сегментов тела, чем при естественной освещенности, к 41 суткам разница в количестве миотомов достигала 3 (табл. 8). По окончании сегментации тела, у эмбрионов из вариантов №1 и 2 насчитывалось 66 миотомов, в контроле – 65.

Причины ускоренного формирования миотомов и более быстрого роста эмбрионов, развивающихся при естественном свете, по-видимому, связаны с формированием нервной системы и органов чувств, на которые освещенность, могла оказывать стимулирующий эффект. Кроме того, с образованием хвостового отдела у эмбрионов разных видов рыб увеличивается скорость роста (Вернидуб, 1949).

За счет более быстрого роста эмбрионов и формирования у них сегментов тела в контроле, этот процесс завершился несколько раньше, чем в условиях, в которых развитие икры проходило без участия света (вариант №1 и 2). Продолжение формирования миотомов у зародышей в темноте, в итоге, определило большее их количество, чем в контроле (табл. 8).

Рост эмбрионов в эксперименте проходил по схожему принципу, что и сегментация – на определенных этапах эмбрионального развития (IX) зародыши в контроле были на 5,3% крупнее, чем в условиях темноты (вариант №1), а к моменту вылупления эта разница сократилась до 1,2% (табл. 8). Вероятно,

ускорение роста эмбрионов в контроле позволило им быстрее достичь оптимальной для вылупления формы, а дальнейшее расходование питательных веществ было направлено на поддержание жизнедеятельности эмбрионов, а не на их рост.

Таблица 8. Влияние освещенности на рост и сегментацию туловища зародышей кубенской нельмы в период инкубации (2010-2011 гг.)

Возраст, сут	Этап	Темнота (вариант №1)		Контроль	
		Длина эмбриона, мм	Кол-во миотомов	Длина эмбриона, мм	Кол-во миотомов
17	IV	4,1	39	4,1	40
28	V	4,5	48	4,5	50
33	V	6,3	54	6,4	57
41	V	6,5	60	6,7	63
52*	VI	6,7	66	6,9	65
64	VII	7,4	-	7,8	-
117	VIII	8,3	-	8,8	-
132	IX	10,8	-	11,4	-
180-181	Вылупление	12,7	-	12,9	-

Примечание: этапы развития (по: Буланов, 1979б): IV – образование зародыша, дифференцировка головных и туловищных отделов, закладка глазных пузырей, нервной трубки; V – закладка обонятельных плакод, появление сердечной трубки; VI – начало тока крови по замкнутой системе, образование сосудистой сети на желточном мешке; VII – появление кровообращения в задних кардинальных венах, образование ротовой воронки и анального отверстия; VIII – начало кровообращения в жаберных дугах; IX (заключительный этап эмбрионального развития) – закладка жаберных лепестков на жаберных дугах;\* – завершение сегментации туловища эмбрионов.

Напротив, в темноте (вариант №1) рост зародышей был более размеренным, и, как отмечено выше, к концу эмбриогенеза их масса приблизилась к контрольной. Размеры желточного мешка эмбрионов в опыте и контроле при этом не различались и составили 2,1 мм в длину и 1,3 мм в высоту. Несмотря на различия в количестве сегментов туловища и массы эмбрионов в контроле и опытных вариантах, икра находилась на одинаковых этапах эмбриогенеза.

Т. е. более быстрая сегментация и рост зародышей в контроле не отражались на скорости эмбрионального развития.

Предличинки из варианта №2, которые в процессе эмбриогенеза после окончания пигментации глаз были перемещены из темноты в условия естественной освещенности, по размерно-массовым характеристикам были ближе к предличинкам из контроля (табл. 9).

Таблица 9. Размерно-массовые показатели и количество миотомов у однодневных предличинок кубенской нельмы в мае 2011 г.

Вариант эксперимента	Длина, мм		Масса, мг		Туловищный отдел		Хвостовой отдел		Общее количество	
	$\bar{X} \pm m$ min-max	$C_v$ , %	$\bar{X} \pm m$ min-max	$C_v$ , %	$\bar{X} \pm m$ min-max	$C_v$ , %	$\bar{X} \pm m$ min-max	$C_v$ , %	$\bar{X} \pm m$ min-max	$C_v$ , %
Темнота №1	$12.7 \pm 0.06^{a,b}$ 12,0-13,4	2,2	$8.7 \pm 0.12$ 6,9-10,3	6,9	$43.0 \pm 0.19$ 42-46	2,2	$23.4 \pm 0.21^a$ 21-26	4,4	$66.4 \pm 0.25^a$ 64-69	1,9
Темнота/свет №2	$12.9 \pm 0.06^a$ 12,4-13,6	2,5	$8.8 \pm 0.15$ 6,5-10,4	8,5	$43.2 \pm 0.16$ 42-45	2,2	$23.1 \pm 0.23^b$ 21-25	5,0	$66.3 \pm 0.27^b$ 64-69	2,0
Контроль	$12.9 \pm 0.06^b$ 12,3-13,5	2,2	$8.7 \pm 0.13$ 7,5-10,0	7,4	$43.1 \pm 0.21$ 41-46	2,5	$22.4 \pm 0.22^{a,b}$ 21-25	4,9	$65.5 \pm 0.27^{a,b}$ 63-68	2,1

Примечание: a, b – различия достоверны при  $p \leq 0,05$ .

Видимо, произошла своеобразная компенсация дефицита световой энергии, полученного при инкубации икры в темноте, и в последующем послужившая ускорению роста зародышей. Количество сегментов тела предличинок в этом варианте было таким же, как у предличинок из варианта №1 (развитие в темноте), что обусловлено их переносом в новые условия после завершения процесса сегментации.

Помимо влияния освещенности на формирование морфометрических признаков, световой фактор обусловил различия в скорости и степени пигментации зародышей. В контроле начало пигментации глаз и окрашивание форменных элементов крови было отмечено несколько раньше, чем в темноте. Кроме того, кожные покровы и желточный мешок у эмбрионов в контроле были пигментированы сильнее. В варианте №2 (темнота/свет) воздействие дневного

света на икру после инкубации в темноте усиливало пигментацию эмбрионов, которая в последующем была сопоставима с таковой в контроле.

При развитии икры в темноте, напротив, степень пигментации была выражена заметно слабее, на теле встречались меланофоры в виде точек, тогда как нормальные пигментные клетки имели звездчатую форму (рис. 8).



Рисунок 8. Пигментация головы и желточного мешка эмбрионов нельмы, развивающихся в темноте (слева) и в условиях естественной освещенности (справа).

Возраст 85 сут

Меланофоры в виде точек не являются отклонением от нормы и встречаются у свободных эмбрионов других видов сиговых рыб, развитие которых проходило в естественных условиях. Так, В.Д. Богданов (1983) наблюдал «точечные» меланофоры у личинок чира, сига пыжьяна *C. lavaretus pidschian* и пеляди, выловленных в рр. Собь и Манья.

Выживаемость икры по итогам инкубации в опытных вариантах и контроле практически не отличалась и составляла в среднем 66%. Высокую смертность (73% от общего числа погибших икринок) наблюдали в период с начала органогенеза (IV этап) до начала кровообращения (VI этап). Массовое вылупление предличинок в контроле и варианте №2 произошло в возрасте 180 сут. (3 мая) при температуре воды 6,4°C, при развитии икры в темноте (вариант №1) – на сутки позже. Такая разница составляет 0,6% от общего срока инкубации и несущественна для практики рыбоводства.

В 2013 г. было проведено исследование влияния искусственной освещенности на эмбриональное развитие кубенской нельмы. Смену условий инкубации в этом опыте проводили на стадии формирования зрчка у эмбрионов (возраст 15 сут.).

Несмотря на различные условия и режимы освещенности инкубационных аппаратов, развитие эмбрионов во всех опытных вариантах и в контроле проходило синхронно. Единственное отличие, которое можно было установить визуально, выражалось в более сильной пигментации туловища зародышей, развивающихся при свете, несмотря на то, что начало пигментации, в том числе и глаз, проходило во всех вариантах одновременно. Однако с весенним повышением температуры эта разница нивелировалась.

Массовое вылупление было отмечено 23 апреля при температуре 5,7°C и составило 167 сут., в вариантах, где икра на момент вылупления была затемнена, период инкубации составил 168 сут. Выживаемость икры за период инкубации в опытных вариантах и контроле также не различалась и составляла 66-68%. Характеристики однодневных предличинок представлены в табл. 10.

Таблица. 10. Размерно-массовые показатели и количество миотомов у однодневных предличинок кубенской нельмы в 2014 г.

Вариант эксперимента	Длина, мм		Масса, мг		Количество миотомов					
					Туловищный отдел		Хвостовой отдел		Общее количество	
	$\bar{X} \pm m$ min-max	$Cv$ , %	$\bar{X} \pm m$ min-max	$Cv$ , %	$\bar{X} \pm m$ min-max	$Cv$ , %	$\bar{X} \pm m$ min-max	$Cv$ , %	$\bar{X} \pm m$ min-max	$Cv$ , %
Свет №4	$\frac{13,8 \pm 0,2}{13,4-14,3}$	1,7	$\frac{13,1 \pm 0,2}{12,0-14,2}$	5,3	$\frac{42,6 \pm 0,2}{40-44}$	2,5	$\frac{24,8 \pm 0,1}{24-26}$	2,6	$\frac{67,4 \pm 0,3}{64-69}$	1,9
Темнота №5	$\frac{13,8 \pm 0,1}{12,8-14,7}$	3,1	$\frac{13,2 \pm 0,1}{12,1-14,1}$	5,0	$\frac{42,5 \pm 0,4}{40-45}$	4,8	$\frac{25,6 \pm 0,2}{24-26}$	4,3	$\frac{68,1 \pm 0,3}{65-71}$	2,5
Свет/темнота №6	$\frac{13,6 \pm 0,1}{12,0-14,2}$	3,8	$\frac{12,8 \pm 0,2}{10,9-14,0}$	5,8	$\frac{42,9 \pm 0,2}{41-44}$	2,1	$\frac{24,5 \pm 0,3}{23-26}$	4,9	$\frac{67,4 \pm 0,4}{65-70}$	2,2
Темнота/свет №7	$\frac{13,6 \pm 0,1}{13,5-14,4}$	1,8	$\frac{12,8 \pm 0,1}{12,0-13,9}$	4,0	$\frac{42,8 \pm 0,2}{41-45}$	2,4	$\frac{24,5 \pm 0,2}{23-26}$	3,3	$\frac{67,3 \pm 0,3}{65-70}$	1,9
Контроль	$\frac{13,7 \pm 0,1}{13,3-14,2}$	1,2	$\frac{13,1 \pm 0,1}{12,0-14,0}$	4,4	$\frac{42,7 \pm 0,2}{41-45}$	2,6	$\frac{25,3 \pm 0,2}{24-27}$	3,4	$\frac{68,0 \pm 0,3}{65-71}$	2,3

В процессе эмбрионального развития и на момент вылупления предличинок их размерно-массовые характеристики были достаточно близкими по значению.

Достоверные отличия (при  $p \leq 0,05$ ) наблюдались у предличинок только по показателю массы в вариантах №5 и 7. Другие отмеченные различия были связаны с количеством сегментов тела эмбрионов. Их количество в теле зародышей, развитие которых проходило в темноте и контроле, было достоверно больше (при  $p \leq 0,05$ ), чем в остальных вариантах опыта. Причем различия отмечаются в хвостовом отделе и теле в целом, в то время как в туловищном отделе достоверных различий нет.

Одинаковое количество миотомов при развитии эмбрионов в темноте (вариант №5) и контроле в 2013 г. обусловлено достаточно схожими условиями. Как отмечалось выше, освещенность в контрольном аппарате не превышала 7 лк, что существенно меньше, чем в контроле 2010 г.

Таким образом, изменение условий освещенности в период развития органов зрения у зародышей (речь идет об электрическом свете) существенно не влияет на скорость эмбриогенеза, размеры, пигментацию и выживаемость эмбрионов, а также сроки инкубации икры кубенской нельмы в искусственных условиях. Однако световые условия определяют различия в количестве сегментов тела. Как и в опыте 2010 г., развитие эмбрионов под воздействием света к окончанию сегментации сопровождалось сокращением у них количества миотомов, и, напротив, развитие в темноте – увеличением их числа.

Различия в массе эмбрионов, развивающихся при свете и в темноте, в опыте 2010 г. и их отсутствие в 2013 г. может быть вызвано различными источниками света (естественным и искусственным). Кроме того, в 2013 г. были достаточно высокие температуры воды в первой половине инкубационного цикла, что ускорило развитие икры и частично нивелировало действие освещенности. Например, в 2010 г. процесс сегментации тела у зародышей завершился на 52-е сут. с момента оплодотворения, а в 2013 г. – на 25-е.

Подводя итог проведенным исследованиям по влиянию освещенности на эмбриональное развитие кубенской нельмы, можно отметить, что искусственный (до 150 лк) и естественный (до 240 лк) свет не влияет на скорость роста и выживаемость эмбрионов, а также продолжительность инкубации икры по

сравнению с развитием зародышей в темноте. Схожие результаты были получены на икре судака, на которую свет и темнота не оказывают существенного влияния (Белый, 1961; Стеффенс, 1985; Woynarovich, 1960). Оболочки икринки обеспечивают защиту развивающемуся эмбриону даже от прямого солнечного света.

С другой стороны при развитии икры нельмы в нашем опыте свет оказывает влияние на сегментацию тела эмбрионов, ускоряя этот процесс. Однако к его завершению количество миотомов у зародышей в контроле было меньше, чем в темноте, что обусловлено ранним окончанием формирования миотомов у контрольных эмбрионов, и продолжением этого процесса у зародышей в затемнении.

Исследования по инкубации икры сиговых рыб в экспериментальных условиях при различной освещенности в литературе отмечены в работе А.И. Любицкой (1956). Автором были проведены наблюдения за развитием икры чудского сига *Coregonus lavaretus maraenoides* и сига лудоги *C. l. ludoga* в темноте и в условиях дневного освещения. Инкубацию в темноте у чудского сига начинали перед гастрюляцией, у лудоги – до начала пигментации глаз.

Результаты исследований показали, что на стадии вылупления бóльшими размерами характеризовались предличинки, развитие которых проходило в условиях дневного освещения. Разница по длине у чудского сига составила 0,5 мм, у сига лудоги – 1 мм. Несмотря на разницу в размерных показателях, затемнение икры не влияло на скорость эмбрионального развития. Вылупление предличинок в условиях освещенности наблюдалось на 7 часов раньше, чем в темноте. Смертность эмбрионов по итогам инкубации, как у чудского сига, так и сига лудоги, оказалась в среднем на 30% выше в темноте.

Обращает на себя внимание тот факт, что в наших экспериментах мы не наблюдали достоверных различий по массе и выживаемости предличинок, развивавшихся в разных условиях освещенности. По-видимому, количество солнечной энергии было недостаточным, чтобы установить различия по обсуждаемым показателям в опыте и контроле. В свою очередь, в работе

А.И. Любицкой (1956) не указаны значения интенсивности света, влияющего на развитие икры, а приведены лишь данные о том, что развитие проходило при «дневном свете, проникающем через оконное стекло, - от 450 до 700 мμ». К сожалению, этого не достаточно, чтобы установить причину различных результатов, полученных нами и автором.

Синхронное развитие эмбрионов в темноте и при свете в нашем опыте можно объяснить слабой освещенностью контрольных аппаратов, которая в первые месяцы развития в течение короткого зимнего дня не превышала 15 лк. А схожий показатель смертности икры нельмы за инкубационный период может быть связан с низкими температурными условиями развития. Именно температурный фактор является первостепенным и определяющим ход эмбриогенеза, под влиянием которого, возможно, нивелируется действие освещенности.

#### 3.4 Влияние механического воздействия на икру нельмы на ранних этапах эмбрионального развития (использование разных методов инкубации икры)

Как известно, икра сиговых рыб на ранних этапах развития довольно чувствительна к механическому воздействию. В первые сутки жизни зародыша это связано с еще неокрепшими покровами икринки, вследствие чего даже небольшой механический контакт с икрой способен нанести вред как внешней, так и внутренней оболочке (Зотин, 1961; Кугаевская, 1981, 1985; Черняев и др., 1987; Смешливая, Семенченко, 2013, 2015). Однако даже после завершения процесса набухания (оводнения) икра сохраняет восприимчивость к раздражениям механической природы. Н.Д. Никифоровым (1939) было определено, что пятиминутное сотрясение икры волховского сига на стадии морулы средних клеток приводит к гибели в среднем 15,7% икринок, в начале гаструляции – 78%, стадии формирования осевых органов – до 100% (возраст эмбрионов 18 сут., около 52 градусо-дней).

В рыбоводной практике для инкубации икры сиговых рыб традиционно применяются аппараты Вейса (его описание приведено ниже), однако

выживаемость икры в них, особенно на ранних этапах эмбрионального развития, не всегда бывает удовлетворительной. Более того, сиговая икра в первое время после оплодотворения обладает высокой клейкостью даже после обработки, например, танином. В этот период в аппаратах устанавливается повышенный водообмен для упреждения комкования икры и образования застойных зон, что приводит к активной циркуляции икры, и, как следствие, к увеличению смертности эмбрионов.

С целью повышения выживаемости икры нельмы в процессе инкубации нами был опробован принципиально новый метод с применением аппаратов, предназначенных для инкубации икры форели (опыт 2012 г.) (Лютиков, Костюничев, 2013), а также модифицированные нами аппараты Вейса (опыт 2015 г.).

Аппараты форелевого типа представляют собой 20-литровые емкости цилиндрической формы, в которых икра размещается на решетке, расположенной в 5-7 см от дна (рис. 9). Вода подается через шланг в нижнюю часть аппарата, равномерно распределяется по всему объему и вытекает через отверстие в его верхней части.



Рисунок 9. Инкубационный аппарат для икры форели:

1 – схема; 2 – пустой аппарат; 3 – аппарат с икрой

Закладку икры в опытные аппараты проводили спустя 10-15 мин с момента осеменения, ее объем составлял 4 л/аппарат (после набухания объем икры в аппарате увеличивался до 10 л), проточность воды – 4 л/мин. В эксперименте

было задействовано по 8 аппаратов форелевого типа и обычных восьмилитровых аппаратов Вейса, которые использовались в качестве контроля. Икру в контрольные аппараты закладывали в возрасте около 1 сут., проточность них составляла 3 л/мин. Наблюдение за развитием икры вели на живом материале.

Модифицированный аппарат Вейса представляет собой стандартный одноименный аппарат, в конусе которого устанавливается и фиксируется круглая решетка, на которой размещается икра (рис. 10). Аппарат Вейса – это стеклянный 8-литровый сосуд, нижняя треть которого сужается в виде конуса. В нижнюю горловину устанавливается штуцер, через который подается вода. В верхней части аппарата устанавливается пластиковый водосливной желоб, через который осуществляется выток воды.

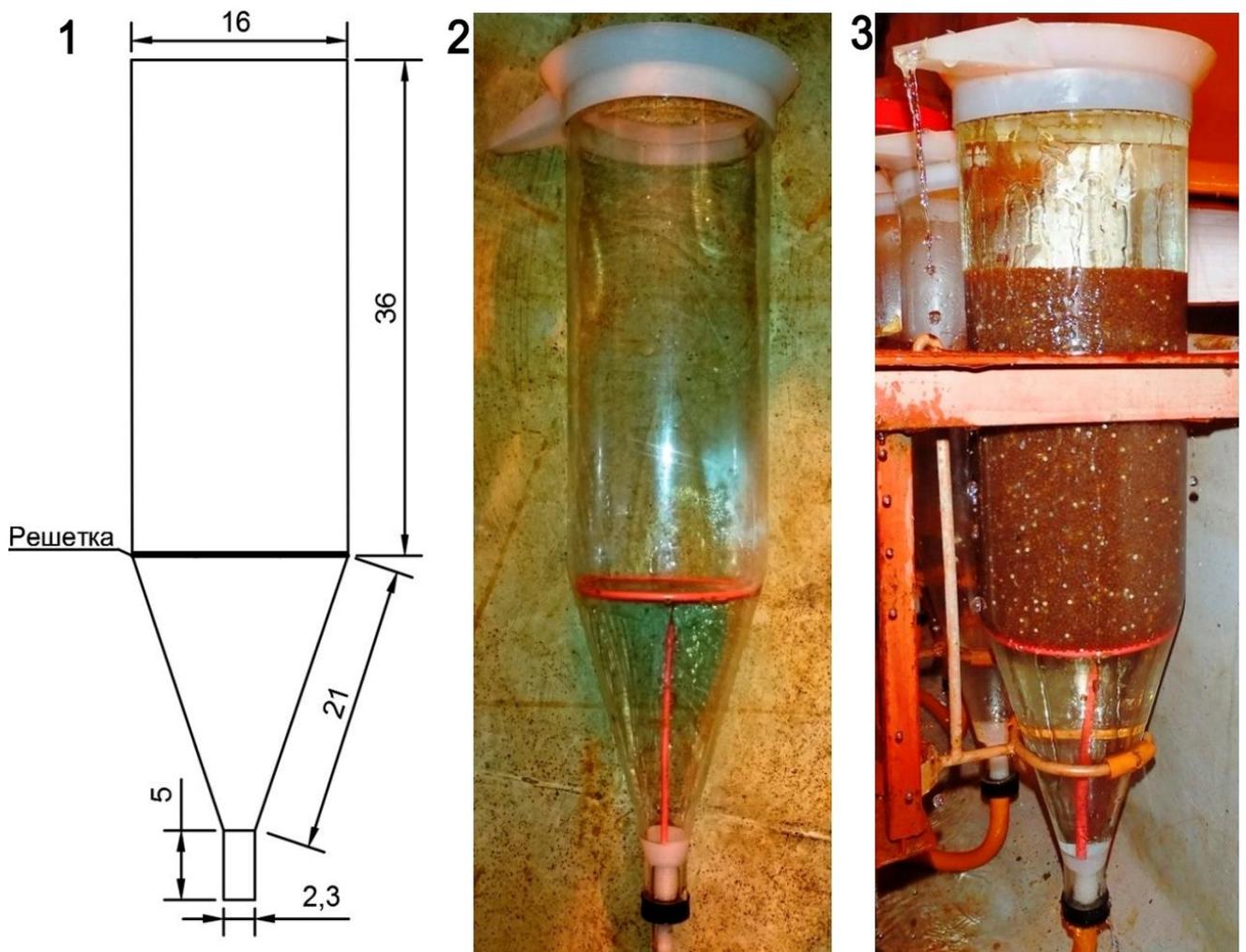


Рисунок 10. Модифицированный аппарат Вейса:

1 – схема; 2 – пустой аппарат; 3 - аппарат с икрой

Помещение икры на инкубацию осуществлялось через 16-18 ч после осеменения, ее объем в каждом аппарате составлял 4,5 л, проточность – 2,5 л/мин. Эксперимент по исследованию возможности инкубации икры нельмы в модифицированных аппаратах Вейса состоял из двух серий опытов. В первой серии было задействовано по 6 опытных и контрольных аппаратов (опыт 1), во второй серии по 4 (опыт 2). В качестве контроля, как и в опыте 2012 г. были использованы классические аппараты Вейса.

Принцип работы опытных аппаратов заключается в ослаблении влияния тока воды на икру и предотвращении ее интенсивной циркуляции.

Эффективность использования форелевых аппаратов для инкубации икры нельмы была отмечена спустя 7 суток (31,6 градусо-дней) с момента оплодотворения, выживаемость зародышей в экспериментальных аппаратах в среднем равнялась 92%, в аппаратах Вейса – 86%. Икра к этому времени находилась на этапе обрастания желтка клеточным материалом. В возрасте 11 суток (47,2 градусо-дней) к началу формирования эмбриона выживаемость икры в опыте составляла 87%, в контроле 78%.

Помимо относительно высокого процента гибели икры в аппаратах Вейса, ее развитие сопровождалось асинхронностью, то есть не единовременным прохождением отдельных этапов эмбриогенеза (рис. 11).

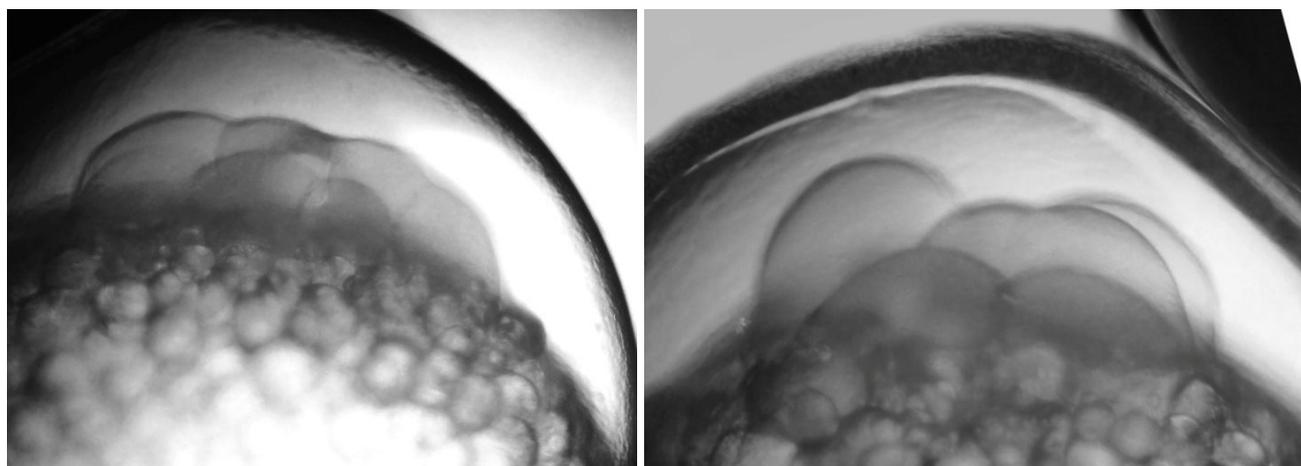


Рисунок 11. Икра нельмы на стадии дробления:  
слева – нормальное дробление, справа – асинхронное

Причиной этому, как отмечалось выше, может быть высокая чувствительность икры к механическим воздействиям (сильный ток воды), а также нестабильное положение икринок в процессе инкубации, которое, по мнению некоторых авторов (Дорфман, Черданцев, 1977), способно нарушать нормальный ход развития эмбриона.

Таким образом, использование аппаратов форелевого типа для инкубации икры нельмы позволяет уже на стадии формирования эмбриона увеличить ее выживаемость в среднем на 9%. Однако использование такого метода ограничено развитием сапролегнии, поражающей мертвые икринки. Из-за низкой проточности мертвая икра не выносится на поверхность, что затрудняет ее отбор и ведет к распространению сапролегнии на живую икру.

При средней температуре воды 5,0°C, продолжительность инкубации в форелевых аппаратах в наших опытах не превышала 2-х недель. В дальнейшем икра переносилась в стандартные аппараты Вейса на доинкубацию.

Инкубация икры нельмы в модифицированных аппаратах Вейса также позволяет увеличить выживаемость эмбрионов. Количество живой икры в них, в сравнении с использованием стандартных аппаратов, на стадии морулы было выше в среднем на 13%, а на этапе формирования эмбриона на 16%. Сравнительные данные по инкубации икры нельмы в различных аппаратах приведены в табл. 11.

Как и в случае с аппаратами форелевого типа, прекращение инкубации икры в модифицированных аппаратах Вейса в условиях рыбоводного хозяйства ООО «Форват» связано с поражением мертвой икры сапролегнией, что ограничивает использование опытных аппаратов семнадцатью днями. В дальнейшем из аппаратов вынималась решетка и продолжалась инкубация. Последующие наблюдения за развитием икры нельмы в течение двух месяцев позволяли установить достоверную (при  $p \leq 0,05$ ) разницу в выживаемости икры между опытом и контролем в 15-16%.

Таблица 11. Выживаемость эмбрионов нельмы в экспериментах по инкубации икры в различных аппаратах

Год	Вариант	Возраст, сут.	Градусо-дни	Выживаемость, %	Стадия
2012	Опыт	7	31,6	92	Эпиболия
	Контроль			86	
	Опыт	11	47,2	87	Начало формирования эмбриона
	Контроль			78	
2015 (опыт 1)	Опыт	7	46,8	85	Морула мелких клеток
	Контроль			69	
	Опыт	17	97,7	68	Пульсация сердечной трубки, в теле 47 миотомов.
	Контроль			52	
2015 (опыт 2)	Опыт	6	36,8	88	Морула средних клеток
	Контроль			79	
	Опыт	13	67,1	71	Эмбрион огибает ½ желтка
	Контроль			56	

Как видно из таблицы 11, в эксперименте 2015 г. выживаемость икры на этапе развития эмбриона в опыте 1 и 2, имеет достаточно схожие значения, тогда как в 2012 г. количество живой икры на этапе начала формирования эмбриона была на 30% больше. На наш взгляд, на разницу в выживаемости икры в большей степени повлиял не способ инкубации, а достаточно теплые температурные условия, сложившиеся осенью 2015 г. В этот год наблюдалась высокая смертность икры и у других видов сиговых, инкубация которой также проходила на рыбноводном хозяйстве ООО «Форват».

Другой причиной, негативно отразившейся на выживаемости эмбрионов нельмы, явилось то, что икру в 2015 г. получали от самок, впервые участвующих в нересте. Как известно, половые продукты впервые созревших производителей сиговых рыб в аквакультуре имеют более низкое качество, чем повторно нерестящиеся рыбы (Шумилина, 2010а, 2010б; Якубец, 2010).

При сравнении результатов инкубации икры нельмы в аппаратах форелевого типа и модифицированных аппаратах Вейса было установлено, что более предпочтительным в использовании является второй вариант. Во-первых,

доработка аппаратов не составляет большого труда; во-вторых, эти же аппараты используются для доинкубации икры; в-третьих, различия в выживаемости в опытных аппаратах в сравнении с контролем составляют 15-16%, в то время как при использовании аппаратов форелевого типа – 9%. Однако применение аппаратов, предназначенных для инкубации икры форели, имеет свои преимущества, среди которых – возможность инкубировать в 1,7 раз больше икры, чем в аппарате Вейса при одинаковом расходе воды.

Анализ выживаемости икры нельмы в эксперименте позволяет предположить, что этот вид достаточно чувствителен к механическому воздействию на ранних этапах эмбрионального развития. Следовательно, для целей воспроизводства необходима разработка методики инкубации икры нельмы в условиях с минимальным механическим влиянием, что существенно повысит эффективность рыбоводных мероприятий.

Подводя итог проведенным исследованиям по воздействию некоторых факторов внешней среды на эмбриональное развитие кубенской нельмы, можно заключить, что наибольшее влияние на этот процесс оказывает температура воды, которая определяет скорость развития зародыша и его физиологические особенности.

Влияние на икру освещенности зависело от ее природы. Искусственное освещение в диапазоне от 7 до 150 лк не оказывало воздействия на скорость роста, выживаемость эмбрионов, а также на длительность инкубационного периода в сравнении с естественным освещением и развитием икры в темноте. С другой стороны, отмечены достоверные различия в количестве сегментов тела у эмбрионов, развивающихся в темноте и при свете, а в случае с естественным освещением – в показателях длины и массы.

Показано, что снижение механического воздействия на икру способно существенно повысить выживаемость зародышей нельмы на стадии органогенеза. Полученные результаты свидетельствуют о том, что икра нельмы, как и других видов сиговых рыб, на ранних этапах эмбрионального развития не обладает резистентностью к механическому воздействию.

Следует отметить, что исследования влияния освещенности на развитие икры нельмы, а также инкубации икры в аппаратах форелевого типа и модифицированных нами аппаратах Вейса, в практике рыбоводства были проведены впервые.

#### Глава 4. Особенности развития личинок нельмы в искусственных условиях

Выращивание рыбы в раннем постэмбриогенезе – один из важнейших этапов в рыбоводстве. В этот период молодь проходит ряд критических этапов в своем развитии (переход на внешнее питание, становление системы пищеварения, наполнение газом плавательного пузыря) и наиболее чувствительна к факторам различной природы, что в совокупности находит отражение в высокой смертности рыб на данном этапе.

При разработке биотехники индустриального выращивания рыб очень важно учитывать их биологические особенности. Это относится и к нельме, которая находится в семействе сиговых рыб (*Coregonidae*). Однако хищный тип питания определяет свои особенности при проведении рыбоводных работ с нельмой.

Исследования по выращиванию сиговых рыб в индустриальных условиях проводятся с 1980-х гг. сотрудниками ГосНИОРХ. В 2000 г. закончена разработка биотехнологии выращивания и формирования маточных стад сиговых: бентофага чира, эврифага муксуна и планктофага пеляди (Костюничев, 2005; Сборник ..., 2012). К 2015 г. на основе этой биотехнологии были созданы маточные стада трех форм европейского сига (ладожский, волховский и балтийский), двух форм пеляди (озерная и речная), обских муксуна и чира, а также кубенской нельмы. В то же время методические рекомендации для выращивания нельмы в индустриальных условиях на данный момент отсутствуют.

Целью исследований, изложенных в настоящей главе явилось изучение биологических особенностей ранней молоди нельмы для разработки биотехнических нормативов при ее индустриальном выращивании на искусственных кормах.

#### 4.1 Характеристика предличинок в период вылупления

Вылупление предличинок кубенской нельмы в условиях рыбоводного хозяйства ООО «Форват» начинается с середины апреля и завершается в конце первой декады мая. Массовое вылупление наблюдается при повышении температуры воды до 4,5-5,8°C, т.е. в первых числах мая, однако в отдельные годы такие температуры приходится на 20-е числа апреля.

Свободные эмбрионы нельмы – прозрачные, желтоватого оттенка, сильно пигментированные. Пигментные клетки сосредоточены на дорзальной и вентральной стороне туловища. Тело предличинок охватывает плавниковая кайма, хвостовая лопасть большая. В передней части желточного мешка расположена жировая капля, выполняющая гидростатическую функцию (Крыжановский и др., 1951, 1953; Смольянов, 1957). Пищеварительная система предличинок имеет вид трубки с немного расширенным передним участком.

Размеры нельмы на этапе вылупления наиболее крупные среди сиговых рыб, ее длина может достигать 14,5 мм, масса 12,4 мг, диаметр желточного мешка по горизонтали 2,3 мм, в теле насчитывается 63-71 миотомов (рис. 12).

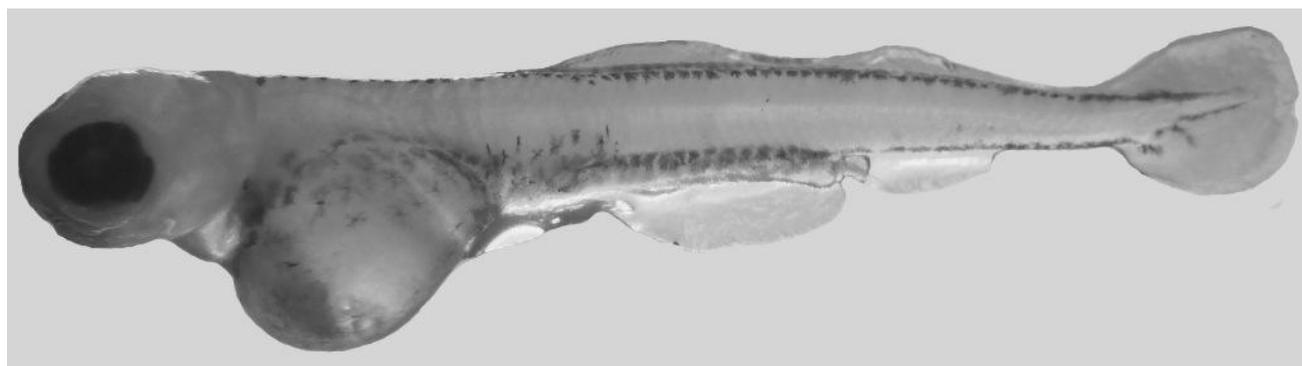


Рисунок 12. Предличинка кубенской нельмы. Питание желточное

Размерно-массовые характеристики предличинок, начало потребления внешнего корма и жизнеспособность зависят от времени вылупления, и, как следствие, от стадии эмбрионального развития при выходе из икринки. Наиболее раннее вылупление отмечено нами уже в конце марта, однако количество таких

свободных эмбрионов единично. Предличинки, вылупившиеся в столь ранний срок, имеют небольшие размеры при наличии крупного желточного мешка (табл. 12), что говорит о незавершенном эмбриональном развитии и неготовности к существованию вне оболочки. На несформированность свободного эмбриона указывают также системы организма, не способные обеспечить ему полноценную жизнедеятельность вне икринки, например, отсутствие жаберных лепестков на жаберных дугах.

Развитие жаберных лепестков и псевдобранхий, как завершающий этап эмбрионального развития (по: Смольянов, 1957), в различные годы наблюдений было отмечено нами с первых чисел марта до первой декады апреля. После формирования органов дыхания предличинки полностью готовы к вылуплению и находятся в икринке до наступления оптимальных температур.

Таблица 12. Размерно-массовые показатели однодневных предличинок кубенской нельмы в период вылупления в 2011 г.

Дата вылупления	t, °C	Длина личинки, мм	Длина желточного мешка, мм	Высота желточного мешка, мм	Масса личинки, мг	№, экз.
18.03	0,4	$11,5 \pm 0,05$ 10,8-12,0	$2,6 \pm 0,03$ 2,3-2,8	$2,4 \pm 0,04$ 2,0-3,0	$8,9 \pm 0,14$ 7,0-10,0	25
20.04	1,5	$13,3 \pm 0,08$ 12,5-14,1	$2,6 \pm 0,04$ 2,2-3,0	$1,5 \pm 0,04$ 1,0-2,0	$10,0 \pm 0,14$ 9,0-11,0	25
28.04	5,0	$13,3 \pm 0,06$ 12,0-14,4	$2,5 \pm 0,02$ 2,2-3,0	$1,5 \pm 0,05$ 1,1-1,9	$10,3 \pm 0,07$ 8,5-11,1	35
02.05	6,0	$13,7 \pm 0,05$ 12,6-15,0	$2,4 \pm 0,02$ 2,1-2,7	$1,5 \pm 0,02$ 1,1-1,9	$10,4 \pm 0,07$ 9,3-12,0	36
05.05	7,0	$13,7 \pm 0,03$ 12,9-14,3	$2,3 \pm 0,03$ 1,5-2,8	$1,3 \pm 0,03$ 0,7-1,8	$10,7 \pm 0,08$ 9,0-12,5	25
09.05	8,3	$13,2 \pm 0,05$ 12,0-13,7	$2,2 \pm 0,08$ 2,0-2,7	$1,3 \pm 0,05$ 1,1-1,8	$9,4 \pm 0,08$ 8,9-11,0	25

Различия размеров желточного мешка у предличинок разного срока вылупления вполне закономерны. Динамика изменчивости размерно-массовых показателей предличинок, вылупившихся в разное время, показывает, что продолжительность нахождения сформированного эмбриона в икринке сокращает

размеры желтка, ресурсы которого расходуются на поддержание энергетического баланса, дальнейший рост и развитие эмбриона (табл. 12). Размеры и масса эмбрионов при этом увеличиваются. Подобная закономерность отмечена и для сигов естественных популяций (Богданов, 2006).

Исключением явилась нельма, вылупление которой проходило в завершении этого процесса. Такие предличинки имели меньшие размеры и большое количество уродливых форм, достигающее 70%. Судя по всему, эмбрионы, выход из икринки которых задерживается, имеют различные отклонения в развитии и относительно небольшие размеры (табл. 12).

Поведенческие реакции кубенской нельмы в первые дни жизни сходны с таковыми у сиговых. Стадии покоя у них не наблюдается, предличинки активно плавают в толще воды и во время кормления захватывают кормовые частицы, совершая рывковые движения. Однако, будучи хищником, нельма к моменту вылупления имеет более развитую пищеварительную систему, чем у других сигов, что определяет ее ранний переход на внешнее питание – корм в кишечнике появлялся в возрасте 1-3-х сут.

Начало питания внешней пищей находится в зависимости от развитости предличинок, выход из оболочек которых может проходить на разных этапах эмбриогенеза. Так, предличинки, вылупившиеся в середине апреля при температуре воды 1,5°C не сразу потребляли внешний корм, существуя первую неделю жизни за счет эндогенного питания, в то время как у нельмы, вылупившейся 5 мая при 7,0°C, уже на следующий день в кишечной трубке находилась пища. Литературные данные также указывают на начало потребления корма личинками нельмы на 3-7-е сутки жизни (Смольянов, 1957; Богданова, 1977; Буланов, 1977). Возможность столь раннего питания личинок обусловлена высокой степенью их сформированности уже на стадии вылупления, и довольно быстрым развитием организма в сравнении с завершающими этапами эмбриогенеза. Это позволяет предличинкам существовать в новой для себя среде после выхода из икринки, а также потреблять внешний корм.

Однако при раннем вылуплении нельмы и медленном прогреве воды предличинки способны существовать за счет эндогенного питания до начала потребления внешнего корма более 15 сут. Длительный срок голодания нельмы заслуживает отдельного внимания. По наблюдениям Л.С. Богдановой (1977), основанным на гистологических препаратах, желточный мешок предличинок нельмы даже при нормальном питании расходуется крайне медленно: 26 сут. при 11,4°C и 40 сут. – при 3,8°C. При голодании этот срок увеличивается еще на 3-5 сут. Способность нельмы к голоданию была рассмотрена автором как адаптация к условиям бедной кормовой базы водоемов ранней весной.

#### 4.2 Личиночное развитие нельмы в условиях рыбоводного хозяйства

Литературные данные о личиночном периоде жизни нельмы впервые встречаются в работе Ф.И. Вовка (1948), который привел размерные характеристики личинки и дал краткое описание ее внешнего вида. Достаточно подробное описание личиночного развития нельмы из оз. Кубенского было проведено И.И. Смольяновым (1957), Л.С. Богдановой (1977) описано развитие пищеварительной системы хищника на личиночном этапе. Подразделение постэмбрионального периода развития кубенской нельмы и белорыбицы на этапы, предложенное автором, в дальнейшем было использовано для описания личиночного развития нельмы другими авторами (Богданова, 1977; Буланов, 1977).

При исследовании развития ранней молоди нельмы в промышленных условиях на искусственных кормах, мы также руководствовались этапностью постэмбрионального развития нельмы, предложенной И.И. Смольяновым (1957).

Наблюдение за личиночным развитием кубенской нельмы на рыбоводном хозяйстве ООО «Форват» проводилось с 3 мая по 22 июня 2010 г. Кормление начинали на вторые сутки после вылупления сухим искусственным кормом «Тросо» фирмы «Сорренс» (Голландия).

К концу первой недели жизни при температуре  $8,4^{\circ}\text{C}$  у 80% особей отмечалось наличие пищи в кишечной трубке, что определило их переход на II этап развития. Желточный мешок был израсходован более чем наполовину, также встречались особи с полностью редуцированным желтком (рис. 13). По данным Л.С. Богдановой (1977) состояние пищеварительной системы в период смешанного питания характеризовалось появлением складчатости пищевода и кишечной трубки, развитием эпителия кишечника, а также появлением зачаточных челюстных и глоточных зубов.

Длина и масса личинок равнялись 15,1 мм и 12,3 мг, морфометрические показатели в период личиночного развития представлены в таблице 13.



Рисунок 13. Личинка нельмы на II этапе развития. Питание преимущественно экзогенное, присутствуют остатки желточного мешка.

На 14-е сут. ( $10,6^{\circ}\text{C}$ ) 72% от общего количества нельмы полностью перешли на внешнее питание. Желточный мешок полностью рассосался, но жировая капля по-прежнему просматривалась. С полным переходом на экзогенное питание, у личинок скоординировано начало формирования желудка (Богданова, 1977). В хвостовом плавнике началась закладка костных лучей, наблюдалось скопление мезенхимы в области грудных и анального плавников. Личинки кубенской нельмы после двух недель выращивания имели среднюю длину 15,5 мм и массу 12,6 мг.

Спустя неделю практически все особи перешли на III этап личиночного развития при длине 17,0 мм и массе 16,0 мг. Непарные плавники начинали обособливаться, в спинном и анальном плавниках появлялись мезенхимные лучи, хвостовой плавник принял трехлопастную форму (рис. 14). Температура на данном этапе составляла  $12,4^{\circ}\text{C}$ .

Таблица 13. Морфометрические показатели нельмы в период личиночного развития (выборка не менее 25 экз.)

Признак , мм	03.05.10	Cv, %	10.05.10	Cv, %	17.05.10	Cv, %	24.05.10	Cv, %	31.05.10	Cv, %	08.06.10	Cv, %	15.06.10	Cv, %	22.06.10	Cv, %
<i>L</i>	<u>13,4±0,13</u> 11,5-14,3	1,3	<u>15,1±0,07</u> 14,5-16,0	0,6	<u>15,5±0,12</u> 14,1-16,5	1,0	<u>17,0±0,15</u> 14,8-18,2	1,1	<u>19,4±0,23</u> 17,2-22,0	1,5	<u>22,9±0,22</u> 20,0-24,9	1,1	<u>26,2±0,44</u> 21,0-30,5	2,1	<u>31,7±0,41</u> 28,8-38,5	1,6
<i>l</i>	<u>12,8±0,14</u> 11,0-13,9	1,3	<u>14,5±0,07</u> 14,0-15,5	0,6	<u>15,0±0,09</u> 14,2-16,0	0,7	<u>16,2±0,13</u> 14,1-17,2	1,0	<u>18,2±0,21</u> 16,0-20,4	1,5	<u>19,3±0,17</u> 17,8-21,7	1,1	<u>22,4±0,37</u> 18,0-26,3	2,1	<u>26,6±0,36</u> 24,4-33,1	1,7
<i>M</i>	<u>11,7±0,08</u> 10,3-12,9	0,7	<u>12,3±0,13</u> 11,7-13,3	2,4	<u>12,6±0,24</u> 12,1-13,4	4,3	<u>16,0±0,62</u> 13,5-19,8	6,5	<u>29,5±0,96</u> 21,0-44,0	8,8	<u>61,3±1,13</u> 51,0-71,0	9,2	<u>154,6±4,53</u> 123,0-199,0	14,7	<u>201,3±8,25</u> 142,0-296,0	20,5
<i>ad</i>	<u>8,8±0,09</u> 7,7-9,5	1,3	<u>10,0±0,07</u> 9,2-11,0	0,9	<u>10,2±0,12</u> 8,5-11,2	1,4	<u>10,2±0,12</u> 8,5-11,2	1,3	<u>12,8±0,15</u> 11,2-14,3	1,4	<u>14,8±0,14</u> 13,5-17,1	1,2	<u>17,4±0,23</u> 14,7-19,7	1,7	<u>20,5±0,26</u> 18,0-23,5	1,6
<i>cd</i>	<u>4,0±0,07</u> 3,3-4,7	2,2	<u>4,5±0,05</u> 3,9-5,3	1,4	<u>4,8±0,07</u> 4,3-6,1	1,9	<u>4,9±0,05</u> 4,4-5,5	1,2	<u>5,3±0,10</u> 4,4-6,7	2,4	<u>4,5±0,20</u> 3,8-5,5	5,7	<u>5,0±0,18</u> 2,5-7,3	4,5	<u>6,1±0,19</u> 4,9-9,6	3,8
<i>H</i>	<u>1,2±0,04</u> 1,0-1,7	3,6	<u>1,5±0,01</u> 1,4-1,6	1,2	<u>1,5±0,02</u> 1,3-1,7	1,5	<u>1,8±0,03</u> 1,5-2,0	1,9	<u>2,3±0,04</u> 2,0-2,6	2,0	<u>2,8±0,06</u> 2,0-3,4	2,5	<u>3,7±0,10</u> 2,7-4,7	3,4	<u>4,5±0,08</u> 3,7-5,5	2,3
<i>h</i>	<u>0,6±0,02</u> 0,4-0,7	3,5	<u>0,6±0,01</u> 0,5-0,7	2,9	<u>0,6±0,01</u> 0,6-0,7	2,0	<u>0,8±0,01</u> 0,6-0,9	2,1	<u>1,0±0,02</u> 0,8-1,2	2,7	<u>1,4±0,03</u> 1,0-1,6	2,5	<u>1,8±0,05</u> 1,3-2,3	3,5	<u>2,2±0,04</u> 1,8-2,8	2,5
<i>l<sub>v</sub></i>	<u>2,3±0,06</u> 1,6-2,9	3,5	<u>1,8±0,08</u> 0,8-2,2	5,5	<u>0,2±0,02</u> 0,5-1,0	26,5	желточный мешок редуцирован									
<i>H<sub>v</sub></i>	<u>1,3±0,05</u> 0,9-1,7	4,6	<u>1,0±0,04</u> 0,4-1,3	5,0	<u>0,2±0,04</u> 0,5-1,0	21,4										
<i>l<sub>ceph</sub></i>	<u>2,3±0,04</u> 1,9-2,8	2,2	<u>2,5±0,02</u> 2,2-2,7	1,2	<u>2,6±0,02</u> 2,4-2,7	0,8	<u>3,0±0,04</u> 2,6-3,4	1,5	<u>3,5±0,06</u> 2,9-4,0	2,0	<u>4,8±0,06</u> 4,3-5,4	1,5	<u>6,2±0,14</u> 5,0-7,5	2,7	<u>7,7±0,11</u> 7,0-9,0	1,7
<i>h<sub>ceph</sub></i>	<u>1,5±0,06</u> 1,0-2,0	4,9	<u>1,4±0,04</u> 0,8-1,6	3,5	<u>2,0±0,04</u> 1,3-2,4	2,4	<u>2,3±0,04</u> 1,8-2,6	2,1	<u>2,6±0,05</u> 2,0-2,9	2,2	<u>3,2±0,04</u> 2,7-3,8	1,7	<u>4,0±0,07</u> 3,3-4,8	2,3	<u>4,7±0,05</u> 4,2-5,2	1,4
<i>r</i>	<u>0,4±0,02</u>	6,0	<u>0,5±0,01</u>	3,5	<u>0,5±0,01</u>	2,4	<u>0,6±0,01</u>	2,5	<u>0,7±0,02</u>	3,7	<u>1,1±0,02</u>	2,4	<u>1,5±0,04</u>	3,1	<u>1,8±0,03</u>	2,4

	0,2-0,6		0,3-0,6		0,4-0,6		0,5-0,7		0,5-1,0		1,0-1,3		1,2-2,0		1,5-2,3	
<i>v</i>	$\frac{1,0 \pm 0,02}{0,8-1,1}$	2,0	$\frac{1,0 \pm 0,01}{0,9-1,1}$	1,4	$\frac{1,1 \pm 0,01}{1,0-1,2}$	0,9	$\frac{1,2 \pm 0,01}{1,1-1,3}$	1,0	$\frac{1,4 \pm 0,03}{0,8-1,5}$	2,7	$\frac{1,6 \pm 0,03}{1,0-1,3}$	2,5	$\frac{2,0 \pm 0,03}{1,7-2,2}$	1,9	$\frac{2,3 \pm 0,03}{2,0-2,6}$	1,5
<i>ot</i>	$\frac{0,8 \pm 0,01}{0,6-0,9}$	2,2	$\frac{1,0 \pm 0,01}{0,8-1,1}$	1,8	$\frac{1,0 \pm 0,01}{0,9-1,1}$	1,4	$\frac{1,1 \pm 0,01}{1,0-1,3}$	1,5	$\frac{1,2 \pm 0,03}{0,8-1,4}$	3,2	–	–	–	–	–	–
<i>v-ot</i>	$\frac{0,2 \pm 0,01}{0,1-0,3}$	7,1	$\frac{0,2 \pm 0,01}{0,1-0,3}$	4,5	$\frac{0,2 \pm 0,01}{0,1-0,3}$	7,4	$\frac{0,2 \pm 0,01}{0,1-0,3}$	5,7	$\frac{0,3 \pm 0,01}{0,2-0,4}$	6,0	–	–	–	–	–	–
<i>v-op</i>	$\frac{1,0 \pm 0,01}{0,8-1,1}$	1,8	$\frac{1,1 \pm 0,01}{1,0-1,3}$	1,6	$\frac{1,1 \pm 0,02}{1,0-1,3}$	1,8	$\frac{1,3 \pm 0,02}{1,2-1,6}$	1,9	$\frac{1,4 \pm 0,04}{1,0-1,8}$	3,2	$\frac{2,1 \pm 0,04}{1,7-2,5}$	2,2	$\frac{2,9 \pm 0,09}{2,1-3,9}$	3,8	$\frac{3,6 \pm 0,08}{2,9-4,5}$	2,7
<i>m</i>	$\frac{0,13 \pm 0,002}{0,13-0,17}$	2,0	$\frac{0,15 \pm 0,002}{0,13-0,17}$	2,0	$\frac{0,16 \pm 0,001}{0,14-0,17}$	1,1	$\frac{0,19 \pm 0,004}{0,14-0,23}$	2,5	$\frac{0,23 \pm 0,003}{0,17-0,23}$	1,8	$\frac{0,23 \pm 0,003}{0,21-0,27}$	1,7	$\frac{0,23 \pm 0,001}{0,25-0,27}$	0,6	$\frac{0,25 \pm 0,001}{0,25-0,27}$	0,5
<i>l<sub>i</sub></i>	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{8,7 \pm 0,11}{7,4-9,8}$	1,5	$\frac{9,9 \pm 0,13}{8,8-12,0}$	1,6	$\frac{11,4 \pm 0,20}{9,1-13,0}$	2,2	$\frac{12,2 \pm 0,15}{11,0-14,5}$	1,6

Примечание: *L* – общая длина тела; *M* – масса тела; *l* – длина тела; *ad* – длина туловища от конца рыла до анального отверстия; *cd* – длина хвоста от анального отверстия до конца хорды; *H* – наибольшая высота тела; *h* – наименьшая высота тела; *l<sub>v</sub>* – длина желточного мешка; *H<sub>v</sub>* – высота желточного мешка; *l<sub>ceph</sub>* – длина головы; *h<sub>ceph</sub>* – высота головы; *r* – длина рыла; *v* – диаметр глаза (горизонтальный); *ot* – диаметр слухового пузырька (горизонтальный); *v-ot* – расстояние между глазом и слуховым пузырьком; *v-op* – заглазничное расстояние; *m* – ширина миотома; *l<sub>i</sub>* – длина кишечника.

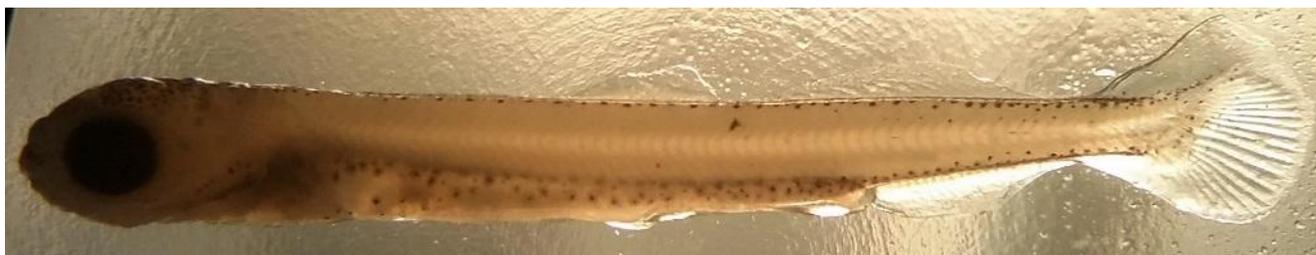


Рисунок 14. Личинка нельмы на III этапе развития. Переход полностью на внешнее питание

В возрасте 28 сут. ( $13,9^{\circ}\text{C}$ ) у личинок нельмы появился зачаток плавательного пузыря, который в течение недели у 96 % особей заполнился газом. Желудок на данном этапе дифференцировался, его мышечная оболочка утолщалась. Подобные физиологические изменения свидетельствуют о переходе молоди на следующий (IV) этап развития (рис. 15). Тем не менее серебристый пигмент в перитонеуме был развит слабо, личинки оставались прозрачными. Средняя длина и масса нельмы равнялись 19,4 мм и 29,5 мг, соответственно.



Рисунок 15. Личинка нельмы на IV этапе развития

К 35 сут. (температура воды  $13,8^{\circ}\text{C}$ ) 64% особей перешли на V этап личиночного развития, характеризующийся увеличением спинного, брюшного и анального плавников. Хвостовой плавник принял гомоцеркальную форму, преанальная непарная плавниковая складка по-прежнему присутствовала, но значительно уменьшилась. Жаберная крышка полностью прикрывала жабры. Морфофизиологические изменения в пищеварительной системе также претерпевали изменения, и выражались в загибе оформившегося желудка (рис. 16). Подобные изменения в пищеварительном тракте были отмечены у 23% особей, масса которых приближалась к 70 мг. Средняя масса личинок к этому времени равнялась 61,3 мг при длине 22,9 мм.



Рисунок 16. Личинка нельмы на V этапе развития

Шестой, заключительный, этап личиночного развития у нельмы был отмечен на 38-е сут. с момента вылупления, а на 42-е (14,2°C) определен у 64% особей. На данном этапе продолжалось развитие желудка, изгиб становился более выраженным, что способствует усилению его пищеварительной функции. Также происходило накопление гуанина в перитонеуме, за счет которого личинки приобретают блестящий оттенок и теряют прозрачность. Все плавники, за исключением грудных, приобретали форму плавников взрослой рыбы. Размеры личинок составляли в длину 26,2 мм при массе 154,6 мг.



Рисунок 17. Нельма на завершающем этапе (VI) личиночного развития

Спустя 17 сут. при температуре 16,8°C отдельные особи перешли на мальковый этап развития – преанальная складка редуцируется, плавники приобретают дефинитивное строение, появляются зачатки чешуи (рис. 17). Средние размеры нельмы на этом этапе имели длину 35,8 мм и массу 255 мг.

Как видно из табл. 13, с ростом личинок нельмы увеличивается вариабельность массы. Известно, что высокая вариабельность отражает неблагоприятные условия, в которых происходит выращивание рыбы. В данном случае к негативному фактору можно отнести предлагаемый молиди искусственный корм, который не полностью обеспечивает их биологические

потребности. Не все личинки нельмы активно его потребляли с первых дней жизни, что в дальнейшем обусловило появление лидеров и отстающих.

Подводя итог личиночному развитию нельмы, можно сделать вывод, что этот период жизни у данного вида включает шесть этапов (по Смольянову, 1957), которые характеризуются определенными морфологическими изменениями в организме, и, следовательно, особенностями биологии. В общем, становление личинок нельмы проходит достаточно сходно с другими сиговыми (Мишарин, 1942; Европейцева, 1949; Андреев, Статова, 1954; Смольянов, 1957, 1966; Кубрак, 1960; Щелканова, 1960; Вилене, 1962; Волкова, 1964; Маненкова, 1974; Лебедева, 1985; Богданов, 1998), тем не менее имеется ряд характеризующих ее отличий.

Одним из существенных признаков, отличающих нельму от других сиговых рыб, является раннее становление пищеварительной системы – зачаток желудка отмечен уже к моменту перехода на смешанное питание, т.е. на 2-3 сут. жизни (Богданова, 1977; Федорова, Джуматова, 2012), в то время как у остальных сигов на 15-22 сут. (Ковалев, 1962; Богданова, 1980, 1981; Коровина, 1981; Князева и др., 1984; Костюничев, 1986). Более подробное обсуждение пищеварительной системы нельмы будет приведено в главе 5.

Кроме этого, нельма выделяется в семействе сиговых своими морфологическими особенностями – крупная голова, длинная нижняя челюсть, прогонистое тело и др. Отношение длины головы, к длине туловища у нельмы, в сравнении с сигами, увеличивается, начиная от массы около 60 мг. К 150 мг этот показатель у нельмы равняется 23,7%, у волховского сига – 21,8% (Европейцева, 1949), у байкальского омуля – 22,0% (Щелканова, 1960).

Помимо отличий в экстерьере, отмечены некоторые поведенческие реакции нельмы, не свойственные другим сиговым: нельма не подбирает корм со дна, при кормлении ведет себя менее активно, чем, например, чир, муксун или сиги. На более поздних этапах личиночного развития кормится в толще воды, а не захватывает пищу с поверхности. Такая особенность свойственна и взрослой рыбе.

### 4.3 Влияние освещенности на рост и развитие личинок нельмы

Как известно, солнечный свет как абиотический фактор играет важную роль в жизни большинства видов рыб практически на всех этапах развития. Особенно значимым является влияние освещенности на ранние стадии постэмбриогенеза, когда успех выживания молоди во многом определяет динамику численности популяций.

Публикаций о влиянии света на рыб довольно много, но в большинстве из них рассматриваются вопросы поведения, двигательной активности, размножения и питания (Лещева, 1967; Волкова, 1971, 1973; Гирса, 1981; Савченко и др., 1981). Вместе с тем, особый интерес представляют данные о воздействии света на процессы роста и выживаемость молоди. В литературе этот вопрос освещен достаточно полно на разных видах рыб (Barlow et al., 1995; Gulbrandsen et al., 1996; Abdel-Fattah, Mamdouh, 2004; Гутиева 2005; Ручин, 2006), однако представители семейства сиговых остаются малоизученными. Работы о влиянии светового фактора на личиночное развитие сиговых рыб в основном направлены на поиск оптимальных режимов освещенности при подращивании молоди в искусственных условиях (Раденко, Терентьев, 1988; Решетников и др., 1989).

Изучение влияния различного уровня освещенности на развитие, выживаемость и поведение личинок кубенской нельмы проводились нами в двух прямооточных лотках с идентичными условиями. Контрольную группу личинок разместили в лотке, находившемся в помещении рыбоводного цеха, опытную – в лотке, установленном на открытой площадке вне цеха. Опытный лоток был накрыт тентом, покрывающим около 75% водной поверхности между местом подачи воды и сливным устройством. На момент начала эксперимента личинки нельмы в возрасте 28 сут. после вылупления имели среднюю длину 19,4 мм и массу 29,5 мг. Желточный мешок был израсходован, личинки находились на III этапе развития. Подробная характеристика личиночного развития нельмы приведена ранее (см. главу 4.2).

Начальная плотность посадки в обоих лотках равнялась 20 тыс. экз./лоток (17 тыс./м<sup>3</sup>). Нормы кормления рассчитывали в соответствии с методическими указаниями по выращиванию сиговых рыб (Костюничев и др., 2005); использовали искусственные корма “Тросо” (“Coppens”, Голландия). Продолжительность эксперимента составила 29 сут. (1-29 июня), температура воды в этот период находилась в пределах 13,9-16,2°C. Освещенность лотков приведена в таблице 14.

Таблица 14. Динамика освещенности лотков в эксперименте, лк

Период наблюдений (время суток), ч	Контроль			Опыт	
	Вток	Средняя часть	Выток	Незащищен- ная часть	Часть под тентом
7.00-12.30	<u>700</u>	<u>900</u>	<u>1500</u>	<u>8200</u>	<u>50</u>
	170	130	150	5700	40
12.30-15.30	<u>400</u>	<u>450</u>	<u>470</u>	<u>53000</u>	<u>500</u>
	225	130	120	17000	60
15.30-18.30	<u>1800</u>	<u>400</u>	<u>400</u>	<u>50000</u>	<u>500</u>
	240	150	150	10000	50
18.30-21.00	<u>3800</u>	<u>650</u>	<u>500</u>	<u>37000</u>	<u>500</u>
	135	55	40	4200	45
21.00-22.00	<u>550</u>	<u>220</u>	<u>190</u>	<u>4700</u>	<u>100</u>
	100	35	30	2500	35

Примечание: над чертой – показатели в ясную погоду, под чертой – в пасмурную, облачную.

Результаты исследований показали, что высокая интенсивность освещения на ранних этапах постэмбрионального развития крайне отрицательно влияет на выживаемость и рост личинок нельмы. В течение первых 7 сут. после рассаживания молоди в опыте наблюдалась повышенная смертность, которая составила около 40% исходного числа личинок против 10% в контроле (табл. 15). Высокая смертность подопытной нельмы может быть связана с ее поведением – после пересадки в условия высокой инсоляции молодь не укрывалась в затененных тентом участках рыбоводной емкости, а равномерно распределялась по всей ее площади.

В последующем динамика смертности нельмы в двух группах существенно не различалась, а элиминация нельмы в эксперименте была связана с физиологическими изменениями организма молоди, такими как появление плавательного пузыря, начало функционирования желудка и др.

Через неделю после начала эксперимента у личинок в опыте было отмечено отставание в развитии: большинство из них (68%) находились на IV этапе личиночного развития (наполнение плавательного пузыря воздухом, окостенение лучей в плавниках, обособление желудка); всего 28% молоди перешли на V этап (появление в перитонеуме серебристого пигмента гуанина, хвостовой плавник начинает принимать гомоцеркальную форму). В контроле в это время большинство особей (64%) находились на V этапе развития. В обоих вариантах эксперимента наблюдались особи (по 4% в каждом), оставшиеся на III этапе, их плавательный пузырь не был наполнен воздухом. При вскрытии и исследовании этих личинок с помощью бинокулярного микроскопа было обнаружено патологическое перекрытие канала, соединяющего плавательный пузырь с кишечным трактом.

Таблица 15. Показатели роста и выживаемости личинок нельмы при выращивании в разных условиях освещенности

Время после начала опыта (сут.)	Контроль					Опыт				
	Длина, мм	$C_v$ , %	Масса, мг	$C_v$ , %	Выживаемость, %	Длина, мм	$C_v$ , %	Масса, мг	$C_v$ , %	Выживаемость, %
1-е	$\frac{19,4 \pm 0,23}{17,2-22,0}$	5,99	$\frac{29,5 \pm 0,96}{21,0-44,0}$	8,79	100	$\frac{19,4 \pm 0,23}{17,2-22,0}$	5,99	$\frac{29,5 \pm 0,96}{21,0-44,0}$	8,79	100
8-е	$\frac{22,9 \pm 0,20}{20,0-24,9}$	4,41	$\frac{61,3 \pm 1,13}{51,0-71,0}$	9,19	90,0	$\frac{21,8 \pm 0,21}{19,2-24,1}$	4,79	$\frac{55,5 \pm 1,63}{42,0-83,0}$	14,69	60,0
15-е	$\frac{26,2 \pm 0,44}{21,0-30,5}$	8,39	$\frac{154,6 \pm 4,53}{123,0-199,0}$	14,66	66,0	$\frac{25,5 \pm 0,22}{23,1-27,8}$	4,38	$\frac{123,8 \pm 4,42}{86,0-166,0}$	17,85	35,0
22-е	$\frac{31,7 \pm 0,41}{28,8-38,5}$	6,42	$\frac{201,3 \pm 8,25}{142,0-296,0}$	20,48	48,0	$\frac{26,9 \pm 0,43}{23,5-31,3}$	7,92	$\frac{155,8 \pm 4,56}{109,0-198,0}$	14,62	22,0
29-е	$\frac{35,8 \pm 0,67}{30,0-40,0}$	9,32	$\frac{255,0 \pm 10,86}{153,0-356,0}$	21,29	42,5	$\frac{40,7 \pm 0,77}{34,0-47,0}$	9,45	$\frac{362,8 \pm 13,76}{217,0-480,0}$	18,96	17,5

Дальнейшее развитие личинок нельмы, до их перехода на мальковый этап, связано с формированием петлеобразного изогнутого желудка. Эта стадия у большинства личинок наблюдалась на 15-е сут. эксперимента (в контроле – 64%, в опыте – 52%), а ее продолжительность составляла 10 сут. (с 13 по 22 июня). За неделю до окончания опыта (22-е сут.) в контроле доминировали особи, находившиеся на стадии перехода от личиночного к мальковому периоду. В опыте такой молодежи было значительно меньше. Однако к окончанию эксперимента практически вся молодежь в опыте и контроле имела признаки малькового развития – появление зачатков чешуи.

Данные таблицы 15 свидетельствуют о том, что в течение почти всего эксперимента подопытная молодежь росла медленнее, чем в контроле, масса личинок в опыте была меньше на 23% по сравнению с массой контрольных рыб. На них оказывало негативное влияние избыточное количество света, интенсивность которого на водной поверхности рыбоводной емкости, не защищенной тентом, иногда достигала 53000 лк, в то время как на поверхности лотка в помещении этот показатель не превышал 4000 лк (табл. 14). Увеличение конечной массы подопытных рыб связано с резким снижением плотности посадки из-за высокой смертности.

После перехода молодежи нельмы на мальковый период развития смертность в обеих группах практически прекратилась. Выживаемость личинок в контроле составила 42,5% от числа личинок в начале эксперимента (8500 экз.), а в опыте – 17,5% (3500 экз.). По достижении молодежью малькового этапа эксперимент был прекращен, а нельма высажена в садок, расположенный в озере. Мальки держались на глубине, поднимаясь на поверхность исключительно во время кормления.

Высокую смертность личинок, которая наблюдалась с первой недели эксперимента в опытном варианте, можно объяснить рядом причин. С одной стороны, это – стресс, вызванный сменой условий содержания, с другой – слабая пигментация поверхности тела и отсутствие гуанинового пигмента в перитонеуме молодежи (он образуется позже и наряду с пигментацией обеспечивает

резистентность рыб к солнечной радиации). Отсутствие защиты от чрезмерной инсоляции негативно сказывалось на росте и выживаемости молоди нельмы в новых условиях после пересадки, так как личинки игнорировали затемненные участки водной поверхности и равномерно рассредоточивались по всему объему рыбоводной емкости. Следует подчеркнуть, что в течение первых 10 сут. опыта преобладала ясная солнечная погода.

На протяжении всего эксперимента личинки в обеих группах различались по размерным показателям. Относительно высокий прирост массы и увеличение линейных размеров молоди в опыте был отмечен на последнем этапе личиночного развития. К этому времени число рыб в лотке существенно уменьшилось в связи с элиминацией отстающих особей, что определило более благоприятные условия для дальнейшего развития оставшейся молоди. Тем не менее, избыточная освещенность негативно влияет на сроки наступления отдельных этапов личиночного развития, скорость их прохождения, темп роста и выживаемость нельмы. При чрезмерном воздействии солнечной инсоляции наблюдалась задержка роста и отставание в развитии личинок нельмы в опытной группе. В ней смертность личинок за период эксперимента составила 82,5%, что в 1,4 раза выше, чем в контроле (57,5%).

Схожие выводы были сделаны А.Б. Ручиным (2009) в эксперименте на сеголетках четырех видов рыб (серебряного карася *Carassius auratus gibelio*, золотого карася *C. carassius*, ротана *Perccottus glenii* и сибирского осетра *Acipenser baerii*) при выдерживании их в диапазоне освещенности 0–9000 лк. Автор показал, что скорость роста молоди снижалась по мере увеличения интенсивности света. По данным Е.Л. Мельниковой (1986), у личинок атлантического лосося *Salmo salar* при повышении освещенности до 500 лк наблюдается снижение показателей выживаемости, среднесуточных приростов длины и массы тела, а также замедление резорбции желтка и задержка перехода на активное питание.

Интересные результаты были получены при исследовании влияния разных световых режимов на поведение сиговых. В частности, в экспериментах

В.Н. Раденко и П.В. Терентьева (1988) не было обнаружено отклонений в поведении личинок пеляди, которых содержали в довольно широком диапазоне освещенности – 320-20000 лк. Аналогичные результаты были получены и в наших исследованиях: изменение интенсивности освещения не сопровождалось изменением поведения молоди нельмы; личинки не избегали участков бассейна, подверженных высокой инсоляции.

Данные о влиянии на личинок рыб высокой степени освещенности и воздействия солнечного света в доступной литературе немногочисленны. Например, С.Г. Крыжановский с соавторами (1953) на личинках судака *Sander lucioperca* показали, что сильная освещенность может привести к высокой смертности рыб, особенно чувствительны личинки на ранних этапах развития. Воздействие прямого солнечного света на личинок этого вида приводит к их гибели в течение 3-4 ч (Woynarovich, 1960). Е. Войнарович предположил, что смерть личинок могла наступать по причине ослепления и поражение участков нервной системы, отвечающих за движение и равновесие. Зарубежными исследователями Л. Кораццей и С. Никумом (Corazza, Nickum, 1981 – цит. по: Королеву, 1999) было установлено, что высокая освещенность блокирует пищевой рефлекс у американского судака *Stizostedion vitreum*.

Повреждающее действие прямого светового излучения на живые организмы было описано в работе Д.И. Рощупкина и А.Я. Потапенко (1977). Оно заключается в нарушении структуры и функций клеток и клеточных образований, инактивации некоторых белков и нуклеиновых кислот, фотоповреждении клеточных структур. Позже, эти данные были подтверждены В.Н. Жукинским (1986) на различных видах рыб.

Таким образом, можно предположить, что даже кратковременное прямое воздействие избыточного количества солнечной инсоляции способно нанести вред молоди рыб, особенно на ранних этапах личиночного развития, когда защитные механизмы от ультрафиолетового излучения развиты слабо.

Интенсивной пигментации тела личинок нельмы можно добиться при их выращивании в лотках с темными стенками и дном. Наблюдения показали, что

использование лотков черного цвета позволяет получить намного более пигментированную молодь, чем при выращивании нельмы в белых лотках (рис. 17). К сожалению, оценить резистентность такой пигментации к солнечной освещенности нам не удалось. Но, следует полагать, что сильно пигментированные личинки менее восприимчивы к воздействию чрезмерной инсоляции, т. к. меланофоры у рыб позволяют регулировать светопропускание через кожу (Микулин, 2000).



Рисунок 17. Пигментация одновозрастных личинок кубенской нельмы, подрошенных в лотке с черными (слева) и белыми (справа) стенками и дном

На основании проведенных исследований по влиянию солнечной инсоляции на личинок нельмы при выращивании в промышленных условиях можно рекомендовать использование затенения всей рыбководной емкости до момента обретения молодью резистентности в виде образования в теле гуанинового пигмента. Возраст личинок нельмы к этому времени составляет около 40 сут.

#### 4.4 Влияние разных плотностей посадки и режимов кормления на биологические показатели нельмы

Помимо изучения влияния внешних факторов среды на молодь рыб в ранний период постэмбрионального развития, необходимо при их выращивании в

индустриальных условиях исследовать такие важные элементы биотехники, как плотность посадки и режим кормления. Действие плотности посадки на особь проявляется непосредственно на уровне тактильных, химических и других контактов и опосредованно – например, в истощении кормовой базы (Гершанович, Тауфик, 1991). Завышенная плотность посадки действует на рыб угнетающе, а низкая ведет к снижению продуктивности выращивания.

Определение суточной нормы корма имеет не меньшее значение, чем количество рыбы в лотке. Избыточное кормление приводит к непроизводительным затратам, загрязнению емкостей и повышению себестоимости выращиваемой рыбы, а недостаточное – к неполной реализации потенциала ее роста. Более того, с помощью правильно подобранной суточной нормы корма можно повысить интенсивность выращивания молоди и улучшить ее физиологическое состояние (Шумилина, 1986). В связи с этим нами была поставлена цель – определить оптимальные для роста и выживаемости плотность посадки и суточную норму корма при выращивании личинок кубенской нельмы в лотках.

**Плотность посадки.** Для определения оптимальной плотности посадки личинок содержали в лотках размером  $4,2 \times 0,7 \times 0,7$  м, уровень воды в них устанавливали 0,4 м. На момент начала опыта вся молодь перешла на питание внешним кормом, ее возраст равнялся 10 сут., масса 12,9 мг. С первых дней экзогенного питания и во время эксперимента личинки получали искусственный экструдированный корм Larviva фирмы Biomar в виде микрогранул. опыты проводили в трех вариантах: 25 тыс. экз./лоток ( $21,3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), 30 (25,5) и 35 тыс. экз./лоток ( $29,8$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). По мере роста личинок проводили разреживание плотности, поводом для этого служило снижение кислорода на вытоке в лотке с максимальным количеством молоди до 7,0 мг/л, что является близким значением к допустимой минимальной концентрации кислорода в воде для сиговых рыб (Костюничев и др., 2012). Таким образом, спустя 20 сут. после начала эксперимента плотность посадки во всех вариантах опыта была сокращена в два раза, т.е. с 25 тыс. экз./лоток до 12 ( $10,2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>); с 30 – до 15 (12,8);

с 35 – до 18 (15,3 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Длительность эксперимента составляла 52 сут. Для определения названия вариантов опытов в дальнейшем мы использовали показатели плотности посадки или количества корма, соответствующих их настоящему значению в определенном варианте. Например, плотность посадки, равная 15 тыс. экз./лоток соответствует варианту опыта №15.

Результаты выращивания личинок нельмы при различной плотности посадки представлены в два этапа: при начальной плотности (17.05.-06.06.) и после ее разреживания (07.06.-07.07.). На первом этапе при количестве рыбы в лотке, равной 25 и 30 тыс. экз., суточные приросты и показатели массы молоди были достоверно выше (при  $p \leq 0,05$ ), чем в опыте с максимальной плотностью (табл. 16). Скорость роста отражалась на личиночном развитии нельмы: в вариантах опыта № 25 и 30 на стадии наполнения плавательного пузыря газом (IV этап) находились 24 и 30% молоди, соответственно. В лотке с плотностью посадки 35 тыс. экз. на этот этап перешли 13% особей. Остальная молодь в эксперименте оставалась на III этапе личиночного развития.

Таблица 16. Рост кубенской нельмы при различной плотности посадки на первом этапе выращивания

Вариант опыта	Плотность посадки тыс. экз./м <sup>3</sup>	17.05.-26.05. t <sub>cp</sub> =11,8°C			27.05.-06.06. t <sub>cp</sub> =13,4°C	
		Начальная масса, мг	Конечная масса, мг	Среднесут. прирост, %	Конечная масса, мг	Среднесут. прирост, %
25	21,3	12,9	23,0	5,8	45,0	6,7
30	25,5	12,9	22,2	5,4	45,0	7,1
35	29,8	12,9	20,2	4,5	36,6	5,9

После разреживания посадочных плотностей сохранялась тенденция к более быстрому росту молоди в лотках с меньшим количеством рыбы (табл. 17). Однако в начале второго этапа наблюдений среднесуточный прирост и масса молоди при низкой плотности посадки (12 тыс. экз./лоток) была наименьшей. По-видимому, это можно объяснить чрезмерной разреженностью личинок в лотке, что существенно сокращает вероятность встречаемости нельмы с кормом.

С увеличением биомассы темп роста молоди в этом варианте опыта повысился и к окончанию наблюдений имел наибольшие значения в эксперименте.

При плотности посадки 15 тыс. экз./лоток пик роста был достигнут на втором отрезке этапа, однако в итоге масса молоди занимала промежуточное значение между двумя другими вариантами, а показатель среднесуточного прироста был наименьшим. Что связано с относительно быстрым ростом личинок и увеличением ихтиомассы в лотке выше оптимальных значений, что привело к ухудшению условий содержания и угнетению роста рыбы.

Таблица 17. Рост нельмы при различной плотности посадки на втором этапе выращивания

Вариант опыта	Плотность посадки тыс. экз./м <sup>3</sup>	07.06-15.06 t <sub>ср</sub> =14,4°C		16.06-22.06 t <sub>ср</sub> =16,1°C		23.06-07.07 t <sub>ср</sub> =17,1°C	
		Конечная масса, мг	Среднесут. прирост, %	Конечная масса, мг	Среднесут. прирост, %	Конечная масса, мг	Среднесут. прирост, %
12	10,2	55,6	2,6	98,5	9,5	247,9	6,6
15	12,8	68,4	5,2	153,4	13,5	213,2	2,4
18	15,3	63,8	7,0	91,8	6,1	193,2	5,3

Выращивание нельмы при высокой плотности посадки (18 тыс. экз./лоток) отрицательно сказывалось на ее скорости роста, несмотря на высокие значения этого показателя в первую неделю после разреживания плотности. В дальнейшем показатели среднесуточного прироста снижались, что негативно отражалось на индивидуальной массе личинок, которая по итогам эксперимента была наименьшей в опыте и равнялась 193,2 мг (табл. 17).

Развитие и выживаемость молоди в опыте также зависели от скорости роста и количества рыбы в лотке. На заключительном отрезке наблюдений при минимальной плотности посадки (вариант №12) на мальковой стадии находилось 72% молоди, выживаемость при этом составила 75% (за весь период эксперимента). В варианте №15 на стадию малька перешло 63% молоди при

выживаемости 70%, в варианте №18 – 22%, процент выжившей молоди составил 60.

Низкая выживаемость и невысокий темп роста при максимальной плотности посадки (вариант №35) отразились на рыбопродуктивности, которая на первом и втором этапах выращивания имела наименьшие значения в этой группе (табл. 18).

Таблица 18. Влияние плотности посадки на выживаемость молоди нельмы и рыбопродуктивность

Плотность посадки, тыс. экз./лоток	17.05-06.06 $t_{cp}=12,6^{\circ}C$		Плотность посадки, тыс. экз./лоток	07.06-07.07 $t_{cp}=16,1^{\circ}C$	
	Выживаемость, %	Рыбопродуктивность, кг/м <sup>3</sup>		Выживаемость, %	Рыбопродуктивность, кг/м <sup>3</sup>
25	85	0,81	12	90	1,90
30	85	0,98	15	85	1,91
35	75	0,82	18	85	1,77

Учитывая показатели выживаемости, роста и рыбопродукции при выращивании ранней молоди нельмы в промышленных условиях с использованием экструдированных кормов, лучшие результаты были получены при начальной плотности посадки 30 тыс. экз./лоток (25,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>) с последующим сокращением плотности до 12 тыс. (10,2 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Разреживание численности нельмы проводили на 20 сут. эксперимента при индивидуальной массе молоди 45 мг.

**Режим кормления.** При определении суточного рациона корма использовали личинок в возрасте 20 сут. средней массой 21,0 мг. Их развитие соответствовало III этапу личиночной стадии – дифференциация плавниковой каймы, появление в плавниках мезенхимных лучей и формирование трехлопастного хвостового плавника. Опыт включал в себя четыре варианта, в которых личинки получали корм в количестве 7%, 9,5, 12 и 15% от массы тела. Нельму содержали в лотках размером 215×40×17 см при плотности посадки 3 тыс. экз./лоток (23,3 тыс. экз./м<sup>2</sup>).

Продолжительность опыта равнялась 40 сут. Температура воды в период наблюдений изменялась в диапазоне 9,7-18,6°C (в среднем – 14,7), содержание кислорода – 8,3-9,6 мг/л (в среднем 9,0).

Результаты определения оптимальной суточной нормы корма для личинок нельмы приводятся поэтапно. На первом этапе выращивания (27.05.-09.06.) максимальная норма кормления (вариант №15) обеспечивала наиболее быстрый рост личинок, но отрицательно сказалась на их выживаемости (табл. 19). На втором этапе (10-21.06.), напротив, среднесуточный прирост в этом варианте опыта был самым низким, что связано с увеличением ихтиомассы за первый период выращивания и ухудшением газового режима в связи с избыточным кормлением.

Таблица 19. Показатели роста и выживаемости личинок нельмы при различном режиме кормления

Суточный рацион корма, % от массы тела	27.05.-09.06. $t_{cp}=13,5^{\circ}C$				10.06.-21.06. $t_{cp}=15,4^{\circ}C$				22.06.-05.07. $t_{cp}=16,9^{\circ}C$			
	К.м., мг	С.п., %	Выж., %	К.к.	К.м., мг	С.п., %	Выж., %	К.к.	К.м., мг	С.п., %	Выж., %	К.к.
7	48,0	6,4	88,7	0,8	125,3	8,7	86,4	0,7	330,0	7,5	93,7	0,8
9,5	52,4	7,0	82,4	1,0	128,7	8,2	85,0	0,9	351,0	7,7	96,3	1,2
12	57,1	7,7	79,0	1,1	144,1	8,4	87,0	1,1	403,0	7,9	95,3	1,3
15	60,2	8,1	77,6	1,2	145,6	8,0	87,0	1,3	423,0	8,2	93,5	1,5

Примечание: К.м. – конечная масса; С.п. – среднесуточный прирост; Выж. – выживаемость; К.к. – кормовой коэффициент.

По нашим наблюдениям молодь нельмы не подбирает гранулы со дна. Излишек корма, скапливающийся на дне лотка, не только потребляет кислород в процессе окисления, но и является субстратом для развития патогенной микрофлоры, ослизняющей жабры рыбы (Богданова, 1981). В других вариантах в этот период мы наблюдали увеличение скорости роста, что обусловлено началом функционирования желудка у личинок.

На заключительном этапе выращивания (22.06.-05.07.) по мере развития молоди и повышения ее резистентности к неблагоприятным факторам среды

происходило увеличение темпа роста и снижение смертности. Исключением явился вариант №7, где был отмечен самый низкий показатель среднесуточного прироста и выживаемости, что указывает на недостаток корма. Лучший темп роста установлен в варианте №15 (избыточное кормление), что связано с сокращением плотности посадки из-за повышенной смертности молоди в предыдущие периоды. Сокращение количества личинок в лотке обеспечивало более благоприятные условия для их последующего развития. Подобный эффект для нельмы был отмечен нами ранее (Лютиков, 2012).

Относительно высокие значения суточного прироста и тенденция к их увеличению в варианте №12 могут служить показателем нормального режима кормления, соответствующего пищевым потребностям личинок нельмы с момента их перехода на питание внешним кормом до мальковой стадии (при средней температуре воды 15°C).

Обобщенные результаты опыта, представленные в табл. 20, подтверждают наши выводы. Рыбопродуктивность, полученная с использованием суточной нормы корма равной 12%, незначительно уступает этой величине в опыте с избыточным кормлением (№15). При этом количество корма, израсходованное за время эксперимента в опыте №12, меньше на 16% по сравнению с опытом №15, что привело к уменьшению кормового коэффициента.

Таблица 20. Результаты выращивания личинок нельмы при различном режиме кормления (начальная масса 21 мг)

Суточный рацион корма, % от массы тела	Конечная масса, мг	Выживаемость, %	Рыбопродуктивность, кг/м <sup>3</sup>	Кормовой коэффициент
7	330	71,8	5,04	1,0
9,5	351	67,4	5,50	1,3
12	403	65,6	6,12	1,6
15	423	64,8	6,36	1,9

В вариантах опыта с относительно низкими суточными нормами кормления (№7 и №9,5) наблюдалось отставание молоди в росте и снижение рыбопродуктивности. Однако сокращение рациона повысило выживаемость, что,

вероятно, связано с благоприятным состоянием гидрохимического режима, обусловленного достаточно полным освоением корма личинками.

Таким образом, при анализе результатов выживаемости, рыбопродукции и кормовых затрат при выращивании ранней молоди нельмы в промышленных условиях от 20 до 400 мг с использованием экструдированных кормов, нами был определен оптимальный суточный рацион равный 12% от массы рыб (в температурном диапазоне 13-17°C).

На основании исследований, проведенных на ранней молоди кубенской нельмы, впервые дано описание ее личиночного развития при выращивании в промышленных условиях на искусственных кормах.

Изучено воздействие солнечной инсоляции на рост, развитие и выживаемость молоди нельмы. Полученные результаты позволили сделать вывод, что солнечная радиация оказывает пагубное влияние на личинок раннего развития, из-за отсутствия у них в теле гуанинового пигмента, который появляется позже и обеспечивает защиту от инсоляции. Кроме того, поведенческие реакции личинок не способствуют снижению негативного эффекта освещенности – личинки не укрываются в затененных участках лотка, а свободно распределяются по всей его площади.

Эксперименты, направленные на исследование биологических показателей нельмы, выращенной под влиянием различных плотностей посадки и количества скармливаемого корма, позволили определить оптимальные значения этих параметров при выращивании личинок нельмы на искусственных кормах. Наиболее предпочтительная плотность посадки для личинок нельмы в начале выращивания составила 30 тыс. экз./лоток (25,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>), по достижении молодью массы 45 мг (20 сут.) оптимальной плотностью является 12 тыс. (10,2 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Суточное нормирование корма, давшее лучшие результаты при подращивании личинок нельмы от 20 до 400 мг, равнялась 12% от массы рыб (в температурном диапазоне 13-17°C).

## Глава 5. Биотехнология использования искусственных и живых кормов и режимов кормления при выращивании личинок кубенской нельмы в искусственных условиях

Согласно литературным данным, несмотря на многочисленные исследования по разработке стартовых кормов для личинок многих видов рыб, пока не удалось создать искусственные корма, которые бы полностью удовлетворяли пищевые потребности рыб на ранних этапах постэмбрионального развития (Остроумова, 2005, 2012). В связи с этим в аквакультуре широко используют живые корма, способные существенно повысить показатели роста и выживаемости ранней молоди рыб. Сиговые в этом отношении не являются исключением, однако различия в характере питания несомненно должны учитываться при выборе методики кормления, в том числе и живыми кормами. Разводимые в аквакультуре сиги по типу питания представлены как планктофагами (пелядь) и бентофагами (чир, сиг), так и выраженными хищниками (нельма, белорыбица), а также видами, способными питаться различными кормовыми организмами – эврифаги (муксун).

Подобные различия в питании сиговых рыб связаны с особенностями развития их пищеварительной системы. Исследования М. Лауффа и Р. Хофера (Lauff, Hofer, 1984) показали, что сиг *gen. Coregonus* в ранний период постэмбриогенеза слабо обеспечен пищеварительными ферментами, дифференциация желудочных желез у него происходит спустя 2 недели после вылупления. В этот же период (15-22 сут. при температуре 11-18°C) происходит формирование желудка, и у других сиговых (Ковалев, 1962; Богданова, 1980, 1981; Коровина, 1981; Князева и др., 1984; Костюничев, 1986). У представителей рода *Stenodus* (нельма, белорыбица), напротив, зачаток желудка отмечен уже к моменту перехода на смешанное питание, т.е. на 2-3-и сут. жизни (Богданова, 1977; Федорова, Джуматова, 2012), что может быть связано с хищным характером питания. Также известно, что у белорыбицы *S. leucichthys leucichthys* в этот

период уже сформирована и функционирует поджелудочная железа, хотя ее ферментативная активность невысока (Пономарева, 2005; Волкова, 2010).

Таким образом, по степени сформированности пищеварительной системы в раннем постэмбриогенезе белорыбицы *gen. Stenodus* занимают промежуточное положение между сиговыми *gen. Coregonus* и лососевыми рыбами *gen. Salmo*. У сигов в этот период пищеварительная система развита слабо, тогда как лососи к началу экзогенного питания имеют оформившийся желудок (Дементьева, 1976; Тимейко, Новиков, 1987). Следовательно, можно предположить, что представители рода *Stenodus*, по сравнению с сигами при переходе на внешнее питание способны переваривать более сложные компоненты корма.

Подобные особенности развития пищеварительной системы нельмы и белорыбицы необходимо учитывать при выборе методики кормления и состава корма, которые на данный момент до конца не разработаны.

Использование только сухих искусственных кормов при подращивании рыбы на старте, по сравнению с живыми кормами, вызывает увеличение смертности и торможение роста и развития молоди, что сопровождается сдвигом в химическом статусе организма (Михайлова, 2001; Волкова, 2010). Низкие рыбопродуктивные показатели при кормлении нельмы искусственными сухими кормами западных фирм с первых дней жизни были отмечены и в наших опытах. Выживаемость нельмы с начала экзогенного питания до мальковой стадии в разные годы составляла от 43 до 67% (Лютиков, 2012, 2014а).

Однако в литературе имеются сведения о выращивании нельмы в бассейнах на искусственных кормах, при использовании которых ее выживаемость на мальковой стадии равнялась 85% (Костюничев и др., 1997). В этих опытах применялись сухие корма, разработанные сотрудниками ГосНИОРХ – ЛС-81 и МС-84 (Князева, 1988), в состав которых входили высокобелковые продукты микробиосинтеза и их ферментоллизаты. В настоящее время такие корма не производятся.

Хорошие результаты при выращивании личинок белорыбицы также были получены на искусственных кормах, в составе которых содержались продукты

гидролиза рыбной муки (Пономарев, Пономарева, 2003). После 40 сут. выращивания в одном из вариантов опыта личинки выросли до средней массы 150,1 мг при выживаемости 98,2%. Для сравнения, использование кормов без гидролизата позволило получить молодь массой 16,3 мг при выживаемости 15,8%. Подобные результаты указывают на необходимость обеспечения личинок доступным белком.

Помимо искусственных кормов, в качестве пищи для ранней молоди белорыбицы применялись живые организмы (зоопланктон, науплии артемии, измельченные олигохеты). Их использование значительно увеличивало темп роста и выживаемость личинок (Белявская, 1953; Летичевский, 1966), а также благоприятно отражалось на физиологическом состоянии ранней молоди белорыбицы (Михайлова, 2001). Это говорит о важнейшей роли живого корма в питании рыб на ранних этапах онтогенеза, однако сбор и сохранение зоопланктона, отбор наиболее мелких форм, доступных для питания личинок, приготовление корма из олигохет и т.д. является кропотливой и трудоемкой работой, требующей дополнительных финансовых затрат.

Для обеспечения нормального роста молоди белорыбицы и нельмы в ранний постэмбриональный период в индустриальном рыбоводстве необходимо использование современных кормов, а также разработка новых методик кормления, которые бы максимально удовлетворяли их пищевым потребностям.

В связи с этим, перед нами стояли следующие задачи: изучить влияние различных сухих искусственных и живых (науплии артемии) кормов, и их сочетания, на рост, выживаемость и физиологическое состояние личинок нельмы; определить наиболее подходящую методику кормления с использованием в рационе живого корма и осуществить дальнейший успешный перевод молоди полностью на искусственные корма; определить оптимальный период использования живых кормов в рационе личинок нельмы.

5.1 Результаты исследования комбинированной методики кормления (последовательно живым, затем искусственным кормом) и монорационов из живого и различных искусственных кормов

Исследования, направленные на определение возможности кормления нельмы с первых дней жизни живом кормом в сочетании с искусственным, а также монорационами из живого и различных искусственных кормов, были проведены в 2013 г. Биохимические показатели кормов приведены в табл. 21, график проведения экспериментов в табл. 22.

Таблица 21. Биохимический состав науплий артемии (собственные данные) и искусственных кормов (данные фирм-производителей), в 2013 г.

Показатель	Науплии артемии (в сухом веществе)	Biomar larviva wean-ex	Aller futura larvae ex	Aller artex
Белок общий, %	64	65	64	50
Жир общий, %	12,2	11	9	15
Углеводы (безазотистые экстрактивные в-ва), %	-	11	6	22
Клетчатка, %	-	0,2	0,5	2
Зола, %	9,5	10,9	13	8
Фосфор, %	-	1,6	1,5	1
Кальций, %	-	1,9	1,9	-
Натрий, %	-	0,8	0,6	-
Витамин А, МЕ/кг	26540	8700	10000	25000
Витамин D, МЕ/кг	-	1700	1000	3000
Витамин Е, мкг/г	630	800	400	250
Витамин С, мкг/г	275	1100	-	750

Таблица 22. График проведения эксперимента по выращиванию нельмы на различных кормах в 2013 г.

Первый этап 12.05-10.06		Второй этап			
		11.06-17.06		18.06-24.06.	
1	Артемия	1.1	Артемия+Вiomar	1.1	Вiomar
		1.2	Вiomar	1.2	Вiomar
2	Артемия+Вiomar	2.1	Вiomar	2.1	Вiomar
3	Вiomar	3	Вiomar	Опыт завершен 20.06.	
4	Aller futura	4	Aller futura	Опыт завершен 20.06.	
5	Aller artex	5	Aller artex	Опыт завершен 17.06	

На первом этапе опыта молодь нельмы выращивали в пяти вариантах с применением живых (свежевылупившиеся науплии артемии) и различных сухих искусственных кормов, а также их сочетания. В варианте №1 личинки с первых дней опыта получали живой корм; №2 – сочетание науплий артемии и искусственного корма *Biomar larviva wean-ex*. В других вариантах использовали только сухие искусственные корма: вариант №3 – *Biomar larviva wean-ex*; №4 – *Aller futura larvae ex*; №5 – *Aller artex*, в состав которого входит экстракт из цист артемии. Продолжительность первого этапа составляла 30 сут., температурный режим в это время находился в диапазоне от 7,7 до 16,7°C, в среднем 12,4°C.

На втором этапе молодь с живого корма (вариант №1) и смешанного кормления (вариант №2) переводили на сухие искусственные корма. Для этого личинок из варианта №1 разделили на две группы: в одной из них (вариант №1.1) в течение первой недели помимо артемии стали добавлять искусственный корм *Biomar*, а начиная со второй недели – оставили только сухой корм. В другом варианте (№1.2) молодь сразу перевели на искусственный корм. Личинок из варианта №2 также с начала второго этапа стали кормить только сухим кормом (вариант №2.1). Опыт по переводу нельмы с живого на искусственный корм составил 14 сут., температура воды в этот период находилась в диапазоне 16,4-17,4°C при среднем значении 16,7°C. Необходимо отметить, что на втором этапе эксперимента с естественным повышением температуры воды в водоеме и развитием в нем зоопланктона в пищевом комке молоди стали попадаться отдельные экземпляры зоопланктеров, которые составляли не более 1% содержимого желудочно-кишечного тракта нельмы. Исключением явились особи, не перешедшие на питание искусственными кормами, доля зоопланктона в их рационе была существенно выше.

Нельму из вариантов №№ 3-5 по окончании первого этапа эксперимента продолжали кормить теми же сухими кормами в течение 10 сут. (до 20.06).

### 5.1.1 Наполняемость кишечника и избирательность личинками кормов

Наличие корма в кишечниках личинок было отмечено с первых дней эксперимента, а его количество на протяжении первой декады наблюдений во всех опытных вариантах находилось в пределах 0,1-0,2 мг, индексы наполнения при этом колебались от 55 до 95<sup>0</sup>/<sub>000</sub> (табл. 23). Следует обратить внимание, что для сиговых рыб в первые дни жизни индекс наполнения кишечника достаточно низок как при питании искусственным (Костюничев, 1986), так и живым кормом (Максимова и др., 1968). В дальнейшем с повышением температуры наполняемость кишечника увеличилась.

На второй декаде опыта при использовании только искусственных кормов индексы наполнения кишечника у личинок были достаточно схожими, за исключением варианта №5, в котором нельма перестала питаться. По итогам третьей декады относительно высокой наполненностью желудочно-кишечного тракта характеризовалась молодь, выращенная на корме Biomar (№3) (табл. 23).

Таблица 23. Наполняемость кишечника личинок нельмы, получавших различные корма (начальная масса личинок 14,3 мг)

Тип корма (вариант опыта)	Сут. / температура воды, °С								
	10 / 10,9			20 / 13,7			30 / 16,9		
	Масса, мг		ИНК, ‰	Масса, мг		ИНК, ‰	Масса, мг		ИНК, ‰
	личинки	пищевого комка		личинки	пищевого комка		личинки	пищевого комка	
Артемия (№1)	28,0	0,1-0,2	60-90	61,4	0,6	93,6	151,8	1,7	114,2
Артемия+Biomar (№2)	25,6	0,1-0,2	60-90	68,1	1,1	165,4	157,8	1,6	97,1
Biomar (№3)	18,4	0,1-0,2	60-90	40,8	0,8	197,4	89,2	0,7	125,8
Aller futura (№4)	19,9	0,1-0,2	60-90	40,8	0,8	205,7	79,2	0,5	100,2
Aller artex (№5)	17,9	0,1-0,2	60-90	30,3	0,6	197,0	Не питается		

Примечание: Здесь и далее в табл. 27, 31 - ИНК – индекс наполняемости кишечника.

У личинок, имевших в рационе живые корма, масса пищевого комка на второй декаде опыта была выше в варианте, где кормление осуществляли смесью живых кормов с сухими (№2). На завершающем этапе опыта масса пищи в

кишечниках личинок из вариантов №1 и 2 была практически равной, что можно объяснить различной массой науплий артемии и гранул искусственного корма. Еще одной причиной, определяющей массу пищевого комка, является индивидуальная избираемость личинками того или иного корма в варианте №2, что требует отдельного обсуждения.

В первые дни нельма, получавшая живой и сухой корм, в подавляющем большинстве питалась только артемией. Лишь у 6% личинок в кишечниках помимо артемии отмечено небольшое количество сухого корма (табл. 24). В последующие 10 сут. эксперимента в варианте с комбинированным кормлением (№2) молодь стала более активно потреблять искусственный корм, его доля в пищевом комке возросла до 45%, а количество потребляющей его молодежи – до 76% (табл. 24).

Таблица 24. Избираемость живых и искусственных кормов, а также их соотношение в пищевом комке у личинок нельмы при комбинированном кормлении (вариант №2)

Дата / средняя температура воды, °С	Средняя масса личинки, мг	Этап развития	Выбор корма, %			Соотношение кормов в пищевом комке, %	
			Biomar	артемия	оба	Biomar	артемия
12-21.05. / 9,4	25,6	II	0	94	6	15	85
22-31.05. / 12,3	68,1	III-IV	4	20	76	45	55
01-10.06. / 15,6	157,8	V	76	4	20	85	15

С дальнейшим ростом рыб количество науплий артемии, потребленное нельмой, продолжало сокращаться, а сухого корма, напротив, увеличиваться. По итогам заключительной декады первого этапа эксперимента доля сухого корма в съеденной пище возросла до 85%. Количество личинок перешедших на питание исключительно сухим кормом составило 76%. Темп роста молодежи при этом также увеличился и превосходил среднесуточную скорость роста личинок, потребляющих только артемию (табл. 25).

Снижение роли науплий артемии в питании подрошенной (от 100 мг) молоди нельмы может заключаться в небольших размерах рачков в отличие от более крупных гранул искусственного корма, размеры которого увеличивали по мере роста молоди.

### 5.1.2 Рост, развитие и выживаемость личинок

Рост нельмы на живом корме (вариант №1) и сочетании живого с искусственным (вариант №2) был значительно интенсивнее, чем на одном искусственном. Уже по итогам первой декады суточные приросты личинок, подращиваемых с применением живого корма, составили 5,8-6,7% против 2,3-3,3% в вариантах опыта с использованием только сухих кормов (табл. 25).

Таблица 25. Рост личинок нельмы на искусственных и живых кормах (начальная масса личинок  $14,3 \pm 0,2$ )

Тип корма (вариант опыта)	Сут. / температура воды, °C											
	10 / 10,9			20 / 13,7			30 / 16,9			40 / 16,2		
	Масса личинки, мг	Cv, %	СП, %	Масса личинки, мг	Cv, %	СП, %	Масса личинки, мг	Cv, %	СП, %	Масса личинки, мг	Cv, %	СП, %
Артемия (№1)	$\frac{28,0 \pm 0,5}{20,0-38,1}$	12,2	6,7	$\frac{66,7 \pm 2,2^b}{33,0-83,5}$	18,9	8,9	$\frac{161,3 \pm 4,1^b}{101,0-219,0}$	15,7	8,8	Опыт продолжен: перевод молоди на искусственный корм, обсуждение ниже		
Артемия +Biomar (№2)	$\frac{25,6 \pm 0,4}{20,0-29,0}$	8,8	5,8	$\frac{71,8 \pm 2,2^b}{43,0-89,0}$	17,6	10,3	$\frac{164,2 \pm 4,7^b}{110,0-203,0}$	14,6	8,3			
Biomar (№3)	$\frac{18,4 \pm 0,2^a}{12,4-23,0}$	12,5	2,5	$\frac{42,0 \pm 0,9^a}{31,4-55,8}$	13,0	8,2	$\frac{84,0 \pm 4,5^a}{48,0-132,5}$	27,4	6,9	$\frac{194,5 \pm 9,3}{102,0-338,0}$	30,3	8,4
Aller futura (№4)	$\frac{19,9 \pm 0,3}{14,0-25,5}$	11,1	3,3	$\frac{42,4 \pm 1,2^a}{24,0-54,0}$	15,7	7,6	$\frac{79,3 \pm 2,6^a}{42,3-107,0}$	18,4	6,3	$\frac{144,4 \pm 5,0}{88,0-202,0}$	19,1	6,0
Aller artex (№5)	$\frac{17,9 \pm 0,5^a}{11,0-23,0}$	17,5	2,3	$\frac{33,0 \pm 1,2}{20,0-46,0}$	20,9	6,1	$\frac{29,0 \pm 1,5}{18,3-47,0}$	24,9	-1,3	Опыт завершен		

Примечание: Здесь и далее в табл. 26, 33 - СП – Суточный прирост; <sup>a, b</sup> – различия недостоверны при  $p \leq 0,05$  при сравнении вариантов в один временной период. Выживаемость во всех вариантах опыта на 10.06. = 85%, на 20.06.: в варианте опыта №3 – 67, №4 – 60%.

Следует отметить, что использование монорациона из артемии (№1) не выявило заметного преимущества перед комбинированной методикой кормления (№2). Исключением явились первые 10 сут. эксперимента, по итогам которых рост нельмы из варианта №1 опережал по массе молодь из варианта №2 на 8,4%. В дальнейшем достоверных отличий (при  $p \leq 0,05$ ) по этому показателю отмечено не было: конечная масса нельмы, выращенной на живом корме (№1) и на сочетании живого и искусственного (№2), была сходной – 161,3 и 164,2 мг, соответственно.

При использовании искусственных кормов Biomar (№3) и Aller futura (№4) масса личинок после 30 сут. выращивания не имела достоверных отличий (при  $p \leq 0,05$ ) и составляла соответственно 84,0 и 79,3 мг (табл. 25). Молодь, получавшая в эксперименте корм Aller artex (№5), уже к середине опыта существенно уступала в росте нельме из других вариантов, а к концу наблюдений и вовсе перестала питаться.

Среди монорационов искусственных кормов по итогам 40 сут. выращивания лучшие результаты были получены в опыте с Biomar: конечная масса молоди на этом корме достигла 194,5 мг против 144,4 мг массы личинок на корме Aller future. Тенденция к более интенсивному росту на корме Biomar проявилась на третьей декаде опыта при средней температуре 15,6°C и существенно усилилась при прогреве воды до 17,0°C (суточный прирост 8,4% против 6,0% на корме Aller future). Вероятно, эти температуры находятся в зоне оптимума для молоди нельмы, в котором в наибольшей степени проявляется эффект от биологически активных компонентов корма (Остроумова, 1988). Именно в этой зоне температур опытная рыба более заметно опережает контрольную по росту. При температурах ниже оптимальных величин показатели роста рыб в контроле и опыте сближаются, что было отмечено в нашем эксперименте при сравнении искусственных кормов Biomar и Aller Futura.

Причинами, по которым искусственные или живые корма влияют на рост ранней молоди нельмы, по нашему мнению, являются температурный режим и стадия личиночного развития, характеризующая сформированность

пищеварительной системы молоди. Так, в первые 10 сут. выращивания при сравнительно низкой температуре воды (9,4°C) максимальный суточный прирост наблюдался у молоди, получавшей только науплии артемии (№1). Этот факт указывает на большее соответствие живого корма биологическим потребностям личинок нельмы, относительно испытываемых искусственных кормов, использование которых не способствует быстрому росту на старте. Это происходит из-за неготовности пищеварительной системы переваривать и усваивать компоненты сухого корма в полной мере, особенно при низких температурах. Возможно, что и сам искусственный корм не вызывает у личинок такого пищеварительного рефлекса, как живые организмы.

На второй и третьей декаде темп роста нельмы на артемии и искусственных кормах был примерно одинаков (табл. 25). Максимальный прирост наблюдался в опыте, где использовалось сочетание сухого и живого корма (№2). Это, по всей вероятности, связано с развитием пищеварительной системы и увеличением ферментативной активности у личинок, что позволяет в большей мере расщеплять и усваивать компоненты корма, особенно искусственного. Кроме этого естественное повышение температуры воды способствует ускорению химических реакций и синтетических процессов в организме, обеспечивающих его рост.

Помимо вышеперечисленных факторов на рост ранней молоди нельмы, безусловно, влияет и биохимический состав кормов. Схожие результаты выращивания на искусственных кормах *Biomar larviva wean-ex* и *Aller futura larvae ex*, очевидно, обусловлены приблизительно равным сочетанием в них основных компонентов (табл. 21), в то время как *Aller artex* существенно отличается от остальных кормов меньшим содержанием белка и бóльшим количеством жира и углеводов.

Биохимический состав науплий артемии по содержанию белка и жира достаточно близок к искусственным кормам *Biomar larviva wean-ex* и *Aller futura larvae ex*, однако количество витамина А в них в 2,5-3,0 раза выше, чем в искусственных кормах. Функции этого витамина многообразны: он участвует в

обмене веществ в организме рыбы, влияет на процессы роста и скелетообразования (Остроумова, 2012). По-видимому, в том числе и по этой причине молодь нельмы, имевшая в рационе живой корм, характеризовалась наиболее быстрым ростом в эксперименте.

По итогам первых 10 сут. выращивания вся нельма в эксперименте перешла на II этап личиночного развития: остаток желточного мешка рассосался, питание стало экзогенным. Дальнейшее развитие личинок было сопряжено со скоростью роста. Так, в конце второй декады в вариантах с использованием науплий артемии были отмечены экземпляры с наполненным газом плавательным пузырем (IV этап личиночного развития). Причем у нельмы, получавшей только артемию, плавательный пузырь был отмечен у 9% особей, а у личинок, имевших в составе пищи сочетание артемии и искусственного корма, – 22%. Остальные личинки в этих группах, как и вся молодь в вариантах с искусственными кормами, имели признаки, соответствующие III этапу личиночного развития: хвостовой плавник принимал трехлопастную форму, в спинном и анальном плавниках появлялись мезенхимные лучи.

В конце третьей декады нельма, выращиваемая с применением живого корма, находилась на завершающем этапе личиночного развития (V этап), характеризующемся появлением в перитонеуме серебристого пигмента гуанина и формированием гомоцеркального хвостового плавника. На искусственных кормах развитие нельмы проходило менее интенсивно, что обусловлено относительно медленным ее ростом. После 30 сут. выращивания в варианте №3 (Biomar) на завершающем личиночном этапе находилось 27% личинок, в то же время на III этапе развития оставалось 23% молоди. При использовании корма Aller Future (№4) развитие нельмы проходило более синхронно: подавляющее большинство молоди (85%) находилось на IV этапе личиночного развития, 15% оставалось на III этапе.

Личинки, получавшие корм Aller Artex (№3), в третьей декаде опыта практически переставали питаться и опускались на дно. Визуально определить причину смертности не удалось. Исследование погибшей молоди под

бинокляром показало отсутствие корма в кишечнике и незаполненный плавательный пузырь. Возможно, компоненты этого корма и их соотношение в нем не отвечали пищевым потребностям личинок нельмы.

О несоответствии, в частности, белкового и липидного состава одного из искусственных комбикормов при выращивании личинок белорыбицы указывала М.В. Михайлова (2001). Автор отмечала, что один из кормов, используемый в их опыте, вызывает изменение в химическом статусе молоди, приводящее к значительному снижению накопления органических и минеральных веществ, что выражается в замедлении роста рыб и их высокой смертности.

Таким образом, корм Aller Artex оказался непригоден для выращивания ранней молоди нельмы. В то же время в литературе есть сведения о положительном опыте использования этого корма на других видах рыб (Piotrovska et al., 2013).

Выживаемость нельмы в эксперименте по прошествии первого месяца была достаточно высокой и составляла около 85% во всех вариантах, за исключением №5. Ранее мы отмечали, что использование сухих кормов увеличивало смертность молоди после наполнения газом плавательного пузыря (IV этап развития, возраст около 30 сут., средняя масса 80 мг) (Лютиков, 2012), однако кормление личинок живыми кормами позволило избежать высокой смертности на данном этапе. В то же время дальнейшее кормление молоди искусственными кормами в вариантах №3 и 4 подтвердило результаты наблюдений прошлых лет – на последней личиночной стадии (возраст 40 сут.) выживаемость в этих вариантах опыта снизилась до 67 и 60% соответственно.

### 5.1.3 Биологические показатели личинок при их переводе с живого на искусственный корм

При переводе молоди нельмы с живого на полностью искусственный корм заметное преимущество в росте и выживаемости имели личинки, которые с самого начала получали живой корм в сочетании с искусственным (Biomar),

а с 11 июня были полностью переведены на Biomar (вариант №2.1) (табл. 26). Такая молодь превосходила по массе сверстников из других вариантов опыта по итогам первой недели (11-17 июня) в среднем на 26%, а по итогам второй – на 37%. В вариантах №1.1 (поэтапный перевод с живого на искусственный корм) и №1.2 (единовременное замещение живого корма искусственным) достоверных отличий по массе (при  $p \leq 0,05$ ) обнаружено не было. Постепенное исключение из рациона живого корма не отразилось на росте, но сопровождалось более высокой выживаемостью (64%), нежели резкое прекращение его выдачи (53%).

Таблица 26. Рост и выживаемость нельмы при переводе с живого на искусственный корм

Вариант опыта	Сут. / температура воды, °С						Выживаемость, %	
	10 / 16,7	20 / 16,7		30 / 17,2				
	Масса личинки, мг	Сv, %	СП, %	Масса личинки, мг	Сv, %	СП, %		
№1.1	$161,3 \pm 4,1^a$	$\frac{252,5 \pm 9,2^a}{149,0-355,0}$	22,1	6,4	$\frac{449,1 \pm 25,2^a}{184,0-728,0}$	30,7	8,21	64
№1.2	101,0-219,0	$\frac{265,4 \pm 19,2^a}{127,0-468,0}$	38,2	7,1	$\frac{494,5 \pm 32,6^a}{194,0-878,0}$	35,5	8,9	53
№2.1	$\frac{164,2 \pm 4,7^a}{110,0-203,0}$	$\frac{350,0 \pm 15,2}{223,0-515,0}$	24,6	10,8	$\frac{745,6 \pm 35,2}{348,0-1106,0}$	26,3	10,8	78

Примечание: <sup>a</sup> – достоверные различия отсутствуют при  $p \leq 0,05$  при сравнении вариантов в один временной период.

Сокращение артемии в рационе (№1.1) или ее полное исключение (№1.2) привело к снижению скорости роста молоди в среднем на 23%. В дальнейшем темп роста восстанавливался до прежнего уровня, т.е. до момента перевода на искусственные корма, что связано с разреживанием плотности посадки, вызванной повышенной смертностью нельмы. Так, в течение первой половины опыта (с 11 по 17 июня) наблюдалось увеличение смертности с начала недели к ее окончанию: в варианте №1.1 – с 60 до 150 экз./сут., в варианте №1.2 – с 80 до 190 экз./сут., соответственно. Во второй половине опыта элиминация в обоих вариантах заметно снизилась.

Примечательно, что единовременное исключение артемии из рациона (№1.2) приводило к более быстрому росту рыбы, чем при поэтапном сокращении живого корма (№1.1). В то же время не вся нельма начинала активно потреблять искусственный корм после прекращения подачи живого, что приводило к появлению лидеров и отстающих и, как следствие, вело к увеличению вариабельности весовых показателей. Схожая ситуация наблюдалась в варианте №6 при полном переводе молоди на искусственную пищу.

Исключение артемии из рациона в варианте опыта с комбинированным кормлением (№2.1) напротив, способствовало увеличению прироста на 23%. Смертность в течение первой недели перевода на сухой корм снижалась от 35 до 20 экз./сут., на второй неделе смертность была незначительной. Кроме того, вариабельность массы личинок в этом варианте была наименьшей в эксперименте (табл. 26).

Ускорение роста нельмы после прекращения подачи живого корма в варианте №2.1 может говорить о некотором ограничении положительного эффекта от науплий артемии у личинок с возрастом. Мы связываем снижение эффективности использования артемии с ее возможной пищевой неполноценностью (Остроумова, 2014) и мелкими размерами, которые не вызывают пищевого рефлекса у молоди на поздних этапах личиночного развития и требуют большой двигательной активности и затрат энергии. В свою очередь использование искусственных кормов уже на стадии функционирования желудка у личинок нельмы ведет к более быстрому набору массы.

В литературе также встречаются сведения, указывающие на выбор личинками нельмы более крупных организмов. Например, И.И. Смольянов (1956), наблюдавший за развитием ранней молоди нельмы в природе, обратил внимание, что подросшие личинки начинают избегать мелких *Cladocera* и избирать более крупных *Sopropoda*. Л.С. Богданова (1977), использовавшая при выращивании нельмы в качестве корма *Moina macroscopa*, также связывала снижение интенсивности питания с небольшими размерами моин. Снижение эффекта от длительного кормления подросших личинок белорыбицы

зоопланктоном также отмечал М.А. Летичевский (1966). Автор рекомендовал использовать мелкие формы зоопланктона в качестве корма только в первую неделю жизни личинок, а затем переходить на более крупный корм.

Питание нельмы в период ее перевода на сухие искусственные корма зависело от методики перевода. Постепенное исключение артемии из рациона в варианте №1.1 привело к сокращению привычного живого корма в два раза и введению в рацион искусственного. Нельма в большей степени продолжала поедать науплий, которые составляли до 77% пищевого комка.

В варианте №1.2, где артемию одновременно заменили полностью искусственным сухим кормом, около 20% молоди продолжали питаться исключительно зоопланктоном, поступающим с водой из озера. В их желудках насчитывалось до 80-90 экземпляров представителей ветвистоусых рачков (*Cladocera*), относящихся к роду *Bosmina*, что в массе составило всего 1/10 пищевого комка личинок, питающихся искусственным кормом. Масса такой молоди равнялась в среднем 153,7 мг, т.е. была значительно ниже средней, а индекс наполнения кишечника не превышал 53<sup>0</sup>/<sub>000</sub>. При этом масса перешедшей на питание сухим кормом молоди была 310,1 мг, а индекс наполнения кишечника – 246,8<sup>0</sup>/<sub>000</sub> (в табл. 27 представлены средние величины молоди в варианте опыта №1.2).

Таблица 27. Наполняемость кишечника личинок нельмы при ее переводе с живого на искусственные корма (средняя температура 16,7°C)

Вариант опыта	10.06. *			11-17.06. **			18-24.06. ***		
	Масса, мг		ИНК, ‰	Масса	Масса	ИНК, ‰	Масса	Масса	ИНК, ‰
	личинки	пищевого комка		личинки	пищевого комка		личинки	пищевого комка	
№1.1	151,8	1,7	114,2	260,5	7,8	291,2	456,3	2,9	62,2
№1.2				270,1	6,2	192,6	508,0	8,4	154,1
№2.1	157,8	1,6	97,1	354,2	9,2	253,8	744,5	17,7	233,3

Примечание: \* – до перевода на искусственный корм; \*\* – исключение артемии в вариантах №1.2 и 2.1; \*\*\* – исключение артемии в варианте №1.1.

Следует подчеркнуть, что у нельмы из других вариантов в кишечнике также был отмечен зоопланктон, однако его количество относительно пищевого комка в целом было незначительно (менее 1%).

На нежелание личинок сиговых потреблять искусственные корма при их переводе с живого корма указывала Л.М Князева с соавторами (1984). Анализ пищеварительного тракта личинок чира показал, что из смешанного корма они выбирали только живой. После удаления из рациона живого корма поедание искусственных кормов шло неинтенсивно, индекс наполнения кишечника при этом равнялся 9-25<sup>0</sup>/<sub>000</sub>.

В наших опытах исключение из рациона живого корма в варианте №1.1 на второй неделе эксперимента заметно снизило интенсивность потребления пищи молодью и негативно отразилось на ее росте. Напротив, в варианте №1.2 нельма достаточно быстро адаптировалась к искусственному корму, о чем говорят относительно высокие показатели ее массы и пищевого комка (см. табл. 27). Подобные результаты указывают на необходимость приучения нельмы к искусственному корму на более ранних этапах.

Таким образом, наилучшими результатами характеризовалась молодь, которую изначально выращивали на комбинированном питании, затем полностью переводили на искусственный корм (№2.1). Нельма в этой группе быстро адаптировалась к сухому корму, его содержание в кишечнике в конце опыта было в 3,8 раза больше, чем в варианте №1.1, и в 1,5 раза больше, чем в варианте №1.2 (см. табл. 27). Хорошее потребление корма в варианте №2.1 положительно отразилось на росте и выживаемости молоди, которая превосходила по массе сверстников из других вариантов в среднем на 58% (табл. 26).

#### 5.1.4 Биохимические показатели личинок, выращенных на различных кормах

Важным аспектом в изучении физиологической полноценности молоди рыб является исследование биохимических показателей. Результаты анализа молоди нельмы, выращенной с использованием различных кормов, указывают на

однородность ее биохимического состава (табл. 28). Исключением явился вариант №1, в котором только по белку не было достоверных различий (при  $p \leq 0,05$ ) с другими вариантами опыта кроме варианта №3. Также были отмечены различия в содержании жира в теле молоди, выращенной на сухих кормах, – 3,1% на Biomar (№1) и 2,1% на Aller future (№4), что обусловлено разным содержанием этого компонента в кормах (см. табл. 21).

Сравнение отдельных показателей химического состава устанавливает наибольшее сходство вариантов №1 (артемия) и №4 (Aller future), в них различия обнаруживаются только по содержанию витамина С (табл. 28).

Таблица 28. Химический состав тела личинок нельмы, выращенных на различных кормах

Тип корма (вариант опыта)	Влажность, %	Содержание в сырой массе, %			
		белок	жир	зола	Витамин С, мкг/г
Артемия (№1)	83,8±0,2 <sup>a</sup>	11,4±0,1 <sup>a,b</sup>	2,1±0,1 <sup>a</sup>	1,3±0,02 <sup>b</sup>	26,0±1,5
Артемия+Biomar (№2)	82,5±0,1 <sup>a</sup>	11,6±0,1 <sup>b</sup>	2,4±0,1	1,4±0,01 <sup>a</sup>	32,1±1,4
Biomar (№3)	81,9±0,1	11,1±0,2 <sup>a</sup>	3,1±0,1	1,4±0,01 <sup>a</sup>	45,7±2,6 <sup>a</sup>
Aller futura (№4)	83,5±0,1 <sup>a</sup>	11,2±0,2 <sup>a,b</sup>	2,1±0,1 <sup>a</sup>	1,3±0,02 <sup>b</sup>	42,4±1,7 <sup>a</sup>

Примечание: <sup>a, b</sup> – достоверные различия отсутствуют при  $p \leq 0,05$

Содержание аскорбиновой кислоты в теле у молоди находилось в прямой зависимости от его уровня в рационе и было достоверно выше в вариантах, в которых применяли только сухой корм. В сухих кормах уровень витамина С был в несколько раз выше, чем в сухом веществе артемии (см. табл. 21). Наименьшее количество этого витамина было отмечено у нельмы, выращенной на живом корме (№1) – 26,0 мкг/г, тем не менее такое количество находится в пределах нормы. По данным К. Дабровского (цит. по: Остроумова, 2012), дефицит витамина С для личинок сигов *C. lavaretus* начинает проявляться при снижении его в тканях ниже 20 мкг/г.

Молодь, получавшая в рационе как артемию, так и сухой корм (№2), по содержанию витамина С в теле занимала промежуточное значение между

вариантами опыта, в которых использовали монорационы из искусственных кормов и науплий артемии (табл. 28). Это объясняется более высоким содержанием витамина в сухом корме, чем в артемии (см. табл. 21). В сухом корме содержание витамина С в 3-4 раза больше, чем в артемии, в то время как у молоди, выращенной на искусственных кормах, количество этого витамина в 1,7 раза больше, чем при использовании живых кормов. Это подтверждают полученные К. Дабровским (цит. по: Остроумова, 2012) сведения о различной динамике накопления витамина С из живых и искусственных кормов. Автор отмечал, что личинки сига в начальный период лучше усваивают витамин С из науплий артемии, чем из искусственного корма.

Таким образом, показатели биохимического состава нельмы, выращенной на различных кормах, достаточно однородны, за исключением содержания жира и витамина С в теле.

Подводя итог проведенным исследованиям по выращиванию личинок нельмы на искусственных и живых кормах, а также их сочетании, можно заключить, что использование науплий артемии одновременно с сухими кормами с первого дня питания является наиболее эффективной методикой выращивания. Рыба при таком кормлении характеризуется лучшим ростом и выживаемостью.

Сведения о положительном влиянии сочетания живых и искусственных кормов при выращивании ранней молоди рыб можно найти в литературе. Например, комбинированное кормление белорыбицы искусственным кормом и артемией (живой корм использовался в течение первых 10 сут.) обеспечивало максимальный рост и выживаемость (Михайлова, 2001). Совместное использование коловраток *Rotatoria* и искусственного лососевого корма в большей степени удовлетворяет пищевым потребностям личинок сига с первых дней жизни до мальковой стадии, чем использование каждого корма в отдельности (Ahmadi et al., 2011).

Комбинированная методика кормления применялась и на других видах рыб. Например, выживаемость личинок судака, которого в течение 20 сут. кормили смесью науплий артемии и кормом РГМ-СС, а последующие 10 сут. только

искусственным кормом, равнялась 89% (Михайлова, 1991). Выращивание ранней молоди атлантической трески *Gadus morhua* на сочетании науплий артемии и сухого корма значительно улучшает рост и выживаемость рыбы и снижает зависимость подрощенной молоди от живой пищи в дальнейшем (Fletcher et al., 2007).

Подобные результаты говорят о благоприятном действии совместного использования живых и искусственных кормов. Такой подход позволяет компенсировать неполноценность каждого корма в отдельности. Более того, дальнейший перевод молоди только на сухие корма происходит лучше при его введении в рацион с первых дней экзогенного питания личинок.

5.2 Результаты исследования различных методик комбинированного кормления с использованием сначала искусственного, затем живого корма. Определение оптимального периода использования живых кормов при выращивании личинок нельмы

Анализ результатов опыта 2013 г. позволил определить наиболее предпочтительную для выращивания молоди нельмы методику, которая заключается в последовательном скармливании живого, затем искусственного (через 15 мин.) кормов. Однако такая последовательность отрицательно сказывалась на поедаемости искусственного корма в первые дни жизни – его потребляли лишь 6% личинок. К 20 суткам этот показатель возростал до 76%.

Мы предположили, что живой корм следует скармливать после искусственного, что нашло отражение в дальнейших исследованиях. Помимо этого, вопрос о продолжительности использования живого корма в рационе также является актуальным и должен быть обоснован с биологических позиций.

В 2014 г. был проведен эксперимент, который состоял из 5 вариантов, разделенных на две группы. В первой группе (варианты № 1-3) личинок кормили сухим искусственным кормом Biomar larviva wean-ex в сочетании с науплиями артемии, причем в начале каждого часа сначала давали искусственный корм,

а через 15 мин живой. Продолжительность использования артемии в рационе в варианте № 1 составляла 10 сут., № 2 – 20, № 3 – 30, после чего молодь получала только сухой корм. Во второй группе (варианты № 4 и 5) первые три кормления давали искусственный корм, далее только живой. В варианте № 4 продолжительность кормления артемией ограничивалась 10 сут., в № 5 – 20 сут.

Общая продолжительность эксперимента составила 40 сут. (с 24 апреля по 3 июня), температура воды в этот период находилась в диапазоне 6,1-14,4°C при среднем значении 9,7°C. Биохимический состав кормов, используемых в опыте и график проведения эксперимента, приведены в таблицах 29 и 30, соответственно.

Таблица 29. Биохимический состав искусственного (по данным фирмы-производителя) и живого корма (собственные данные) в 2014 г.

Тип корма	Общие, %		Углеводы, %	Элемент, %			Зола, %	Витамин, мг/кг		
	белки	жиры		P	Ca	Na		A, ME/кг	E	C
Науплии артемии (в сухом веществе)	61	11,4	-	-	-	-	9,5	21618	248	353
Biomar larviva wean- ex	65	11,0	11,0	1,6	1,9	0,8	10,9	8700	800	1100

Таблица 30. Проведение эксперимента по выращиванию нельмы с использованием различной методики выдачи кормов в 2014 г.

Вариант опыта	Период выращивания, сут.			
	1-10	11-20	21-30	31-40
№1 *	Вiomar + артемия	Вiomar	Вiomar	Вiomar
№2 *	То же	Вiomar + артемия	То же	То же
№3 *	»	То же	Вiomar + артемия	»
№4 **	»	Вiomar	Вiomar	»
№5 **	»	Вiomar + артемия	То же	»

Примечание: \* – в начале каждого часа сначала давали искусственный корм Вiomar, а через 15 мин. науплии артемии; \*\* – первые три кормления давали искусственный корм Вiomar, далее только науплии артемии.

### 5.2.1 Наполняемость кишечника и избирательность личинками нельмы живых и искусственных кормов

Как показали наблюдения, корм в кишечниках личинок нельмы был отмечен с первых дней кормления, а его количество по итогам первой декады выращивания было практически одинаковым во всех вариантах и составляло 0,1-0,15 мг массы пищевого комка или в среднем  $60^{0/000}$ , соответственно (табл. 31).

Таблица 31. Наполняемость кишечника личинок нельмы в 2014 г. (начальная масса личинок 13,2 мг)

Вариант опыта	Сутки эксперимента / температура воды, °С											
	10 / 7,6			20 / 7,9			30 / 12,7			40 / 13,2		
	Масса, мг		ИНК, $^{0/000}$	Масса, мг		ИНК, $^{0/000}$	Масса, мг		ИНК, $^{0/000}$	Масса, мг		ИНК, $^{0/000}$
	личинки	пищ. комка		личинки	пищ. комка		личинки	пищ. комка		личинки	пищ. комка	
1	21,4	0,1-0,15	60	32,4	0,37	113,8	55,7	0,63	111,2	56,2	0,46	81,0
2	20,5	0,1-0,15	60	35,8	0,40	111,4	63,2	0,81	127,6	155,1	3,06	195,5
3	20,5	0,1-0,15	60	35,4	0,38	108,2	74,6	0,63	82,0	185,0	3,34	179,4
4	20,9	0,1-0,15	60	30,9	0,48	154,6	54,9	0,50	90,2	65,3	0,52	82,6
5	20,6	0,1-0,15	60	36,6	0,37	101,8	61,8	1,09	178,3	150,8	2,04	135,6

При схожих значениях накормленности личинок количество того или иного съеденного нельмой корма в разных вариантах опыта было различным и зависело от метода кормления. После 10 сут. опыта при последовательном скармливании сначала искусственного корма, а затем науплий артемии (варианты № 1-3) сухой корм был отмечен в кишечной трубке в среднем у 33% личинок, которые потребляли его в сочетании с живым кормом. При этом доля искусственного корма составляла 9-20% от массы пищевого комка (табл. 32).

В вариантах, в которых первые три кормления использовали искусственный корм, а затем только живой (варианты № 4, 5), количество личинок, потреблявших искусственный корм, было существенно больше – в среднем 93%,

а его доля в пищевом комке достигала 26-46%. Особи, питавшиеся исключительно сухим кормом, в этот период не встречались (табл. 32).

Таблица 32. Избирательность личинками нельмы живого и искусственного корма в период комбинированного кормления в 2014 г.

Продолжительность эксперимента, сут.	Вариант опыта	Средняя масса личинки, мг	Выбор корма, %			Соотношение кормов в пищевом комке, %	
			Віомар	артемия	оба	Віомар	артемия
10	1	21,4	0	67	33	17	83
	2	20,5	0	73	27	9	91
	3	20,5	0	60	40	20	80
	4	20,9	0	7	93	26	74
	5	20,6	0	7	93	46	54
20	2	35,4	0	60	40	21	79
	3	35,8	7	53	40	26	74
	5	36,6	14	0	86	68	32
30	3	74,6	0	14	86	54	46

Во второй декаде эксперимента после исключения из рациона науплий артемии (варианты 1, 4) личинки также активно поедали корм. Масса пищевого комка была сопоставима с соответствующими показателями у нельмы из других вариантов, при этом в варианте 4 масса корма в кишечнике была максимальной (см. табл. 31). Таким образом, личинки, переведенные на монорацион искусственного корма продолжали его потреблять, однако средняя масса особей в этот период была наименьшей. По-видимому, это вызвано адаптацией организма к новому рациону и низким температурным режимом, не способствующим перевариванию сухих кормов.

Личинки в вариантах № 2 и 3, продолжавшие получать оба типа корма, в большей степени (53-60% от общего количества) питались только артемией, при этом доля живого корма у них занимала  $\frac{3}{4}$  пищевого комка (табл. 32). В варианте № 5, напротив, сохранилась тенденция к интенсивному потреблению искусственного корма, который был обнаружен в пище у всей молодежи. Его доля в потребленном корме возросла до 68% и составила основу рациона.

После прекращения использования артемии в вариантах № 2 и 5 на третьей декаде наблюдений была отмечена схожая тенденция, что и в вариантах № 1 и 4 на предыдущем отрезке опыта, – масса пищевого комка у личинок в вариантах № 2 и 5 в среднем на 34% превосходила массу корма у нельмы в варианте № 3 (комбинированное кормление), тогда как масса тела была на 16% ниже (см. табл. 31). В этот же период в варианте № 3 у нельмы произошло перераспределение кормовых предпочтений: количество молодежи, потреблявшей искусственный корм, возросло более чем в два раза по сравнению с предыдущим отрезком опыта, и составило 86%. Примерно во столько же раз увеличилось содержание искусственного корма в пищевом комке – до 54%.

На завершающей декаде эксперимента, когда вся молодежь получала искусственный корм, масса пищевого комка у нельмы из вариантов № 1 и 4 сократилась на 12% по сравнению с предыдущим периодом. В вариантах № 2 и 5, напротив, масса пищи в желудочно-кишечном тракте увеличилась в 2-3 раза, а в варианте № 3 – более чем в 5 раз. Активность поедания корма нельмой в различных вариантах эксперимента соответствующим образом отразилась на ее росте.

### 5.2.2 Рост и выживаемость личинок

Как отмечалось выше, по мере исключения науплий артемии из рациона в первые 10 и 20 сут. личинки отставали в росте от молодежи, которую продолжали кормить комбинированным (живым и искусственным) кормом. После исключения артемии из рациона на 10-е сут. (варианты № 1 и 4) темп роста личинок в последующую декаду снизился в среднем на 22%, что привело к отставанию роста массы нельмы на 12% по сравнению с молодежью из других вариантов опыта (табл. 33, рис. 18). На третьей декаде скорость роста этих личинок была сопоставима с ростом одновозрастной молодежи из вариантов № 2 и 5, однако на заключительной декаде суточный прирост в вариантах № 1 и 4 снизился до 0,1 и 1,7% соответственно, против 9% в других вариантах.

Конечная масса этих личинок имела наименьшие из всех вариантов кормления значения при высокой вариабельности (см. табл. 33). В то же время при выращивании нельмы только на искусственном корме подобного резкого снижения роста в обсуждаемый период не наблюдалось.

Таблица 33. Рост личинок нельмы в 2014 г.

Вариант опыта	Продолжительность эксперимента, сут. / температура воды, °С												
	1 / 6,1	10 / 7,6			20 / 7,9			30 / 12,7			40 / 13,2		
	Масса личинки, мг	Сv, %	СП, %	Масса личинки, мг	Сv, %	СП, %	Масса личинки, мг	Сv, %	СП, %	Масса личинки, мг	Сv, %	СП, %	
1		<u>21,4±0,3</u> 18,9-23,3	5,9	4,8	<u>32,4±0,7</u> 27,8-36,5	7,7	4,2	<u>55,7±1,0</u> 46,8-61,3	6,9	5,4	<u>56,2±2,5</u> 41,6-70,7	17,1	0,1
2		<u>20,5±0,3</u> 18,2-22,8	6,1	4,4	<u>35,8±0,8</u> 31,6-40,1	8,1	5,6	<u>63,2±1,0</u> 56,3-71,0	6,4	5,7	<u>155,1±3,8</u> 131,7-188,8	9,5	9,0
3	<u>13,2±0,2</u> 12,1-14,1	<u>20,5±0,5</u> 17,8-24,2	8,6	4,2	<u>35,4±0,6</u> 31,3-40,0	6,3	5,7	<u>74,6±1,5</u> 68,8-84,5	7,5	7,5	<u>185,0±4,1</u> 148,4-209,8	8,7	9,1
4		<u>20,9±0,4</u> 18,0-23,8	8,1	4,6	<u>30,9±0,3</u> 28,9-33,8	5,0	3,9	<u>54,9±1,4</u> 43,0-61,2	9,9	5,8	<u>65,3±3,8</u> 44,0-97,6	22,6	1,7
5		<u>20,6±0,3</u> 19,1-22,1	4,9	4,5	<u>36,6±0,8</u> 31,9-41,3	7,1	5,8	<u>61,8±1,1</u> 57,0-71,6	6,7	5,2	<u>150,8±4,7</u> 128,5-200,6	12,0	8,9

Прекращение кормления артемией на 20-е сут. (варианты № 2 и 5) сопровождалось снижением среднесуточного прироста в среднем лишь на 5%, причем в варианте № 2 он остался на прежнем уровне. Тем не менее масса этой молоди уступала нельме, которая продолжала получать живой корм (вариант № 3) в среднем на 19%. Использование комбинированного метода кормления в варианте № 3 на данном этапе позволило увеличить суточный прирост личинок до 7,5%, что на четверть выше, чем в среднем по эксперименту.

Исключение артемии на 30-е сут. (вариант № 3) не отразилось негативно на дальнейшем темпе роста нельмы, который в итоге имел максимальное значение в опыте – 9,1%, при этом конечная масса рыб составила 185 мг. Наименьший коэффициент вариации массы в варианте № 3 свидетельствует о том, что получаемые живые и искусственные корма удовлетворяли потребности большей

части молоди, поэтому отстающих в росте было меньше, чем в других вариантах (см. табл. 33).

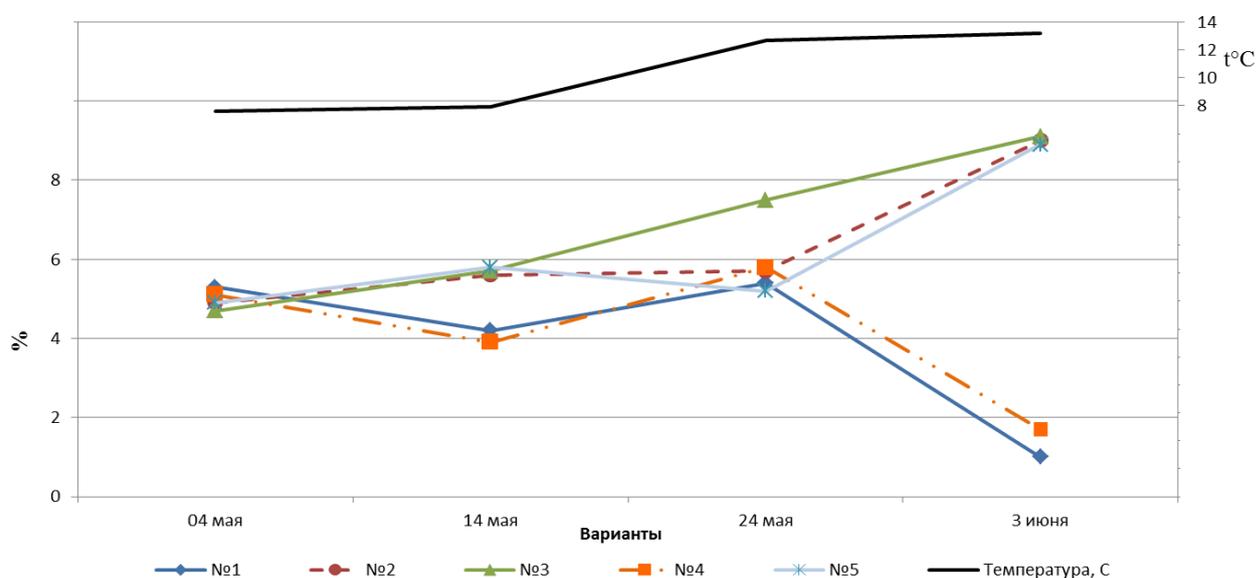


Рисунок 18. Показатели суточного прироста молоди нельмы в 2014 г

Выживаемость нельмы при различных вариантах кормления существенно не различалась и по завершении опытов находилась на уровне 90%.

Статистический анализ показателей массы молоди в вариантах № 1 и 4, как и в вариантах № 2 и 5, не показал достоверных различий (при  $p \leq 0,05$ ) на всем протяжении эксперимента, что свидетельствует о зависимости роста нельмы от продолжительности использования артемии в ее рационе, тогда как метод кормления (см. «Материал и методику») не оказывает существенного влияния на этот процесс.

Обсуждая данные по суточному приросту нельмы в опыте, необходимо отметить, что на заключительной декаде эксперимента темп роста молоди из вариантов № 2 и 5 увеличился до 9% в сутки и сравнялся с темпом роста нельмы из варианта № 3 (см. рис. 18). По нашему мнению, увеличение темпа роста нельмы на искусственных кормах может быть связано с морфофизиологическими изменениями в пищеварительной системе молоди, выражающимися в изгибе желудка (рис. 19), что в свою очередь отражается на его функции.



Рисунок 19. Передний отдел кишечного тракта личинки нельмы (возраст 32 сут., масса 75 мг) из варианта №3, (→) – изгиб желудка.

Например, у пеляди подобные изменения сопровождаются утолщением стенок желудка и увеличением количества пищеварительных желез (Костюничев, 1986). Следует полагать, что функциональное развитие желудка в совокупности с повышением температуры воды до 13°C способствуют улучшению переваримости и усвоения компонентов искусственного корма у сиговых.

### 5.2.3 Биохимические показатели личинок, выращенных на различных кормах

Данные по химическому составу личинок нельмы указывают на тенденцию к накоплению белка, жира, золы и витамина С в организме в зависимости от продолжительности использования артемии в качестве корма (табл. 34). Количество белка в теле личинок при кормлении живым кормом в течение 30 сут. (вариант № 3) увеличилось на 44%, жира – на 53%, витамина С – на 33% по сравнению с 10-суточным использованием артемии (вариант № 1). Таким образом, в варианте № 1 отмечены самые низкие биохимические показатели, а по витамину С и вовсе обнаружился дефицит – 17,7 мкг/г.

Таблица 34. Химический состав тела личинок нельмы в 2014 г. (возраст 30 сут.)

Вариант опыта	Влажность, %	Содержание в сырой массе			
		белок, %	жир, %	зола, %	витамин С, мкг/г
1	86,4±0,8	9,2±0,65	1,5±0,1	1,2±0,07	17,7±0,6
2	80,8±1,5 <sup>a</sup>	13,0±0,64	2,5±0,2 <sup>a</sup>	1,5±0,10 <sup>b</sup>	25,3±0,9 <sup>a</sup>
3	76,3±1,3	16,4±0,79	3,2±0,2	1,9±0,12 <sup>a</sup>	26,7±1,2 <sup>a</sup>
4	80,3±0,8 <sup>a</sup>	14,7±0,50 <sup>a</sup>	2,2±0,1 <sup>a</sup>	1,8±0,10 <sup>a</sup>	25,0±1,3 <sup>a</sup>
5	80,1±1,0 <sup>a</sup>	14,9±0,71 <sup>a</sup>	2,5±0,1 <sup>a</sup>	1,6±0,07 <sup>b</sup>	28,1±2,8 <sup>a</sup>

Примечание: <sup>a, b</sup> – достоверные различия отсутствуют при  $p \leq 0,05$

Еще одним фактором, влияющим на химический состав личинок в эксперименте, выступает метод кормления. Сравнение биохимических показателей нельмы в вариантах опыта № 1 и 4, в которых кормление живым кормом продолжалось 10 сут., но выдача кормов была разной (см. «Материал и методику»), показало наличие достоверных отличий ( $p \leq 0,05$ ). Однако при использовании науплий артемии в течение 20 сут. в вариантах 2 и 5 достоверных различий в показателях обнаружено не было.

Причиной этому, с одной стороны, могли служить различия в питании: в варианте № 1 2/3 личинок в первую декаду потребляли только артемию, в то время как в варианте № 4 лишь 7% особей питались живым кормом (табл. 32). По-видимому, это обстоятельство послужило более легкому переходу молоди на сухие корма в варианте № 4. Нельма из варианта № 1 также потребляла искусственный корм, но, несмотря на это, рост молоди на последней декаде эксперимента практически прекратился, что повлияло на биохимические показатели нельмы в этом варианте.

Анализируя полученные результаты по питанию нельмы в опыте 2014 г., можно сделать вывод о том, что выведение артемии из рациона на 10-е и 20-е сут. эксперимента сопровождалось снижением темпа роста, несмотря на хорошее потребление корма. Это говорит о низкой усвояемости съеденной пищи на данном этапе. В вариантах № 1 и 4 темп роста после прекращения использования живого корма так и не достиг должного уровня, несмотря на повышение

температуры воды. По всей видимости, это связано с недостаточно развитой пищеварительной системой молоди, подошедшей к благоприятному периоду роста (под таким периодом мы подразумеваем прогрев воды до 12-13°C), и нарушениями ее развития из-за раннего перехода на несоответствующий корм. К завершению эксперимента такая молодь и вовсе перестала прибавлять в массе (см. табл. 33).

Можно предположить, что 10-суточный период кормления артемией слишком короток, к его окончанию личинки еще не способны использовать предлагаемые искусственные корма. Кроме того, следует учитывать низкие температуры воды в этот период жизни личинок, также не позволяющие утилизировать сухие корма в полном объеме. В то же время использование артемии в сочетании с искусственным кормом в первые 10 сут. жизни при выращивании белорыбицы обеспечивало максимальную скорость роста и выживаемость (Михайлова, 2001). Однако подобные результаты были получены при температуре воды 18-21°C.

Использование артемии на протяжении 30 сут. (вариант № 3), напротив, характеризовалось лучшими показателями роста молоди. Примечательно, что на третьей декаде было отмечено перераспределение пищевых предпочтений у личинок нельмы (см. табл. 32). Одна из причин этого, как и в опыте 2013 г., по всей видимости, заключается в размерах предлагаемого корма. Относительно мелкие однодневные науплии артемии требуют от подросшего хищника высокой двигательной активности при питании. Следовательно, большая часть энергии пищи, поступающая в организм молоди, расходуется на затраты, связанные с добычей артемии, а не рост.

Таким образом, изучение питания и роста личинок нельмы на различных этапах эксперимента показывает, что прекращение использования науплий артемии в рационе в течение первого месяца жизни или до массы молоди приблизительно 75 мг, своевременно и биологически обосновано. На этой стадии нельма уже имеет функционирующий желудок, что дает ей возможность продуктивно использовать искусственные корма, размеры гранул которых можно

корректировать в процессе выращивания. Напротив, науплии артемии к этому времени уже являются для нельмы мелким и биологически неполноценным кормом (Остроумова, 2012, 2014; Das et al., 2012).

В качестве заключения можно сказать, что кормление личинок нельмы различными методами выдачи кормов не выявило достоверных различий (при  $p \leq 0,05$ ) в показателях массы, темпа роста и выживаемости опытной молодежи. Однако анализ содержимого кишечника показал, что при кормлении последовательно искусственным кормом и артемией (варианты № 1-3) в пищевом комке личинок доля науплий существенно выше, чем у молодежи, которая первые три кормления получала искусственный корм, затем только артемию (варианты № 4 и 5). Это говорит о том, что количество съеденного живого корма личинками в вариантах № 4 и 5 было достаточным для их нормального роста и развития, особенно в первые дни жизни. Полученные результаты указывают на необходимость корректировки суточных норм живого корма, который на ранних этапах личиночного развития сиговых рыб принято давать в избытке. Так, анализ расхода живого корма при различных методах выдачи кормов показывает, что при последовательном скармливании искусственного и живого корма (варианты № 1-3) затраты последнего были на 40% меньше, что делает эту методику предпочтительней.

Другой исследованный в эксперименте фактор (продолжительность использования науплий артемии в рационе) оказал более существенное влияние на рост нельмы: чем длительнее использовался живой корм (в течение первых 30 сут. жизни личинок) поочередно с сухим, тем выше был темп роста молодежи, в том числе после ее перевода полностью на искусственные корма.

### 5.3 Обсуждение результатов экспериментов

При анализе результатов экспериментов по комбинированному кормлению ранней молодежи нельмы с различной последовательностью выдачи живого и искусственного корма обнаруживаются схожие закономерности, среди которых

наибольший интерес представляет смена кормовых предпочтений от живого корма к искусственному в первый месяц жизни личинок. Переломный момент в этом процессе наступает при наборе молодью массы около 75 мг. К этому времени у нельмы происходят морфофизиологические изменения в пищеварительной системе, что на фоне повышения температуры воды способствует более полному расщеплению и усвоению кормов. В дальнейшем, масса такой молоди увеличивается в среднем в 2,4 раза за декаду.

Также интересными представляются данные по потреблению искусственного корма. При выдаче сначала живого, а затем искусственного корма, последний в первые дни питания был отмечен только у 6% личинок, доля его в пищевом комке составляла всего 15%. При обратной последовательности выдачи кормов – сначала искусственный, а затем живой, сухой корм был отмечен в среднем у 33% личинок, а его относительное количество в пищевом комке находилось в диапазоне 9-20%.

Увеличение потребления искусственного корма личинками нельмы в первые 10 сут. жизни не имело положительного эффекта, что отрицательно отразилось на массе молоди, которая на 19% уступала сверстникам, получавшим искусственный корм после живого. Таким образом, в условиях вынужденного потребления несоответствующего пищевым потребностям нельмы корма происходит задержка в ее росте и развитии. Более того, при исследовании данной методики в 2014 г. средняя температура воды за первую декаду составляла всего 7,1°C, против 9,6°C за аналогичный период 2013 г., что негативно сказалось на результатах.

Прогрев воды закономерно ускорял рост личинок. В 2013 г. увеличение температуры до благоприятных величин (13°C) наступило к концу второй – началу третьей декады выращивания, что послужило более раннему развитию пищеварительной системы и формированию изгиба желудка. В 2014 г. изгиб желудка у молоди нельмы был отмечен на 30-е сут. при средней температуре 11,8°C.

Испытание различных методик кормления проводилось при разных температурах, главным образом отразившихся на росте нельмы. Методика

последовательной выдачи искусственного и живого корма, позволяет сократить количество последнего, использование которого, как уже было отмечено, требует дополнительных финансовых и трудовых затрат. При этом развитие молоди, выращенной по такой методике, проходит без отклонений, что говорит о качественном и количественном соответствии каждого из кормов потребностям нельмы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние изменения гидрологического и гидрохимического режимов естественного местообитания кубенской нельмы – озера Кубенского (Вологодская обл.), загрязнение нерестилищ отходами лесосплава, а также бесконтрольный незаконный лов оказали крайне негативное воздействие на природную популяцию этой ценной рыбы. Как следствие, жилая форма нельмы из оз. Кубенского к настоящему времени находится на грани исчезновения и внесена в Красные книги России (2001) и Вологодской области (2010).

Восстановление популяции нельмы в оз. Кубенском за счет естественного воспроизводства уже не представляется возможным, для этого требуются методы искусственного воспроизводства. До настоящего времени известны единичные попытки воспроизводства природного стада кубенской нельмы молодь, выращенной в искусственных условиях, однако они не принесли положительного результата.

Для возобновления работ по искусственному воспроизводству кубенской нельмы необходима разработка современной технологии выращивания жизнестойкого посадочного материала, основанная на изучении биологии этого хищника. По нашему мнению, наиболее перспективной методикой искусственного разведения сиговых рыб являются индустриальные технологии, которые позволяют организовать полностью контролируемый рыбоводный процесс в необходимых объемах в лотках и бассейнах с применением искусственных кормов.

В связи с этим целью наших исследований является изучение биологических особенностей кубенской нельмы в период эмбрионального и раннего постэмбрионального развития при ее культивировании в искусственных условиях (на базе рыбоводного хозяйства ООО «Форват», Ленинградская обл.), и разработка нормативов выращивания жизнестойкого посадочного материала на искусственных и живых (науплии артемии) кормах.

Эксперименты по инкубации икры нельмы в различных температурных режимах показали, что количество градусо-дней, полученное икрой за время инкубации, не коррелирует со скоростью эмбриогенеза. Это дает основание полагать, что на развитие зародышей влияет не сумма накопленного тепла, выраженная в градусо-днях, а температурный режим на отдельных этапах развития. На это указывает различное количество тепла, полученное икрой к определенному этапу развития в разные годы наблюдений. Например, ток крови по жаберным лепесткам во все годы наблюдений был отмечен в схожем возрасте (157-164 сут.), но сумма полученного тепла при этом, существенно варьировала – от 148 до 215 градусо-дней. Кроме того, скорость прохождения отдельных этапов зародышевого развития была различна. Например, от стадии циркулярного кровообращения до начала тока крови по жаберным дугам варьировалась от 43 до 63 сут., а до этапа формирования жаберных лепестков – от 15-17 до 40 сут. Причем не всегда, в более теплом режиме, наблюдалось ускоренное развитие.

Исследования влияния освещенности на эмбриональное развитие кубенской нельмы показали, что искусственный свет в диапазоне освещенности от 0 до 150 лк не влияет на скорость роста и выживаемость эмбрионов, а также продолжительность инкубации икры. С другой стороны, отмечены достоверные различия в длине предличинок при их развитии в условиях естественного освещения в диапазоне 0-240 лк. Также свет оказывает влияние на сегментацию тела эмбрионов, ускоряя этот процесс. Однако к завершению сегментации количество миотомов у зародышей, развивающихся при свете, было меньше, чем в темноте, что обусловлено ранним окончанием формирования миотомов у контрольных эмбрионов, и продолжением этого процесса у зародышей в темноте. Так, среднее количество миотомов в теле зародышей нельмы, развивающихся в темноте, было достоверно выше (при  $p \leq 0,05$ ) и находилось в диапазоне 64-69, при свете – 63-68. Помимо влияния светового режима на формирование морфометрических признаков, он устанавливал различия в скорости и степени пигментации зародышей. Начало пигментации глаз и окрашивание форменных

элементов крови у эмбрионов, инкубированных при свете, было отмечено несколько раньше, чем в темноте.

Наблюдения за влиянием механического воздействия на развивающуюся икру нельмы показали, что снижение механической нагрузки на стадии органогенеза способно существенно повысить выживаемость эмбрионов на 15-16%. Помимо относительно высокого процента гибели икры в классических аппаратах Вейса, ее развитие сопровождалось асинхронностью, то есть не одновременным прохождением отдельных этапов эмбриогенеза. Причиной этому служит сильный ток воды, который устанавливается в таких аппаратах для упреждения комкования икры сиговых (особенно в начале инкубации), а также нестабильное положение икринок в процессе инкубации, которое, по мнению некоторых авторов (Дорфман, Черданцев, 1977), способно нарушать нормальный ход развития эмбриона.

Таким образом, в результате проведенных исследований по инкубации икры кубенской нельмы были определены факторы, отрицательно влияющие на результаты ее эмбрионального развития. Полученные материалы позволят усовершенствовать биотехнологию инкубирования икры нельмы в искусственных условиях с возможностью получения физиологически полноценных и жизнестойких предличинок с наименьшими потерями икры в период развития.

Дальнейшие исследования были направлены на выращивание ранней молодежи нельмы, которое в условиях рыбоводного хозяйства ООО «Форват» проводили в лотках и бассейнах. В качестве корма использовали искусственные корма различных западных фирм-производителей и живые корма (свежевылупившиеся науплии артемии). Известно, что при разработке биотехники выращивания молодежи различных видов рыб необходимо учитывать их биологические особенности. Нельма, с точки зрения биологии, наиболее близка к сиговым рыбам (*Coregonidae*), к семейству которых она находится. В целом, личиночное развитие нельмы проходит достаточно сходно с другими сиговыми (Мишарин, 1942; Европейцева, 1949; Андреев, Статова, 1954; Смольянов, 1957, 1966; Кубрак, 1960;

Щелканова, 1960; Вилене, 1962; Волкова, 1964; Маненкова, 1974; Лебедева, 1985; Богданов, 1998), тем не менее имеется ряд характеризующих ее отличий.

В первую очередь, хищный тип питания, свойственный нельме, определяет раннее становление пищеварительной системы – зачаток желудка отмечен уже к моменту перехода на смешанное питание, т.е. на 2-3 сут. жизни (Богданова, 1977; Федорова, Джуматова, 2012), в то время как у остальных сигов на 15-22 сут. (Ковалев, 1962; Богданова, 1980, 1981; Коровина, 1981; Князева и др., 1984; Костюничев, 1986).

Во-вторых, нельму отличают от других сигов некоторые морфологические особенности – крупная голова, длинная нижняя челюсть, прогонистое тело и др. По нашим данным отношение длины головы к длине туловища у нельмы, в сравнении с сигами, увеличивается, начиная от массы около 60 мг. К 150 мг этот показатель у нельмы достигает 23,7%, у волховского сига – 21,8% (Европейцева, 1949), у байкальского омуля – 22,0% (Щелканова, 1960). Помимо отличий в экстерьере, отмечены некоторые поведенческие реакции нельмы, не свойственные другим сиговым. Нельма не подбирает корм со дна бассейнов, в отличие, например, от чира, муксуна или сигов. При кормлении ведет себя менее активно, чем перечисленные виды, на более поздних этапах личиночного развития кормится в толще воды, а не захватывает пищу с поверхности.

Результаты экспериментов по выращиванию нельмы в условиях инсоляции показали, что высокая интенсивность освещения на ранних этапах постэмбрионального развития крайне отрицательно влияет на выживаемость и рост личинок. В течение первых 7 сут. после начала эксперимента в условиях инсоляции наблюдалась высокая смертность, которая составила около 40% исходного числа личинок против 10% при содержании рыбы в цехе. Отставание в росте у подопытной нельмы ко второй неделе наблюдений достигало 20%. Резкое снижение плотности посадки из-за высокой смертности подопытных рыб обеспечило благоприятные условия для набора массы, которая в конце эксперимента составила 362,3 мг, в то время как в контроле 255,0 мг. Выживаемость в опыте и контроле составила 17,5 и 42,5%, соответственно.

Высокая смертность личинок, которая наблюдалась с первой недели эксперимента в условиях солнечной инсоляции, можно объяснить рядом причин. С одной стороны, это – стресс вызванный сменой условий содержания (до начала эксперимента молодь выращивали в помещении в течение 28 сут.), с другой – слабая пигментация поверхности тела и отсутствие гуанинового пигмента в перитонеуме молоди (он образуется позже и наряду с пигментацией обеспечивает резистентность рыб к солнечной радиации). Кроме того нельзя в опыте игнорировали затемненные участки водной поверхности и равномерно рассредоточивались по всему объему рыбоводной емкости.

На основании проведенных исследований по влиянию солнечной инсоляции на личинок нельмы при выращивании в промышленных условиях можно рекомендовать использовать затенение всей рыбоводной емкости до обретения молодью резистентности в виде образования в теле гуанинового пигмента.

Помимо изучения влияния внешних факторов среды на молодь рыб в ранний период постэмбрионального развития, необходимо учитывать такие важные элементы биотехники, как плотность посадки и режим кормления.

Оптимальные плотности посадки, определенные экспериментальным путем, составляют в начале выращивания нельмы 25,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, с последующим сокращением плотности до 10,2 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Разреживание численности нельмы следует проводить на 20 сут. выращивания при индивидуальной массе молоди, равной 45 мг.

В результате экспериментов по нормированию искусственного корма при выращивании нельмы в лотках от 21 до 423 мг (в температурном диапазоне 13-17°C) лучшие результаты были получены при использовании суточного рациона, равного 12% от массы рыб. Было отмечено, что увеличение количества выдаваемого корма повышало рыбопродуктивность с одной стороны, но снижало выживаемость и повышало кормовой коэффициент с другой. Таким образом, плотности посадки и режимы кормления, установленные в результате опытов, позволяют получать молодь нельмы, характеризующуюся высокой выживаемостью и хорошим темпом роста.

Помимо использования искусственных кормов, в практике рыбоводства применяются различные живые корма, которые позволяют существенно повысить рыбоводные показатели разводимого объекта. Это свидетельствует о важнейшей роли живого корма в питании рыб на ранних этапах онтогенеза, однако сбор и сохранение зоопланктона, отбор наиболее мелких форм, доступных для питания личинок, приготовление и подготовка корма, и т.д., увеличивает трудовые и финансовые затраты при выращивании ранней молоди. Для обеспечения нормального роста нельмы в ранний постэмбриональный период в индустриальном рыбоводстве необходимо использование современных кормовых источников, а также разработка новых методик кормления, которые бы максимально удовлетворяли пищевым потребностям личинок.

В связи с этим необходимо было изучить влияние различных сухих искусственных и живых (науплии артемии) кормов и их сочетания на рост, выживаемость и физиологическое состояние личинок, определить оптимальный период использования живых кормов в рационе, а также осуществить успешный перевод молоди полностью на искусственные корма.

В результате исследований установлено, что присутствие науплий артемии в рационе увеличивает темп роста личинок нельмы в первую декаду жизни в 2,0-2,5 раза по сравнению с использованием монорационов из сухих искусственных кормов. По итогам 30 сут. выращивания масса молоди превосходит в 2 раза массу нельмы, получавшую только искусственные корма.

Подобные результаты говорят о благоприятном действии совместного использования живых и искусственных кормов. Такой подход позволяет взаимокompенсировать неполноценность каждого корма в отдельности. Более того использование науплий артемии одновременно с сухим кормом с первых дней жизни нельмы позволяет получить молодь более адаптированную к переходу полностью на искусственные корма. Нельма, получавшая только живой корм, испытывает затруднение во время перехода на сухой – около 20% особей вообще не потребляют предлагаемый корм, что негативно отражается на их последующем росте.

Продолжительность использования науплий артемии в рационе отражалась на интенсивности роста личинок, в то время как методы кормления (чередование выдачи искусственного и живого корма) не оказывали влияния на рыбоводные показатели. Наличие в диете живого корма в течение 30 сут. позволило по итогам эксперимента получить максимальную массу нельмы в опыте – 185 мг против 155 мг при использовании артемии в течение 20 сут. и 56 мг при 10 сут.

Биохимические показатели нельмы также находились в зависимости от продолжительности использования науплий артемии (в период исследований, равный 30 сут.). Сокращение сроков кормления личинок живым кормом ухудшает показатели химического состава тела по содержанию белка и витамина С. Так, при использовании артемии в течение 30 сут. содержание протеина и витамина в теле личинок равнялось 16,4% и 26,7 мкг/г соответственно, а в течение 10 сут. эти показатели снижались до 9,2% и 17,7 мкг/г, соответственно.

Различная последовательность выдачи живого и искусственного кормов отражалась на их поедаемости личинками. При выдаче сначала живого, а затем искусственного корма последний в первые дни питания был отмечен только у 6% личинок, при этом доля его в пищевом комке составляла всего 15%. При скармливании сначала искусственного, затем живого корма, количество личинок, у которых в пищевом комке был отмечен искусственный корм, равнялось 64%. При этом доля сухого корма в потребленной личинками пище составляла 9-20%. К концу исследований (30 сут.) доля сухого корма в пищевом комке нельмы преобладала над живым.

Перераспределение кормовых предпочтений, в не зависимости от последовательности выдачи кормов, происходит у нельмы при достижении массы 70-80 мг (в возрасте 20-30 сут.). Доля артемии в пищевом комке при этом снижается, искусственного корма, напротив, увеличивается. Подобная смена предпочтений в пище у хищника совпадает с морфофизиологическими изменениями в его пищеварительной системе, связанными с изгибом желудка. Например, у пеляди подобные изменения сопровождаются утолщением стенок этого органа и увеличением количества пищеварительных желез (Костюничев,

1986). Следует полагать, что функциональное развитие желудка в совокупности с повышением температуры воды до 13°C способствует улучшению переваримости и усвоения компонентов искусственного корма у сиговых. Исключение из рациона живого корма на данном этапе развития нельмы не сопровождалось последующим снижением роста и выживаемости личинок.

Сравнение результатов выращивания личинок при разной последовательности выдачи живого и искусственного кормов указывает на преимущество скармливания сначала искусственного корма, а затем науплий артемии. Подобная технология позволяет сократить количество живого корма, использование которого, как уже было отмечено, требует дополнительных затрат. Развитие молоди, выращенной по такой методике, проходит без отклонений, что говорит о качественном и количественном соответствии каждого из кормов потребностям нельмы. В связи с этим, данная методика нам представляется предпочтительной, и может быть рекомендована для выращивания нельмы с первых дней жизни в условиях аквакультуры.

Таким образом, в настоящей работе впервые исследовано влияние различных температурных и световых режимов на развитие икры кубенской нельмы, а также механического воздействия на ранние этапы ее эмбриогенеза. Изучены некоторые биологические особенности нельмы на этапе вылупления и личиночного развития. Показано пагубное воздействие чрезмерной инсоляции на личинок, установлено влияние различных плотностей посадки и режимов кормления на рост и выживаемость ранней молоди. Разработана наиболее предпочтительная для нельмы методика кормления искусственными и живыми кормами с учетом биологических особенностей хищника.

Результаты настоящих исследований по биотехнике инкубации икры и выращиванию молоди кубенской нельмы в промышленных условиях и их производственная проверка имеют большое значение для дальнейшего проведения работ по созданию маточного стада этого ценного краснокнижного объекта, в том числе с целью воспроизводства и товарного выращивания.

## ВЫВОДЫ

1. На развитие зародышей нельмы влияет не сумма накопленного тепла, а температурный режим на отдельных этапах развития.
2. Освещенность, как искусственная (до 150 лк), так и естественная (до 240 лк), не влияет на скорость роста и выживаемость эмбрионов, а также продолжительность инкубации икры по сравнению с развитием зародышей в условиях темноты. Однако при воздействии света ускоряется формирование сегментов тела эмбриона, раньше пигментируются глаза и туловище, окрашиваются форменные элементы крови.
3. Икринки нельмы на ранних этапах эмбрионального развития чувствительны к механическому воздействию, создаваемому током воды в аппаратах Вейса. Снижение механической нагрузки на икру в начале развития посредством модификации инкубационных аппаратов позволяет увеличить выживаемость зародышей на 15-16%.
4. Личиночное развитие нельмы проходит по сиговому типу, однако имеет свои особенности, которые выражаются в некоторых морфологических признаках (соотношение длин головы и туловища), в раннем развитии пищеварительной системы – зачаток желудка формируется к началу внешнего питания, а также поведенческих реакциях (на свет, корм).
5. Избыточная инсоляция отрицательно влияет на рост, развитие и выживаемость личинок нельмы, т.к. личинки не избегают освещенных участков рыбоводной емкости и у них не развита пигментация, обеспечивающая резистентность к солнечной освещенности.
6. Кормление личинок нельмы искусственным кормом в сочетании с живым (в количестве 10% от массы рыбы и сочетании 1:1) увеличивает скорость их роста, развития, а также выживаемость и снижает вариабельность массы. Молодь, получающая оба корма, более адаптирована к переходу полностью на искусственную диету. Рост личинок нельмы зависит от продолжительности использования науплий артемии. Наличие в рационе живого корма в

течение 30 сут. позволяет получать наиболее крупную молодь, улучшить рыбоводно-биологические показатели и физиологический статус выращиваемого объекта.

7. Поедаемость искусственного и живого кормов личинками нельмы зависит от последовательности их скармливания. Кормление в начале искусственным, а затем живым кормом более чем в 5 раз увеличивает число личинок, потребляющих искусственный корм. Перераспределение кормовых предпочтений (снижение в пищевом комке доли живого корма и увеличение искусственного) вне зависимости от последовательности подачи кормов происходит у нельмы при достижении массы 70-80 мг в возрасте 20-30 сут. при температуре воды 10-12°C.

## ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для получения физиологически полноценной жизнестойкой молоди нельмы температура в начале инкубации должна составлять не выше 4-6°C, начиная со стадии пигментации глаз – 0,4-0,2°C. После окончания пигментации глаз возможно повышение температуры до 8-11°C.
2. В период инкубации икра нельмы может находиться в условиях естественной освещенности и нет необходимости в ее ограждении от воздействия света.
3. Для повышения выживаемости икры нельмы на ранних стадиях развития (до начала формирования эмбриона) инкубацию следует проводить в условиях минимального механического воздействия на зародышей.
4. Выращивание личинок нельмы в условиях высокой инсоляции следует проводить с использованием тентов защищающих личинок от прямых солнечных лучей.
5. При выращивании нельмы с момента вылупления до 250 мг только на искусственных кормах (при средней температуре 15°C) рекомендуется начальная плотность посадки 25 тыс. экз./м<sup>3</sup> с последующим сокращением до 10 тыс. экз./м<sup>3</sup> на 20 сут. при массе 45 мг. Такая молодь обладает лучшими биологическими характеристиками и хорошим физиологическим состоянием.
6. Суточная норма кормления сухим кормом после перехода полностью на внешнее питание молоди нельмы от 20 до 400 мг в диапазоне температур 13-17°C составляет 12% от массы рыбы.
7. При наличии живого корма (науплий артемии) следует выдавать его в сочетании с сухими искусственными кормами с первых дней питания. Такая методика кормления позволяет сократить количество живого корма, использование которого требует дополнительных финансовых и трудовых затрат, а также осуществить последующий успешный перевод личинок полностью на искусственные корма.

8. Применение живого корма в рационе личинок нельмы рационально до массы молоди приблизительно 75 мг. Далее следует переводить молодь полностью на искусственный высокобелковый сухой корм.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андреев И.Ф., Статова И.Н.* Морфогенез сига, выращиваемого в Молдавии // Уч. зап. Кишинев. ун-та. Сер. биол. Кишинев, 1954. Т. 13. С. 85-92.

*Андрияшев А.П.* Рыбы северных морей СССР. М. Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.

Атлас пресноводных рыб России // Ред. Ю.С. Решетников. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.

*Балашев Р.И.* Биотехника искусственного разведения кубенской нельмы // Сопровождение по вопросу лососевого хозяйства 15-17 ноября 1961 г. Тез. докл. Л.: ЛГУ, 1961. С. 1-2.

*Баранова В.П.* Способ оценки количества искусственного корма в пищеварительном тракте личинок рыб // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21. № 3. С. 89-91.

*Бахарева Е.П.* О факторах, повышающих гибель икры сиговых рыб при искусственном разведении // Тр. Зап.-Сиб. отд. ВНИОРХ. Томск: Изд-во Кубуч, 1934. С. 27-43.

*Белявская Л.И.* Выращивание молоди белорыбицы на разных кормах // Тр. Саратов. отдел. Касп. филиала ВНИРО. 1953. Т. 2. С. 215-227.

*Беляева В.И.* Развитие неоплодотворенной икры белорыбицы // Рыбн. хоз-во. 1959. №2. С. 13-15.

*Белов М.А., Заделенов В.А., Шадрин Е.Н., Мучкина Е.Я.* Современное состояние нерестового стада енисейской нельмы – *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772) // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Материалы докладов I Всероссийской конференции с международным участием. 12-16 сентября 2011 г., Борок, Россия. Изд-во «Акварос», 2011. Т. 1. С. 55-59.

*Белый Н.Д.* Влияние света на развитие икры судака и тарани // ДАН СССР. 1961. Т. 138. № 4. С. 935-937.

*Берг Л.С.* О происхождении северных элементов в фауне Каспия. Доклады Академии наук СССР, 1928. № 7. С. 107-112.

*Березовский А.И.* Организация рыбного хозяйства на оз. Зайсан // Бюлл. рыбн. хоз-ва. 1930. №. 11-12. С. 16-18.

*Богданов В.Д.* Видовые особенности личинок некоторых сиговых (Coregonidae) рыб на этапе вылупления // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23. Вып. 3. С. 449-459.

*Богданов В.Д.* Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби. Екатеринбург: ИЭРЭЖ УрО РАН, 1998. 54 с.

*Богданов В.Д.* Эмбриональное развитие сиговых рыб на естественных нерестилищах в уральских притоках нижней Оби // Научн. вестник. Экология растений и животных севера Западной Сибири. Салехард. 2006. Вып. 6 (2) (43). С. 3-17.

*Богданов В.Д., Мельниченко И.П.* Современное состояние нельмы в бассейне реки Северной Сосьвы // Вест. АГТУ. Сер.: Рыбное хоз-во. 2013. № 3. С. 20-24.

*Богданова Л.С.* Рост и развитие личинок кубенской нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) в условиях разных температур и режимов кормления // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 4. С. 659-667.

*Богданова Л.С.* Развитие и питание личинок сига *Coregonus lavaretus pallasi* n. *Exilis* Pravdin Сямозера в условиях разных температур и режимов кормления // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 2. С. 277-284.

*Богданова Л.С.* Рост и развитие личинок муксуна в условиях разных режимов кормления и голодания // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 166. С. 69-73.

*Болотова Н. Л.* Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях (на примере водоемов Вологодской области). Дис. ... докт. биол. наук. СПб, 1999. 550 с.

*Болотова Н. Л., Коновалов А. Ф.* Формирование жилой формы нельмы в Кубенском озере и многолетняя динамика ее популяционных показателей // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия. Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы

исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). Вологда, 2008. С. 251–254.

*Борисов П.Г., Крыжановский С.Г.* Развитие икры и личинок переславской ряпушки // Сб. тр. Мосрыбвтуза, 1955. Вып. 7. С. 25-35.

*Буланов Д.П.* Опыт выдерживания производителей и сбора икры кубенской нельмы *Stenodus leucichthys nelma* Pallas // В сб. Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов. Изд-во ГосНИОРХ. 1974. В. 12. С. 10-14.

*Буланов Д.П.* Некоторые результаты экспериментальных работ по искусственному разведению Кубенской нельмы // Там же. 1975. В. 15. С. 8-13.

*Буланов Д.П.* Эмбриональное развитие кубенской нельмы // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 118. С. 3-22.

*Буланов Д.П.* Биология развития и биотехника разведения кубенской нельмы (*Stenodus leucichthys nelma* Pallas). Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: 1977. 23 с.

*Буланов Д. П.* Методические указания по заводскому воспроизводству кубенской нельмы. Л.: ГосНИОРХ, 1979а. 19 с.

*Буланов Д.П.* Этапы эмбрионального развития кубенской нельмы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1979б. Вып. 147. С. 121-131.

*Буриштейн А.И.* Методы исследования пищевых продуктов. Киев: Госмедиздат УССР, 1963. 644 с.

*Бурнев С.Л., Питруков В.М., Романова И.М.* Опыт выращивания производителей енисейской нельмы и получения рыбной икры в промышленных условиях // «Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке». Материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 100-летию Енисейской ихтиологической лаборатории (ФГБНУ «НИИЭРВ»). Красноярск, 8-12 декабря 2008. Красноярск, 2009. С. 82-85.

*Буслов А.В., Сергеева Н.П.* Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб Дальневосточных морей // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 2013. Вып. 29. С. 5-69.

*Визер А.М.* Акклиматизация байкальских гаммарид и дальневосточных мизид в Новосибирском водохранилище // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2006. № 6. С. 37-46.

*Вербицкий В.Б.* Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 1. С. 44 - 56.

*Вернидуб М.Ф.* Критические периоды в развитии яиц и личинок рыб и их практическое значение // Вест. ЛГУ. 1949. № 4. С. 69-98.

*Вернидуб М.Ф.* Пути повышения эффективности инкубации икры лососевых и сиговых рыб в свете эмбриофизиологических данных // Вестн. ЛГУ. 1950. № 8. С. 93-100.

*Вернидуб М.Ф.* Основные причины отхода и понижения жизнеспособности яиц и личинок лососевых и сиговых на рыбоводных заводах и пути их устранения // Уч. зап. ЛГУ. 1951. № 142. Сер. биол. Вып. 29. С. 56-74.

*Вернидуб М.Ф.* Морфологические и физиологические изменения в эмбриональный период развития сига-лудоги *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow // Тр. Карел. филиала АН СССР. 1956. Вып. V. С. 103-118.

*Вилене В.* Некоторые данные экспериментального наблюдения над кормлением личинок сига // Гидробиол. журнал. Тарту, 1962. Т. 3. С. 337-341.

*Винберг Г.Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Белорусский гос. ун-т, 1956. 251 с.

*Вовк Ф.И.* Нельма (*Stenodus leucichthys nelma* Pallas) р. Оби. Биологический очерк. Тр. Сиб. отд. ВНИОРХ. 1948. Т. 7. В. 2. С. 3-80.

*Волкова И.В.* Особенности функционирования пищеварительной системы рыб различных трофических групп: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Астрахань, 2010. 44 с.

*Волкова Л.А.* Развитие кишечника у личинок пеляди в условиях различного кормового режима // Сб. биол. основы рыбн. хоз-ва на внутр. водоемах Прибалтики. Минск, 1964. С. 60-63.

*Волкова Л.А.* Поведение некоторых рыб Байкала в условиях различной освещенности // Изв. БГНИИ Иркут. ГУ. 1971. Т. 25. С. 3–12.

*Волкова Л.А.* Влияние освещенности на доступность кормовых организмов некоторыми рыбами озера Байкал // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13. Вып. 4. С. 709–722.

*Гершанович А.Д., Тауфик Л.К.* Влияние концентрации корма и плотности посадки на размер рациона молоди осетровых // Докл. АН СССР. 1991. Т. 317. № 5. С. 1277-1280.

*Гирса И.И.* Освещенность и поведение рыб. 1981. М.: Наука. 167 с.

*Голованова Т.С.* Анализ генетической изменчивости белорыбицы и нельмы *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772) в связи с задачами искусственного воспроизводства. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 2004. 24 с.

*Городилов Ю.Н.* Исследование чувствительности рыб к действию высокой температуры в период их эмбриогенеза. 1. Изменение чувствительности развивающейся икры осеннерестующих рыб к действию высокой температуры // Цитология. 1969. Т. 11. № 2. С. 169-197.

*Городилов Ю.Н.* Стадии эмбрионального развития атлантического лосося (*Salmo salar* L.). 3. Таблица определения возраста и стадий зародыша // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. В. 203. С. 8-12.

*Гутиева З.А.* Рост личинок карповых рыб в зависимости от освещенности // Вестн. РАСХН. 2005. № 2. С. 66–68.

*Дементьева М.А.* Некоторые анатомо-гистологические особенности кишечника молоди радужной форели, содержащейся на сухом корме // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 72. С. 173-178.

*Дорфман Я.Г., Черданцев В. Г.* Роль силы тяжести в раннем развитии // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука, 1977. С. 140-173.

*Дубинин Н.А., Гончаров В.П.* Современное состояние нерестового стада Обской нельмы и перспективы его восстановления. Рыбоводство и рыбное хозяйство, 2007. №. 4. С. 18-20.

*Евтеев И.Т.* К вопросу о биологии сеголеток сырка, муксуна и нельмы р. Оби // Информац. сб. ВНИОРХ. 1940. №4. С. 13-15.

*Егоров Е.В., Визер Л.С., Прусевич Л.С., Дельва А.С., Глушко С.В.* Первый опыт искусственного воспроизводства нельмы в рыбоводном хозяйстве Новосибирского рыбоводного завода // Материалы 2-ой международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2010. С. 238-240.

*Европейцева Н.В.* Морфологические черты постэмбрионального развития сигов // Тр. лаб. основ рыбоводства Л.: ЛГУ, 1949. Т. 2. С. 229-249.

*Емельянов С. В.* Изменчивость в раннем онтогенезе животных, ее связь с условиями развития и отношение к изменчивости взрослых // В сб. Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М.: Наука, 1984. С. 5-39.

*Ерофеев Ю.Я.* Пути управления рыбопродукционным процессом в озерах-питомниках при выращивании в них сиговых рыб в поликультуре // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. В. 195. С. 71-80.

*Жаков Л.А.* О выращивании нельмы в экспериментальном пруду лимнологической станции на оз. Красном. Тезисы докладов 10-й Прибалтийской конференции, Минск, 1963. С. 21.

*Жукинский В.Н.* Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе // М. Агротпромиздат, 1986. 243 с.

*Заделенов В.А.* Научное обеспечение поддержания экологической стабильности и сохранения редких видов рыб в водоемах Красноярского края. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск: КрасГАУ, 2010. 32 с.

*Звенигородская Г.С.* Опыт выращивания кубенской нельмы в водоемах Валдайского рыбхоза. – Материалы по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск. 1971. С. 202-204.

*Злоказов В.Н.* Опыт искусственного разведения полупроходных рыб бассейна р. Оби // Зоологические проблемы Сибири (Мат. IV совещ. зоологов Сибири). Новосибирск: Наука, 1972. С. 240-241.

*Злоказов В.Н., Жиляев А.А., Журавлев С., Кириллов Н.Д.* Опыт работы Новосибирского нерестово-выростного хозяйства (1963-1970 гг.). Итоги производственно-экспериментальных работ по выращиванию молоди рыб. Тюмень: Новосиб. отд. СибНИИРХ, 1970. 36 с.

*Злоказов В.Н., Рудаков В.А.* Опыт искусственного разведения обской нельмы.- Тр. Новосиб. сельхоз. ин-та. 1975. Т.86. С.25-26.

*Злоказов В.Н. Нестеренко Н.А. Шаповалова Г.И. Шелковникова Л.А.* Результаты выращивания сиговых в Сартланском озерном хозяйстве // Тр. Псков. отд. ГосНИОРХ. 1978. Т. 3. С. 136-141.

*Зотин А.И.* Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 320 с.

*Игнатьева Г.М.* Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М.: Наука. 1979. 176 с.

Инструкция по физиолого-биохимическим анализам рыбы. М.: ВНИИПРХ, 1984. 60 с.

*Канидьев А.Н., Люкшина В.Д.* Рост молоди на сига в бассейнах и садках на сухом гранулированном корме // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. 1977. Вып. 17. С. 124-136.

*Канидьев А.Н., Гамыгин Е.А., Пономарев С.В.* Инструкция по биотехнике выращивания молоди сиговых рыб. М.: ВНИИПРХ, 1987. 12 с.

*Кириллов Ф.Н.* Рыбы реки Индигирки // Изв. ВНИОХР. 1955. Т.35. С.141-167.

*Кириллов Ф.Н.* Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.

*Князева Л.М.* Рекомендации по увеличению срока хранения гранулированного корма для молоди форели путем опрыскивания его водным раствором витамина С. Л.: ГосНИОРХ, 1979. 12 с.

*Князева Л.М., Остроумова И.Н., Богданова Л.С.* Влияние разных искусственных кормов на рост и развитие личинок чира *Coregonus nasus* (PALLAS) (SALMONIDAE) // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 1. С. 114-121.

*Князева Л.М., Костюничев В.В., Шумилина А.К., Корнев А.М.* Промышленное выращивание молоди сиговых в бассейнах и садках на искусственных кормах // Рыбное хоз-во. 1987. № 7. С. 39-41.

Князева Л.М., Костюничев В.В. Опыт выращивания сиговых от личинки до товара на искусственных кормах // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып. 275. С. 38-45.

Князева Л.М., Костюничев В.В. Методические рекомендации по биотехнике индустриального выращивания рыбопосадочного материала сиговых. Л.: ГосНИОРХ. 1991. 30 с.

Ковалев П.М. Постэмбриональное развитие чудского сига (*Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakov) в природных условиях // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2. Вып. 4. С. 664-676.

Колядин С.А., Мищукова Л.Д., Соломатова Т.В. О результатах индустриального выращивания молоди сиговых рыб на Красноярском водохранилище // Тез. докл. 4-го Всесоюзн. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Л.: ГосНИОРХ, 1990. С. 126-127.

Конева Л.А. Нельма верхнего бьефа плотины Новосибирской ГЭС. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, ТГУ, 1972. 21 с.

Константинов А.С. Статический и астатический оптимум абиотических факторов в жизни рыб // Тез. докл. I Конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО, 1997. С. 221-222.

Константинов А.С., Шолохов А.М. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди севрюги *Acipenser stellatus* Pallas // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. 1993. № 2. С. 43-47.

Коровина В.М. Морфология пищеварительного тракта чира *Coregonus nasus* (Pallas) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 166. С. 74-84.

Коровина В. М., Любицкая А.И., Дорофеева Е.А. Влияние видимого света и темноты на скорость образования хрящевых элементов скелета костистых рыб // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 36. С. 403-410.

Королев А.Е. Биологические особенности судака (*Stizostedion lucioperca* (L.) на ранних этапах онтогенеза // Научные тетради ГосНИОРХ. 1999. Вып. 7. 34 с.

*Костюничев В.В.* Развитие пищеварительной системы личинок пеляди при использовании искусственных кормов // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып. 246. С. 68-75.

*Костюничев В.В.* Инкубация икры и получение ранних личинок сиговых в условиях сбросных теплых вод // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1997. В. 325. С. 90-112.

*Костюничев В.В., Беляков Г.А., Винникова А.Я.* Выращивание молоди нельмы в бассейнах на искусственных кормах // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1997. Вып. 325. С. 142-148.

*Костюничев В.В.* Биологические основы выращивания сиговых рыб в индустриальных условиях. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 1999. 20 с.

*Костюничев В.В.* Технология выращивания и формирования маточных стад сиговых рыб в индустриальных условиях // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 2005. Вып. 333. С. 3-18.

*Костюничев В.В.* Нельма, как перспективный объект аквакультуры // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень, ФГУП Госрыбцентр. 2010. С. 215-218.

*Костюничев В.В., Шумилина А.К., Князева Л.М.* Методические указания по товарному выращиванию форели и сиговых рыб в садках при естественном температурном режиме. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ, 2005. 31 с.

*Костюничев В.В., Князева Л.М., Шумилина А.К.* Методические рекомендации по выращиванию и формированию ремонтно-маточных стад сиговых рыб (пелядь, чир, муксун) в индустриальных условиях на искусственных кормах // Сборник методических рекомендаций по индустриальному выращиванию сиговых рыб для целей воспроизводства и товарной аквакультуры. СПб.: ГосНИОРХ, 2012. С. 103-131.

Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные. Вологодский Пед. ун-т, Вологда, 2010. с. 215.

Красная книга Российской Федерации (животные). М.: Астрель, 2001. 862 с.

*Круглов А.В.* Поездка на Кубенское озеро (путевые заметки). Исторический вестник. 1898. Т. 74. В. 2. 12 с.

*Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г.* Материалы по развитию рыб р. Амура // Тр. Амурской ихтиол. экспедиции 1945-1949 гг. Т. II. М.: Моск. о-ва испыт. природы. 1951. С. 5-222.

*Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н.* Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб (Percoidei) // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. 1953. Вып. 10. С. 3-138.

*Кубрак И.Ф.* Материалы к изучению раннего постэмбрионального развития чудского сига в Молдавии // Тр. Ин-та биологии Молд. фил. АНССР. Кишинев, 1960. Т. 11. Вып. 2. С. 25-32.

*Кугаевская Л.В.* Инструкция по сбору и инкубации икры чира в условиях Сибири. Тобольск: СибНИИРХ, 1968. 34 с.

*Кугаевская Л.В.* Некоторые особенности биотехники разведения чира // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981. С. 192-196.

*Кугаевская Л.В.* Биологические аспекты совершенствования технологии промышленного сбора и инкубации икры сиговых рыб // тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 233. С. 85-97.

*Кудерский Л.А., Князева Л.М.* Выращивание сеголеток пеляди на искусственных кормах // Тез. докл. 3-го Всесоюзн. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень: СибрыбНИИпроект, 1985. С. 302-304.

*Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с

*Летичевский М.А.* Бассейновое и комбинированное выращивание молоди белорыбицы в дельте Волги // Тр. КаспНИРХ, 1966. Т. 22. С. 45-64.

*Лебедева О.А.* Температурные адаптации эмбрионов сиговых // Природа и хозяйственное использование озер Псковской и прилегающих областей. Псков: Пед. ин-т, 1971. С. 122-126.

*Лебедева О.А.* Эколого-морфологические особенности развития сиговых рыб. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1974. 28 с.

*Лебедева О.А.* Температурные адаптации сиговых в период эмбрионального развития // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 209. С. 56-78.

*Лебедева О.А.* Развитие икры и личинок пеляди // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. Т. 236. С. 74-85.

*Лещева Т.С.* Влияние освещенности на двигательную активность рыб // Изучение поведения рыб. М.: Наука. 1967. С. 89–95.

*Лукаш Б.С.* Печорская нельма // Изв. отд. ихтиол. и науч.-пром. исслед. 1924. Т. 2. С. 23-50.

*Лукиянов С.В.* Влияние колебаний абиотических факторов (рН, соленость, температура) на рыб в эмбрионально-личиночный период развития. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск: Мордовск. ун-т, 2010. 20 с.

*Любичкая А.И.* О характере зависимости скорости развития грудных плавников от температуры // Тр. Лаб. эксперим. зоологии и морфологии животных. АН СССР. 1934. Т. 3. С. 118-164.

*Любичкая А.И.* Зависимость времени закладки брюшных плавников некоторых видов костистых рыб от условий существования // Известия естесст.-науч. ин-та (им. П.Ф. Лесгафта). 1952. Т. 25. С. 114-122.

*Любичкая А.И.* Влияние различных участков видимой части спектра на стадии развития эмбрионов и личинок рыб // Зоологический журнал. 1956. Т. 35. Вып. 3. С. 1873-1886.

*Любичкая А.И., Дорофеева Е.А.* Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на метамерию тела рыб. Сообщ. 2. Влияние ультрафиолетовых лучей на выживание и метамерию тела *Esox lucius* L. и *Acerina cernua* L. // Зоологический журнал. 1961. Т. 40. Вып. 7. С. 1046-1057.

*Лютиков А.А.* Влияние освещенности на выживаемость и развитие личинок нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Salmoniformes: Coregonidae) // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 52. № 5. С. 610-613.

Лютиков А.А. Влияние освещенности на эмбриональное развитие нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Salmoniformes: Coregonidae) // Вестн. Астрахан. Гос. Техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2013. № 1. С. 146-153.

Лютиков А.А. Рост и выживаемость молоди нельмы *Stenodus leucichthys nelma* в зависимости от плотности посадки и режима кормления // Вест. АГТУ. Сер.: Рыбное хоз-во. 2014а. № 3. С. 91-96.

Лютиков А.А. Воспроизводство кубенской нельмы *Stenodus leucichthys nelma* // Вопр. рыболовства. 2014б. Т. 15. № 2. С. 189-200.

Лютиков А.А., Костюничев В.В. Опыт инкубации сиговых рыб (Coregonidae) в аппаратах форелевого типа // Материалы Восьмого международного научно-производственного совещания: Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб (Тюмень, 27-28 ноября 2013 г.). Тюмень: ФГУП «Госрыбцентр», 2013. С. 136-140.

Лютиков А.А., Костюничев В.В. Экологические аспекты созревания сиговых рыб (Coregonidae) за пределами естественного ареала // Вода: химия и экология. 2015. № 12. С. 131-136.

Максимова Г.Д. Исследование питания чудского сига, пеляди и нельмы в Себежском сиговом питомнике // В кн.: Тезисы докл. «Вопросы гидробиологии» 1 съезд Всесоюзного гидробиологического общества. М., 1965. С. 274-275.

Максимова Л.П., Лебедев Л.И., Коровина В.М. Опыт подращивания личинок с применением живых кормов // Тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. 1968. Т. 5. Вып. 1. С. 421-425.

Маненкова Г.М. Эмбриональное и личиночное развитие ладожского сига-лудоги // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. 1974. № 13. С. 20-29.

Матковский А.К. Изучение динамики численности нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) Обь-Иртышского бассейна // Вопр. рыболовства. 2006. Т. 7. № 4. С. 568-583.

Межаков А. П. Кубенское озеро и его рыбные промыслы // Вестник Русского Географического общества. VI кн., № 15. СПб, 1856. С. 63–70.

*Мельникова Е.Л.* Влияние освещенности на развитие зародышей и личинок атлантического лосося в условиях заводского разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ. 1986. 23 с.

*Меньшиков М.И.* Материалы по систематике и биологии нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*) низовьев р. Иртыша // Изв. Биол. ин-та Пермск. ун-та. 1935. Т. 10. Вып. 1-2. С. 1-26.

*Меньшиков М.И., Ревнивых А.И.* К биологии промысловых рыб водоемов Вагайского р-на Омской области // Тр. биол. науч.-иссл. ин-та при Пермск. ун-те. Пермь, 1937. Т. 7. В. 3-4. С. 143-176.

*Мешков М.М., Лебедева О.А.* Видовая специфика темпа индивидуального развития лососевидных рыб (*Salmonoidei*) // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: Наука, 1977. С. 200-216.

*Микулин А.Е.* Функциональное значение и пигментации в онтогенезе рыб. М.: ВНИРО, 2000. 232 с.

*Михайлова М.В.* Использование различных стартовых кормов при подращивании молоди судака // Рыбное хоз-во. 1991. № 5. С. 45.

*Михайлова М.В.* Обмен веществ у молоди белорыбицы при выращивании индустриальными методами на различных кормах // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб: матер. VI Всеросс. науч.-произв. совещания. Тюмень: «СибрыбНИИпроект», 2001. С. 104-109.

*Мишарин К.И.* К биологии икры и молоди некоторых промысловых рыб оз. Байкал и р. Ангары // Тр. Вост.-Сиб. ун-та. 1942. Т. 2. Вып. 3. С. 86-93.

*Мишарин К.И.* Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля на Байкале // Изв. Биол.-географ. ин-та при Иркут. ун-те. 1953. Т. 14. Вып. 124. С. 3-133.

*Нечаев И.В., Дихнич А.В., Костин В.В., Романенко В.О.* Динамика кортизола и развитие глюкокортикоидной функции в раннем онтогенезе атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. 2006. № 3. Т. 46. С. 398-411.

*Нестеренко Н.А.* Биохимическая характеристика нельмы при ее искусственном разведении в озерах Сибири // Тез. коорд. совещ. по

лососевидным рыбам «Морфология, структура популяций и проблемы использования лососевидных рыб». Л., 1983. С. 141-142.

*Нестеренко Н.А., Парамонов О.П., Сецко Р.И.* Эффективность выращивания сиговых рыб в крупных озерах Новосибирской области // Материалы Всероссийского совещания по проблеме «Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб». Л.: ГосНИОРХ, 1976. С. 56-60.

*Никифоров Н.Д.* Влияние температур и механических воздействий на эмбриональное развитие рыб. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 1939. 63 с.

Нормативы качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. Утверждены Приказом Росрыболовства от 18.01.2010 № 20.

*Остроумова И.Н.* Проблема стартовых кормов и физиологические аспекты кормления личинок рыб // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 2005. Вып. 333. С. 207-259.

*Остроумова И.Н.* Эколого-физиологические основы пластических и энергетических потребностей рыб и пути их удовлетворения // Современные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. Вильнюс: Изд-во ин-та зоол. и паразитол. АН Литовск. ССР, 1988. С. 201–221.

*Остроумова И.Н.* Проблема стартовых кормов и физиологические аспекты кормления личинок рыб // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 2005. Вып. 333. С. 207-259.

*Остроумова И.Н.* Биологические основы кормления рыб. СПб.: ГосНИОРХ, 2012. 564 с.

*Остроумова И.Н.* Особенности биохимического состава и размеров науплиусов артемии как стартового корма для личинок рыб // Рыбоводство и рыб. хоз-во. 2014. № 6. С. 55-61.

*Петкевич А.А.* К биологии мигрирующих рыб Средней и Верхней Оби // Тр. Барабинского отделения ВНИОРХ. Новосибирск, 1953. Т. 6. В. 1. С. 3-23.

*Пономарев С.В., Стерлигов А.В., Климов А.В., Бабий А.А.* Введение сига в культуру индустриального холодноводного рыбководства // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. 1989. Вып. 56. С. 120-129.

*Пономарев С.В., Пономарева Е.Н.* Технологические основы разведения и кормления лососевых рыб в индустриальных условиях: Моногр. Астрахан. гос. техн. ун-т. Астрахань: АГТУ, 2003. 186 с.

*Пономарева Е.Н.* Особенности развития пищеварительной системы лососевидных рыб в раннем онтогенезе // Вестник АГТУ. 2005. № 3 (26). С. 133-137.

*Раденко В.Н., Терентьев П.В., Филиппов М.А.* Подращивание личинок пеляди и пелчира с использованием естественных и искусственных кормов // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 195. С. 49-54.

*Раденко В.Н., Терентьев П.В.* Влияние различных световых режимов на эффективность заводского выращивания личинок пеляди // Биология сига. М.: Наука. 1988. С. 216–225.

Разработать прогнозы ОДУ объектов промышленного рыболовства и определить объемы производства посадочного материала, кормов и товарной рыбы в 2002 году в пресноводных водоемах Европейской части Российской Федерации. Этап №2. Биологическое обоснование к прогнозу на 2002 год по основным рыбохозяйственным водоемам Фологодской области, объектам промысла и рыболовства. Отчет. Фонды Вологодской лаборатории ФГНУ «ГосНИОРХ». Вологда, 2001. 862 с.

*Решетников Ю.С.* Экология и систематика сига. М.: Наука, 1980. 301 с.

*Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. и др.* Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): Систематика, морфология, экология, продуктивность. М.: Наука, 1989. 303 с.

*Роцупкин Д.И., Потапенко А.Я.* 1977. Биологическое действие ультрафиолетового и видимого излучения // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука. С. 53–90.

*Ручин А.Б.* Влияние света на осетровых рыб // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. М.: Изд-во ВНИРО. 2006. С. 47–50.

*Ручин А.Б.* Влияние характеристик света на развитие, рост и физиолого-биохимические показатели рыб и амфибий. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саранск: Мордов. ГУ. 2009. 52 с.

*Рубенян А.Р.* Зависимость глубины нерестилищ сига озера Севан от различных факторов среды // Тез. докл. конф. Актуальные проблемы современной лимнологии. Л.: Ин-т озераведения АН СССР, 1988. С. 45-50.

*Рубенян А.Р., Мурадян В.М., Рубенян Т.Г.* Влияние интенсивности освещения на икру сига оз. Севан // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Л.: ГосНИОРХ, 1990. С. 63.

*Рыжков Л.П.* Состояние исследований по созданию искусственных кормов для молоди сиговых рыб // Материалы совещ. по промышленному развитию сиговых рыб. Тюмень, 1972. С. 150-151.

*Рыжков Л.П.* Холодноводное садковое рыбоводство и его основные проблемы // Рыбное хоз-во. 1988. № 12. С. 49-53.

*Савченко Н.В., Гусар А.Г., Гетманцев В.А.* К вопросу о двигательной активности рыб в условиях низкой освещенности // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21. Вып. 1. С. 180–182.

Сборник методических рекомендаций по индустриальному выращиванию сиговых рыб для целей воспроизводства и товарной аквакультуры. СПб.: Изд-во «Лема», 2012. 288 с.

*Светлов П.Г.* О регенерации хвоста и хвостовой почки у оксолотля на разных стадиях развития // Тр. Лаб. эксперим. зоологии и морфологии животных. АН СССР. 1934. Т. 3. С.165—225.

*Семенченко С.М.* Экологические основы искусственного воспроизводства баргузинской популяции байкальского омуля. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. 26 с.

*Смешливая Н.В., Семенченко С.М.* Эколого-физиологические особенности биотехники сбора икры чира *Coregonus nasus* // «Воспроизводство естественных

популяций ценных видов рыб». Материалы докладов 2-й международной научной конференции (г. Санкт-Петербург, 16-18 апреля 2013 г.). 2013. С. 375-378.

*Смешливая Н.В., Семенченко С.М.* Динамика прочности оболочек овулировавших яиц сиговых рыб (*Coregonidae*) Обь-Иртышского бассейна после активации водой // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16. № 3. С. 359-366.

*Смирнов Н.В.* Внутрипопуляционная изменчивость скорости эмбрионального развития омуля и факторы ее определяющие (на примере посольской популяции) // Морфология и экология рыб. Новосибирск: Наука, 1987. С. 48-64.

*Смирнова К.В.* Нельма озера Зайсан. Изв. АН Казахской ССР. Сер. зоол. 1945. Вып. 5. С. 73-93.

*Смольянов И.И.* Развитие белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthys* Guld., нельмы *Stenodus leucichthys nelma* Pall. и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // Тр. ИМЖ АН СССР. 1957. Т. 20. С. 232-294.

*Смольянов И.И.* Эмбриональное развитие муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6. Вып. 1. С. 59-70.

*Соин С.Г.* Приспособительные особенности развития рыб. Изд-во МГУ, 1968. 89 с.

*Сонин В.П.* Предварительные итоги акклиматизации нельмы в водоемах Карелии. Тр. Карельского отд. ГосНИОРХ. 1967. Т. 5. В. 1. С. 513-516.

*Стеффенс В.* Индустриальные методы выращивания рыб // М.: Агропромиздат, 1985. 384 с.

*Терехин Ю.А.* Выращивание молоди сига в условиях Заполярья // Тр. ПИНРО. 1981. № 45. С. 129-132.

*Тимейко В.Н., Новиков Г.Г.* Протеолитическая активность пищеварительного тракта семги *Salmo salar* L. в процессе личиночного развития // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 2. С. 300-306.

*Титенков И.С.* Мероприятия по акклиматизации кубенской нельмы // Рыбное хоз-во. 1953. Вып. 8. С. 36-37.

*Титенков И.С.* Кубенская нельма. М.: Знание, 1961. 52с.

*Титенков И.С.* Разведение кубенской нельмы в малых озерах // Рыбоводство и рыболовство. 1965. № 1. С. 14.

*Турдаков А.Ф., Никитин А.А.* Инкубации икры и подращивание личинок севанских сига. Фрунзе: Изд-во Илим, 1972. 35 с.

*Черешнев И.А., Шестаков А.В., Юсупов Р.Р. и др.* Биология нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) бассейна р. Анадырь (Северо-Восток России) // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. Вып. 4. С. 537-550.

*Черняев Ж.А.* Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.: Наука, 1968. 91 с.

*Черняев Ж.А.* Воспроизводство байкальского омуля. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. 128 с.

*Черняев Ж.А.* Воздействие температурного и светового факторов на эмбриональное развитие сиговых рыб Байкала // Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М.: Наука, 1984. С. 97-119.

*Черняев Ж.А.* Эколого-физиологические особенности размножения и развития сиговых рыб. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 1990. 46 с.

*Черняев Ж.А.* Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпа эмбрионального развития костистых рыб: (на примере сиговых Coregonidae) // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. Вып. 4. С. 475-485.

*Черняев Ж.А.* Воздействие теоретических предпосылок на эффективность биотехники рыбоводства (на примере воспроизводства сиговых рыб – Coregonidae) // Материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию ГосНИОРХ «Рыбохозяйственные водоемы России». 2014. С.95-102.

*Черняев Ж.А., Коваленко В.И., Кружалина Е.И., Овчинникова Т.И., Дмитриев И.Л.* Методические указания по сбору и хранению икры сиговых рыб на временных рыбоводных пунктах, ее транспортировке и инкубации. М.: Главрыбвод, 1987. 82 с.

*Шестаков А.В.* Материалы по биологии нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*) среднего течения р. Анадырь // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 3. Владивосток, 21-23 марта 2005 г. Владивосток, 2005. С. 552-556.

*Шилов И.А.* Экология. М.: Высшая школа, 2000. 512 с.

*Шумилина А.К.* Морфофизиологические показатели и рост пеляди при различных суточных нормах кормления искусственными кормами // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1986. Вып. 246. С. 76-82.

*Шумилина А.К.* Основные элементы биотехники кормления производителей сигов в индустриальной аквакультуре // Мат. докл. науч.-практ. конф. 18-20 ноября 2008 г. Тюмень: Госрыбцентр, 2010а. С. 164-170.

*Шумилина А.К.* Физиологическое состояние производителей волховского сига в период нереста // Тез. докл. междунар. конф. 20-22 апреля 2010 г. СПб: изд-во «Нестор-История», 2010б. С.247-250.

*Щелканова А.И.* Морфологическая характеристика постэмбрионального развития байкальского омуля // Тр. БелНИИРХ. Минск, 1960. Т. 3. С. 183-195

*Федорова Н.Н., Джуматова А.А.* Особенности развития пищеварительной системы предличинки белорыбицы // Вестник АГТУ. 2012. № 1. С. 84-86.

*Юданов И.Г.* Условия нереста и развития икры ряпушки в заморной зоне Обской губы // Рыб. хоз-во. 1939. № 4. С. 34-36.

*Яндовская Н.И., Гальнбек А.И.* Методические указания по сбору и инкубации икры сиговых. Л.: ГосНИОРХ, 1959. 29 с.

*Яндовская Н.И., Тихонова З. П.* Разведение кубенской нельмы // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т.51. С. 51-59.

*Якубец Т.Г.* Качество спермы самцов пеляди, выращиваемых в садках на искусственных кормах // Мат. докл. науч.-практ. конф. 18-20 ноября 2008 г. Тюмень: Госрыбцентр, 2010. С. 170-176.

*Abdel-Fattah M., Mamdouh K.* Effects of photoperiod on the performance of farmed Nile tilapia *Oreochromis niloticus*: I. Growth, feed utilization efficiency and survival of fry and fingerlings // Aquaculture. 2004. V. 231. № 1–4. P. 393–402.

*Ahmadi M. R., Mahmoudzadeh H., Babaei M., Shamsaei Mehrjand M.* Prediction of survival rate in European white fish (*Coregonus lavaretus*) fry on three different feeding regimes // Iranian J. Fish. Sci. 2011. V. 10 (2). P. 188-202.

Alt K.T. Taxonomy and ecology of the inconnu, *Stenodus leucichthys nelma*, in Alaska // Biol. Pap. Univ. of Alaska, 1969. № 12. 63 p.

Barlow C.G., Pearce M.G., Rodgers L.J., Clayton P. Effects of photoperiod on growth, survival and feeding periodicity of larval and juvenile barramundi *Lates calcarifer* (Bloch) // Ibid. 1995. V. 138. № 1–4. P. 159–168.

Barton B.A. Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids // Integrative and comparative biology. 2002. V. 42. P. 517-525.

Bolotova N.L., Bolotov O.V. Anthropogenic impacts on the landlocked coregonids of Kubenskoe Lake: *Coregonus lavaretus nelmuschka* (Pravdin) and *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 57. 2002. P. 321–333.

Brooke L.T. Effect of different constant incubation temperatures on egg survival and embryonic development in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) // Transactions of the American Fisheries Society. 1975. V. 104. Iss. 3. P. 555-559.

Dabrowski K., Charlon N., Bergot P., Kaushik S. Rearing of coregonid (*Coregonus shinzi paelea* Cuv. et Val.) larvae using dry and live food. I. Preliminary data // Aquacultur. 1984. V. 41 (1). P. 11-20.

Dabrowski K., Takashima F., Strüsmann C., Yamazaki T. Rearing of coregonid larvae with live and artificial diets // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1986. V. 52 (1). P. 23-30.

Das P., Mandal S. C., Bhagabati S. K. et al. Important live food organisms and their role in aquaculture // Frontiers in Aquaculture. New Delhi: Narendra Publ. House, 2012. P. 69-86.

Drouin M.A., Kidd R.B., Hines I.D. Intensive culture of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell) using *Artemia* and artificial feed // Aquacultur. 1986. V. 59 (2). P. 107-118.

Fletcher R. C., Jr., Roy W., Davie A. et al. Evaluation of new micro particulate for early weaning of Atlantic cod (*Gadus morhua*): Implication on larval performances and tank hygiene // Aquaculture. 2007. V. 263. P. 35-51.

*Gulbrandsen J., Lein I., Holmeffjord I.* Effects of light administration and algae on first feeding on atlantic halibut larvae, *Hippoglossus hippoglossus*// Aquacult. Res. 1996. V. 27. №2. P. 101–106.

*John K.R., Hasler A.D.* Observation on some factors affecting the hatching of eggs and the survival of young shallow-water cisco, *Leucichthys artedi* Le Seur, in lake Mendota, Wisconsin // Limnology and Oceanology. 1956. V. 1. P. 176-194.

*Koskela J., Jobling M., Poirhonen J.* Influence of the length of the daily feeding period on feed intake and growth of whitefish, *Coregonus lavaretus* // Aquaculture. 1997. V. 156. p. 35-44.

*Kostyunichev V.V.* Whitefish industrial brook stocks in Russian aquaculture // Abstracts 12<sup>th</sup> international symposium on the biology and management of coregonid fishes (25-30 august, 2014, Listvyanka – Irkutsk). Иркутск, ООО «Издательство «Аспринт», 2014. P. 42.

*Lauff M., Hofer R.* Proteolytic enzymes in fish development and the importance of dietary enzymes // Aquaculture. 1984. V. 37. №. 4. P. 335-346.

*Lindstrom T.* Habitat of whitefish in some north Swedish lakes at different stages of life history // Biology of Coregonid fishes. Univ. of Manitoba Press, Winnipeg. 1970. P. 461-479.

*Luczynski M., Maikowski P., Bardega R., Dabrowski K.* Rearing of larvae of four coregonid species using dry and live food // Aquaculture. 1986. V. 56. P. 179-185.

*Lyutikov A.A., Kostyunichev V.V.* Spawning terms in some cisco fish (Coregonidae) grown in aquaculture beyond natural habitats // Abstracts 12<sup>th</sup> international symposium on the biology and management of coregonid fishes (25-30 august, 2014, Listvyanka – Irkutsk). Иркутск, ООО «Издательство «Аспринт», 2014. P. 47.

*Piotrowska I., Szczepkowski B., Kozłowski M. et al.* Results of the larviculture of Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus*) fed different types of diets // Arch. Pol. Fish. 2013. V. 21. P. 53-61.

*Price J.W.* Time-temperature relations in the incubation of the whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchill) // J. Gen. Physiology. 1940. № 23. P. 449-468.

*Rösch R.* Mass rearing of coregonid (*Coregonus lavaretus* L.) larvae on dry diet // Finnish Fish. Res. 1988. № 9. P. 345-351.

*Sendek D. S., Ivanov E. V., Khodulov V. V., Novoselov A. P., Matkovsky A. K., Ljutikov A.A.* Genetic differentiation of coregonid populations in Subarctic areas // Advanc. Limnol. 2013. V. 64. P. 223-246.

*Smith V.* Effect of light on the development of young salmon // Puget Sound Marine station Publ. 1916. V. 1. № 11. P. 171.

*Woynárovich E.* Aufzucht der Zanderlarven bis zum Raubfischalter // Zeitschrift für Fischerei. 1960. IX. №1-2. S. 73-82.

**ПРИЛОЖЕНИЯ**

## Приложение А

### Акт внедрения

УТВЕРЖДАЮ

Директор рыбоводного хозяйства

ООО «Форват»

А.Г. Корниенко

«15» марта 2016 г.



### АКТ ВНЕДРЕНИЯ

#### РЕЗУЛЬТАТОВ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЫ ЛЮТИКОВА АНАТОЛИЯ АНАТОЛЬЕВИЧА В ПРОИЗВОДСТВЕННУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

В результате исследований, проведенных в 2010-2015 гг. научным сотрудником лаборатории аквакультуры и воспроизводства ценных видов рыб ФГБНУ «ГосНИОРХ» Лютиковым Анатолием Анатольевичем, были исследованы биологические особенности эмбрионального и личиночного развития кубенской нельмы под воздействием различных биотических и абиотических факторов среды.

На основании проведенных работ были установлены оптимальные параметры инкубации икры, определено влияние различных плотностей посадки и режимов кормления на рост и выживаемость ранней молоди нельмы. Разработана наиболее предпочтительная для нельмы методика кормления искусственными и живыми кормами с учетом биологических особенностей хищника.

С 2010 г. результаты научной работы А.А. Лютикова используются на рыбоводном хозяйстве ООО «Форват» при инкубации икры и выращивания жизнестойкой, физиологически полноценной молоди сиговых рыб.

В 2015 г. выращенная по разработанной биотехнологии ранняя молодь и сеголетки кубенской нельмы вселялись в естественный водоем обитания – Кубенское озеро (акт выпуска личинок кубенской нельмы от 15 мая 2015 г. и акт выпуска сеголеток кубенской нельмы от 25 ноября 2015 г. в устье р. Кубены).

Представители:

Зам. директора рыбоводного  
хозяйства ООО «Форват»

 О.Ю. Иванов

Представители:

ФГБНУ «ГосНИОРХ»

 соискатель А.А. Лютиков  
заведующий лабораторией  
аквакультуры и воспроизводства ценных видов  
рыб ГосНИОРХ, к.б.н. В.В. Костюничев

## Приложение Б

## Акты выпуска

**Акт выпуска водных биологических ресурсов в водный объект  
рыбохозяйственного значения****Река Кубена**

(наименование места выпуска)

**«25» ноября 2015г.**

Федеральное агентство по рыболовству (территориальное управление), именуемое в дальнейшем «Заказчик», в лице И.О. начальника отдела государственного мониторинга и воспроизводства водных биологических ресурсов Северо-Западного территориального управления Росрыболовства, Иванова Григория Олеговича, действующего на основании доверенности №70 от 29.04.2015, с одной стороны, и Общество с ограниченной ответственностью «РН-Шельф Арктика», именуемое в дальнейшем «Исполнитель», в лице Генерального директора Руданец Вадима Стефановича, действующего на основании Устава, с другой стороны, подписали настоящий акт выпуска водных биологических ресурсов в водный объект рыбохозяйственного значения (далее – акт выпуска).

Настоящий акт выпуска подтверждает выполнение:

**ООО «РН-Шельф Арктика», ИНН 7706584456, ОГРН 1057747399577****121357, г. Москва, ул. Вере́йская д. 17, пом. 402**

(для юридического лица – наименование и местонахождение, идентификационный номер налогоплательщика, основной государственный регистрационный номер, для индивидуального предпринимателя – фамилия, имя, отчество домашний адрес и идентификационный номер налогоплательщика)

работ по искусственному воспроизводству водных биологических ресурсов, осуществляемых в соответствии с договором:

**Договор №162/35.3 от 20.08.2015г.**

(дата утверждения государственного задания, наименование, дата и номер государственного контракта (договора))

и выпуск **«12» ноября 2015г.**

(указать срок выпуска)

**сеголетка**

(указать стадию выращивания выпускаемого водного биологического ресурса: молодь, личинка)

**нельма**

(вид выпускаемого водного биологического ресурса (наименование))

**75000 шт.**

(указать количество выпускаемой молоди (личинки) водного биологического ресурса, штук)

в

**оз. Кубенское (устье р. Кубены)**

(указать наименование водного объекта рыбохозяйственного значения, используемого для выполнения работ по искусственному воспроизводству водных биологических ресурсов)

средней штучной навеской водного биологического ресурса на момент выпуска \_\_\_\_\_ 20,01 гр. \_\_\_\_\_  
(граммов)

общей массой выпускаемой молоди (личинок) водного биологического ресурса \_\_\_\_\_ 1500750 \_\_\_\_\_  
(граммов)

Источник получения посадочного материала водного биологического ресурса (производителей): \_\_\_\_\_ ООО «Форват» \_\_\_\_\_

(предоставление водных биологических ресурсов в пользование, использование собственного ремонтно-маточного стада, закупка молоди (личинок), икры, с указанием реквизитов соответствующих договоров и наименования юридического лица, крестьянского (фермерского) хозяйства, индивидуального предпринимателя – указать источники)

Выпуск молоди (личинок) водных биологических ресурсов в водный объект рыбохозяйственного значения проводился при температуре воздуха \_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_ 0 \_\_\_\_\_, воды \_\_\_\_\_ 5,4 \_\_\_\_\_.  
(указать температуру, С) (указать температуру, С)

От Заказчика:

И.О. начальника отдела  
государственного мониторинга  
и воспроизводства водных  
биологических ресурсов  
Северо-Западного территориального  
управления ФАР



Иванов Г.О.)

От Исполнителя:

Генеральный директор  
ООО «РН-Шельф Арктика»

(Руданец В.С.)



## Акт выпуска водных биологических ресурсов

Вологодской области, поселок Высокое, правый берег  
реки Кубена

“ 15 ” мая 20 15 г.

(наименование места выпуска)

Северо-Западное территориальное управление Федерального агентства по рыболовству, именуемое в дальнейшем «Заказчик», в лице консультанта отдела государственного мониторинга и воспроизводства водных биологических ресурсов Северо-Западного территориального управления Росрыболовства, Иванова Григория Олеговича, действующей на основании доверенности № 70 от 29.04.2015, с одной стороны, и Общество с ограниченной ответственностью «РН-Шельф-Арктика», в лице Генерального директора Руданец Вадима Стефановича, действующего на основании Устава, именуемого в дальнейшем «Исполнитель», подписали настоящий акт о нижеследующем:

Настоящий акт выпуска водных биологических ресурсов подтверждает выполнение

**ООО «РН-Шельф-Арктика»**

(наименование юридического лица, индивидуального предпринимателя)

мероприятия по искусственному воспроизводству водных биологических ресурсов и выпуск  
“ 06 ” мая 20 15 года (указать срок выпуска)

**личинка**

(указать стадию выращивания выпускаемого водного биологического ресурса: молодь, личинка)

**Сиговые (нельма)**

(вид выпускаемого водного биологического ресурса (наименование))

**2674581**

(указать объем выпускаемой молоди (личинки) водного биологического ресурса, штук)

**Река Кубена, Вологодской области**

(наименование водного объекта рыбохозяйственного значения, используемого для осуществления мероприятий по искусственному воспроизводству водных биологических ресурсов)

средней штучной навеской водного биологического ресурса на момент выпуска

**0,013**

(граммов)

массой выпускаемой молоди (личинки) водного биологического ресурса **34769,553**

(граммов)

Источник получения посадочного материала водного биологического ресурса  
(производителей): **ООО «Форват»**

(предоставление водных биологических ресурсов в пользование; использование собственного ремонтно-маточного стада; закупка молоди (личинки), икры; нерестово-выростное хозяйство – указать источник (источники))

Выпуск молоди (личинки) водных биологических ресурсов проводился при температуре  
воздуха **12**, воды **8,4**

(указать температуру, С)

(указать температуру, С)

От Заказчика:

От Исполнителя:

Консультант отдела государственного мониторинга и воспроизводства водных биологических ресурсов Северо-Западного территориального управления Росрыболовства

Генеральный директор  
ООО «РН-Шельф-Арктика»

Иванов Г.О.

Руданец В.С.

