

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ



Дальневосточный государственный технический
рыбохозяйственный университет

В.П. Бушуев

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РЫБОВОДСТВА

Учебное пособие
для студентов направления 35.03.08
«Водные биоресурсы и аквакультура»
всех форм обучения

Владивосток
Дальрыбвтуз
2019

УДК 639.3(075.8)

ББК 47я73

Б94

Рецензенты:

доктор биол. наук, профессор кафедры биоресурсов и аквакультуры
СПбГАУ П.Е. Гарлов;

канд. биол. наук, доцент, зав. кафедрой «Водные биоресурсы и
аквакультура» ФГБОУ ВО «Дальрыбвтуз» И.В. Матросова

Бушуев, Валерий Павлович.

Б94 Биологические основы рыбоводства : учеб. пособие /
В.П. Бушуев. – Владивосток : Дальрыбвтуз, 2019. – 232 с.

Изложен ряд вопросов теории современного рыбоводства: биологических основ размножения рыб, биологической продуктивности рыбохозяйственных водоемов, селекции и гибридизации рыб и акклиматизации рыб и кормовых организмов.

Предназначено для студентов направления 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура» всех форм обучения, переподготовки и повышения квалификации рыбоводов.

УДК 639.3(075.8)

ББК 47я73

ВВЕДЕНИЕ

Интенсификация аквакультуры на основе современных технических и биотехнических разработок ставит новые, более жесткие требования к профессиональным качествам специалистов-рыбоводов. Они должны владеть гораздо большей суммой знаний по теории культивирования, чтобы целенаправленно управлять физиологическими функциями рыб, а также параметрами среды, в которой они обитают, с целью повышения количества получаемой продукции с единицы площади водоема при минимальных затратах.

Настоящее пособие является небольшой частью курса «Теоретические основы рыбоводства», вводимого в настоящее время в учебный процесс магистратуры. Совместно с курсом «Аквакультура» он должен дополнять дисциплины «Рыбоводство в естественных водоемах», «Товарное рыбоводство» и «Морская аквакультура», которые изучаются на этапе бакалавриата.

При подготовке пособия автором использованы опубликованные и неопубликованные материалы С.А. Баранова (1928–1987). Ценные консультации были даны специалистами кафедр ихтиологии и гидробиологии Ленинградского университета, Дальневосточного университета, Всесоюзного заочного института пищевой промышленности и др., за что автор выражает им свою искреннюю признательность.

Биологической основой рыбоводства можно считать теоретическую предпосылку, основывающуюся на способности вида к бесконечному увеличению численности за счет размножения. Допустим, у горбуши плодовитость 1500 икринок. Если все икринки благополучно пройдут эмбриогенез, уйдут в море и все вернуться на следующий нерест, то в следующем поколении будет уже 750 самок, которые дадут потомство в количестве $(750 \times 1500) = 1\,125\,000$ шт. Получается, что за 2–3 поколения рыба переполнит водоем. В природе этого никогда не происходит, так как на всем жизненном пути этих рыб встречаются лимитирующие факторы, ограничивающие их численность.

Соответственно и величина плодовитости рыб, согласно закону плодовитости А.Н. Бекетова, является приспособлением к выживанию потомства, поэтому в зависимости от сохранности потомства формируется в филогенезе величина плодовитости того или иного вида. Так, у осенней кеты рек Сахалина диаметр икры – око-

ло 7–9 мм, а осенней кеты р. Амур – 5–7 мм. Дело в том, что осенняя кета р. Амур заходит в реку на расстояние около 1000 км, а осенняя кета Сахалина и Приморья – на десятки километров. При скате в реке элиминация молоди значительно больше, чем в море, поэтому уменьшением диаметра и увеличением количества икринок осенняя кета р. Амур обеспечивает поддержание численности популяции. Формирование диаметра икры и величины плодовитости происходит за счет ооцитов, влияющих на потенциальную плодовитость, которая на ранних стадиях онтогенеза у рыб может быть в несколько раз больше индивидуальной плодовитости.

Естественное размножение не обеспечивает выживания всего потомства, а у большинства высокоплодовитых рыб в ранний период жизни элиминация – массовая гибель молоди – достигает 50–90 %. Обеспечение сохранности потомства с помощью контролируемых факторов среды является важнейшим инструментом в руках рыбоводов для повышения численности наиболее ценных видов рыб. В связи с этим необходимо напомнить классический тезис Ч. Дарвина: «...уменьшите препятствия, сократите истребление хотя бы в самых малых пределах, и численность вида почти моментально возрастет до любых размеров» (по Гербильскому, 1965). В этом тезисе заложена идея способности вида к беспредельному размножению и даются пути обеспечения такого размножения:

- 1) уменьшить препятствия, т.е. уменьшить воздействие лимитирующих факторов;
- 2) сократить истребление, т.е. реализовать идеи охраны и рационального промысла хозяйственно ценных видов.

Первый путь направлен на создание управляемых хозяйств, в которых при контролируемых параметрах среды вид может максимально реализовать свои потенциальные возможности, а второй – на рационализацию экстенсивных форм ведения рыбного хозяйства, поэтому не всегда может дать положительные результаты.

Изучение, анализ присущих виду средств преодоления лимитирующих факторов среды не может осуществляться вообще, целиком. Должен быть системный анализ этих факторов. В связи с этим существенную значимость приобретает метод изучения видовых адаптаций, использованный Н.Л. Гербильским для разработки теории биологического прогресса осетровых.

Глава 1. ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА

Теория биологического прогресса вида впервые была изложена А.Н. Северцовым в 1925 г. Сущность этой теории заключается в том, что любой биологический вид может считаться в состоянии «биологического прогресса», если его численность велика и стремится к увеличению, ареал широк и имеет тенденцию к расширению, а внутри ареала происходит внутривидовая дифференциация на «подчиненные систематические единицы». В противоположность этому «биологический регресс» означает снижение численности и сужению ареалов видов, связанных с их неспособностью адаптироваться к постоянно меняющимся условиям среды. Биологический регресс неминуемо ведет к исчезновению вида. Проблема разработки теории биологического прогресса возникла при развитии работ по искусственному воспроизводству осетровых. В 20-е годы прошлого века бытовало мнение, что осетровые – реликты, находящиеся на стадии вымирания, а в этом случае заниматься воспроизводством и разработкой биотехники воспроизводства осетровых нецелесообразно.

Главным аргументом теории биологического регресса осетровых считалась прерывистость ареала, причину которой трактовали как результат прогрессирующего сокращения численности до полного исчезновения осетровых во многих водоемах в результате конкурентных отношений с высшими рыбами. Второй группой аргументов в пользу биологического регресса осетровых была целая серия анатомических черт, при помощи которых в сравнительной анатомии обычно доказывается более низкая организация хрящевых ганоидов по сравнению с ганоидами костистых рыб.

Рассматривая осетровых, например, виды рода *Acipenser*, с экологических позиций, необходимо, прежде всего, констатировать их многогранную экологическую приспособленность. Даже в пределах близких видов этого рода (в числе осетров) имеются как типичные амфибиотические, так и голобиотические формы, как мигрирующие в связи с размножением из морей в реки – анадромные формы, так и мигрирующие в пределах пресных вод – катодромные формы. Даже в пределах вида у осетровых особенно ярко выражены явления биологической дифференциации (биологические группы, сезонные, расы, субпопуляции). Такого рода многогранная экологическая приспособленность позволяет виду и его определенным

популяциям более полно использовать возможности, предоставляемые ареалом или относительно обособленной частью ареала как в отношении кормовой продукции водоема, так и в отношении использования мест рождения. Такого рода дифференциации по срокам и местам использования пищи на ранних этапах онтогенеза и многократность использования популяцией нерестилищ приводит к сокращению интенсивности внутривидовой конкурентности, является показателем экологической пластичности вида и служит чрезвычайно эффективной формой видовой адаптации, способствующей биологическому прогрессу вида.

В основе образования такого рода биологических групп в пределах вида лежит функциональная пластичность той системы взаимосвязанных органов (коррелятов), которые имеют отношение к нерестовой миграции и размножению.

Осетровые являются литофильными рыбами, т.е. размножающимися на гравийном грунте при сравнительно быстром течении. Такого рода адаптации родителей возможны только при соответствующих адаптациях со стороны яйцеклеток, эмбрионов и личинок.

Спермии, а также яйцеклетки осетровых сохраняют способность к оплодотворению значительно дольше, нежели у костистых. Яйцеклетки осетровых, попадая в воду, приобретают клейкость и таким образом удерживаются в галечном грунте. Многочисленность микропиле обеспечивает успешность осеменения икры этих рыб. Все возрастающее преобладание самцов на нерестилище в связи с тем, что самцы способны участвовать в нересте гораздо дольше самок, также способствует увеличению популяционной плодовитости.

Возможность многократного использования нерестилищ в пределах популяции значительно увеличивается путем расширения границ нерестовых температур. В этом отношении осетровые обладают большими преимуществами по сравнению с костистыми. Так, например, диапазон нерестовых температур у различных биологических групп куринаго осетра колеблется от 12 до 15 °C у раннего ярового и до 18 °C у позднего ярового осетра.

Такого рода расширение границ нерестовых температур приобретает значение видовой адаптации только при условии столь же значительной эвритермности эмбрионов и при наличии более совершенных способов регуляции состояния эмбрионов при вылуплении, чем это наблюдается у костистых. Механизм вылупления

эмбрионов осетровых обладает значительным преимуществом по сравнению с этим процессом у костистых рыб. Рядом работ было показано, что явление преждевременного вылупления, часто встречаемое у костистых, не наблюдается у осетровых. Это приспособление связано со свойствами железы вылупления, не реагирующей на изменение температуры и содержание кислорода в воде.

Большое значение для численности популяций имеет возможность использования нерестилищ на разном удалении от устья реки. Так, например, озимые биологические группы осетровых преодолевают очень длинные речные пути нерестовой миграции, заходя в реки летом и осенью и проводя зиму на ямах, расположенных в русле реки по пути миграции. Однако возможность освоения удаленных нерестилищ лимитируется не только энергозатратами на продвижение против течения. Освоение таких нерестилищ приобретает значение видовой адаптации только при условии благополучного перенесения «голодного ската» молодь при катодромной миграции. В этом отношении личинки анадромных осетровых прекрасно приспособлены к длительному скату. Так, например, личинки осетра волго-каспийского стада способны переходить на активное питание при температуре 16–18 °С на 8–9-е сутки после вылупления.

Приспособление против истощения при скате осуществляется у осетровых благодаря способности клеток паренхимы печени и клеток каемчатого эпителия накапливать значительные количества жира в период желточного питания. Ранняя полифагия способствует более полному использованию кормовой базы и, следовательно, лучшему выживанию молоди в самый ответственный период жизни. В случае использования нерестилищ недалеко от устья рек молодь осетровых на ранних этапах онтогенеза попадает в условия повышенной солености воды и потому имеет адаптацию к ранней эвригалинности. При этом в разных популяциях осетровых скат в море происходит на самых разных этапах: от постэмбрионов до неполовозрелых особей в возрасте 3–4 лет. Таким образом, осетровые обладают всей суммой признаков, определяющих состояние биологического прогресса вида.

Разорванность ареала, которую сторонники регресса осетровых принимали в качестве одного из аргументов, оказалась вызванной интенсивным промыслом этих чрезвычайно ценных видов. Во время нерестового хода эти рыбы собираются в небольшие

группы, что облегчает их промысел и способствует перелову. Следовательно, разорванный ареал осетровых обуславливается не конкурентными отношениями с костистыми, а несовершенным, нерегулируемым промыслом. При этом исчезали целые популяции, как это было с атлантическим осетром *A. Sturio*, еще в начале XX в. в большом количестве населявшим реки Западной Европы.

Изучение видовых адаптаций осетровых позволило Н.Л. Гербильскому доказать сначала теоретически, а потом и практически, что осетровые находятся на стадии биологического прогресса и, следовательно, оказалось оправданным искусственное воспроизводство этих ценных видов.

Система видовых адаптаций, разработанная Н.Л. Гербильским для доказательства биологического прогресса осетровых, не утратила своей значимости с решением этой конкретной задачи. Наоборот, она приобрела ещё большее самостоятельное значение как основы аналитического метода изучения биологических систем.

Для решения основной задачи рыбоводства – повышения численности важнейших промысловых рыб – в соответствии с этой методологией необходимо рассматривать по отдельным элементам биологию культивируемых объектов, выявлять, на каком этапе, какая адаптация не реализуется полностью, и соответствующими биотехническими приемами устранять факторы, лимитирующие рост численности видов.

Рассмотрим в этом плане жизненный цикл лососевых. Возвращающиеся на нерест лососи в устье и предустьевом участке реки создают довольно большие скопления. В местах образования скоплений непременно появляются хищники, которые этими лососями питаются. Там выставляются ставные невода промышленного лова. Естественно, что административными или организационно-хозяйственными методами можно сократить истребление на этом этапе. Далее лососи поднимаются вверх по реке к нерестилищам. В верховьях рек могут быть завалы из деревьев, перекрывающие рыбам проход. Обычными мелиоративными мероприятиями можно ликвидировать этот лимитирующий фактор.

Рыба подошла к нерестилищам. Например, кета нерестится в местах выхода грунтовых вод. Ясно, что такие нерестилища очень ограниченные. Какие действия могут быть предприняты в этом случае? Ясно, что требуется искусственно создать условия для раз-

множения. Нерест у кеты происходит на гравелистом грунте. На песчаном грунте она нереститься не может, так как вылупившиеся постэмбрионы не смогут выбраться из плотного песчаного грунта. Размер грунта четко коррелирует со скоростью потока. Чем меньше скорость, тем мельче частицы грунта. В верховьях рек бывает более высокая температура воды, благоприятная для эмбриогенеза, но из-за высокой скорости потока на дне крупные камни, в которых нерест невозможен. В этом случае делают бетонные каналы с удлиненной траекторией (зигзаги), рис. 1, в которых скорость потока будет соответствовать потребностям лосося. Уложить на дно трубы с отверстиями, засыпать нужного размера гравием – и нерестилище готово. Если этот канал снизу перекрыть сеткой и подавать молоди искусственный корм, то это будет уже нерестово-выростной канал.



Рис. 1. Нерестовые каналы для лососевых на Weaver Creek реки Фрезер (Британская Колумбия, Канада), Bailey, 1975

Другой вариант – в малых реках Канады используют для этих целей гравийные инкубаторы, которые могут быть изготовлены из бакелитовой фанеры (рис. 2). Схема гравийного бокса идентична схеме японского инкубатора типа «Бокс» (рис. 3). Различие заключается в размере, так как гравийный инкубатор значительно боль-

ше. Кроме того, в японский «Бокс» просто загружается икра, а в гравийный бокс закладывается нужный для данного лосося гравий, между слоями которого распределяется икра. То есть гравийный инкубатор в гораздо большем объеме имитирует лососевый нерестовый бугор.

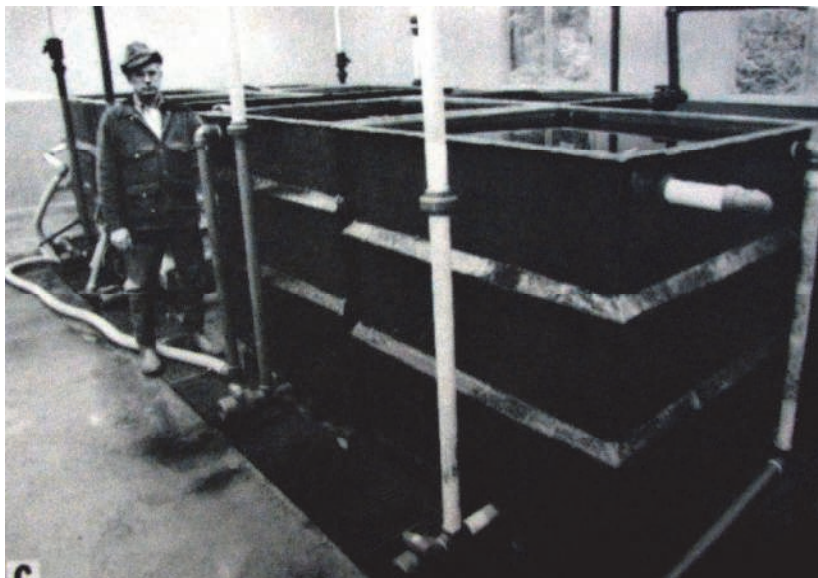


Рис. 2. Гравийный инкубатор в США (Bailey, 1975)

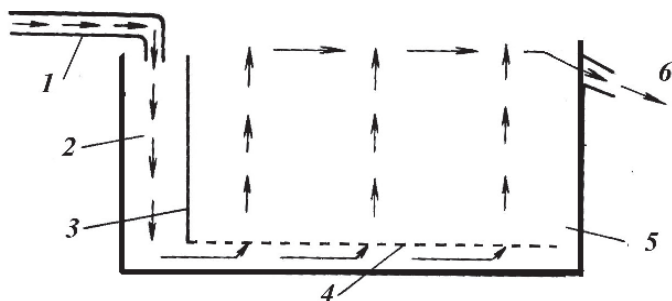


Рис. 3. Схема гравийного инкубатора: 1 – водовод; 2 – приемный отсек; 3 – внутренний корпус; 4 – сетка; 5 – инкубационная ёмкость; 6 – перелив

Третий вариант – строительство рыбоводного завода, где весь процесс эмбриогенеза проходит под контролем человека. Для фи-тофильных рыб при дефиците растительности, создают искусст-венные нерестилища из веток хвойных деревьев. Бывает, что лосо-си отложили икру во время большой воды. К зиме уровень воды понижается, и икра может погибнуть. Зная ситуацию, несложно найти выход – сделать хотя бы временный подпор воды с помощью мешков с песком.

Эмбриогенез закончен, и поднявшейся на плав молоди требу-ется корм. Река имеет определенную рыбопродуктивность и, если воспроизводим виды с продолжительным пресноводным периодом жизни, кормовая база реки становится основным лимитирующим фактором. Зная это, нетрудно найти мероприятие, позволяющее снизить влияние этого фактора: подкармливать молодь искусствен-ным кормами. В непроточных водоемах повысить рыбопродуктив-ность можно обыкновенным удобрением водоемов.

Таким образом, выявляя на каждой конкретной популяции факторы, лимитирующие увеличение её численности, всегда можно определить мероприятия, ограничивающие влияние фактора, лими-тирующего численность популяции.

В результате системного анализа были построены схемы кор-релятивных связей многих видовых адаптаций, позволяющие ре-шать важнейшие рыбохозяйственные и, прежде всего, рыбоводные задачи. Так, на рис. 4 приведена простейшая схема коррелятов, имеющих ведущее значение при переходе рыб в нерестное состоя-ние. Согласно этой схеме, рыба может перейти в нерестное состоя-ние лишь при наличии всех условий, указанных в схеме. Нормаль-ное развитие (созревание) гонад может происходить при подходя-щих температуре, скорости течения воды, грунте и наличии поло-вого партнера.

С учетом описанных особенностей могут планироваться рыбо-водные мероприятия; садки для выдерживания производителей должны быть установлены в местах, близких по гидрологической характеристике к нерестилищам, имеющим необходимые для дан-ного вида субстрат, скорость течения воды и температуру. Чтобы соблюсти фактор обязательного присутствия партнера, производи-телей содержат в садках совместно, а перед получением половых продуктов рассаживают в разные садки, но при этом самцы долж-ны быть выше по течению, так как у рыб обоняние развито лучше, чем зрение, а запахи хорошо переносятся током воды.

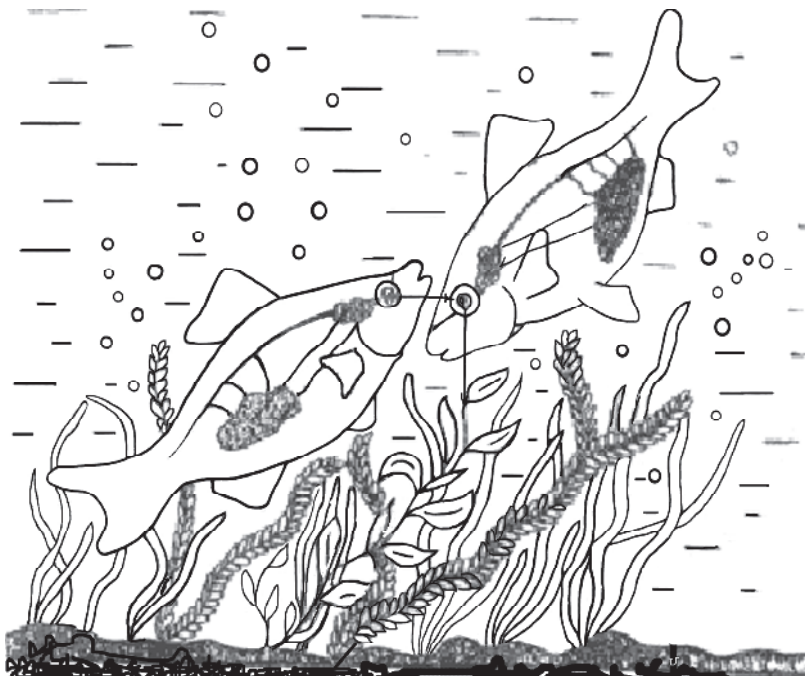


Рис. 4. Схематическое изображение системы коррелятов, обеспечивающих переход рыбы в нерестное состояние (Гербильский, 1965)

Систематизация видовых адаптации важнейших промысловых рыб позволяет оценить приспособительные возможности видов и рационально их использовать для рыбного хозяйства.

Таким образом, аналитический метод изучения биологических систем, примененный отечественными ихтиологами-рыбоводами, является крупным методологическим достижением нашей науки, открывающим большие возможности перед практикой рыбоводства.

Глава 2. ВНУТРИВИДОВАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

Вид можно считать находящимся в состоянии биологического прогресса, если ареал его достаточно широк. В пределах ареала условия среды не могут быть однородными. Не может быть двух одинаковых рек. Даже в одной реке, в разных притоках, в разные сезоны года условия различаются. Эти различия не могут не отразиться на рыбах, обитающих в них.

Строение рыб, их морфология, физиологические и экологические свойства не могут быть конгломератом случайных признаков. Все они являются производными от окружающей среды. Каждый признак связан с определенной функцией, способной меняться, как в онто-, так и в филогенезе. Каждый морфологический или физиологический признак управляется сложной системой, в которую входят гены и их «исполнительные механизмы» – гормоны, ферменты, обуславливающие определенные взаимосвязи с окружающей средой. Большинство ферментов, гормонов имеют множественную природу, кодируются множественными генами и при этом имеют большой «запас прочности», обеспечивающий возможность функционирования в большом диапазоне изменчивости факторов внешней среды. Эта способность обеспечивает устойчивость вида, его эврибионтность.

Каждая особь, в том числе и у рыб, имеет большое количество мутаций по отдельным признакам (генам). Наиболее полно эта изменчивость проявляется на белках. По морфологическим признакам такая изменчивость далеко не всегда может быть выявлена среди модификационной изменчивости – ненаследственной взаимосвязи с окружающей средой. Известно, например, что у человека только на глобине – белковой основе гемоглобина – обнаружено свыше 300 мутаций, из которых только единицы нарушают функцию этого белка. Каждый белок имеет большую степень свободы в замене аминокислотных оснований полипептидных цепей, не приводящих к нарушению функции этого белка. Если же нарушения существенны или затрагивают «чувствительные» участки белковых молекул, то такой белок перестает выполнять возлагаемые на него функции, что приводит к заболеваниям или элиминации особей. Таким образом, происходит очищение генофондов организмов от

летальных особей. Для того чтобы этот процесс мог пройти быстрее, иногда используют близкородственное скрещивание, выводящее гетерозиготные летальные аллели в гомозиготное состояние. Таким образом, в природе поддерживается определенная биологическая стабильность.

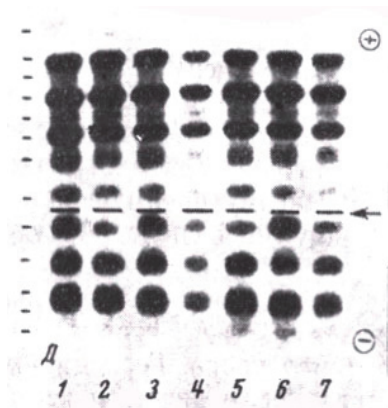


Рис. 5. Электрофореграммы гемоглобинов горбуши в крахмальном геле (Алтухов, 1983)

Накопление в организме мутаций, наряду с отбором, приводит в филогенезе к накоплению многокомпонентных белков (рис. 5), выполняющих сходную функцию, но по-разному реагирующих на факторы среды. При изменении условий окружающей среды многокомпонентная структура белков позволяет легче адаптироваться особям, для которых они характерны.

Разнокачественность на рыбах может быть выявлена как на молекулярном уровне, так и на организменном с помощью общепринятых методов морфометрии и других особенностей биологии. Так, Л.С. Берг (1874-1950) выявил разнокачественность у лососевых. У благородного лосося им выделены «яровые» и «озимые» расы. Озимыми он назвал лососей, заходящих на нерест в реку в предшествующий нересту год. Яровыми – лососей, заходящих в реку в год нереста. Сначала Л.С. Берг полагал, по аналогии с яровыми и озимыми хлебными злаками, что подобная временная дифференциация вызвана необходимостью для озимых более низкой, по сравнению с яровыми, температурой воды для созревания половых продуктов: «Аналогично и озимые формы лососей и вообще озимые формы рыб требуют для созревания икры и молок пребывания в более или менее холодной речной воде в течение нескольких месяцев. Яровые расы не нуждаются в этом или, во всяком случае, нуждаются не в такой холодной речной воде»¹. В дальнейшем накопленная информация по закономерностям гаметогене-

¹ Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – М.: Л., 1948. – С. 213.

за показала, что это предположение Л.С. Берга было ошибочным, но понятия «озимые» и «яровые» сохранились для обозначения популяций, заходящих на нерест в год или накануне года нереста.

У проходных рыб, заходящих на нерест в реки в год нереста, также выявлены временные структуры: летние и осенние, осенние и зимние расы, различающиеся сроками нереста. Как правило, различие в популяциях, заходящих на нерест в разные сезоны года, не ограничивается сроками миграции и нереста. Всегда эти популяции различаются и рядом других биологических характеристик. Так, различия между летней и осенней амурской кетой оказались настолько велики, что позволили Бергу выделить осеннюю кету в самостоятельную расу *Oncorhynchus keta infraspecies autumnalis*. У камчатской нерки подобным образом выделена летняя нерка оз. Азабачьего – *O. Nerka infraspecies azabatch* (Берг, 1948). Н.Л. Гербильский выделил четыре экологические группы куриного осетра, заходящего на нерест в р. Кура в разное время и в разном физиологическом состоянии (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика экологических групп куриного осетра

Название биологической группы	Время захода в Куру	Состояние половых желез в период захода	Время нереста	Предполагаемые места нереста	Нерестовая температура, °С
1	2	3	4	5	6
Ранний яровой осетр	Февраль–первая половина мая. Основной ход в апреле	Завершенная IV стадия. Икринки конечных размеров. Жировая ткань яичника не видна. Сперматогенез закончился	Май	Нижние участки нерестовой зоны	13–15
Озимый осетр летнего хода	Июнь–июль и часть августа	Жировой осетр. Икринки далеко не достигли конечных размеров. Мощное развитие жировой ткани в яичниках и семенниках	Апрель–часть мая	Верхние участки нерестовой зоны	12–15

1	2	3	4	5	6
Яровой осетр осеннего хода	Часть августа–сентябрь	Завершенная IV стадия. Жировая ткань яичника не видна	Октябрь–ноябрь	Самые нижние участки нерестовой зоны	17–12

В основе возникновения внутривидовых биологических групп лежат сдвиги в сезонном цикле воспроизводительной системы, происходящие в процессе изменения требований при прохождении стадий развития половых клеток и при переходе в нерестовое состояние (Гербильский, 1961).

Биологическая сущность образования сезонных рас заключается в обеспечении более полного использования нерестовых площадей и удлинения нерестового сезона. Озимые расы, как правило, заходят в реки с незрелыми половыми продуктами задолго до начала нерестового сезона, что позволяет им осваивать более удаленные от устья реки нерестилища, куда яровые заходить не могут.

Осенняя кета Амура может заходить в реки раньше летней и с менее зрелыми половыми продуктами, что позволяет ей осваивать нерестилища за 1,0–1,5 тыс. км от моря. Особенности условий размножения накладывают отпечаток на другие признаки этих популяций: осенняя кета для обеспечения протяженного энергоемкого миграционного пути накапливает гораздо больше жира, имеет большие размеры, чем летняя, и т.д.

В пределах одной расы в различных водоемах могут быть также существенные различия. Осенняя кета Амура и рек Сахалина различаются многими чертами биологии: размер икринок амурской кеты почти в два раза меньше икринок сахалинской, а плодовитость соответственно больше.

С применением новых, более тонких методов выявления внутривидовой изменчивости, в особенности с применением электрофореза, позволяющего выявлять разнокачественность белков как маркеров генов, удалось показать разнообразие адаптивной изменчивости белков и выявить сложную внутривидовую структуру ценных видов рыб.

Одним из показательных примеров такого рода исследований может быть изучение популяционной структуры нерки оз. Азабачьего группами ученых под руководством Ю.П. Алтухова и С.М. Коновалова. Озеро Азабачье находится в бассейне р. Камчатка, примерно в 30 км от устья. Длина озера – 13 км, ширина – 7,7 км, средняя глубина – 17 м. Само озеро, ручьи и реки, впадающие в него, являются хорошими нерестилищами нерки (рис. 6). В бассейне озера имеется две расы: весенняя и летняя. Расы различаются не только по морфологическим признакам, например, длине и весу тела, но даже и по расположению нерестилищ. Как видно из рис. 6, весенняя раса предпочитает речные, ключевые нерестилища, в то время как летняя – озерные. В пределах двух рас авторы выделяют 27 элементарных популяций, которые назвали субизолятами. Внутри них существуют экологические группировки, различающиеся типом питания (рис. 7). Каждый субизолят изучался как по морфологическим признакам, так и по биохимическим. В качестве биохимического метода использовался электрофорез – разделение белков по электрическому потенциалу и размеру молекул в специальных пористых средах. Белковые молекулы движутся под воздействием электрического поля в направлении противоположного заряда.

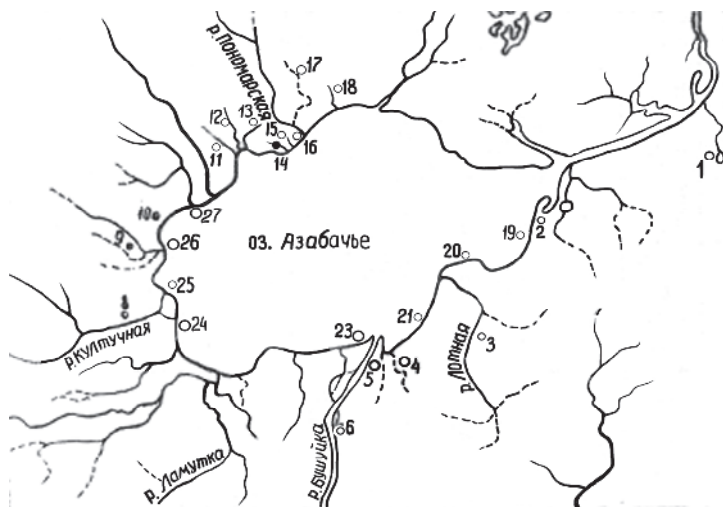


Рис. 6. Распределение исследованных нерестилищ нерки в бассейне оз. Азабачьего (Коновалов, 1981): – субизолят; 1–18 – нерестилища весенней расы нерки; 19–27 – нерестилища летней расы

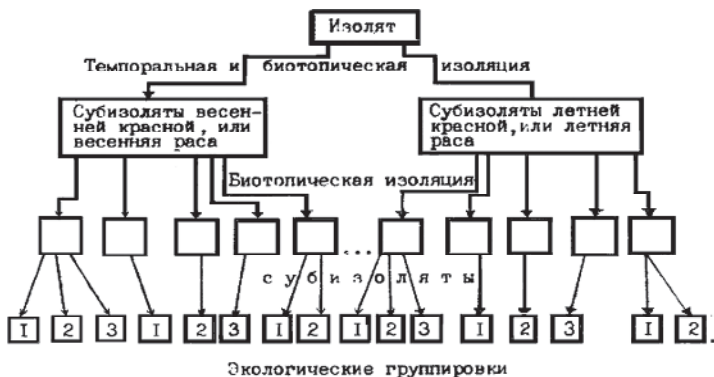


Рис. 7. Структура изолята красной оз. Азабачьего (Коновалов, 1971)

Более мелкие молекулы с большим электрическим потенциалом в таких средах (гелях) продвигаются за определенный промежуток времени значительно дальше, чем молекулы большего размера и с меньшим электрическим потенциалом. Таким образом, при окрашивании специфичными красителями получают хорошо различимые фракции белков в виде цветных полос (см. рис. 5).

Эти фракции в большинстве случаев характеризуют генетическую изменчивость: наличие либо отсутствие того или иного структурного гена или существование аллелей в генетическом локусе, так как один ген может кодировать лишь одну полипептидную цепь. Таким образом, изменчивость по подвижности фракций белка в электрическом поле может считаться генетической изменчивостью. Исключение составляют лишь фракции, управляемые регуляторными генами. В этом случае наличие и концентрация фракции определяются активностью генов.

Результаты исследований популяционной изменчивости по биохимическим признакам приведены на рис. 8. Изменчивость фосфоглюкомутазы у популяций нерки весенней и летней рас достаточно велика, а в популяции как целом этот параметр достаточно стабилен.

Анализ большого конкретного материала по этому вопросу позволил Ю.П. Алтухову (1974) сделать следующие выводы о возможности вычленения у разных видов, безотносительно к их экологии, двух уровней популяционной организации. Во-первых, популяционных систем, в значительной мере независимых, подразделенных популяций и, во-вторых, связанных более элементарных популяций, являющихся структурными компонентами таких систем.

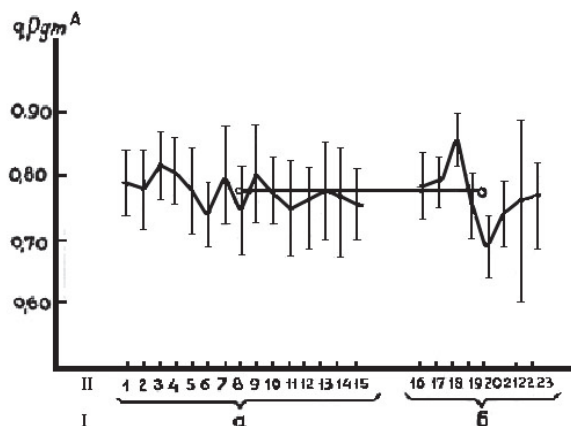


Рис. 8. Пространственная изменчивость генов фосфоглюкомутазы весенней (а) и летней (б) рас нерки как целого (светлые кружки) в сравнении с изменчивостью по элементарным популяциям (черточки с доверительными интервалами). Римскими цифрами обозначены качественно различные уровни популяционной структуры (Алтухов, 1974)

Наличие изменчивости в элементарных популяциях обеспечивает высокий уровень гетерогенности, необходимый для повышения жизнестойкости популяции и вида в целом. В противном случае, т.е. при высоком уровне гомозиготности, будет господствовать инбридинг с соответствующим снижением жизнестойкости.

Для обеспечения гетерозиготности, необходимой для существования вида в природе, кроме сложной популяционной структуры существует немало иных механизмов. Например, в пределах рода *Oncorhynchus* существуют виды со сложной возрастной структурой (все виды, кроме горбуши), т.е. нерестящиеся в возрасте 3, 4, 5 и т.д. лет, и горбуша, имеющая простейшую возрастную структуру – все особи этого вида нерестятся на втором году жизни (за редким исключением встречаются нерестовые особи в возрасте 0+).

Для поддержания необходимого уровня гетерозиготности и соответственно гетерозиса у видов со сложной возрастной структурой происходит смешение поколений в пределах географического изолята, т.е. половыми партнерами могут быть особи из разных поколений, например, самка возрастной группы 3+, а самец 4+ или в иных сочетаниях. Эти виды, как правило, имеют хорошо выраженный хоминг – инстинкт возврата в родные реки. Горбуша, нерестящаяся в одном возрасте, не может поддерживать свой гетеро-

зис за счет смешения поколений, и при 100%-м хоминге она перестала бы существовать из-за накопления летальных мутаций. В этом случае единственный способ существования вида обеспечивается за счет ухудшения хоминга и смешения географических популяций. Таким образом, даже у довольно близких видов одного рода гетерогенность популяций поддерживается разными способами, но во всех случаях гетерогенность, разнокачественность являются показателями устойчивости популяций.

Исходя из изложенной информации о гетерогенности как основы стабильности популяций, видимо, имеющей универсальный характер, могут рассматриваться различные рыбохозяйственные, в том числе, и рыболовные проблемы.

Биологические особенности горбуши, в частности, её менее выраженный хоминг, следует учитывать при выполнении акклиматизационных работ. При акклиматизации горбуши в бассейнах Северного и Баренцева морей можно предполагать, что она распространится по побережью в другие районы, поэтому следовало планировать и осуществлять эти работы совместно с другими странами на сопредельных территориях, тем более что более мягкий климат у побережья Скандинавских стран мог вызвать смещение культивируемых популяций в их сторону.

Исходя из принципа обеспечения устойчивости промысловых, в том числе и культивируемых популяций, за счет поддержания их гетерогенности может быть рекомендован «...единый принцип ведения рационального рыбного хозяйства: распределять усилия по всем элементарным популяционным единицам, слагающим структуру поддерживаемых стад» (Алтухов, 1974), т.е. промыслом изымать равномерно из всех элементарных популяций, чтобы не нарушать эту популяционную структуру, а при воспроизводстве культивировать большее количество элементарных популяций, чем обеспечивается большая адаптивная пластичность видов, особенно в новых для них условиях (водоемах). При этом нельзя забывать, что каждая из них имеет свой эволюционно сложившийся оптимум, определенный предшествующей эволюцией и связанный с местом данной популяции в современной экологической системе. Поэтому только знание этой зоны устойчивости системы позволит рационально использовать популяцию, планировать рыболовные и акклиматизационные работы.

Глава 3. АДАПТАЦИИ, СВЯЗАННЫЕ С РАЗМНОЖЕНИЕМ

В результате продолжительной эволюции у рыб выработались различные приспособления, обеспечивающие размножение и поддержание определенной численности в разнообразных условиях среды. Эти приспособления могут быть на уровне популяций или видов и иногда могут расцениваться как видовые признаки. Адаптации размножения рыб в настоящее время достаточно полно изучены и по праву составляют основу теории рыбоводства.

3.1. Типы нерестовых популяций² и их роль в воспроизводстве рыбных запасов

Нерестовая часть популяций хозяйственно ценных видов рыб обладает адаптивной способностью, обеспечивающей поддержание определенной численности стада для данного региона. Одним из таких адаптивных механизмов можно считать возрастную структуру нерестовой популяции. У разных видов эта структура может быть различна, специфична в определенных пределах для каждого вида и в то же время может изменяться в связи с изменением условий жизни. Г.Н. Монастырский (1949, 1953), анализируя структуры нерестовых популяций рыб, выделил в них три типа.

Первый тип – это популяция, у которой отсутствует повторно нерестующие и старые, потерявшие способность размножаться, особи. Все половозрелые особи после первого размножения погибают. К этому типу относятся дальневосточные лососи, некоторые бычки, миноги. В пределах этого типа существенные различия наблюдаются не только в размерах, при которых рыбы достигают половой зрелости, но и в возрастной структуре впервые созревающих рыб. Бычки (*Aphia*, *Bethophitus*), горбуша достигают половой зрелости все в одном возрасте, а большинство дальневосточных лососей имеют различный возраст созревания. Так, у кеты обычно нерестовое стадо состоит из рыб в возрасте от 2+ до 7+, у красной –

² «Нерестовые популяции», описанные Г.Н. Монастырским, по современным представлениям, являются лишь временными нерестовыми скоплениями и совершенно не подходят под понятие «популяция», однако точного определения этих скоплений еще не сложилось, поэтому считаем возможным сохранить терминологию, принятую Г.Н. Монастырским.

от 3+ до 6+ и т.д. Большая разница в возрастной структуре популяций обуславливает различную стабильность популяций. Стадо горбуши может исчезнуть полностью при нарушении в одном нерестовом сезоне условий нереста. Единственная возможность восстановления популяции горбуши в этом случае – заход в данную нерестовую реку особей других популяций. Такая возможность становится реальной у горбуши благодаря слабо выраженному хомингу. Для кеты и других лососей со сложной возрастной структурой нужно значительно больше неурожайных поколений, чтобы популяция перестала существовать. В то же время рыбы, у которых половая зрелость наступает в более раннем возрасте, могут компенсировать большую гибель половозрелой части стада. Так, по данным «Нива» (Neave, 1953), стадо горбуши может выдерживать изъятие более 60 % половозрелых особей без сокращения численности потомства, а стадо кеты – около 50 %.

Второй тип нерестовой популяции состоит как бы из пополнения, т.е. впервые нерестующих рыб, так и рыб повторно нерестующих, а иногда и рыб старых, потерявших способность к размножению. Как указывает Г.Н. Монастырский (1953), ссылаясь на А.А. Махмудбекова (1947), в стаде каспийского пузанка попадают старые особи размером до 34 см в возрасте 10 лет, потерявшие способность к воспроизводству. Характерной особенностью этого типа нерестовой популяции является, по Монастырскому, то, что в нерестовом стаде относительная величина пополнения больше остатка. К рыбам этого типа нерестовой популяции относятся каспийские сельди, атлантический лосось и ряд других видов рыб. Остаток у волжской сельди составляет 5,1–14,6 % нерестового стада.

Третий тип нерестовой популяции характеризуется преобладанием остатка над пополнением. У рыб этой группы, как правило, время полового созревания растянуто, структура остатка часто весьма сложна. Остаток состоит как из рыб нерестующих каждый год, так и из рыб, пропускающих один или несколько нерестовых сезонов, например, многие осетровые, таймени. У рыб с популяцией этого типа часто довольно большой процент составляют старые рыбы.

Соотношения между пополнением и остатком непостоянны, у некоторых популяций величина остатка изменяется настолько сильно, что наступает переход нерестовой популяции из третьего типа во второй. Это можно видеть на примере волго-каспийского леща, что отчетливо показал К.П. Танасийчук (1959). По его дан-

ным, за период 1933–1953 гг. у волго-каспийского леща только в некоторые годы остаток превышал пополнение. Наибольший остаток был в 1947 г. (65,7 % всего улова за этот год); наименьший – в 1934 и 1955 гг. (12,3 и 9,6 %). За исключением этих крайних величин остаток колебался в пределах 25–59 %. Улов леща в 1933–1955 гг. составил в среднем 446 тыс. ц, из которых пополнение составило 270 тыс. ц (60 %), остаток – 175 тыс. ц (40 %), суммарно за 23 года было добыто 10 261 тыс. ц, или за счет пополнения – 6 234 тыс. ц и за счет остатка – 4 027 тыс. ц. Этот пример наглядно показывает весьма существенное значение остатка (повторно нерестующих рыб) для воспроизводства волго-каспийского леща. При переводе всего стада этого леща только на искусственное разведение сохранение остатка было бы невозможным или потребовало бы дополнительных усилий.

Г.Н. Монастырский считал, что промысел не влияет на переход нерестовой популяции, например, из третьего типа во второй, с чем нельзя согласиться. Чрезмерная интенсификация промысла всегда приводит к омоложению стада, сокращению количества повторно нерестующих особей. Ослабление интенсивности промысла может привести к накоплению старших (повторно нерестующих) возрастных групп. У семги и балтийского лосося остаток вторично (и более) нерестующих особей сокращается главным образом вследствие интенсивности промысла.

В.Н. Майский (1953) указывал, что стадо самок осетровых Азово-Донецкого района состоит из большого числа возрастных групп: от 7–8-годовалых до 20–25-годовалых (у белуги), и остаток преобладает над пополнением. Но перелов или вступление мощного поколения может нарушить эту структуру. Омоложение стада осетровых под влиянием промысла наблюдается и в Каспийско-Куринском районе, которое произошло в результате зарегулирования стока Волги, Куры, Терека, Урала. Условия нагула осетровых в Каспии вполне благоприятны. Ограничивающим фактором в воспроизводстве запасов осетровых является размножение и речной период жизни осетровых. Прекращение повторного нереста при искусственном воспроизводстве у осетровых приведет к тому, что нерестовая популяция (по существу, промысловое стадо осетровых) постепенно будет переходить из третьего типа во второй, а при недостаточном регулировании промысла – возможно и в первый. В результате промысел и воспроизводство осетровых посте-

пенно будут переходить на использование рыб, впервые идущих на нерест, т.е. на использование только пополнения. Изменение нерестовой популяции, перевод нерестового стада осетровых на Волге и других реках с многоразового на одноразовое икротечение не будет целесообразной мерой ни с биологической, ни с хозяйственной сторон. Промысел лишится более крупных упитанных белуг, осетров и севрюг, снизится количество и качество икры, так как ***качество икры впервые нерестующих полициклических рыб гораздо хуже повторно нерестующих***. В карповодстве впервые нерестующих самок даже не рекомендуется использовать в рыбоводном процессе. К тому же использование популяций полициклических видов, перешедших в первый тип, если дойдет до этого, чревато тем, что неудачное воспроизводство в одном сезоне может поставить под угрозу существование всего промыслового стада.

Для получения половых продуктов от производителей рыб, относящихся к разным типам нерестовых популяций, применяются различные методы. Самок лососевых, относящихся к первому типу нерестовых популяций, перед взятием икры забивают и вскрывают брюшную полость, что существенно упрощает рыбоводный процесс.

У популяций 2-го и 3-го типов нецелесообразно забивать производителей, особенно впервые нерестующих. В этом случае икру и молоки берут отцеживанием, например, у форели, благородного лосося, рыб амурского комплекса.

Для производителей второй, третьей нерестовых групп целесообразно применять естественное размножение, особенно для порционно нерестящихся видов. Рыбоводные мероприятия при этом могут быть направлены на обеспечение условий для нереста и эмбриогенеза. В этом плане могут быть полезны нерестовые, нерестово-выростные каналы, искусственные нерестилища иного типа.

3.2. Теория экологических групп рыб

Наиболее уязвимыми периодами в онтогенезе рыб являются период эмбрионального развития и ранний период жизни молоди. Чаще всего именно на этих этапах происходит гибель до 80, а в некоторых случаях – и до 100 % поколения ценных промысловых рыб. Естественно, что каждый вид приспосабливается своими методами для обеспечения продолжения рода. В противном случае они бы давно перестали существовать. Одним из уникальных при-

способлений видов, обеспечивающих эти условия, можно считать разнообразие экологической приспособленности для нереста. Это явление было довольно подробно в свое время изучено С.Г. Крыжановским (1948) и носит название «теория экологических групп рыб». Автор теории подчеркивает, что приспособления рыб к условиям размножения и развития отражают в себе не только существенные экологические моменты эмбрионального периода, но также существенные моменты всех остальных периодов жизни. Они накладывают печать на биологию взрослых рыб, определяют характер миграций, возможности переселения и пределы распространения рыб.

В эмбриональном периоде жизни рыб основными факторами являются температура, кислород, уровень воды. Все остальные факторы, а их довольно много, в той или иной степени налагаются на основные. В этих условиях способы и сроки нереста рыб определяют условия дыхания, скорость обменных процессов и особенности защиты от врагов и тем самым в значительной степени определяют природу адаптивного развития рыб, их размножения и эмбриогенеза. В этом заключаются экологические закономерности распространения и существования рыб.

Пониманию открытых закономерностей помогает распределение рыб по экологическим группам, сделанное С.Г. Крыжановским. Такое распределение сделано на основе предпочитаемого теми или иными видами рыб нерестового субстрата: литофильные – откладывающие икру на камни; псаммофильные – откладывающие икру в песок; фитофильные – откладывающие икру на растения; пелагофильные – мечущие икру в толщу воды, и остракофильные – откладывающие икру в раковины моллюсков. При распределении рыб на эти группы имеют в виду не только нерестовые адаптации рыб, но, в большей степени, общую приспособленность вида к определенным условиям среды. Так, лососевые обитают в быстрых горных реках, где отсутствуют иловые отложения с большим количеством разлагающейся органики. В таких водоемах лососевые закапывают икру в грунт, где она защищена от врагов и в то же время хорошо омывается водой, богатой кислородом, что обеспечивает ей благоприятные условия эмбриогенеза и соответственно процветания вида.

В то же время в слабопроточных водоемах на дне содержится большое количество ила, и даже в придонных слоях воды всегда

ощущается дефицит кислорода. Икра, отложенная в такой грунт, неминуемо должна погибнуть. В таких случаях успех эмбриогенеза может быть обеспечен либо откладыванием икры на водоросли, т.е. как можно выше от дна за пределами зоны дефицита кислорода, как это делают фитофильные рыбы (каarp, карась, сазан), либо в толщу воды – пелагофильные рыбы (амурский комплекс рыб: белый и черный амур, белый и пестрый толстолобики).

Далеко не всегда виды рыб, связанные общностью происхождения, относятся к одной экологической группе. Особенно это касается пресноводной ихтиофауны. Так, карповые относятся к шести экологическим группам. Сомовые и вьюновые – к двум экологическим группам. Остальные – более однообразны. Анализом ихтиофауны, проведенным Г.В. Никольским (1974), показано, что ихтиофауна пресноводных водоемов произошла, по крайней мере, от 12 фаунистических комплексов, имеющих различную давность происхождения. Таким образом, экологическая гетерогенность карповых объясняется их происхождением от различных фаунистических комплексов.

С.Г. Крыжановский указывал на существенные различия между пресноводными и морскими фаунистическими группами. Типично пресноводные группы ихтиофауны не имеют аналогов, за исключением живородящих, в морских группах и отражают специфику экологии в водоемах различного типа. В пресных водоемах могут процветать виды литофильные, псаммофильные, прячущие икру в грунт, фитофильные и индифферентные. Этому способствует хороший гидрологический режим на дне водоемов: гравийный или песчаный грунт, хорошая аэрация током воды, ничтожно малое количество врагов на дне (бычков, крабов, раков); весенние паводки, создающие благоприятную обстановку для икры и молоди рыб. Для рыб, прячущих икру в прибрежной зоне водоемов, благоприятными условиями могут считаться отсутствие сильных волнений, т.е. неподвижность прибрежного грунта, и наличие родников, необходимых для поддержания постоянного гидрологического режима.

В морях на дне обитает большое количество хищников: крабов, рыб, звезд и т.п., которые могут уничтожать кладки, личинок и мальков. В прибрежной полосе в грунте наиболее благоприятные условия для эмбриогенеза, но прибрежные грунты (песок, гравий) очень подвижны, поэтому немногие виды, главным образом с коротким циклом эмбриогенеза (корюшка, мойва), рискуют отклады-

вать в нем икру, да и то в заливах и бухтах, укрытых от сильной волны. Адаптивная эволюция морских видов шла по пути образования пелагофильных групп, а если донных, то, как правило, с охраной кладки.

Ихтиофауна пресноводных водоемов, как отмечает С. Г. Крыжановский, отличается в экологическом отношении бóльшим разнообразием, чем морская. Это объясняется, прежде всего, бóльшим разнообразием пресноводных водоемов: стоячие водоемы (озера, водохранилища), в которых могут успешно развиваться фитофильные, пелагофильные, делающие норы, виды. В водоемах проточных, но с медленным протоком могут развиваться фитофильные, псаммофильные, индифферентные виды. В водоемах с быстрым течением (горных реках) могут успешно размножаться только литофильные виды.

Различия в ихтиофауне рек, как и сходства, зависят от сущности всей экологической обстановки рек, поэтому изменения в составе экологических групп носят закономерный характер. Так, при сравнении рек северных бассейнов Европы и Азии обнаруживается повышение количества литофильных рыб в направлении с запада на восток. Виды семейства сиговых постепенно замещают как литофильных карповых, так и фитофильных рыб вообще. С.Г. Крыжановский указывал, что в наибольшей степени при этом убывают фитофильные, т.е. теплолюбивые, размножающиеся поздней весной или летом виды. Эти изменения соответствуют общим закономерностям изменений экологических условий рек и в какой-то мере отражают различия климатов. Экологические группы распределяются по зонам течения рек не равномерно и безразлично, а в определенном порядке, отражающем природу приспособлений рыб.

Высокогорная зона рек характеризуется экологическим однообразием и бедностью видового состава, населяющих ее рыб. Ей свойственны литофильные – лососевые, прячущие икру в грунт, и псаммофильные – гольцы, откладывающие икру на песок.

Ниже по течению появляются литофильные *Leuciscinae* и псаммофильные пескари. Равнинные зоны рек наиболее богаты экологическими группами: фитофильными, литофильными, индифферентными, пелагофильными и др.

Горные озера заселены преимущественно литофильными, прячущими икру в грунт, рыбами. В этих озерах отсутствует

прибрежная растительность, но в грунте, благодаря низкой температуре и высокому парциальному давлению кислорода, рыба находит благоприятные условия для развития.

В равнинных (европейских) озерах преобладают фитофильные рыбы и в большей или меньшей степени отсутствуют литофильные и прочие рыбы, откладывающие икру на дно. Эта особенность является следствием загрязнения озер разлагающимися органическими отложениями и недостатка кислорода на дне.

Приспособление рыб к точно определенным условиям размножения и развития вызывает необходимость нерестовых миграций и определяет их основные черты. Поэтому нерестовые миграции отражают как специфику экологических групп рыб, так и особенности населенных ими водоемов.

Судьба отложенной икры определяется преимущественно степенью защищенности ее от врагов, обеспеченностью кислородом и температурным режимом. У рыб разных экологических групп эти условия могут быть неодинаковыми, поэтому и миграции их различны. Так, например, теплолюбивые рыбы (фитофильные карповые, охраняющий икру сом и индифферентные окуневые) находят нужную им для размножения обстановку (травянистые заросли) в устьях рек, поэтому нерестовые миграции этих рыб приурочены к весенне-летнему сезону и ограничены участками низовий рек. Но это время года и эти условия совсем непригодны для размножения холодолюбивых лососевых, поэтому миграции лососей происходят преимущественно в осенне-зимний период. В поисках каменистых перекатов эти рыбы поднимаются по рекам в самые верховья.



Рис. 9. Самец тихоокеанской иглы-рыбы со складками для вынашивания икры

Потребностями для размножения определенных экологических условий С.Г. Крыжановский объясняет происхождение анадромных и катадромных рыб. «В наши моря, – указывал он, – выселились из рек виды пресноводных семейств осетровых, лососевых, сиговых и окуневых. Только морской судак размножается в море,

т.е. сделался во всех отношениях морской рыбой. В пресные воды из морей проникли виды очень многих морских семейств – *Anguillidae*, *Clupeidae*, *Serranidae*, *Cottidae* и др. Все эти виды, за исключением угря, вполне освоили пресные воды: они не только кормятся в них, но и размножаются. Литофильные, фитофильные, псаммофильные и другие рыбы, разбрасывающие на дне икру, не могут размножаться в морях из-за обилия в них донных хищников. Все эти рыбы возникли в пресных водах и только в них обстановка для их размножения вполне благоприятна. Рыбы морского происхождения, откладывающие пелагическую икру или различно охраняющие ее, в пресных водах находят обстановку, благоприятную для размножения потому, что особенности их размножения и развития почти вполне удовлетворяют этим условиям и не вызывают необходимости значительных перестроек организма. Но немногие рыбы пресноводного происхождения, которые стали охранять икру (например, морской судак), сделались живородящими – получили возможность размножаться в море и вполне утратили необходимость возвращаться в реки. В то же время пелагофильный угорь, развивающийся в очень своеобразных океанических условиях, не находит в пресных водах нужную для размножения обстановку. Поэтому угорь, подобно большинству пресноводных рыб, переселившихся в море, сохраняет связь с исходной средой и в период размножения возвращается в нее». С.Г. Крыжановский подчеркивал, что возможность размножаться в новой среде, как и необходимость возвращаться для размножения в прежнюю, определяется не прогрессивностью или консерватизмом рыб, а соответствием основных особенностей их размножения и развития условиям новой среды.

Разработка С.Г. Крыжановским теории экологических групп имела большое значение для понимания биологии размножения, зонального распределения и других закономерностей биологии рыб, но он не мог выявить все существующие закономерности в большом многообразии рыб, поэтому впоследствии эта теория дополняется новой информацией, новыми экологическими группами. Так, установлено, что живородность, довольно часто встречающаяся у рыб, не только один из способов охраны потомства. При внутритробном развитии зародыши рыб не только дышат, но и питаются за счет материнского организма или даже за счет каннибализма. Это позволяет выделить живородящих рыб в особую экологическую группу.



Рис. 10. Самка тилапии с заполненным икрой зобным мешком



Рис. 11. Желтоголовый большерот (*Opistognathus aurifrons*), инкубирующий икру во рту

Другую особую группу составляют виды, которые выметанную икру носят с собой. К ним можно отнести иглу-рыбу – *Syngnathus schlegeli* Kaup, 1856 (см. рис. 9). В индустриальном рыбоводстве используется для культивирования тилапии, которая вынашивает икру во рту (рис. 10). Видов тилапий очень много, также много особенностей вынашивания икры. В одних случаях самка выметывает икру в специально устроенное гнездо, где самец её осеменяет, и самка забирает её в глоточный мешок, в котором икра инкубируется, и вылупившиеся мальки ещё некоторое время прячутся от опасности.

У других видов самка выметывает икру и сразу забирает её в рот. Самец выделяет сперматозоиды, которые самка захватывает в рот, где и происходит осеменение икры. У желторотого большерота (рис. 11) и других родственных видов икру вынашивают самцы.

Уникальным представляется откладывание икры горчачками в мантийную полость двустворчатых моллюсков. Для этого у самок к нерестовому периоду от-

растает специальный яйцеклад (рис. 12). Моллюски могут обитать на илистом дне, где условий для икры горчака нет, но в мантийной полости икра находит и защиту, и кислород для дыхания.

Детальное изучение морфоэкологических закономерностей развития рыб привело некоторых авторов к более дробному делению экологических групп, но целесообразность такого деления еще не достаточно доказана, поэтому на практике используется, как правило, классификация С.Г. Крыжановского.

Знание теории экологических групп рыб необходимо для понимания и правильного планирования зонального распределения различных рыб при акклиматизационных работах, для обеспечения наилучших условий размножения рыб, а при отсутствии надлежащих условий – обеспечения их за счет искусственно создаваемых условий, как это делается, например, при строительстве искусственных нерестилищ.



Рис. 12. Самка амурского горчака (*Rhodeus amurensis*) с яйцекладом, в котором видны икринки

3.3. Теория этапности развития и ее значение в рыбоводстве

Основой рационального осуществления любых рыбоводных работ является правильное понимание биологических особенностей объектов разведения в различные моменты их жизни. Это относится ко всем без исключения звеньям рыбоводства – этого сложного биотехнического процесса: стимуляции созревания производителей, получению половых продуктов, осеменению икры и ее инкубации, выдерживанию свободных эмбрионов, выращиванию жизнестойкой молоди и т.п. Требуется глубокое знание закономерностей развития объектов рыбоводства, которое может быть достигнуто лишь на правильной методологической основе. Наиболее разработанной и интенсивно развивающейся теорией, освещающей существенные закономерности развития и основывающейся на представлении о единстве организма и среды и о приспособительном характере процесса развития, считается теория этап-

ности развития, созданная В.В. Васнецовым (1946, 1948). Он показал, что все развитие рыбы представляет последовательный ряд этапов, каждый из которых отличается особенностями строения, физиологии и экологии рыбы.

Проиллюстрируем этапы развития на следующем примере: вылупившись из оболочки, свободный эмбрион, например, леща, начинает плавать и спешит подвеситься к подводной растительности. Он живет уже вне оболочки, его экология изменилась. Это новый этап его существования по сравнению с этапом развития, протекающим внутри оболочки. Но он растет и развивается, постепенно расходуя собственный желток. Через некоторое время возникает потребность в дополнительном питании внешней пищей. Отрываясь от растения, он начинает плавать и преследовать добычу – каких-либо мелких планктонных организмов, ловить их и поедать. Этот новый этап в биологии рыбы (с начала питания внешней пищей она называется личинкой) именуется этапом смешанного питания, так как личинки наряду с желтком потребляют и внешнюю пищу.

Когда собственный желток потреблен полностью, личинки переходят исключительно на внешнее питание, начиная тем самым новый этап – этап чисто внешнего питания. Особенности биологии личинки на этом этапе отвечает соответствующее строение, а, следовательно, и функция рыбы. Зачатки вновь возникающих органов и новые функции изменившихся органов появляются на границах этапов развития при переходах от одного этапа к другому, совершающихся скачкообразно. На рис. 13 продемонстрирована этапность процесса эмбриогенеза симы на примере потребления эмбрионами кислорода. Наиболее резкий подъем интенсивности дыхания эмбрионов отмечается на VII стадии развития эмбриона. А.И. Смирнов в своей монографии «Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей» (1975) так описывает эту стадию: «Этап охватывает период от начала кровообращения до формирования кардинальных вен. В начале кровообращения ток крови в сосудах слабый, эритроцитов мало, и они имеют светлую окраску. Гистохимически присутствие гемоглобина у лососей выявляется до начала тока крови (Остроумова, 1962). В условиях Тепловского завода у кеты начало кровообращения отмечалось в возрасте 45 сут, тотчас после закрытия желточной пробки. Эмбрионы имели длину от 6,5 до 7,2 мм, у них насчитывалось 65 сегментов, из которых 41 в туловище. К этому времени закладывались грудные плав-

нички. Развивающиеся зародыши двигаются все энергичнее и чаще. В течение этапа хвостовые артерия и вена удлиняются, подкишечно-желточная вена опускается ниже, число капилляров на желточном мешке увеличивается. Желточная вена смещается вниз. Постепенно количество форменных элементов в кровяных островках, расположенных вблизи внешней стороны вены, увеличивается, они сливаются и включаются в кровоток, тогда как внутренний участок сосуда постепенно запустевает. Новые капилляры образуются также за счет слияния кровяных островков (Дислер, 1957). Развивающиеся эмбрионы двигаются все энергичнее и чаще. С началом кровообращения потребление икрой кислорода по сравнению с предшествующим этапом почти удваивается...».

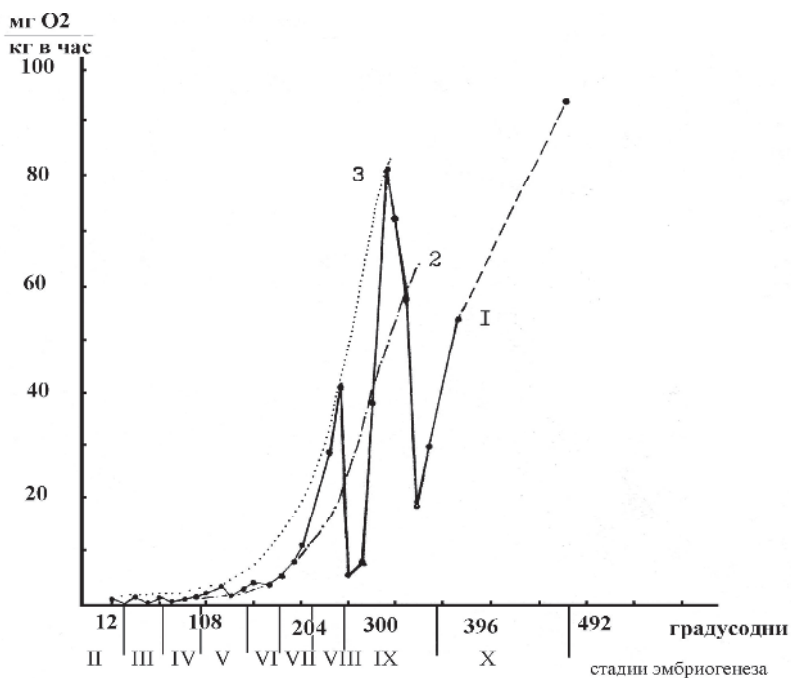


Рис. 13. Потребление кислорода эмбрионами симы: по оси ординат — количество потребленного кислорода в мг на 1 кг/ч; по оси абсцисс — градусодни и этапы эмбрионального развития; 1 — реальное потребление кислорода; 2 — среднее значение; 3 — максимальное значение для расчета расхода воды для эмбриогенеза

На VIII стадии сосу́ды эмбрионов обильно заполняются эритроцитами, имеющими ярко-красную окраску. В сосудах двух первых жаберных дуг появляются кровяные элементы, но тока крови в них ещё нет. На нашей кривой этот этап характеризуется резким снижением потребления кислорода.

На IX стадии начинается ток крови по кровеносной системе и потребление кислорода резко возрастает до определенного момента, когда из-за отсутствия работы жаберной крышки вновь сокращается потребление кислорода. С началом подвижности жаберных крышек вновь растет потребление.

Подобная этапность развития выявлена нами на кете при изучении осморегуляторной системы. Только что поднявшаяся на плав молодь кеты спокойно переносила прямой перевод из пресной воды в воду соленостью в 24 ‰. Поскольку пресная вода легче морской, молодь сразу при помещении в морскую воду плавала на поверхности, пытаясь «ввинтиться» в толщу воды, но её выталкивало на поверхность. Через короткий промежуток времени молодь адаптировалась к новой солености и свободно плавала в толще воды. Буквально через 10 дней эта молодь при прямом переводе в соленость 24 ‰ быстро вся погибла. Молодь массой около 5 г при прямом переводе в воду соленостью 33 ‰ спокойно перенесла этот процесс, что свидетельствует о влиянии этапности развития осморегуляторной системы у кеты.

Группы этапов развития, объединяющихся общим приспособлением, составляют периоды развития. На периоды развития обратили внимание исследователи в первую очередь, отметив эмбриональный, личиночный, мальковый периоды и период половой зрелости у рыб. Однако до сих пор нет определенного мнения о количестве и названиях периодов. Т.С. Расс (1946) выделяет периоды: икринки, предличинки, личинки, малька и молоди. П.А. Дрягин – периоды яйца, эмбриона в оболочке, свободного эмбриона, личинки и молоди. При этом он не делает деления периода молоди на подпериоды малька и ювильной молоди. Более правильной представляется периодизация Г.В. Никольского (1974), который считает необходимым выделять периоды яйцеклетки, эмбриона, подразделяющегося на икринки, свободного эмбриона, или предличинки, периода неполовозрелого организма, подразделяющегося на подпериоды малька и созревающего организма, взрослого организма и старости. Последняя система периодизации представляется более

полной, охватывающей развитие организма рыб от молодости до старости, однако, и она не свободна от недостатков: едва ли можно яйцеклетку считать периодом развития организма, так как индивидуальное развитие организма начинается, по крайней мере, с периода образования зиготы. Кроме того, имея подпериод предличинки, эта периодизация не имеет периода собственно личинки.

Каждому периоду развития организма свойственны какие-то, только ему присущие признаки, например, периодам эмбрионального развития присуще наличие провизорных органов дыхания. При переходе в личиночный период возникает жаберное дыхание, сохраняющее только остатки прежней дыхательной системы (кровеносные сосуды на желточном мешке). Всем этапам личиночного периода общее то, что органами движения служат плавниковые складки, малькового – отсутствие половозрелости.

Дальнейшую разработку, которая привела к углублению, уточнению некоторых ее представлений, проделал С.Г. Крыжановский. Он доказал, что в каждый момент развития, т.е. на каждой его стадии, происходят и количественные, и качественные изменения, тем самым все предпосылки для перехода на новый этап развития создаются на предшествующем этапе. Это вытекает из представления о единстве организма и среды. Каждый момент обмена веществ вызывает и количественные, и качественные изменения. Рост, который неразрывно связан с развитием, составляет его количественную сторону; он постепенен и скачкообразен именно потому, что является результатом каждого момента обмена веществ. Но получается, что развитие – процесс только постепенный. Между тем экология животного меняется в течение развития. Поэтому в пределах одного органа, одной функции и изменения происходят скачкообразно, а в пределах всего организма – постоянно, создавая представление об отсутствии скачков. Примерно так этот процесс представлял и В.В. Васнецов, показавший, что развитие от этапа к этапу происходит скачкообразно, а то, что происходит в течение этапа, он называл интервалом развития, в течение которого совершаются только медленные, постепенные, почти незаметные изменения.

В развитии теории этапности положительную роль сыграла теория экологических групп рыб С.Г. Крыжановского. Она позволила осознать приспособительный характер различных этапов у рыб. Число этапов развития, составляющих периоды развития, ока-

залось различным у представителей разных экологических групп: у щуки – три личиночных этапа развития, у литофилов – четыре, у фитофилов – шесть. У литофильных лососевых личиночный период развития, по существу, может рассматриваться как затянувшийся этап смешанного питания. У лососевых выявлен нерестовый этап развития, характеризующийся перестройкой системы адаптации этих рыб, связанной с выходом на новые, благоприятные для размножения участки водоема. При этом в онтогенезе даже молоди лососевых происходит многократная смена этапов по различным физиологическим показателям. Так, выше было показано, как меняется адаптация молоди кеты к солености среды.

Длительность развития зависит от среды: наличия необходимой пищи, химических, температурных и других условий, поэтому в различных местах одновозрастная молодь определенного вида может оказаться на разных этапах развития. Теория этапности развития уже сослужила значительную службу и открывает широкие перспективы для исследований, отвечающих запросам практики. Она должна служить научной базой при разработке самых различных рыбохозяйственных вопросов. Вместе с тем, теорию этапности развития рыб нельзя рассматривать как вполне сложившуюся, основные положения которой, сформированные при ее создании, подкрепляются и углубляются по мере накопления новых данных. Как показано выше, данные новых исследований заставляют отказаться от некоторых установок, положенных в основу этой теории.

3.4. Теория критических периодов

Отношение эмбрионов, личинок и молоди рыб к абиотическим условиям внешней среды (температуре, газовому режиму, солености, механическим воздействиям) на отдельных стадиях развития различно в связи с изменением требований зародыша. Отдельные стадии более чувствительны к резким изменениям условий среды, другие – менее. Спермии, обладающие повышенной чувствительностью к одному из факторов, восприимчивы к воздействию и некоторых других факторов.

Чтобы снизить отход икры, личинок и мальков хозяйственно ценных видов рыб, а также для получения перед выпуском в природные водоемы здоровой и жизнеспособной молоди, рыбовод должен ясно представлять, каким физиологическим закономерно-

стям подчиняется развитие личинок и мальков, каков механизм этих закономерностей и как овладеть этим механизмом, чтобы использовать его в нужном направлении.

Изучение физиологических закономерностей эмбрионального и постэмбрионального периодов развития рыб, в частности, возрастных изменений интенсивности дыхания, скорости роста, реакции на внешние воздействия, процессов морфогенеза и способов питания на разных стадиях развития, привело к следующим выводам (В.И. Олифан, 1939, 1940, 1945):

1. Раннее постэмбриональное развитие севрюги складывается из определенных периодов, различающихся по интенсивности дыхания, скорости роста, процессам морфогенеза, характеру питания.

2. При переходе организма из одного периода в другой резко изменяются: наблюдается интенсивность дыхания и роста личинок и мальков, а также усиливается чувствительность их к неблагоприятным воздействиям, что проявляется в повышении их смертности. После этих стадий усиливаются процессы морфогенеза; эти стадии были названы критическими и указано на важность для рыбоводов более близкого и углубленного их изучения.

3. В связи с тем, что на критических стадиях активность щитовидной железы у личинок резко повышается, гормон щитовидной железы является одним из основных механизмов, регулирующих развитие личинок и мальков рыб.

В последующих работах многих авторов работа В.И. Олифана подверглась тщательному анализу, и по ней было высказано много замечаний. Так, Н.Л. Гербильский и В.М. Коровина возражали против однотипности воздействия разных агентов на критических стадиях зародыша, против утверждений об одинаковой реакции на них зародыша на разных стадиях развития, а также об «антагонизме» периодов роста и дифференцировки. Т.А. Дотлаф и А.С. Гинзбург (1954) своими опытами подтвердили наличие чувствительных периодов у зародышей осетровых; однако они не согласны, что эти периоды отличаются повышенной дифференцировкой и что можно говорить о чередовании периодов роста и дифференцировки.

По В.В. Васнецову, в течение этапа морфологические изменения совершаются медленно, постепенно и носят количественный характер, но на границах этапов, на критических стадиях изменения происходят скачкообразно, представляя переход количества в качество. При этом все системы органов изменяются почти одно-

временно, и это позволяет считать скачкообразные изменения систем органов показателем наступления критических стадий в организме как едином целом. Однако этапы развития многих органов не совпадают с этапами развития органов движения и питания, на основании которых была создана теория этапности. Р.Я. Брагинская (1948) показала это на развитии мозга, а Е.А. Бабурина (1956) – на развитии глаза. Очень убедительно высказывание Н.И. Драгомирова (1953), что переломные изменения в развитии разных систем органов и отдельных органов далеко не всегда совпадают во времени и поэтому, если устанавливать этапы по морфологическим изменениям, «пришлось бы дробить онтогенез на бесконечное число малых отрезков».

С.Г. Крыжановский установил, что качественные изменения в морфологии органов происходят не только на границах этапов, но и в течение этапа, а В.Н. Беляева (1954) показала, что у личинок и мальков сазана на границах некоторых этапов изменения бывают ничтожными.

Потеряв некоторые устои в плане объяснения сущности критических периодов, теория эта сохраняет свою существенную практическую значимость. Факт, что на определенных этапах чувствительность эмбрионов, личинок и молоди резко возрастает, не требует уже дополнительных доказательств. Этот факт установлен, и рыбоведам необходимо учитывать эти критические периоды в производственной деятельности. Величина чувствительности эмбрионов и личинок может быть различна у видов различных экологических групп и даже в пределах одной экологической группы. Так, если сравнить чувствительность пелагофильных и литофильных рыб (например, лососевых), то окажется, что по отношению к свету икра пелагофильных рыб практически нечувствительна, что обуславливается ее экологией: весь эмбриогенез у пелагофильной икры проходит в толще воды при большой освещенности. Лососи прячут икру в грунт, куда свет не попадает, поэтому эмбрионы лососей чувствительны к яркому свету, т.е. у них хорошо выражен в эмбриональный период отрицательный фототаксис. Перед выходом свободных эмбрионов из нерестовых бугров у них появляется положительный фототаксис, помогающий ориентироваться при выходе из грунта. Через неделю–две после выхода из бугров у молоди вновь появляется отрицательный фототаксис, который способствует укрытию молоди (по крайней мере, у симы) в тени деревьев,

камней. Из этих убежищ молодь делает броски за дрейфующим кормом. Такая биология позволяет молоди усиленно охотиться за живой добычей и в то же время самой уберечься от хищников. Впоследствии, с началом смолтификации, этот отрицательный фототаксис вновь исчезает, позволяя молоди переходить к жизни в пелагиали.

Различия между пелагофильными и литофильными рыбами существуют и по отношению к механическим воздействиям. Пелагофильная икра может попадать в потоки воды, подвергаться воздействию волн водоема, поэтому она более устойчива к механическим воздействиям, чем икра лососевых, которая на чувствительных стадиях боится малейших колебаний даже от потока воды.

Среди группы литофильных рыб существуют различия в чувствительности икры к механическим воздействиям не меньше, чем между группами литофильных и пелагофильных. Так, осетровые (как и лососевые) – литофильные виды, но в отличие от лососей, они не прячут свою икру в грунт, а приклеивают к субстрату. Отсюда и различная чувствительность их икры. У осетровых икра может подвергаться воздействию внешних факторов: течению, меняющемуся с изменением уровня воды в водотоке, различным иным физическим воздействиям. Отсюда и гораздо меньшая чувствительность икры осетровых к механическим воздействиям.

А.И. Смирнов (1975) изучал чувствительность икры лососевых к механическим воздействиям и получил следующую информацию:

Время после осеменения	Стадия эмбриогенеза	% отхода
1	2	3
	До помещения в воду	0,9
15 мин	Интенсивное обводнение	27,3
30 мин	Продолжается набухание	68,1
1 ч	То же	8,6
2 ч	Набухание заканчивается	1,0
3 ч	Формируется зародышевый бугорок	6,9
5 ч	То же	1,0
8 ч	У части икринок два blastomera	3,5
11 ч	2–4 blastomera	4,4
1 сут	16 blastomeres и более	7,3
1,5 сут	Крупноклеточная morula	7,7

Окончание таблицы

1	2	3
2 сут	Среднеклеточная морула, у отдельных икринок – многоклеточная	7,8
3 суток	Мелкоклеточная морула, у некоторых – бластула	8,4
4 суток	У некоторых начинается аструляция	7,0
5 суток	«Перстневидная» стадия	11,8
6 суток	Четко обозначился «зародышевый узелок»	18,5
8 сут	Формируется «зародышевая полоска»	5,2
10 сут	6-8 сегментов, намечаются зачатки глаз	1,6
12 сут	Сегментов 20, обросло около половины желточного мешка	3,7
15 сут	47-48 сегментов	20,5
18 сут	Миотомов 60, на желточном мешке формируется сосудистая сеть	0,8
22 сут	Начало пигментации глаз	0,3

До попадания в воду икра лососей стойко переносит значительные механические воздействия. Этим обеспечивается сохранность икры при толчках самок во время выбивания нерестовых ям и закапывания икры. Это же качество позволяет успешно транспортировать зрелых наркотизированных или умерщвленных самок, как и неоплодотворенную икру, помещенную в специальную изотермическую тару. Через 15 мин после осеменения воздействие вибратора повышало отход, который был особенно велик через 30 мин.

Высокая чувствительность на стадии обводнения объясняется ослаблением прочности оболочек. Ослабление прочности поверхностного слоя цитоплазмы яйцеклетки связано с разрушением кортикальных альвеол. Набухающая икра должна находиться в абсолютном покое.

На основании многочисленных исследований выделены стадии эмбриогенеза, характеризующиеся повышенной чувствительностью, и стадии более устойчивые. Икра лососевых и сиговых отличается повышенной чувствительностью на следующих стадиях развития:

- 1 – начало дробления (до морулы крупных клеток);
- 2 – бластула;

3 – образование зародышевой пластинки («перстневидная стадия»);

4 – начало формирования эмбриона (обрастание желточного мешка);

5 – закрытие желточной пробки (очень высокая чувствительность).

Икра осетровых, по данным ряда исследований, имеет повышенную чувствительность на следующих стадиях эмбриогенеза:

1 – от оплодотворения до поздней бластулы;

2 – переход к гастрюляции;

3 – образование нервной бороздки;

4 – образование щелевидного бластопора;

5 – начало образования хвостового отдела;

6 – начало образования спирального клапана, других органов;

7 – перед вылуплением.

В критические периоды, проявляющиеся повышенной чувствительностью эмбриона, необходимо особенно осторожное обращение с икрой.

Глава 4. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УПРАВЛЕНИЯ ПОЛОВЫМИ ЦИКЛАМИ РЫБ

4.1. Половые циклы рыб

Современными исследованиями гаметогенез изучен очень подробно. Принципиальная схема гаметогенеза представлена на рис. 14. Все авторы единогласны в наличии у гаметогенеза этапности развития с существенными морфофизиологическими преобразованиями. Так, О.Ф. Сакун и Н.А. Буцкая определили 6 стадий развития гонад. Д.А. Чмилевским выделяются периоды и фазы (Чмилевский, 2017).

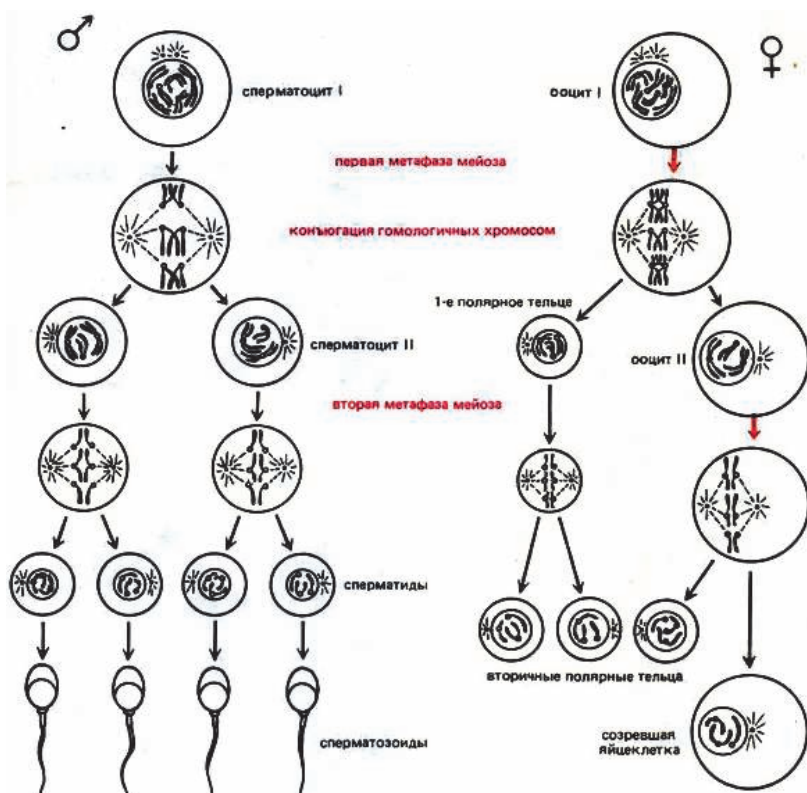


Рис. 14. Принципиальная схема гаметогенеза (Интернет-источник)

Период – это относительно продолжительный этап гаметогенеза, в течение которого осуществляются биосинтез и накопление определенных веществ в клетках и происходят существенные изменения их морфологии. Выделено 5 периодов:

- период митотического размножения половых клеток;
- начала митотических преобразований (ранняя профаза мейоза);
- провителлогенеза (протоплазматического роста);
- вителлогенеза (трофоплазматического роста);
- созревания.

Фаза (стадия развития) – менее продолжительное морфофункциональное состояние, в течение которого не происходит значительных изменений в структурной организации половых клеток.

В практике рыбного хозяйства широко принята в качестве пособия по определению стадий развития гонад работа О.Ф. Сакун и Н.А. Буцкой (1968). Авторы выделили 6 стадий развития половых продуктов рыб. Достоинство этого пособия заключается в том, что оно позволяет определить стадию развития по внешнему виду гонады. В дальнейшем изложении постараемся, придерживаясь периодизации О.Ф. Сакун и Н.А. Буцкой (1968), связывать с периодизацией оогенеза по Д.А. Чмилевскому.

4.2. Стадии зрелости половых желез (по Сакун и Буцкой)

Половые железы имеют вид тонких прозрачных тяжей, иногда желтоватого или розового цвета. Половые клетки простым глазом неразличимы. У большинства рыб по внешнему виду половых желез пол определить невозможно.

I стадия.

В конце I стадии зрелости в половых железах самок многих рыб появляются яйценосные пластинки, представляющие собой поперечные пластинчатые выросты. Особенно хорошо они различимы у рыб с незамкнутыми яичниками (например, осетровых), несколько хуже у рыб, имеющих яичники с боковой полостью (например, карповых). У рыб, имеющих яичники с центральной полостью (например, окуневых), яйценосные пластинки можно различить только на поперечных разрезах органа.

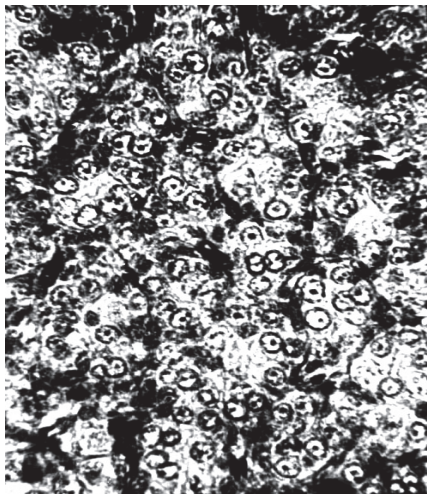


Рис. 15. Сима. Видны только гонии

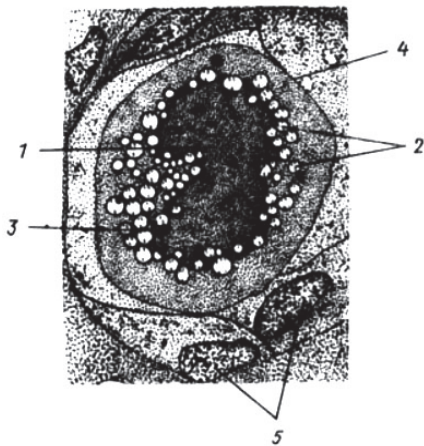


Рис. 16. Ультраструктура ППК карпа (по Макеевой и др., 1988).

- 1 – ядро, 2 – митохондрии,
- 3 – интермитохондриальный цемент,
- 4 – клеточная мембрана,
- 5 – соматические клетки

Гистологическое развитие гонад рыб начинается, как видно на рис. 14, с первичных половых клеток (ППК). От других клеток ППК отличаются более крупными размерами, хорошей окрашиваемостью ядра и его четкими границами, слабой окрашиваемостью цитоплазмы, диплоидным набором хромосом. Эти клетки появляются уже во время эмбриогенеза (рис. 15).

Ультраструктура ППК у рыб, как и прочих животных, отличается от ультраструктуры соматических клеток. Наиболее характерным признаком служит наличие в цитоплазме электронно-плотного материала ядерного происхождения, расположенного между митохондриями (рис. 16).

Этот материал называют интермитохондриальным цементом, или перинуклеарным тельцем. Обычно эти тельца столь малы, что в световой микроскоп не видны. Если они достигают больших размеров, очевидно, их можно обнаружить и с помощью обычного микроскопа. Не исключено, что именно эти тельца и были описаны в ППК осетровых рыб и остроноса.

Для рыб характерно появление первичных половых клеток вне гонад, т.е. экстра-

гонадно, поэтому на более поздней стадии развития происходит миграция их в область будущей закладки половых желез. Мигрирующие клетки концентрируются около предпочечных канальцев. При случайном попадании в несвойственные им части зародыша (почечные канальцы, нервную трубку, печень) они находятся там некоторое время, а затем гибнут. Завершившие миграцию ППК находятся под пронефрическими протоками поодиночке на некотором расстоянии друг от друга (рис. 15). У стерляди они располагаются на уровне 15–33-го сомита, у лосося – 12–19-го, пеляди – *Coregonus peled* – 7–40-го, карпа – 7–10-го. Завершается миграция ППК у разных видов не в одном возрасте: так, среди лососевых рыб у горбуши *O. gorbuscha* – через 12–15 сут после вылупления, кеты – через 49, кижуча *O. kisutch* – 21, симы *O. masu* – 22, атлантического лосося *S. salar* – 60–85 сут (Персов, 1975).

ППК некоторое время находятся в состоянии покоя, затем начинают митотически делиться, образуя небольшие скопления (рис. 17). Это период митотического размножения половых клеток.

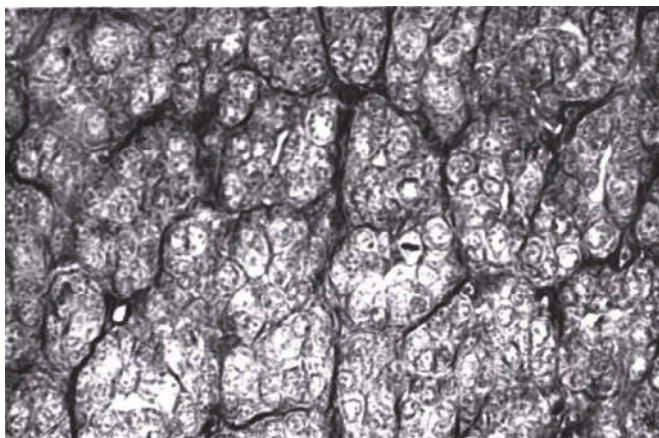


Рис. 17. Гистологическая картина гонады симы длиной 12 см в период интенсивного митотического деления гоний. Наряду с отдельными клетками в состоянии покоя видны делящиеся клетки. Начинают формироваться цисты

В результате митотического деления первичной половой клетки возникают два гония. После делений у ППК уменьшается слой

цитоплазмы. Деления гониев у лососевых рыб происходят уже в эмбриональный период жизни, у карповых – в личиночный. Размножение гониев происходит столь интенсивно, что число их возрастает за короткое время до нескольких сотен и даже тысяч. Размножаясь, одни гонии образуют скопления, другие остаются отдельно, не участвуя в размножении. Это резервные клетки, которые начнут делиться после очередного нереста у полициклических видов.

Перитонеальный эпителий в области расположения ППК образует небольшие утолщения – половые складки, или валики. Клетки мезенхимы и перитонеального эпителия обрастают ППК и гониями, в результате образуется гонада.

Морфология гоний сходна с морфологией ППК. Некоторое время в зачатке гонады можно обнаружить как ППК, так и гонии. Постепенно число последних увеличивается. На личиночной стадии можно обнаружить как одиночные гонии большего размера, так и группы более мелких, объединенных в цисты. Главная их особенность – способность к митотическому размножению. Учитывая это, данный этап выделяется в отдельный период – митотического деления половых клеток, который начинается ещё в эмбриональный или ранний постэмбриональный период. Чем больше плодовитость взрослой рыбы, величина которой обусловлена ее экологией и особенностями нереста, тем больший фонд гониев, которые должны сформироваться в яичниках самок. Кроме того, количество гониев возрастает с увеличением возраста. У полициклических рыб, т.е. размножающихся несколько раз на протяжении жизни, периоды размножения оогониев также становятся многократными, и фонд оогониев с возрастом самок увеличивается. Поэтому с возрастом увеличивается и плодовитость – величина, которая коррелирует с величиной оогонимального фонда (Гарлов и др., 2014).

Однако в этот период онтогенеза пол рыб по морфологии половых желез и гониев определить еще нельзя – и гонады и клетки имеют одинаковое строение у обоих полов. Этот период в развитии половых желез называют индифферентным, хотя процесс сексуализации, видимо, уже происходит.

II стадия.

В начале II стадии гаметогенеза начинается анатомическая дифференциация половых желез, связанная с морфологическими изменениями их у самок и самцов. Признаки анатомической дифференциации различны у разных видов. Так, например, у хрящевых

рыб пол эмбриона можно определить по особенностям развития мюллерова канала. У самок осетровых в гонаде рано появляется продольная щель – борозда, около которой концентрируются гонии. У лососей рода *Salmo* анатомическими признаками дифференциации гонад служат различия в расположении половых клеток и крупного кровеносного сосуда: у самок гонии лежат в латеральной части гонады, а сосуд – в медиальной, у самцов гонии концентрируются в вентральной части гонады, а сосуд находится в дорсальной. У самок пеляди передняя часть гонады расширена, тогда как у самцов они равномерны по толщине на всем протяжении.

В этот период начинается и цитологическая дифференциация пола. Переход гоний к мейотическому циклу одновременно указывает на то, что произошла дифференцировка пола в женском направлении, поскольку у самцов митотические деления сперматогониев продолжают еще долгое время. У большинства рыб нет половых хромосом, а половой детерминизм имеет полихромосомную основу, т.е. гены, кодирующие первичные и вторичные половые признаки, рассредоточены по другим соматическим хромосомам.

У большинства видов рыб анатомическая дифференциация гонад предшествует цитологической, но у представителей некоторых родов, в частности, у лососей рода *Oncorhynchus*, наоборот, цитологическая дифференциация предшествует анатомической. Сроки дифференциации гонад различны у разных видов: у лососей рода *Salmo* анатомическая дифференциация начинается примерно через 1,5–2 мес. после вылупления, у русского осетра – в возрасте 30 мес., у карповых рыб (каarp, карась *Carassius auratus*, белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*) – в возрасте 1,5–2 мес.

При этом в определенное время в гонадах рыб одновременно присутствуют как оогонии и ооциты, так и сперматогонии. Наличие клеток обоих полов в гонаде у молоди свидетельствует о ювенильном (юношеском) гермафродитизме. Это явление подробно изучено Г.М. Персовым (1975) у двух видов рыб – горбуши и вьюна (*Misgurnus fossilis*). У горбуши в раннем онтогенезе гонады представлены только яичниками. В возрасте 3 мес. у части особей происходит дегенерация ооцитов и превращение яичников в семенники. Это явление называется ювенильной протогинией (первичным развитием самок). Яичники по-прежнему остаются прозрачными и почти бесцветными. Однако у сельдей из рода *Clupea* и *Caspialosa*, в связи с обилием кровеносных сосудов, яичники име-

ют красноватый цвет, часто довольно темный. Вдоль яичника проходит крупный кровеносный сосуд, дающий боковые ответвления. При рассматривании яичника через лупу можно увидеть мелкие клетки в начале протоплазматического роста. А вот морским карасем (*Diplodus annularis*) присущ процесс протандрии. Рождаются они самцами с последующим превращением в самок.

Половые клетки самок рыб в этом и последующих периодах прото- и трофоплазматического роста вплоть до первого деления созревания называются **ооцитами и сперматоцитами первого порядка**.

Основную массу половых клеток в яичниках II стадии зрелости составляют ооциты периода протоплазматического роста. Появляются ооциты, окончившие протоплазматический рост, которые имеют уже настолько крупные размеры (больше 180 мкм), что их можно различить невооруженным глазом или при рассматривании яичника через лупу. Наряду с ооцитами, прошедшими период протоплазматического роста, в яичниках II стадии зрелости присутствуют также оогонии и ооциты начальных фаз периода протоплазматического роста, которые представляют резервный фонд. На этой стадии хорошо различимы гонады моноциклических и полициклических видов. На рис. 18 показана гонада моноциклической симы, у которой все яйцеклетки находятся на одной стадии развития. На рис. 19 показаны яйцеклетки полициклического сахалинского тайменя, которые находятся на самых разных стадиях развития, начиная от оогоний и до ооцитов начала периода трофоплазматического роста.

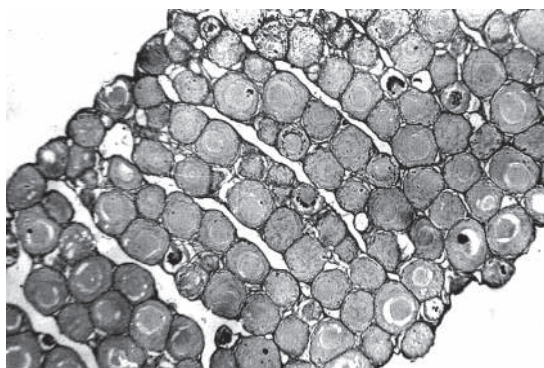


Рис. 18. Ооцит моноциклической симы на II стадии развития

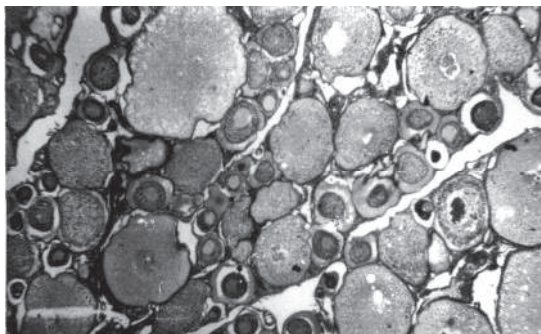


Рис. 19. Ооциты II стадии зрелости полициклического вида – сахалинского тайменя

Понятие «моноциклия» тихоокеанских лососей – вопрос неоднозначный. Большинство лососевых (роды *Salmo*, *Salvelinus*, *Parahucho* и пр.) являются полициклическими, и только тихоокеанские лососи – моноциклические. Изучая гонады тихоокеанских лососей, Н.Л. Гербильский пришел к выводу, что тихоокеанские лососи тоже были когда-то полициклическими, но в процессе эволюции им стала выгоднее моноциклия, и они стали моноциклическими. В порядке атавизма полициклическость тихоокеанских лососей проявляется у лососей с продолжительным пресноводным периодом жизни. Проходная сима после нереста погибает, а жилая форма (преимущественно самцы, созревающие в реке не выходя в море) участвуют в нересте и на следующий год.

В связи с этим Н.Л. Гербильский считает, что тихоокеанских лососей следует считать вторично моноциклическими видами. Ооциты первого порядка теряют способность к митотическому делению и вступают в профазу мейоза I. В профазе первого мейотического деления происходят очень важные хромосомные преобразования и перестройки (рис. 20): конъюгация гомологичных хромосом, обмен участками между ними (кроссинговер) и, наконец, удвоение каждой из гомологичных хромосом. Это происходит в самых мелких клетках, сходных по размеру с оогониями. Ооциты последовательно проходят фазы профазы – лептотену, зиготену, пахитену и раннюю диплотену.



Рис. 20. Морфология хромосомных преобразований в профазе первого мейотического деления: 1 – лептотана; 2 – зиготена; 3 – пахитена; 4 – диплотена (Гарлов и др., 2014)

В фазе лептотены в ядре появляются тонкие нити хромосом; в фазе зиготены, или синапсиса, происходит конъюгация гомологичных хромосом, они сильно спирализуются и располагаются у одного из полюсов ядра (эту стадию называют также «букетом», или «синаптическим букетом»).

На стадии пахитены происходит некоторое расхождение завершающих конъюгацию хромосом и образование двойных хромосом – бивалентов. Далее ядро переходит в стадию диплотены – двойных нитей, на которой остается на протяжении почти всего оогенеза и сперматогенеза вплоть до возобновления мейоза в периоде созревания.

Начинается период протоплазматического роста, который некоторые авторы называют периодом превителлогенеза. Основным признаком половых клеток периода протоплазматического роста является накопление в клетках протеинов. В течение периода происходит значительное увеличение количества цитоплазмы, размеров ядер, числа клеточных органелл и ядрышек. В результате накопления цитоплазмы происходит увеличение размеров клеток.

В период протоплазматического роста начинается формирование собственной оболочки яйца. По периферии ооцитов появляются выпячивания плазмалеммы – микроворсинки, между которыми в конце периода откладывается гомогенное вещество, представляющее собой зачаточную zona radiata – первичную, или лучистую, оболочку.

Часто на этой стадии зрелости в яичниках имеется большое количество жировой ткани (например, у осетровых), которая появляется уже в I стадии и постепенно исчезает в последующих стадиях зрелости.

У самцов в этой стадии семенники анатомически еще не вполне развиты. Гонады представляют собой очень тонкие прозрачные

тяжики. Кровеносные сосуды у большинства рыб развиты слабо, гонады бесцветные, желтоватые или сероватые. У некоторых рыб (окуневых) кровеносные сосуды развиты сильнее, и гонады имеют бледно-розовый цвет.

Семенники образованы семенными канальцами, окруженными плотной оболочкой. К дорсальной части полости тела семенники прикреплены с помощью мезорхия. По расположению канальцев и семявыносящего протока различаются два типа семенников – **циприноидный**, или **ацинозный**, и **перкоидный**, или **радиальный**. Первый тип семенника на разрезе имеет овальную форму, семенные канальцы начинаются у периферии гонады, многократно ветвясь и, изгибаясь, направляются к общему выводному потоку, расположенному дорсально или дорсомедиально. На микроскопических препаратах видны многочисленные срезы канальцев разной формы, носящие название ампул. Этот тип семенника широко распространен у рыб. Он имеется у карповых (от них и произошло название – циприноидный), а также у осетровых, сельдевых, лососевых, щуковых, сомовых и других рыб. Второй тип семенника имеет близкую к треугольной форму. Слабо извитые канальцы радиально сходятся от периферии половой железы к выводному протоку, расположенному в глубине гонады ближе к ее дорсальной поверхности. Такой тип семенника встречается у окунеобразных (от латинского названия окуня *Perca* происходит его название перкоидный), колюшковых, языковидных камбал и некоторых других рыб. Между двумя типами семенников имеются и переходные формы (Суворов, 1948; Сакун, Буцкая, 1968; Harder, 1964 и др.).

Из половых клеток в семенниках присутствуют только отдельные крупные сперматогонии (рис. 21). Образуются цисты. Большое количество крупных клеток и определяет прозрачность железы на этой стадии.

В результате размножения семенных клеток семенники постепенно увеличиваются в размерах. Они теряют прозрачность, становятся мутными. Гонады имеют вид округлых тяжей или тонких лент чаще сероватого или бледно-розового цвета. У некоторых видов, например, у проходных сельдей, вследствие сильного развития кровеносных сосудов семенники приобретают оттенки от розового до багрово-красного.

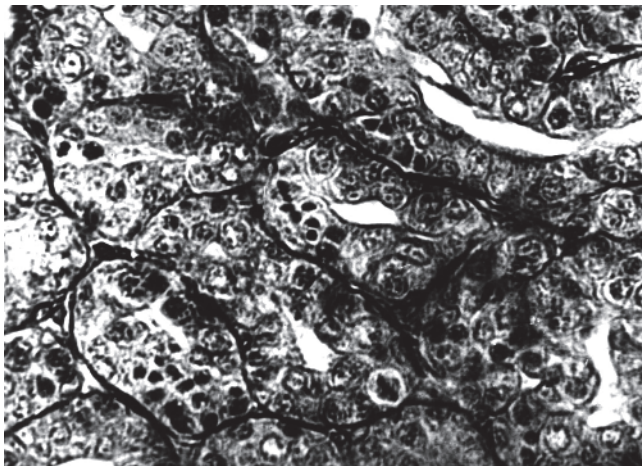


Рис. 21. Гонада самца симы на II стадии зрелости. Продолжается процесс деления сперматоцитов I порядка, формируются цисты

Деление сперматогониев приводит к образованию сперматоцитов I порядка – половых клеток, вступающих в профазу мейоза. У многих животных и у некоторых рыб во время мейотической профазы происходит некоторое увеличение размеров сперматоцитов I порядка, оправдывающее выделение в сперматогенезе периода роста. Так, у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* ядро увеличивается в 1,7, у сырты – в 1,5 раза, у других рыб увеличения сперматоцитов I порядка не происходит, как у американского (*Sebastes fasciatus*) и морского окуnea, у третьих – плотвы *Conesius plumbeus* увеличения размеров ядер сперматоцитов не происходит, и даже наблюдается некоторое уменьшение (Турдаков, 1972).

III стадия.

В течение III стадии зрелости наблюдаются наибольшие различия во внешнем виде яичников у разных видов рыб. Общим для всех костистых рыб является значительное увеличение размеров икринок и яичников. Икринки при этом становятся непрозрачными, мутными и приобретают окраску от светло-желтой с различными оттенками до ярко-оранжевой. Соответственно изменяется и цвет яичников. У осетровых благодаря накоплению под оболочкой мелких гранул буровато-черного пигмента икринки приобретают характерную для них темную окраску.

Гистологически железы при переходе яичников из II в III стадию зрелости изменяются не только за счет увеличения объема протоплазмы, но и в результате накопления питательных веществ (рис. 22). Этот период в развития ооцитов может быть назван периодом трофоплазматического роста. Начинается он с вакуолизации цитоплазмы. Именно в этот период образуются кортикальные альвеолы, содержащие мукополисахариды, благодаря которым впоследствии образуется перивителлиновое пространство. Затем начинается накопление желтка. Полагают, что часть желтка имеет эндогенное, часть – экзогенное происхождение. Трофические вещества в ооцитах костистых рыб образуются в форме капель жира и зерен желтка. Жировые капли и жировые вещества, входящие в состав желточных зерен, имеют прижизненную окраску от светло-желтого до оранжевого цвета с различными оттенками. Благодаря этому в течение III стадии изменяется цвет икринок и яичника в целом.

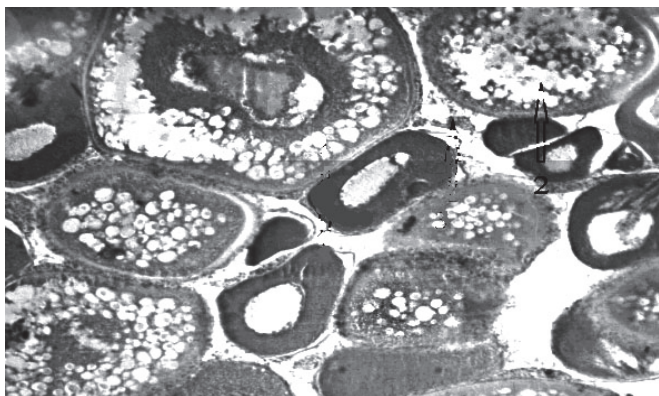


Рис. 22. Ооциты плотвы периода прото- и трофоплазматического роста (Тыхеев, 2016)

Параллельно с процессом накопления всех этих веществ протекает формирование оболочек ооцита. К концу трофоплазматического роста ооцит имеет радиально исчерченную оболочку, пронизанную тончайшими порами, по которым в него поступают питательные вещества. Над радиально исчерченной оболочкой часто формируется еще одна оболочка, которая служит для прикрепления яиц к субстрату. У одних рыб она студенистая, у других – ворсинчатая.

У самцов эта стадия характеризуется интенсивным протеканием всех стадий сперматогенеза – роста, созревания и формирования (рис. 23). Эти клетки несколько увеличиваются в размерах и подвергаются сложным ядерным преобразованиям, играющим важную роль в наследственности. В этот период происходят два деления мейоза. Первое из них приводит к образованию из сперматоцитов I порядка сперматоцитов II порядка. Сперматоциты II порядка гаплоидны, и размер их примерно в два раза меньше сперматоцитов I порядка. За первым делением созревания следует второе, в результате которого образуются еще более мелкие клетки – сперматиды. Величина их примерно в два раза меньше сперматоцитов II порядка.

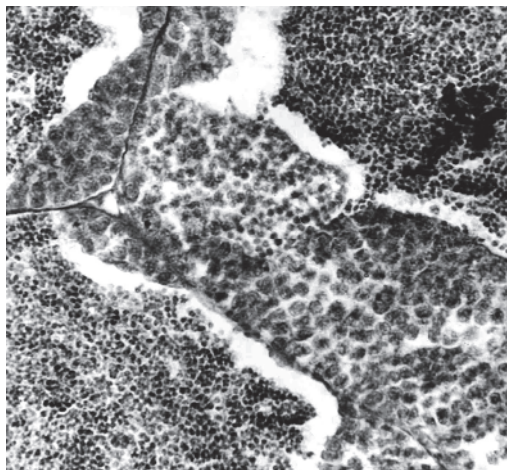


Рис. 23. Строение гонады самца симы на III стадии зрелости. Кое-где у стенок канальцев ещё можно увидеть сперматогонии, но основную массу гонады заполняют сперматоциты I и II порядков, сперматиды и сперматозоиды

В результате деления из каждого сперматоцита I порядка возникают сначала два сперматоцита II порядка, а потом четыре сперматиды, отличающиеся от исходных клеток меньшими размерами, относительно большим ядром, которое окружено очень тонким слоем цитоплазмы, и отсутствием жгутика (хвоста). В процессе двух делений число хромосом в сперматиде уменьшается вдвое. Образовавшиеся сперматиды вступают в период формирования и постепенно превращаются в зрелые сперматозоиды.

На этой стадии, как правило, сильно увеличивается объем семенника. Цвет его в начале стадии розовато серый, в конце – желтовато-белый. Семенные каналцы сплошь заполнены цистами с семенными клетками, находящимися на разных стадиях сперматогенеза, просветы каналцев очень узкие, поэтому семенники на ощупь плотные, упругие. При разрезании гонад лезвием бритвы края разреза не оплывают, а остаются заостренными. Лезвие бритвы в начале стадии остается чистым, в конце ее, в связи с появлением первых групп зрелых сперматозоидов, на его поверхности могут оставаться беловатые выделения, но в незначительном количестве.

IV стадия.

Яичники крупные, занимают большую часть полости тела. Цвет их специфичен для каждого вида. Икринки достигают конечных размеров, характерных для каждого вида рыб. В яичниках присутствуют ооциты, закончившие трофоплазматический рост и предназначенные для вымета при очередном нересте, а также оогонии и ооциты периода протоплазматического роста, составляющие резервный фонд (рис. 24).

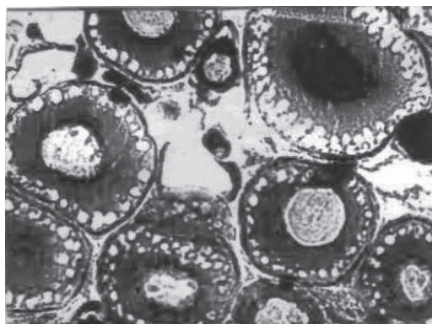


Рис. 24. Яйцеклетки завершающего этапа трофоплазматического роста

Под фолликулярным эпителием ооцит одет яйцевыми оболочками: двумя желточными и студенистой. Над зародышевым пузырьком в период вителлогенеза образуются каналцы – будущие микропиле, которые в это время заткнуты выростами клеток фолликулярного эпителия (рис. 25).

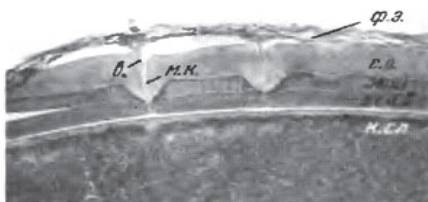


Рис. 25. Разрез через анимальную область ооцита осетра (микрофотография Н.Е. Песериди): в – вырост замыкающей клетки фолликулярного эпителия; к.сл – кортикальный слой ооцита; м.к. – микропиле; с.о. – студенистая оболочка; ф.э. – фолликулярный эпителий

При переходе яичника из IV стадии в V у костистых рыб икринки приобретают

прозрачность, и ооциты старшей группы вступают в период созревания – завершающий период развития яйцевых клеток.

В период созревания ядро перемещается из центра ооцита к анимальному полюсу, в область микропиле. Ядро представляет собой крупный, овальной формы пузырек, который часто называют зародышевым пузырьком. В нем находятся хромосомы, интенсивно красящиеся ядрышки и кариоплазма. На этой стадии яйцеклетка содержит двойной (диплоидный) набор хромосом. У осетровых движение ядра к анимальному полюсу может продолжаться с осеннего понижения температуры воды до весеннего повышения. На фазе движения ядра к анимальному полюсу оно легко стимулируется гипофизарной инъекцией.

После достижения анимального полюса происходит дезинтеграция ядерной мембраны, и хромосомы и кариоплазма смешиваются с цитоплазмой. В область смешения цито- и кариоплазмы (миксоплазму) проникают клеточные органеллы.

В процессе смещения ядра ооцит приобретает полярное строение. На одном полюсе (анимальном) ооцита располагается ядро и основная масса протоплазмы, на другом (вегетативном) – желток. Затем происходит частичное или полное слияние желтка и жира. В результате этого ооциты снова становятся прозрачными.

К концу периода созревания в яйцеклетке можно наблюдать быстро происходящий процесс мейоза. Большая часть хромосомных преобразований происходит, когда яйцеклетки ещё находятся в яичнике, а заканчивается при оплодотворении.

В период созревания наблюдаются два деления. В цитоплазме формируется и перемещается в сторону микропиле веретено первого деления созревания. Хромосомы вначале распределяются в экваториальной плоскости веретена, затем удлиняются и расходятся к полюсам веретена. В первом делении происходит уменьшение числа хромосом в два раза, поэтому его называют редукционным. Периферические хромосомы с частью цитоплазмы выходят из яйцеклетки, образуя первое полярное тельце. Оставшиеся в ооците гаплоидный набор хромосом немедленно переходит ко второму делению созревания и фиксируется на стадии метафазы. В связи с уменьшением в два раза числа хромосом первое мейотическое деление часто называют редукционным.

Второе деление мейоза – эквационное, по механизму оно равноценно обычному митозу. Однако по существу это не обычный митоз. Главное отличие его состоит в том, что расходящиеся в ана-

фазе хроматиды неравноценны благодаря перекресту, который осуществился в первом делении мейоза. Таким образом, только после второго деления мейоза реализуется все разнообразие генетического материала, которое возникает в мейозе.

Костистые рыбы имеют одно микропиле, у осетровых их обычно несколько. Микропиле представляет собой канал, пронизывающий радиально-исчерченную и студенистую оболочки, через который при осеменении проникает сперматозоид (рис. 26).

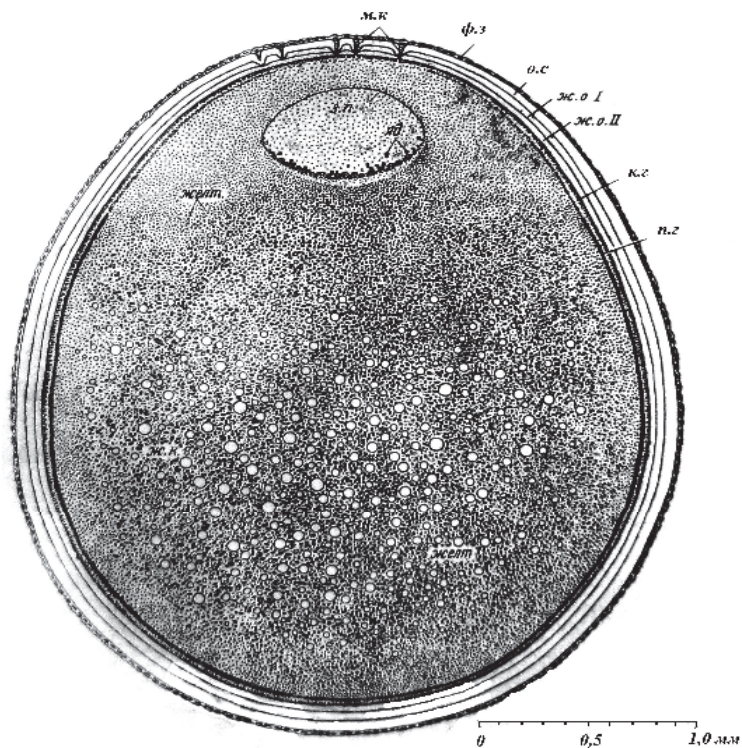


Рис. 26. Завершающий рост ооцита (разрез через анимально-вегетативную область): желт. — желточные зерна; ж.к. — жировые капли; ж.о. I — наружная желточная оболочка; ж.о. II — внутренняя желточная оболочка; з.п. — зародышевый пузырек; к.г. — кортикальные гранулы; м.к. — микропилярные каналы; п.г. — пигментные гранулы; с.о. — студенистая оболочка; ф.э. — фолликулярный эпителий; яд. — ядрышки (Гинзбург, Детлаф, 1969)

Фолликулярные клетки становятся более высокими, их макроворсинки оттягиваются из канальцев лучистой оболочки, освобождается от замыкающей клетки микропиле, становится более широким периооцитное пространство. Между клетками и студенистой оболочкой ооцитов появляются вакуоли, заполненные какой-то жидкостью. Вакуолей становится больше и, наконец, между ооцитами и фолликулярным эпителием прекращается контакт. Происходят разрыв фолликулярной оболочки и выпадение яйца в полость гонады или тела, где к этому времени уже накоплено необходимое количество полостной жидкости. Овулировавшая половая клетка, называемая зрелым яйцом, на самом деле является ооцитом II порядка. Завершается второе деление мейоза только после проникновения в ооцит сперматозоида.

IV стадия зрелости семенников характеризуется окончанием сперматогенеза (рис. 27). В канальцах семенника содержатся только зрелые сперматозоиды, вышедшие из цист, и крупные одиночные сперматогонии, представляющие запасный фонд половых клеток для повторения сперматогенеза уже в следующем сезоне.

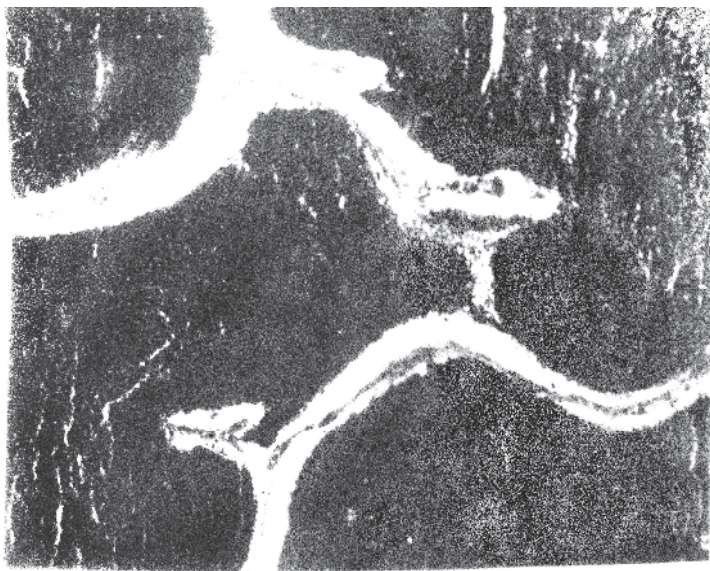


Рис. 27. Гонады самца симы в конце IV стадии зрелости. Все канальцы заполнены зрелыми сперматозоидами

В связи с образованием больших количеств сперматозоидов, являющихся очень мелкими клетками, семенники приобретают молочно-белый цвет. При разрезании гонад на лезвии бритвы остается белая масса; на срезе выступает капля густой спермы, края среза оплывают, закругляются.

Как видно из описания строения семенников, после того как сперматозоиды высвобождаются из цист и лежат свободно в просветах канальцев, нет никаких препятствий для выхода сперматозоидов в общий выводной проток и дальше из генитального отверстия в воду. Поэтому если сильно надавить на брюшко рыбы, имеющей семенники в конце IV стадии зрелости, можно получить каплю густой спермы, имеющей консистенцию густой сметаны.

V стадия.

Внешние признаки V стадии зрелости. При поднятии рыбы за голову или легком нажиме на брюшко икра свободно вытекает из анального отверстия. Разрыв фолликулов и выход икринок в полость яичника или в полость тела у одних рыб протекает синхронно, у других носит растянутый характер (несколько часов или даже дней).

Гистологическая характеристика состояния половых желез. В течение этой очень кратковременной стадии завершается подготовка ооцитов к оплодотворению и происходит их освобождение от фолликулярной оболочки. Зрелые ооциты в яичниках рыб всегда располагаются по краю яйценосных пластинок. Поэтому при переходе самки в текучее состояние, когда фолликулярная оболочка (фолликул) разрывается, ооцит выпадает в полость яичника, а у осетровых, имеющих незамкнутые яичники, – в полость тела. Лопнувшие фолликулы останутся в яичнике. В составе тканей яичника присутствуют также половые клетки резервного фонда.

На этой стадии происходят осеменение и оплодотворение яйцеклетки, в результате которых в ней завершаются мейотические преобразования. Главной особенностью мейоза является то, что материнская хромосома (состоящая из двух хроматид) тесно переплетается своими частями с другой, гомологичной ей отцовской хромосомой (также состоящей из двух хроматид), и происходит кроссинговер – обмен гомологичными участками хромосом. Затем уже новые хромосомы с перемешанными «мамиными» и «папиными» генами расходятся, и образуются клетки с диплоидным набо-

ром хромосом, но состав этих хромосом уже отличается от исходного, в них произошла рекомбинация. Если гены находились в гетерозиготном состоянии, они с этого момента несут наследуемую изменчивость половых клеток. При митотическом делении этого произойти не могло.

V стадия зрелости семенников характеризует нерестовое состояние самцов – текучесть половых продуктов – и легко определяется при внешнем осмотре рыбы. На этой стадии образуется семенная жидкость, которая сильно разжижает массы сперматозоидов и вызывает их вытекание. Если слегка надавить на брюшко рыбы или изогнуть ее, из полового отверстия потечет сперма (молоки), имеющая консистенцию молока или жидкой сметаны. Семенники имеют молочно-белый цвет, на ощупь мягкие. По мере вытекания половых продуктов размер семенников постепенно уменьшается. У многих рыб (сельди, например) на этой стадии хорошо видны выводные протоки, заполненные спермой. На этой стадии также завершаются мейотические преобразования в сперматозоиде.

VI стадия.

Яичники небольшого размера, дряблые, часто багрово-красного цвета. Багрово-красный цвет яичников связан с небольшими кровоизлияниями, возникающими при разрыве фолликулов.

Отличительной чертой яичников VI стадии зрелости является присутствие лопнувших фолликулов. В этот период хорошо различаются моноциклические и полициклические виды. У типичных моноциклических видов – речного угря, речной миноги, байкальской голюмянки – после нереста гистологически видны только опустошенные фолликулярные оболочки. У полициклических видов видны клетки следующих генераций. По составу половых клеток у одних рыб яичники напоминают II стадию зрелости, у других – начало III. Поэтому сначала такие гонады считаются в стадии VI-II или VI-III. После рассасывания лопнувших фолликулов перед началом нового цикла оогенеза яичники соответственно переходят во II или сразу в III стадию зрелости. Следовательно, после достижения половой зрелости из годовичного полового цикла самок костистых рыб может выпадать не только I, но и II стадии зрелости.

У вторично моноциклических тихоокеанских лососей в яичниках остаются одиночные ооциты II стадии зрелости и оогонии (рис. 28). В семенниках – все стадии зрелости сперматозоидов.

VI стадия зрелости семенников характеризует посленерестовое состояние половых желез. Сперма из семенных канальцев вытекла, семенники уменьшаются в размерах, спадаются и приобретают вид тонких вялых тяжей. Кровеносные сосуды расширены, семенники становятся розоватыми или буроватыми. Если разрезать их или надавить на брюшко рыбы, может появиться небольшое количество желтоватой жидкости. После VI стадии зрелости в семенниках снова начинается размножение сперматогоний, новая волна сперматогенеза, и семенники переходят во вторую стадию зрелости.

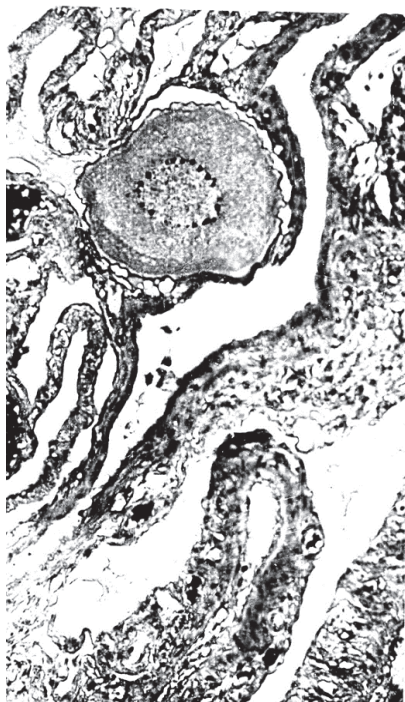


Рис. 28. Участок гонады отнерестившейся самки сима

4.3. Осеменение, оплодотворение

На нерестилище самки рыб выметывают икру, которую тут же поливают молоками самцы. Происходит осеменение икры. **Осеменение** – процесс смешения яйцеклеток и сперматозоидов и проникновение последних в микропиле яйцеклетки.

Спермии осетровых видов рыб имеют продолговатую головку с передней частью, называемой акросомной, цилиндрическую среднюю часть с центриольным комплексом и хвост со структурой микротрубочек (фибрилл) (Гинзбург и др., 1968). Важной составной частью головки спермия является акросома (рис. 29), способ-



Рис. 29. Акросома сибирского осетра

ствующая преодолению оболочки яйца при осеменении (Турдаков и др., 1972). У большинства костистых рыб акросома отсутствует. Головка спермия представляет собой преобразованное в процессе гаметогенеза ядро сперматогонимальной клетки и состоит в основном из дезоксирибонуклеопротеида (ДНП).

Здесь содержится материал гаплоидного набора хромосом, в силу чего абсолютное количество ДНК в головке спермия вдвое ниже, чем в ядрах соматических клеток (Турдаков и др., 1972). Определенную роль во встрече гамет играют особые вещества типа феромонов – гамоны, выделяемые половыми клетками во внешнюю среду. Яйца рыб выделяют два гиногамона с противоположным действием на сперматозоиды.

Гиногамон I активизирует сперматозоиды, продлевает их жизнь и увеличивает вероятность контакта гамет. У одних видов (лососевых) он содержится в полостной жидкости, и сперматозоиды живут в ней дольше, чем в воде; у других видов (осетровые, вьюн, рыбец *Vimba vimba*) в полостной жидкости его нет. Этот гамон находится в оболочке и в области микропиле и диффундирует из них в воду. Показано, что гиногамон I улавливается сперматозоидами только этого или близких видов. Благодаря этим веществам сперматозоиды целеустремленно двигаются к микропиле яйцеклетки.

Гиногамон II вызывает склеивание – агглютинацию – головок сперматозоидов и лизис жгутиков. Он находится в кортикальных альвеолах яиц и при активации их выделяется под оболочку, создавая защиту от проникновения в яйцо лишних сперматозоидов.

Подробное исследование процесса осеменения икры рыб у карпа, медаки, серебряного карася *C. auratus gibelio* показало, что яйцо образует микроворсинки, направленные в канал микропиле (Kudo, 1980; Саат, Юронен, 1985). После слияния плазмалемм сперматозоида и микроворсинки быстро появляется воспринимающий бугорок, или конус, оплодотворения, обтекающий головку и среднюю часть сперматозоида. Хвост сперматозоида в яйцеклетку не проходит, отделяется и резорбируется.

Воспринимающий бугорок увеличивается и закрывает широкий микропилярный канал. Начинается кортикальная реакция. На первых стадиях через многочисленные поры икринки диффундирует вода, которая вызывает набухание кортикальных альвеол – особые пузырьки, наполненные коллоидом мукополисахаридов. Альвеолы лопаются, из них выходит коллоид; набухая, он увеличивает

ется в объеме и растягивает податливую в это время наружную оболочку икринки. При кортикальной реакции происходит слияние мембран кортикальных телец с цитоплазматической мембраной, раскрытие их и выведение содержимого в узкое пространство, образующееся между плазмалеммой и лучистой оболочкой и называемое околожелтковым или перивителлиновым. Выделение содержимого кортикальных телец начинается через определенное (латентное) время, составляющее у разных видов несколько секунд или минут. По его окончании на анимальном полюсе яйца начинается кортикальная (поверхностная) реакция, которая распространяется волнообразно во все стороны от места контакта сперматозоида с плазматической мембраной яйца в сторону вегетативного полюса. Скорость ее составляет 22–27 мкм/с у осетровых рыб, 30–50 мкм/с у ряда костистых. Скорость реакции зависит от температуры воды. У осетровых, обладающих многими микропили, кортикальная реакция позволяет предотвратить попадание ещё одного сперматозоида в другое микропилие.

Кортикальные тельца содержат осмотически активные вещества, которые привлекают воду из окружающей среды, в результате перивителлиновое пространство увеличивается. Особенно отчетливо это заметно в яйцах пресноводных рыб. Процесс увеличения размера яиц во время образования перивителлинового пространства называют их набуханием (Гинзбург, 1968).

Процесс обводнения (набухания) икры тихоокеанских лососей длится 45–60 мин, в результате чего масса яйцеклетки увеличивается на 13,4–18,0 %. Диаметр неоплодотворенной икринки толстолобика 1–1,2 мм после набухания увеличивается до 5 мм. Обводнение икры амуров и толстолобиков имеет важное биологическое значение. Ненабухшая икринка имеет массу, значительно превышающую массу воды. При размножении такая икра должна быстро опускаться на дно, где неминуемо обречена на гибель от дефицита кислорода. При накачивании в перивителлиновое пространство воды её удельный вес приближается, но полностью не достигает удельного веса воды. В таком состоянии амур и толстолобик выметывают икру в потоке воды, который не дает икринке опуститься на дно. Поэтому эти рыбы для нереста заходят в реки, срок их инкубации 28–34 ч в зависимости от температуры, в расчете на то, чтобы эмбриогенез закончился до попадания в стоячий водоем.

Во время набухания происходит упрочнение оболочек. Так, неоплодотворенное яйцо севрюги выдерживает нагрузку 15–20 г. Через 15 мин прочность оболочек увеличивается в 2 раза, а через час – в 3–4 раза. К концу обводнения прочность оболочек лососевых увеличивается по сравнению с исходной в 100 и более раз.

Одновременно с этим у многих видов рыб оболочка яйца приобретает клейкость. Дальнейшее развитие зародыша зависит от видовой специфичности и условий внешней среды.

Многочисленные микропиле у осетровых (рис. 30) являются важной адаптацией, позволяющей гарантированно осеменить яйце-

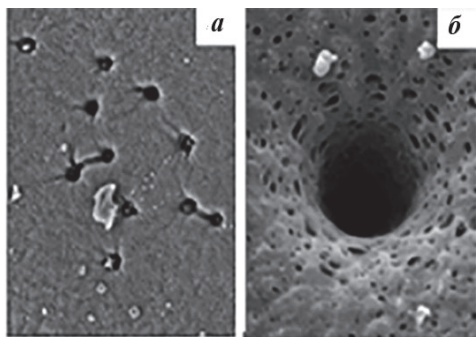


Рис. 30. Микропиле ооцитов осетровых:
а – многочисленные микропиле;
б – микропиле в увеличенном виде
(Новосадова, 2012)

клетки осетровых в проточной воде, но при размножении в искусственных условиях в непроточной воде велика вероятность одновременно нескольким сперматозоидам войти в разные микропиле. Это явление называется **полиспермия**.

Полиспермия может быть патологической или нормой, в зависимости от видовой принадлежности. У хрящевых рыб оплодотворение полиспермное,

при этом в яйцо иногда проникает значительное число сперматозоидов (у пилохвоста *Galeus melastomus* до 47, ската *Torpedo Ocellata* – до 56). Однако с женским пронуклеусом сливается лишь один мужской пронуклеус. Головки остальных сперматозоидов набухают, митотически делятся, оставаясь гаплоидными.

При полиспермии у осетровых все сперматозоиды включаются в развитие, и во время уже первого деления дробления возникает не 2, а 4 и более blastomeres. При такой полиспермии нарушается механизм деления оплодотворенной клетки.

При моноспермном осеменении оплодотворенная яйцеклетка делится бороздой дробления на две клетки, а при полиспермном – на 3 и более (рис. 31). Чаще всего полиспермные клетки погиба-

ют, не достигнув окончания эмбриогенеза, а если достигают, то становятся уродливыми и нежизнеспособными.

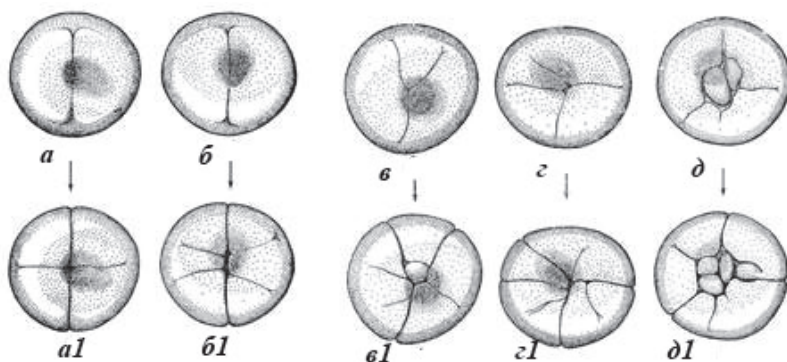


Рис. 31. Нарушения дробления, связанные с условиями осеменения: яйца на стадиях первого (а–д) и второго (а1–д1) делений дробления (Гинзбург, 1968); а и а1 – нормальные моноспермные яйца, остальные – полиспермные

Исходя из особенностей строения яйцеклеток, техника искусственного осеменения икры у различных видов рыб не может быть одинаковой. В рыбоводстве применяют три способа искусственного осеменения икры: сухой, полусухой и мокрый.

Икру лососевых рыб обычно осеменяют сухим способом. При этом способе к икре, отцеженной вместе с полостной жидкостью в сухой таз, добавляют сперму и тщательно перемешивают, а затем наливают воду. Спустя 1–2 мин с момента осеменения, икринки оплодотворяются, и можно начинать подготовительные работы к инкубации.

Икру осетровых рыб лучше осеменять полусухим способом, когда в отцеженную икру вливают сперму, разведенную примерно в соотношении 1 : 200.

Мокрый метод – это процесс, при котором для осеменения в емкость с икрой добавляют воду, а затем вносят сперму. Так осеменяют икру волжской сельди и османа. Для осеменения икры рыба в емкость с приготовленной водой (4–5 л) одновременно сливают икру и сперму, после чего осторожно перемешивают в течение 2–3 мин, затем икру промывают и оставляют набухать.

При осеменении цитоплазма, обтекающая головку сперматозоида, вовлекает его вглубь яйца. Этот процесс у костистых рыб происходит очень быстро. Так, у серебряного караса уже через 15 с после осеменения сперматическое ядро располагается в 2–5 мкм от поверхности яйца. Оболочка его разрушается и затем образуется заново из гладкоконтурных пузырьков эндоплазматической сети яйца, окружающих мужской пронуклеус (Саат, Юронен, 1985).

Оплодотворение – процесс слияния мужской и женской гамет, приводящее к образованию зиготы. Среди специалистов нет определенного мнения, с какого момента процесса объединения гамет следует считать оплодотворение произошедшим. По нашему представлению, до тех пор, пока генетический аппарат (хромосомы) яйцеклетки и сперматозоида участвуют в процессе самостоятельно, нельзя считать, что оплодотворение произошло.

Для успешного оплодотворения необходимо, чтобы сперматозоиды находились в достаточном количестве вблизи яиц. Это достигается синхронностью вымета самками и самцами половых клеток, концентрацией рыб на нерестилищах и огромным количеством сперматозоидов. При оплодотворении взаимодействуют мужская и женская гаплоидные гаметы, при этом сливаются их ядра (пронуклеусы), объединяются хромосомы. Этот процесс носит название синкарион. Каждая хромосома находит свою пару у противоположного пола. Хромосомы в этот момент как бы обмениваются информацией. Этот момент, по нашему представлению, и есть момент оплодотворения. После этого хромосомы начинают разъединяться. Этот момент носит название «терминализация хиазм». В результате в клетке уже существует диплоидный набор хромосом. Возникает исходная клетка организма – зигота.

4.4. Проблемы воспроизводства рыб

Естественный процесс гонадогенеза не всегда может быть реализован. В процессе изучения гаметогенеза осетровых рыб описаны последовательные стадии нормального созревания половых клеток в гонадах самцов и самок. Развитие гидроэнергетики в нашей стране привело к зарегулированию стока крупных рыбопромысловых рек. Строящиеся плотины перекрывают традиционные нерестовые пути проходных и полупроходных рыб. Возникла реальная опас-

ность не только резкого снижения численности наиболее ценных проходных рыб, но и исчезновения целых популяций и даже видов.

На участках рек, расположенных ниже плотин, проходная рыба, например, севрюга, осетр, имеют еще не созревшие гонады, поэтому сбор икры у них не представляется возможным. Выдерживание производителей до созревания в искусственных условиях очень редко давало положительный результат. Так, в устье Дона при выдерживании судака получали зрелые половые продукты лишь у 8–10 % производителей, а в наиболее благоприятные годы – у 30–40 % самок. Еще меньших результатов удавалось добиться у леща.

Сложные ситуации могут возникнуть и у рыб, не совершающих миграции. Так, у фитофильных карповых в замкнутых водоемах может возникнуть проблема отсутствия субстрата для откладываемой икры. Большие проблемы существуют при размножении китайского комплекса рыб: амуров и толстолобиков, которые из стоячих водоемов для нереста должны выйти в реки, где выметывают пелагическую икру. В складывающейся ситуации для решения вышеописанных проблем ученые-рыбоводы пошли двумя направлениями:

- 1) создание благоприятных условий при выдерживании производителей;
- 2) воздействие на организм выдерживаемой рыбы веществами, влияющими на половое созревание.

Первый путь привел, в конце концов, к созданию экологического метода управления половыми циклами, а второй – физиологического метода. После того как оба эти метода завоевали право на жизнь, был разработан еще более совершенный метод – эколого-физиологический, сочетающий оба указанных метода.

4.5. Экологический метод стимулирования созревания рыб

Сущность экологического метода стимулирования созревания половых продуктов рыб заключается в обеспечении их условиями, наиболее приближенными к условиям естественных нерестилищ. Большого успеха в реализации проблемы ускорения созревания производителей рыб при воздействии экологическими факторами достиг А.Н. Державин (1947). В основу экологического метода положена система коррелятов, обеспечивающих переход рыб в нерестное состояние. Наличие необходимой температуры, скорости течения, химического состава воды, освещенности, соответствующе-

го субстрата, полового партнера и т.д. способствует достижению необходимого эффекта. Отсутствие одного из факторов может привести к резорбции гонад, прекращению созревания. На понимании этих закономерностей и основывался А.Н. Державин при разработке экологического метода созревания осетровых. Для обеспечения необходимых условий при стимулировании созревания осетровых А.Н. Державин предложил овальные бассейны (рис. 32) с перегородками посередине, разделяющими встречные потоки, но не перекрывающими их. При подаче воды под сильным напором в бассейне создавался круговой ток. Для обеспечения необходимым субстратом дно бассейна покрывалось слоем гальки. Температурный и газовый режимы были схожи с речными. Бассейны такого типа были построены на Куринском экспериментальном заводе в 1935 г.

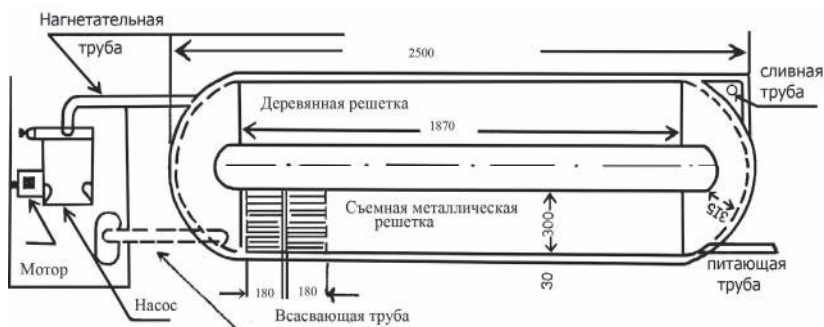


Рис. 32. Схема бассейна для выдерживания осетровых

В таких бассейнах можно получать максимум 50 % созревших производителей осетра. Опыты с выдерживанием производителей севрюги в таких же бассейнах оказались еще менее результативными. Несмотря на невысокую результативность выдерживания производителей осетровых в данных бассейнах, они имели большое значение для доказательства принципиальной возможности управления созреванием у осетровых.

Если экологический метод стимулирования созревания осетровых в настоящее время фактически не применяется, то на лососевых он показал гораздо более лучшие результаты – около 95 % созревших производителей. Высокий процент созревания лососевых в садках делает нецелесообразным применение на них иного метода стимулирования созревания гонад.

Длительное выдерживание производителей тихоокеанских лососей, как правило, осуществляется не в садках, а в русле реки перед рыбозаградительным сооружением. Периодически контрольными обловами проверяют степень зрелости производителей. Если зрелых окажется много, то их пропускают через вход вентерного типа в садок.

Садки могут быть как временные, установленные на очередной сезон работ, так и стационарные, расположенные под навесом или в здании (рис. 33).

Отловленных производителей рассортировывают. Зрелых направляют в забойку на рыбоводный процесс, а недозревших пересаживают в другие бассейны или садки. При длительном выдерживании самок и самцов содержат отдельно. При этом самцы должны быть выше по течению, чем самки с тем, чтобы самки улавливали феромоны самцов. Для ускорения созревания иногда в садок с самками подсаживают и самцов в расчете один самец на 20 самок. При приближении сроков созревания самцов из садков убирают.

Для успешного созревания производителей лососевых также необходимо обеспечение благоприятных условий: скорость течения около 0,5–1,0 м/с, гравелистый грунт, необходимая температура воды. Несмотря на то, что лососевые холодолюбивы, снижение температуры ниже их оптимума может существенно задерживать созревание гонад. Так, у производителей весенне-нерестующего сахалинского тайменя снижение температуры от 13 до 4 °С задерживает созревание гонад более чем на месяц.

Экологический метод стимулирования созревания гонад используется при разведении порционно нерестящихся карповых (рыбец и шемай). Экологический метод заложен в основу искусственных нерестовых каналов для размножения литофильных рыб. С

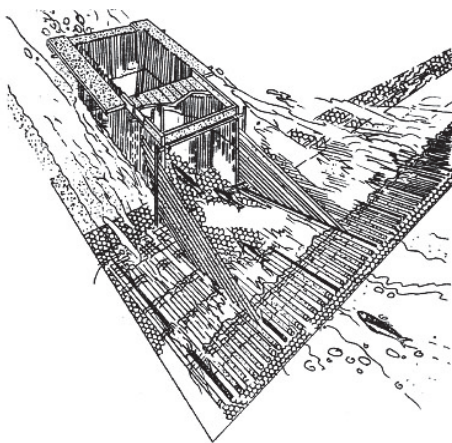


Рис. 33. Садок типа «Кимура» для отлова и выдерживания лососей

углублением знаний о влиянии отдельных экологических факторов на созревание и скорость прохождения половых циклов рыб роль этого метода вновь будет возрастать.

4.6. Предпосылки разработки физиологического метода стимулирования созревания половых продуктов

Физиологический метод стимулирования созревания гонад рыб сложился не сразу. Предпосылкой для его разработки послужили многочисленные исследования советских и иностранных ученых, установивших в 20–30-е гг. прошлого столетия, что, в регуляции половых функций организма животных и человека, кроме нервной системы, принимают участие особые вещества, выделяемые в кровь половыми железами и нижним мозговым придатком – гипофизом. Эти вещества, относящиеся к группе биологически активных, присутствуют в тканях в ничтожных количествах, но оказывают весьма сильное воздействие на репродуктивную систему. В тот период исследования по эндокринологии на рыб не распространялись.

К методу гипофизарных инъекций, или к физиологическому методу стимулирования созревания половых продуктов, в рыбководстве независимо друг от друга и почти одновременно пришли Иеринг (Ihering) в Бразилии в 1935 г и Н.Л. Гербильский в СССР в 1936 г. Иеринг обнаружил активность нервносекреторных клеток гипофиза рыб к периоду дождей, но не знал, что делать с полученной информацией. Н.Л. Гербильский целеустремленно шел к разгадке гормональной стимуляции созревания рыб для целей аквакультуры. Ученый с сотрудниками пытался добиться созревания производителей карпа, леща и судака путем инъекции питуитрина Л, пролана, гравидана, фолликулина, оварикина, овариолизатора и других препаратов. Однако эти опыты не привели к положительному результату: когда удавалось получить зрелые гонады, то полноценных личинок получить не удавалось, так как в этих случаях овулировали незрелые, «абортивные» яйцеклетки. Тогда он начал тщательно изучать гипофиз, гипоталамус, сезонную динамику их функций, путей выведения из них гормонов. Эта работа не только привела к положительному результату, но позволили Н.Л. Гербильскому создать в ихтиологии целое научное направление и школу экологической гистофизиологии, которая с успехом существует и сейчас.

4.7. Гормональная регуляция репродуктивной функции рыб

Физиологический метод стимулирования созревания гонад рыб основан на понимании функциональной взаимосвязи системы коррелятов, обеспечивающих этот процесс. Представление об управлении функцией половых желез в упрощенном виде можно представить блок-схемой, изображенной на рис. 34.

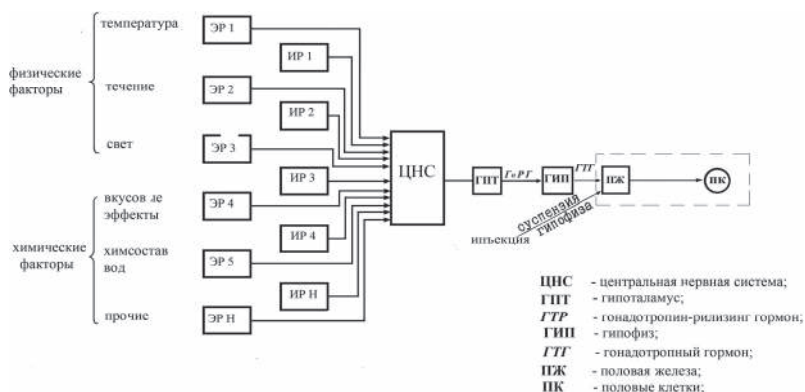


Рис. 34. Блок-схема функциональной системы управления репродуктивной функцией рыб

Многочисленная информация о факторах, связанных с обеспечением перехода рыбы в нерестное состояние (продолжительность фотопериода, температура, скорость течения воды, наличие субстрата, зрительные образы, хемотинформация полового партнера и т.д.), воспринимается экстерорецепторами и направляется в центральную нервную систему (ЦНС). Туда же стекается информация о состоянии системы коррелятов – функционально связанных органов, обеспечивающих эту функцию. В ЦНС вся информация анализируется и, если для нереста все необходимые условия имеются, подается сигнал в гипоталамус. В результате этого включается сложная система нейрогормональной регуляции роста и развития половых клеток. В гипоталамусе вырабатываются пептидные нейrogормоны, которые направляются в гипофиз, и он начинает вырабатывать гонадотропные гормоны. В число нейrogормонов гипоталамуса входит, например, гонадотропин-рилизинг (ГнРГ), стимулирующий синтез гонадотропного гормона гипофиза. Последние, в свою очередь, оказывают стимулирующее действие на половые железы. Строение гипоталамиче-

ской нейросекреторной системы у рыб разной таксономической принадлежности существенно различается.

У хрящевых ганоидов нейросекреторным центром является преоптическое ядро. Две симметрично расположенные группы клеток преоптического ядра расположены в боковых стенках III желудочка несколько ростродорсальнее перекреста зрительных нервов (рис. 35).

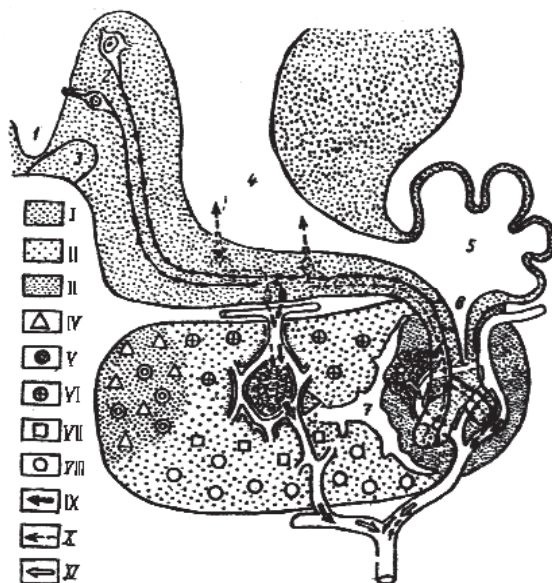


Рис. 35. Схема гипоталамо-гипофизарной системы осетровых (Поленов, 1970): I – преоптическая бухта; 2 – преоптическое ядро; 3 – оптическая хиазма; 4 – инфундибулярная бухта; 5 – сосудистый мешок; 6 – гипофизарная бухта; 7 – гипофизарная полость; I – проаденогипофиз; II – мезоаденогипофиз; III – метааденогипофиз; IV – клетки, продуцирующие лютеотропный гормон; V – клетки, продуцирующие соматотропные гормоны; VI – клетки, продуцирующие тиреотропные гормоны; VII – тиреотропные гормоны; VIII – клетки, продуцирующие гонадотропные гормоны; IX – пути выведения пептидных нейрогормонов; X – пути выведения катехоламиновых нейрогормонов; XI – пути выведения тиреотропных гормонов аденогипофиза

Основной функциональной единицей этой системы является нервная клетка, перикарион которой расположен в преоптическом ядре, а аксоны, или нейросекреторные безмякотные волокна, отходят от тел клеток, направляются в сторону гипофиза, проникают в него, образуя при этом нейрогипофиз. Нейрогипофиз представлен трубчатыми, весьма массивными и слабо разветвленными корнями, которые внедряются между дольками промежуточной доли аденогипофиза. При этом у осетровых нейросекреторные волокна никогда не проникают вглубь железистой ткани промежуточной доли, так как она отделена от нейрогипофиза довольно мощной базальной мембраной.

У костистых рыб преоптическое ядро в общем имеет ту же топографию, что и у осетровых. Однако у костистых нейросекреторные клетки расположены чрезвычайно компактно. Дендриты единичных мелких и средних биполярных нейросекреторных клеток, расположенных вблизи, а иногда даже в составе эпендимы, выстилающей преоптическую бухту, подходят к самому краю этой полости, в которую выделяют частично свой секрет (рис. 36). Основная масса аксонов нейросекреторных клеток преоптического ядра формирует парные мощные преоптико-гипофизарные пути. Эти пути проходят через латеральное ядро серого бугра и только в вентральной части последнего воссоединяются в гипоталамо-гипофизарный тракт, который сразу же вступает в основной корень или ствол нейрогипофиза.

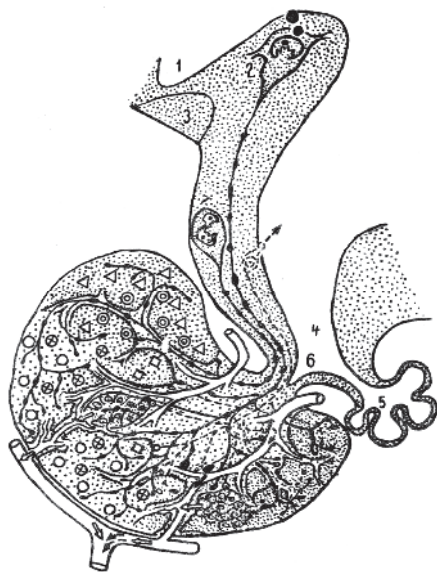


Рис. 36. Схема гипоталамо-гипофизарной системы костистых рыб (Поленов, 1975): 1-6 - то же, что на рис. 35; 7 - латеральное ядро серого бугра

Нейрогипофиз у различных видов костистых рыб имеет весьма разнообразное строение – от древовидно-разветвленного до компактного образования. Однако у всех костистых, в отличие от хрящевых ганоидов, отсутствует четко дифференцированный нейрогипофиз. Нейросекреторные волокна гипоталамо-гипофизарного тракта проникают в ткань аденогипофиза, и их ветви пронизывают железистую ткань. Большинство окончаний разветвлений аксонов контактирует с сосудами. Это свидетельствует о том, что большая часть нейросекрета из нервных клеток попадает в кровь и ее током разносится по всему организму и при этом вовлекает напрямую, т.е. минуя гипофиз, многие органы, связанные с репродуктивной функцией рыб. Несколько меньшая порция нейрогормонов попадает напрямую в железистую часть гипофиза, стимулируя его гонадотропную функцию. Имеются данные, свидетельствующие о наличии в гипоталамусе костистых рыб гонадотропин-ингибирующего фактора (ГНИГ), т.е. гормона, тормозящего синтез ГнРГ. Об этом свидетельствуют, например, эксперименты по нарушению определенных областей латерального ядра у половозрелой золотой рыбки, содержащейся при низких температурах, при которых обычно не

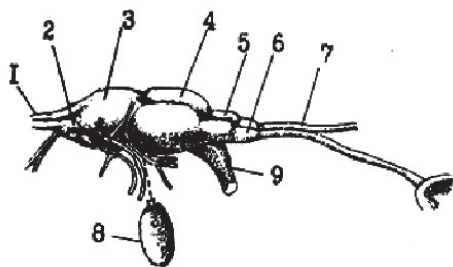


Рис. 37. Морфология головного мозга лосося (Smith, Bell, 1976):

- 1 – спинной мозг; 2 – продолговатый мозг;
- 3 – мозжечок; 4 – оптические доли;
- 5 – полушария головного мозга;
- 6, 7 – обонятельные нервы; 8 – гипофиз;
- 9 – зрительный нерв

происходит нерест. Повреждение вызывает созревание и овуляцию при отсутствии нерестовых температур. Таким образом, латеральное ядро у костистых рассматривается в качестве источника как ГнРГ, так и ГНИГ. Введение экстрактов гипоталамуса рыб другим рыбам приводит к стимуляции секреторной деятельности гипофиза и накоплению гонадотропина в крови.

Гипофиз рыб находится под контролем гипоталамуса и играет важнейшую роль в созревании гонад. Он является нижним придатком промежуточного мозга и имеет двойное происхождение (рис. 37).

Часть его, соединяющаяся с мозгом, происходит от выпячивания последнего. Большая часть, железистая (аденогипофиз), происходит от выпячивания передней кишки зародыша. При этом участок стенки кишки у осетровых, выпячивающийся в виде полого мешка, получил название «карман Ратке». У костистых такое выпячивание происходит без образования полости. Продвигаясь навстречу друг другу, выпячивания мозга и кишки соединяются, проникают друг в друга, отделяются от кишки и образуют один орган, в котором мозговая часть носит название нейрогипофиза, а железистая, произошедшая из кишки – аденогипофиза. У севрюги гипофиз всю жизнь сохраняет вырост, направленный вперед и вниз, – остатки соединения с кишкой. У костистых таких рудиментов нет.

Изучение функции гипофиза показало, что он имеет несколько зон, выполняющих различные функции и соответственно имеющих разное строение. У рыб различной систематической принадлежности эти зоны имеют различную локализацию и несколько различающиеся функции. Особенно существенны эти различия у хрящевых ганоидов и костистых. Сложности в идентификации зон затрудняют закрепление за ними определенных названий. По этой причине в литературе можно встретить у различных авторов различное название зон. И.А. Баранникова предложила схему гомологизации долей и зон аденогипофиза у хрящевых ганоидов и костистых, представленную на рис. 38. Аденогипофиз осетровых (см. рис. 36) состоит из различающихся друг от друга передней, или главной (дистальной), и промежуточной долей, гомологичных соответственно про- и метааденогипофизам костистых. Наибольшую деятельность в период созревания икры и спермиев проявляют у осетровых клетки главной доли гипофиза, а у костистых – клетки промежуточной доли и проксимальной зоны (мезоаденогипофиза).

Главная доля гипофиза осетровых неоднородна по характеру слагающих ее структур. В ее составе выделяют ряд зон. Назальная зона представлена эпителиальными тяжами. На сагитальном гистологическом срезе тяжи имеют вид фолликулов с более или менее значительными просветами в центральной области. При тестировании на аксолотлях показана тиреотропная функция клеток, слагающих эту зону. Там же выявлены клетки с кортикотропной функцией.

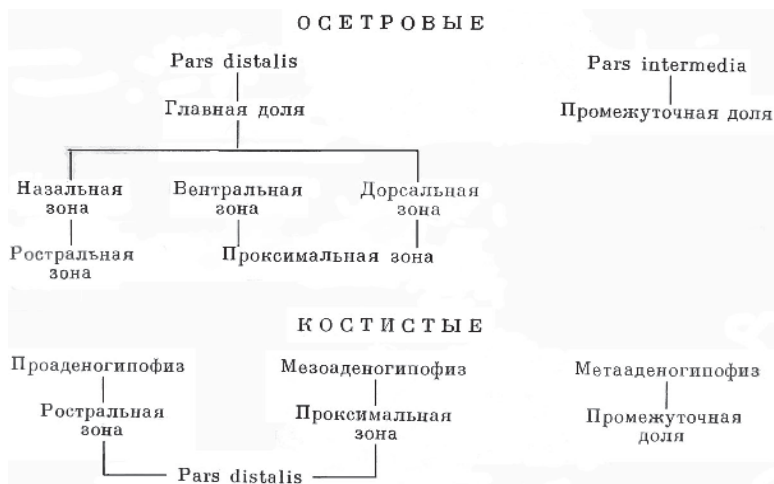


Рис. 38. Схема гомологизации долей и зон аденогипофиза у хрящевых ганоидов и костистых (Баранникова, 1975)

В вентральной зоне преобладают клетки, синхронно изменяющиеся при изменении функционального состояния органа. В периферической части вентральной зоны и вблизи назального участка содержатся клетки с четко выраженными гранулами в цитоплазме. Эта зона имеет отношение к гонадотропной и тиреотропной функциям гипофиза.

В дорсальной зоне в тяжах, кроме клеток, характерных для вентральной зоны, встречаются клетки, проявляющие гормональную активность. Иногда цитоплазма этих клеток выглядит гомогенной, в других случаях содержит гранулы. Такие клетки в дорсальной зоне являются преобладающими. Показана гонадотропная функция клеток этой зоны. Промежуточная доля представлена тяжами, состоящими из ацидофильных, базофильных и хромофобных клеток; границы между клетками заметны плохо.

Гипофиз костистых рыб представлен тремя долями, которые именуются про-, мезо- и метааденогипофизом. Проаденогипофиз у лососевых представлен эпителиальными тяжами, которые на срезах обычно выглядят как фолликулы. В этой области преобладают ацидофильные клетки. Экспериментальные исследования с применением гистофизиологических и иммунохимических методов убедительно доказали продукцию этими клетками пролактиноподоб-

ного гормона. Кроме ацидофильных клеток в этой области имеются редкие клетки полигональной формы с цитоплазмой, содержащей базофильные гранулы. Эти клетки хорошо выражены у лососевых, далеких от половой зрелости, в период начала анадромной миграции и, очевидно, связаны с выработкой тиреотропного гормона. В ростральной зоне дистальной доли в непосредственном контакте с корнями нейрогипофиза у ряда костистых, в том числе и у лососевых, располагаются клетки, связанные, как показали исследования, с кортикотропной гормональной секрецией.

В мезоаденогипофизе (проксимальная зона дистальной доли) имеется небольшое количество клеток, функция которых связана, с выработкой различных гормонов. На периферии железы и вблизи проаденогипофиза располагаются клетки с крупными, четко выраженными гранулами в цитоплазме. Эти клетки присутствуют в железе у рыб, весьма далеких от зрелости, и сохраняются после нереста. В центральных участках железы у особей, близких к переходу в нерестное состояние, лежат базофильные клетки с вакуолизированной цитоплазмой. Прослеживая их судьбу в гипофизах рыб на разных этапах полового цикла, можно прийти к заключению о постепенном развитии этих клеток, которые в дальнейшем дают базофильные клеточные элементы с вакуолизированной цитоплазмой. Максимальных размеров эти клетки достигают перед нерестом. После нереста клеток с вакуолизированной цитоплазмой не наблюдается. Это свидетельствует о продуцировании этими клетками гонадотропного гормона.

В метааденогипофизе (промежуточная доля) лососевых лежат, как правило, слабохромофильные клетки. В ряде случаев встречаются клетки с базофильной цитоплазмой. В железистых клетках часто обнаруживаются красные при окраске азаном гранулы секрета, поступающие в корни нейрогипофиза. Клетки промежуточной доли гипофиза костистых являются источником интермидина, или меланоцитостимулирующего гормона.

В последние годы появляется все больше информации, указывающей на наличие двух типов гонадотропного гормона (ГТГ) в гипофизе рыб. Так, Д.Р. Идлер и др. (Idler, Bozar, Hwang, 1975) выделили из гипофиза костистых (камбалы и лососевых) два типа ГТГ: гонадотропин созревания и гонадотропин вителлогенеза. Эти два гонадотропина различаются по аминокислотному составу: ГТГ созревания – гликопротеиновый гормон с высоким содержанием

углеводов, а ГТГ вителлогенеза отличается низким содержанием углеводов. Различна также и сфера действия двух гормонов. ГТГ созревания вызывает созревание ооцитов, спермацию, овуляцию, стимулирует стероидогенную ткань к секреции стероидов. ГТГ вителлогенеза обеспечивает включение вителлогенина в ооцит. В последнем процессе должен принимать участие и ГТГ созревания. Соответственно двум типам ГТГ выявлены и два типа клеток, их вырабатывающих.

У ряда видов рыб выявлены различия в гонадотропинах самцов и самок. Так, гонадотропная активность гипофизов самок кеты и горбуши (при тестировании на самках вьюна и на самцах лягушек) оказалась более высокой, чем у самцов (Веригин, Макеева, 1971; Боев, 1979). При исследовании половых различий гонадотропина чавычи было также показано различие по иммунологическим свойствам и аминокислотному составу. Это связано с тем, что у рыб разного пола имеются различия и специфические для каждого пола рецепторы.

Применение электрофоретических методик для изучения структуры ГТГ рыб позволило показать, что существуют различия во фракциях костистых и осетровых. Следовательно, можно предполагать наличие таксономической специфичности ГТГ.

Половые железы рыб представляют собой стероидогенную ткань, которая под воздействием гонадотропного гормона вырабатывают половые стероидные гормоны: эстрогены и андрогены. Половые стероиды оказывают существенное влияние на регуляцию репродуктивной функции рыб в качестве одного из основных звеньев, связанных положительными и отрицательными обратными связями в системе ГнРГ–ГТГ–стероиды. У ряда рыб после введения стероидов наблюдаются дегенеративные изменения в гонадах. При созревании ооцитов содержание ГТГ в крови высокое; в этот период снижается концентрация эстрадиола, что свидетельствует о наличии обратной связи между гонадотропином и половыми стероидами.

При кастрации рыб проявляется резкое увеличение активности клеток латерального ядра, отвечающего за гонадотропную функцию гипофиза. После кастрации гонадотропоциты находятся в гиперактивном состоянии, что указывает на увеличение функции гонадотропных клеток при уменьшении стероидов в крови. Введение тестостерона неполовозрелой радужной форели приводит к увеличению концентрации ГТГ в гипофизе более чем в 20 раз, но в крови концентрация гормона в это время может быть низкой.

Половые гормоны влияют на нерестовое поведение рыб. Кастрированные рыбы утрачивают характерное для них нерестовое поведение. Однако в некоторых случаях утрачиваются не все поведенческие признаки, а какая-либо часть. Полагают, что в определении нерестового поведения принимают участие не только половые гормоны, но и гормоны гипофиза.

Половые гормоны могут влиять и на чувствительность некоторых органов чувств. Известно, например, что рыбы находят свои нерестилища с помощью органов обоняния. С помощью половых гормонов-эстрогенов удастся повысить чувствительность обонятельных луковиц рыб на конечной стадии анадромной миграции по отношению к солевому раствору. М. Фонтен и его сотрудники показали, что концентрация эстрадиола в крови лосося увеличивается как у самца, так и у самки во время анадромной миграции от эстуария до нерестилища. Отсюда следует, что обостренное с помощью эстрогенов обоняние лососевых позволяет выявлять тонкие различия в химизме рек и находить нужные для них нерестовые реки.

Рост и созревание половых клеток требуют активного взаимодействия многих метаболических процессов, каждый из которых контролируется своей эндокринной системой, поэтому при половом созревании рыб наблюдается активность многих желез внутренней секреции.

Наибольшее количество информации имеется по влиянию щитовидной железы на репродуктивную функцию рыб. Щитовидная железа (рис. 39) у хрящевых ганоидов расположена компактно между первой и третьей жаберной артериями в месте их отхождения от ствола брюшной аорты. Её фолликулы разбросаны группами в соединительной ткани. У карпов и карасей

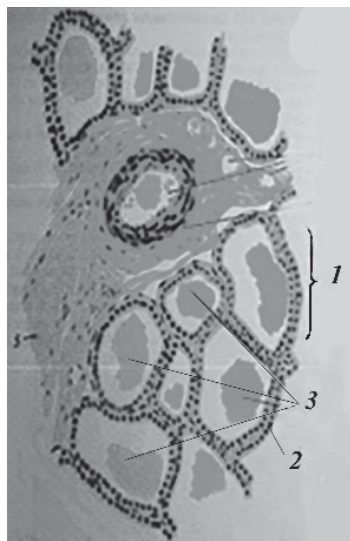


Рис. 39. Щитовидная железа:
1 – фолликулы, 2 – тиреоциты,
3 – коллоид (Зирук, Салаутин, 2016)

единичные фолликулы обнаруживают в головной почке. Поэтому щитовидную железу можно обнаружить только на гистологических срезах, где она выглядит в виде фолликулов. Различают мелкие и крупные фолликулы, имеющие различное строение.

У хрящевых ганоидов при размножении наблюдается высокая функциональная активность щитовидной железы. После нереста у осетровых наблюдается снижение содержания тиреотропного гормона (Баранникова, 1975). Подобная картина проявляется и у многих костистых (Христофорова, 1978). Тиреотропный гормон влияет на функцию щитовидной железы, на синтез и секрецию тиреоидных гормонов.

У костистых щитовидная железа расположена диффузно, у лососевых она менее разбросана и имеет несколько крупных скоплений фолликулов, располагающихся по ходу вентральной аорты. У костистых, как и у хрящевых ганоидов, выявляются мелкие и крупные фолликулы со сходными морфологией и типами секреции.

Роль щитовидной железы в репродуктивной функции рыб связывают с повышением под влиянием тироксина обмена веществ и двигательной активности. У некоторых самок во время нереста не выявлено гиперфункции щитовидной железы, но у самцов того же вида щитовидная железа активно функционировала. М. Фонтену удалось показать, что добавлением тироксина к суспензии гипофиза при инъекции лососевым в условиях низких температур удается повысить активность ГТГ. Без тироксина для получения половых продуктов у лососевых необходимы дозы гипофиза в 8–10 раз больше, чем у других рыб.

Предварительным введением тироксина можно добиться такого же эффекта, как и у других рыб, размножающихся при повышенных температурах. Тем не менее, физиологический метод стимулирования созревания лососевых в промышленных масштабах не используется. Это объясняется, во-первых, экономическими соображениями – лососевые имеют крупные ооциты и очень низкую, по сравнению с другими объектами воспроизводства, плодовитость (для сравнения: 1200 икринок у горбуши и 1–5 млн – у карповых и осетровых). Для того чтобы получить физиологическим методом 100 млн шт. икры горбуши, сахалинскому рыбноводному заводу потребовалось бы проинъектировать дважды или трижды около 83 тыс. самок. Такое же количество икры у осетровых можно получить от 100–200 самок. Во-вторых, лососевые хорошо созревают при обеспечении экологических условий в садках. Поэтому про-

мышленное лососеводство базируется на садковом выдерживании производителей до созревания и при этом получают 90–100 % созревания.

Функция щитовидной железы находится в связи с сезонными явлениями и зависит от фотопериода. Влияя изменением продолжительности фотопериода, можно получать изменение функции щитовидной железы и вследствие этого – изменение поведения у различных видов рыб. В реализации репродуктивной функции у рыб также принимают участие адреналовая железа и тельца Станиуса. У рыб аналогом корковой части надпочечников является интерреналовая ткань, мозгового-хромаффинная ткань.

Комплекс интерреналовых и хромаффинных клеток (тканей) называется адреналовой железой. Расположение адреналовой железы у разных видов рыб неодинаково. У хрящевых рыб интерреналовая ткань находится между почками (межпочечная железа), хромаффинная ткань располагается около симпатических ганглиев или в них. Для адреналовой железы характерно диффузное расположение в ткани почки, поэтому название «железа», данное в свое время М. Фонтеном, должно приниматься с определенной долей условности.

У костистых интерреналовая и хромаффинная ткани находятся в области головной почки. Тельца Станиуса расположены в туловищной почке.

У лососей интерренальная ткань представлена отдельными островками, резко отличающимися от лимфоидной ткани почек. Каждый тяж эпителиальных клеток железы одет соединительнотканной оболочкой и пронизан многочисленными кровеносными сосудами. Функция адреналовой железы контролируется проаденогипофизом (у костистых) и назальной зоной дистальной доли (у хрящевых ганоидов).

На ряде костистых рыб показано усиление активности кортикотропных клеток гипофиза в период нереста и гиперфункция интерреналовой железы (Баранникова, 1978). На отдельных видах костистых показано воздействие кортикостероидов на созревание половых клеток, но в большинстве случаев такой зависимости не обнаружено. У многих исследованных видов, даже у тех, которые не показывали усиления активности кортикотропных клеток гипофиза, проявлялось усиление активности интерреналовой железы. Имеются сведения о том, что кортикостероиды во время нереста играют важную роль в усилении двигательной активности.

Кроме интерреналовой железы во время нереста проявляется усиление активности телец Станиуса. Тельца Станиуса (эндокринная железа, не имеющая гомолога у высших животных) расположены на поверхности, реже внутри почки и имеют гистологическую структуру в зависимости от физиологического состояния. Относительно роли телец Станиуса нет определенного мнения, однако имеющиеся сведения свидетельствуют об их существенной роли в управлении двигательной активностью, дыхательным метаболизмом и солевом обмене. Установлена их активация у многих видов во время размножения. Показана существенная роль в репродуктивной функции рыб каудальной нейросекреторной системы и урофиза.

Кроме вышеперечисленных органов, принимающих участие в размножении рыб, нельзя не указать на каудальную нейросекреторную систему рыб. Она находится в каудальной части спинного мозга и по своей морфологии напоминает железистые клетки. У осетровых нейроны каудальной нейросекреторной системы (иногда их называют по имени открывшего их автора – клетками Дальгрена) начинаются от конца спинного плавника и расположены до конца хвостового стебля (рис. 40). У костистых аксоны клеток

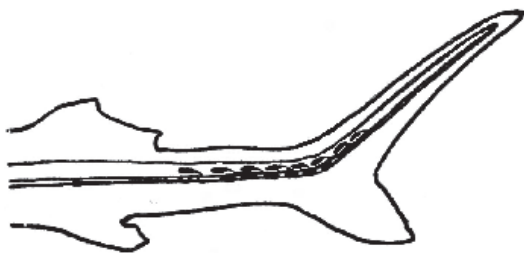


Рис. 40. Каудальная нейросекреторная система осетровых (Саенко, 1972)

Дальгрена направляются из спинного мозга через тонкий стебелек в маленький округлый нейрогенный орган – урогипофиз, или урофиз. Последний является выростом вентральной стенки спинного мозга и напоминает нейрогипофиз.

В урофизе отростки нейросекреторных клеток оканчиваются на капиллярах, богато представленных в этом органе. Функциональное значение каудальной нейросекреторной системы еще недостаточно ясно. Имеются сведения, что она связана функционально с гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системой, принимает участие в дыхательном метаболизме и солевом обмене. Активация этой железы в нерестовый период свидетельствует о ее

участии в репродуктивной функции рыб. Гормоны этой системы способствуют появлению вторичных половых признаков.

Таким образом, в репродуктивной функции рыб задействовано большое количество желез внутренней секреции, находящихся прямо или косвенно под интегрирующим влиянием центральной нервной системы. Понимание системы коррелятов, ответственных за репродуктивную функцию рыб, позволило разработать и в широком масштабе внедрить в практику рыбоводных работ физиологический метод управления половыми циклами рыб.

4.8. Физиологический метод стимулирования созревания гонад

Сущность метода стимулирования созревания половых продуктов рыб заключается в том, что, не дожидаясь естественного созревания гонад под воздействием собственной секреции гипоталамо-гипофизарной системы, рыбовод вводит заранее заготовленный препарат гипофиза, имеющий депонированный гонадотропный гормон. В этом случае частично снимается влияние экологических факторов на переход рыбы в нерестное состояние. Как показано на рис. 34, если отсутствует субстрат или недостаточна скорость течения, рыба не перейдет в нерестное состояние. Температура воды влияет на действие гонадотропного гормона, но это влияние уже не столь существенно, как при экологическом методе, и определяется большей частью скоростью метаболических процессов в организме.

Инъекция гонадотропного гормона дает положительный эффект только на определенном этапе гонадогенеза – на IV стадии зрелости. Эта стадия у самок отличается уже дефинитивными размерами яйцеклеток, однако в отличие от V стадии они еще окружены слоем фолликулярного эпителия и связаны соединительной тканью. Гонадотропные гормоны гипофиза способствуют переходу в V стадию, т.е. под их воздействием резорбируется часть соединительнотканной стромы яичника, и овоциты выскальзывают из фолликулярной оболочки. В семенниках переход в нерестное состояние характеризуется полным превращением сперматид в сперматозоиды, заполнением ими семенных канальцев и, наконец, выводом их наружу.

Гипофизарные инъекции рыбам, находящимся на III и более ранних стадиях развития гонад, либо вовсе не дают положительного результата, либо дают неполноценную, абортивную икру. Весьма существенным представляется вопрос о видовой специфичности гонадотропного гормона.

Работами Н.Л. Гербильского и его учеников (Б.Н. Казанский и др.) удалось ответить и на этот вопрос. Так, по данным Б.Н. Казанского, в пределах семейства гипофизы разных видов рыб дают одинаково положительные результаты. Однако опыты на видах за пределами семейства дали другие результаты (табл. 2).

Таблица 2

Определение видоспецифичности гипофиза рыб различного таксономического ранга

Раба, от которой взят гипофиз	Рыба, которой сделана инъекция	Количество самок	
		в опыте	созревших
Лещ	Севрюга	11	7
То же	То же	10	6
-//-	Судак	40	37
Судак	Севрюга	3	0
То же	Сазан	5	0
-//-	Рыбец	30	0
-//-	Лещ	21	0
Севрюга	То же	5	0
То же	Рыбец	20	1
-//-	Сазан	8	0

На основании этих и подобных им опытов на практике используют гипофизы того же семейства. Гипофизы карповых применяются для рыб того же семейства и для судака. Гипофизы леща являются наиболее универсальными, а судака – фактически видоспецифичными.

Заготовка гипофизов для производственных нужд осуществляется, как правило, в предыдущем перед использованием году на промысле, в уловах которого встречаются особи конца III стадии зрелости – на этапе, когда гонадотропный гормон депонирован в гипофизе. Гипофизы рыб V и VI стадий зрелости для этих целей не годятся, так как гормон из них уже полностью выведен.

Заготовка гипофизов осуществляется с помощью простейшего устройства – трепана, который представляет собой металлический стержень, снабженный рукояткой (рис. 41) На нижний конец стержня надет цилиндр, который можно передвигать по вертикали вдоль стержня и закреплять при помощи винта. На конце этого ци-

линдра делают и затачивают зубцы, слегка разведенные, как у пилы. В зависимости от размера рыбы, у которой надо брать гипофиз, диаметр цилиндра может быть различным. Для взятия гипофиза у осетра его диаметр должен быть 30 мм, для белуги, калуги – 35–40 мм. Для облегчения получения гипофизов в большом количестве цилиндр с зубцами вставляют в электродрель.



Рис. 41. Трепан с электрическим приводом и голова осетра с изъятим гипофизом

Гипофиз из углубления в костной ткани извлекают с помощью ложки Фолькмана (рис. 42). Применение пинцета и других подобных инструментов не допускается, так как при этом гипофиз может быть раздавлен и впоследствии он будет не пригоден для инъектирования.

Извлеченные гипофизы помещают в склянку с притертой пробкой, в которую наливают чистый ацетон в соотношении на объем гипофиза – 10–15 объ-

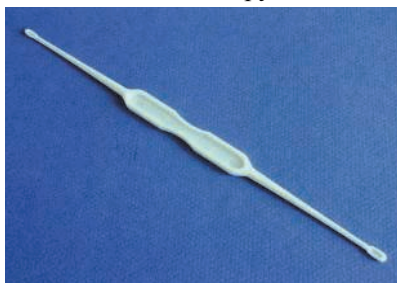


Рис. 42. Ложка Фолькмана

ёмов ацетона. Через 15 ч ацетон сливают и заливают новую порцию. Через 6 ч можно ацетон слить и оставить гипофизы до следующего нерестового сезона. Обезжиренные и высушенные гипофизы извлекают из банки, высушивают на фильтровальной бумаге, упаковывают в герметичную посуду и этикетировывают. Чтобы влага не попала в склянку, лучше стык пробки залить воском или парафином.

Перспективным представляется применение глицериновых вытяжек из гипофизов (Chaudhuri, 1976; Боев, 1979). Это позволяет точнее дозировать препарат, проще обеспечивается его сохранность. Успешное применение глицериновых вытяжек для стимуляции созревания осетровых и карповых в нашей стране позволяло постепенно переходить к этой методике вместо ацетонирования гипофизов.

Получены очищенные гонадотропины осетровых. Показана их высокая эффективность на самцах и самках. Созревание самок осетра происходит при введении 1,2 мг гонадотропина, что составляет 80 л.е. (лягушечьих единиц, см. далее). Промышленности предлагается при заготовке ацетонированных гипофизов использовать лишь их переднюю долю (у осетровых). При этом в оставшихся долях остается гипофизингибирующий гормон, а в используемой передней активности гормона резко возрастает.

Для инъекции выбирают рыб, готовых к нересту. Расчет дозы гипофиза: 5 мг суспензии гипофиза на 1 кг рыбы. Лучшее созревание и качество половых продуктов получают при использовании градуальных инъекций. Сначала вводят 20 % дозы – подготовительное введение, или предварительная инъекция. Она приводит к поляризации ооцитов, но дальше процесс созревания после такой дозы не идет. Через сутки вводят еще 80 % препарата – разрешающая доза, которая приводит к стимулированию завершения созревания яйцеклеток, их овуляции. Созревание должно произойти через 24–36 ч. Этот метод позволяет сравнительно малыми дозами гипофиза добиваться синхронизации созревания производителей и получать высокий процент качественных половых продуктов.

При длительном хранении ацетонированных гипофизов перед началом работ необходимо проверить их качество. По методу Б.Ф. Гончарова это можно сделать следующим образом. Щупом из полости самки извлекают порцию икры и помещают в физиологический раствор с 0,1%-м раствором кристаллического альбумина. При добавлении в этот раствор определенного количества гипофи-

за у яйцеклеток происходит растворение зародышевого пузырька. Минимальная доза гипофиза, вызвавшая растворение пузырька, и будет показателем активности гипофиза.

Б.Н. Казанским для обозначения активности гипофиза введены так называемые вьюновые единицы (в.е.). Вьюновая единица – это наименьшее количество гипофиза, которое необходимо для созревания икры и овуляции у самки вьюна массой 35–45 г с гонадами в IV стадии зрелости.

Тестирование гипофизов на вьюновые единицы не всегда бывает возможным из-за отсутствия вьюнов. В этом случае тестирование может осуществляться на лягушках, а мерой активности гормона будет лягушечья единица (л.е.). Положительной реакцией на гормон гипофиза у лягушек служит появление подвижных сперматозоидов в клоаке самца после введения суспензии гипофиза в спинные лимфатические мешки. Эта реакция наступает очень быстро – через 40–50 мин. В этом заключается основное преимущество данного способа тестирования.

Проверку осуществляют следующим образом. Лягушек-самцов заготавливают поздней осенью в местах их концентрации на зимовку. Зимой их содержат в воде слабой проточности при температуре 1,5 °С и слабой освещенности. Перед тестированием лягушек медленно выводят из состояния спячки. Для этого за неделю температуру поднимают до 16–18 °С. Во время тестирования температура желательна 18–23 °С. Дозы инъектирования для разных видов рыб приведены в табл. 3.

Таблица 3

Нормативы дозирования гонадотропного гормона для разных видов рыб (В.Н. Михайлов, 2008)

Тип инъекции	Доза гормона		Происхождение гонадотропного гормона, стимулирующего созревание
	мг/кг	л.е. на рыбу	
1	2	3	4
Карп			
Самки:			
предварительная доза	0,2–0,5		Карп, сазан, лещ
разрешающая доза	2,0–3,5		То же
Самцы	1,0–1,5		-//-

1	2	3	4
Лещ			
Самки	2,0–2,5	13–17	Лещ, сазан
Самцы	0,5–1,0	3–7	
Толстолобики, амуры, буффало			
Самки:			
предварительная доза	0,5–1,0	250	Лещ, сазан/хориогонин
разрешающая доза	3,0–6,0	2500	То же
Самцы	1,0–1,5	250–500	-//-
Канальный сом			
Самки:			
предварительная доза 1	1,0	1–2 тыс.	Сазан, лещ,
предварительная доза 2	2,0	4–8 тыс.	толстолобики/хориогонин
разрешающая доза	10	6–12 тыс.	для всех
Самцы	2,5–5,0	4–8 тыс.	

Для инъектирования отбирают партии по 8–10 гипофизов, отличающихся цветом и величиной. После взвешивания на аналитических весах их растирают в фарфоровой ступке с небольшим количеством физиологического раствора до получения однородной сметаноподобной консистенции. После добавления в препарат физиологического раствора он готов для инъектирования.

При использовании физиологического метода стимулирования созревания гонад у рыб необходимо максимально точно определять дозы введения гормона. Гиподозировка может не дать положительного результата в установленные сроки, а гипердозировка может привести к снижению числа созревающих самок и к ухудшению качества получаемой продукции. Этот эффект наиболее выражен в тех случаях, когда рыбы находятся в угнетенном физиологическом состоянии. На ряде карповых и осетровых показано, что после длительного резервирования производителей при верхних границах нерестовых температур введение оптимальных доз гипофиза дает лучшие результаты, чем гипердозировка.

В связи с ростом масштабов рыбоводных работ обеспечение рыбоводного процесса гипофизами становится все сложнее, поэтому ученые продолжают работу по поиску эквивалентного по эффективности, но более доступного препарата. К числу таких заменителей относится хориогонин (хориальный гонадотропин), выра-

батываемый на предприятиях медицинской промышленности. В отличие от гормона гипофиза его можно более точно дозировать, однако его можно применять лишь на отдельных видах рыб, например, белом и пестром толстолобике.

Для получения половых продуктов у кефали на Тайване использовали искусственный гормон синахорин. Этот гормон иногда используют совместно с гипофизами. Некоторое время использовали сульфатон. Его применяли в ветеринарии, поэтому он более доступен. 30 мкг этого препарата на килограмм веса вводят в самку, 15 мкг – в самца осетра. Передозировка не опасна.

Как было показано выше, гипоталамус рыб вырабатывает несколько разновидностей нейрогормонов, которые обеспечивают функцию соответствующих желез внутренней секреции. Среди этих нейрогормонов выделяют гонадотропин-рилизинг гормон (ГнРГ), стимулирующий синтез и секрецию гонадотропина гипофиза. Разработана технология получения искусственного ГнРГ, или люлиберина. На многих видах рыб уже проверено влияние ГнРГ гипоталамуса и люлиберина на выработку гонадотропного гормона (Баранникова, 1981). Показано, что реакция на эти воздействия зависит от фазы полового цикла рыб-реципиентов. На неполовозрелых особях радужной форели не получены положительные результаты. У рыб, в половых железах которых начались вителлогенез и сперматогенез и на более поздних стадиях полового цикла, отмечено существенное увеличение гонадотропина в крови. Применение люлиберина представляется перспективным для большинства видов рыб, на которых он испытывался. Китайскими авторами показана перспективность использования сверхактивного аналога люлиберина на растительноядных рыбах. Отечественными авторами показана целесообразность его применения для осетровых.

На основании этих данных в 2011 г. для получения зрелых половых продуктов от производителей рыб стали использовать препараты, содержащие синтетические аналоги ГнРГ. Научно-производственным кооперативом «Аквакультура» из подмосковного города Пущино разработаны и выпускается серия таких препаратов под общим названием «Нерестин».

В отличие от других препаратов мягкодействующие «Нестерины» ускоряют созревание и выделение половых продуктов у физиологически подготовленных производителей рыб, прежде всего, благодаря выделению из собственных гонадотропинов. При этом состав

«Нерестинов» можно корректировать применительно к конкретным видам рыб разных семейств. Препараты поставляются в готовом к применению виде, стерильны, имеют стандартную активность и двухлетний срок годности. Дозировка препаратов рассчитывается в долях миллилитра на килограмм живой массы рыбы. «Нерестин-1» и «Нерестин-1А» поставляются во флаконах по 20 и 50 мл. Модификация «А» отличается от исходной формы только вдвое увеличенной концентрацией компонентов, что удобно при большой массе производителей. Технология подготовки производителей, инъектирования и взятия половых продуктов аналогична процедурам при гипофизарных инъекциях. «Нерестины» обычно вводят дважды дозами от 10+90 % до 50+50 %. С интервалами от 12 до 24 ч, в зависимости от температуры воды и физиологической готовности производителей.

«Нерестин-2» можно вводить безинъекционно, что особенно важно при разведении мелких и особо ценных рыб. Для этого живой корм (мотыль, трубочник) слегка осушают фильтровальной бумагой, помещают в бюксы вместимостью около 5 мл, добавляют содержимое одной пробирки с «Нерестином», перемешивают и через 5 мин скармливают рыбам, следя за полной поедаемостью корма. Эту процедуру через сутки повторяют. Если добиться нереста при этом не удалось, то применяют «Нерестин-3, -4 или -5».

«Нерестин-3» обладает в 2,5 раза большей стимулирующей активностью, чем «Нерестин-1 и -2», а также повышенным антистрессовым и регенеративным действием. Поставляется в виде белого порошка во флаконах вместимостью 10 мл (примерно на 40 доз). Перед употреблением препарат разводят 0,6%-м раствором уксусной кислоты. Одноразовое введение удвоенной дозы препарата может служить тестом на готовность карповых рыб к размножению. «Нерестин-4» и «Нерестин-5» обычно применяют при разведении сомовых, лососевых и осетровых рыб в товарном рыбоводстве.

4.9. Роль нейросекреторной системы в раннем онтогенезе

Как известно (Баранникова, 1975), миграционное и нерестовое поведение рыб обусловлено гипоталамо-гипофизарной и каудальной нейросекреторными системами. В проаденогипофизе лососей задолго до нерестовой миграции выявляются клетки, которые вырабатывают гормоны, стимулирующие выработку тиреотропных гормонов, обеспечивающих повышенную активность рыб при совершении

миграций. У лосося через 3–4 дня после вылупления появляются первые признаки нейросекреторной деятельности (Поленов, 1968). У молоди горбуши длиной в 3,5 см уже начинает формироваться каудальная нейросекреторная система. Раннее функционирование гипофиза-гипоталамуса и каудальной нейросекреторной системы обуславливает миграционное поведение рыб, которое можно наблюдать в лососевых реках. Примерно к такому же вводу пришел И.Г. Мурза (1978), который выявил, что крупноклеточная область латерального ядра у созревающих самцов-пестряток более активна, чем у ювенильных самцов. Раннее проявление миграционного поведения молоди можно наблюдать на примере нерки оз. Азабачьего, которая нерестится по периметру водоема в нерестовых чашах (нерестилищах). Весной, немного подкормившись в озере, у самого берега протоки, соединяющей озеро с рекой Камчаткой, и в самой Камчатке, под «охраной» гольцов с глубокой стороны, текут «ручейки» молоди нерки длиной около 3 см вниз по протоке и реке. Не пройдя и половину длины реки, они разворачиваются и совершают якобы нерестовую, или кормовую, миграцию в озеро. На следующий год они могут повторить эту миграцию дальше по реке, а на третий год уже уйти в море.

Примерно в 1965 г. осенью в реку Калининка (Сахалин) в массовом количестве зашла молодь кеты размером около 20–22 см. Этот неожиданный заход серьезно озадачил ихтиологов и рыбоводов. Этот факт можно объяснить только сезонной активностью нейросекреторной системы гипофиза-гипоталамуса. Осенью производители кеты заходят в эту реку на нерест. У молоди в это время происходит также активность нейросекреторной системы и, не смотря на то, что её гонады ещё далеки от созревания, она совершает якобы нерестовую миграцию. Скорее всего, такая молодь мигрировала в море в сторону родной реки, но в неё не входила. В тот год по каким-то причинам произошла повышенная активность гормонов, и молодь кеты зашла в реку.

Во время нерестового хода сахалинского тайменя в р. Киевка (Приморский край) вместе с взрослыми производителями в реки входят и молодые особи. В литературе многократно описаны самцы лососей с продолжительным пресноводным периодом жизни, которые на 2–3-м году жизни созревают в реке, не выходя в море. Как правило, таких самцов называли карликами, так как они созревают, имея малые размеры 15–25 см (Гарлов и др., 2014). В.Н. Иванков и его соавторы таких самцов называют неотеническими самцами.

Неотения – явление, наблюдаемое у некоторых членистоногих, червей, земноводных, при котором достижение половозрелости и окончание онтогенеза происходят на ранних стадиях развития, например, на личиночной стадии. Относить симу, созревающую на втором-третьем году, к неотеническим личинкам не очень корректно. Личиночная стадия у рыб – это период от вылупления до перехода на плав. Ясно, что на этой стадии она не размножается. Видимо, понимая некоторую нестыковку в терминологии, в последних работах В.Н. Иванков стал их называть постларвальными неотеническими самцами (Иванков, Броневский, 1978).

Возникает вопрос: «А насколько корректно называть рано созревающих самцов симы карликами?». В биологическом понимании карликовость – это нарушение темпа роста организма в результате сбоя гормональной деятельности. Карликовость связана с недостатком гормона роста соматотропина, вырабатываемого гипофизом. На самом деле наши карликовые (рано созревающие) самцы растут быстрее ювенильных как самцов, так и самок. На рис. 43 представлена диаграмма роста молоди симы. На ней видны несколько пиков. Последний пик с наибольшей массой тела относится как раз к рано созревающим самцам, которых называли карликами. Явно, термин «карлик» для рано созревающих самцов симы также не корректен. Наиболее приемлемым названием для обозначения рыб, быстро растущих и рано созревающих, по нашему мнению, следует считать *«акселераты»*.

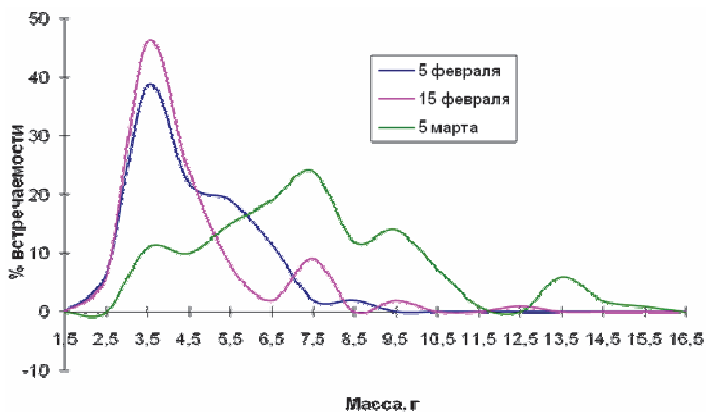


Рис. 43. Диаграмма распределения массы молоди симы, выращиваемой в бассейнах

Акселерированные самки также встречаются, но гораздо реже. Объясняется это, видимо, тем, что размер яйцеклеток у лососей – наследуемый признак, поэтому у маленьких самок в малом объеме брюшной полости не может созреть большое количество яйцеклеток. Такие самки фактически не могут при большом отходе в речной период жизни сохранить свое потомство, поэтому генетически не закрепляются. Другое дело самцы. Даже у самых маленьких экземпляров карликовых самцов может созреть сперматозоидов достаточно, чтобы осеменить икру нескольких крупных самок. Такие самцы могут генетически закрепляться.

Какова причина возникновения раносозревающих самцов и самок? По нашему представлению, причина кроется также в гормональной функции рыб. Всеми принимается как должное наличие половых циклов у млекопитающих и других животных, но для рыб наличие половых циклов обычно не принимается в расчет.

Исходя из изложенного, не сложно понять проявление раннего созревания. Вспышка гормональной активности у молоди стимулирует созревание половых продуктов. Этим же можно объяснить сложную возрастную структуру популяций не только лососевых, но и любых других видов. На нерест могут заходить у сими как акселерированные самцы и самки в возрасте 0+ и 1+, так и джеки, проводившие в море несколько месяцев, и обычные проходные особи, пробывшие в реке 1-3 года и в море 1-3 года. Рано созревающие самцы бывают, хоть и редко, даже у такого объекта, как горбуша. Изредка на нерест заходят самцы в возрасте 0+ (Иванков и др., 1987).

4.10. Влияние воды повышенной солености на акселератов сими

Считается, что акселераты сими не способны адаптироваться к морской воде, поэтому при искусственном воспроизводстве они являются балластом, на который расходуются средства, но не получают товарную продукцию. Опыты показывают, что акселератами становятся около 25 % культивируемой молоди, т.е. 50 % самцов. После выпуска подрощенной на рыбоводном заводе молоди сими 1/4 часть популяции, представленная акселератами, остается в реке, потребляя корм, необходимый для роста молоди естественного воспроизводства. Возникает проблема вовлечения акселератов в товарное выращивание. Сима может выращиваться в пресной во-

де, но рост происходит медленно, и она не вырастает до крупных размеров, как в морской воде. Но могут ли акселераты адаптироваться к морской воде? Работа по выявлению возможности адаптации к морской воде была выполнена на Экспериментальной базе марикультуры «Глазковка» в 80-е гг. прошлого столетия.

Акселератов отбирали в выростных бассейнах по размеру: самые крупные особи были обязательно акселератами. Отобранные экземпляры отсаживали в отдельный бассейн, в котором постепенно повышали соленость воды. На второй день у пестряток симы появлялся серебристый пигмент, характерный для смолта, но настоящему смолту они ещё не являлись. При помещении акселератов в отдельный бассейн их гонады выглядели как на рис. 44. На фото видны как зрелые сперматозоиды, так и сперматиды.

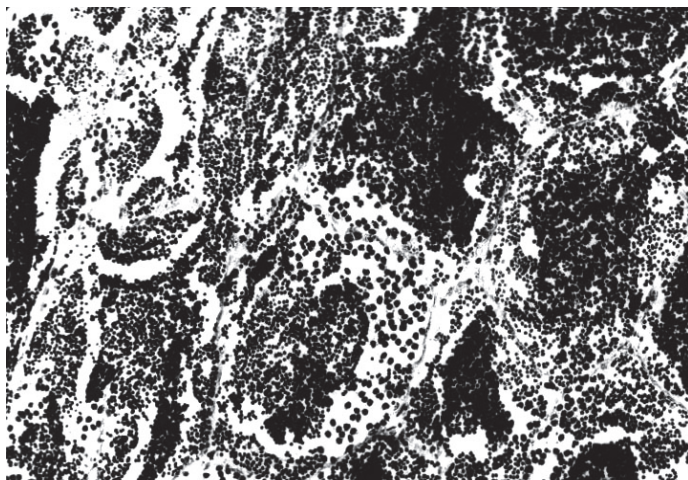


Рис. 44. Фото гонад акселерированного самца симы в IV стадии зрелости

После пересадки акселератов симы в воду повышенной солености в их гонадах начинает происходить интенсивные процессы. Зрелые сперматозоиды постепенно слипаются в отдельные комки, которые начинают резорбироваться (рис. 45). В перитонеальном эпителии начинают появляться сперматогонии новой генерации (это ещё один пример вторичной моноциклии), приводя к «омоложению» гонад (рис. 46).

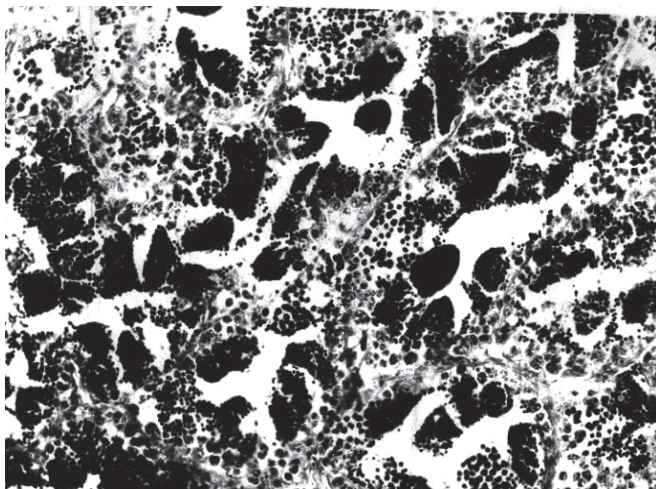


Рис. 45. Гонада акселерата через 10 дней воздействия водой повышенной солености. Зрелые сперматозоиды слипаются в отдельные комки

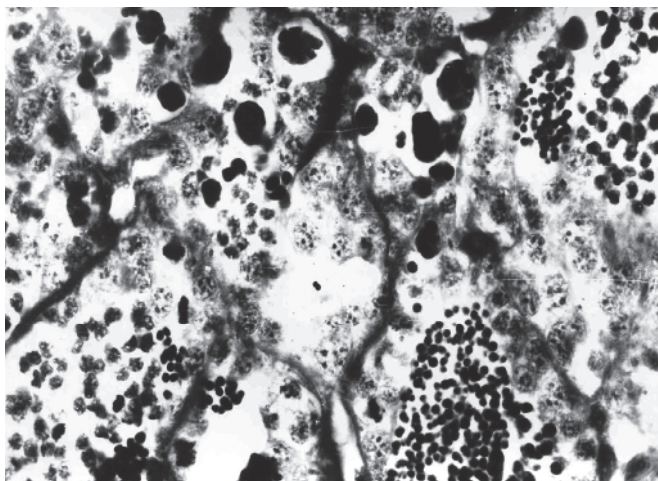


Рис. 46. Строение гонады карликового самца, содержавшегося в морской воде соленостью 30 % в течение 30 дней. Видны темные пятна резорбирующихся сперматозоидов, у стенок формируются новые генерации сперматогоний. В цистах находятся все стадии развития половых клеток

Сперматогонии делятся, превращаются в сперматocyты, затем – в сперматиды и сперматозоиды. При этом зрелые сперматозоиды слипаются в комки и вновь резорбируются. Процесс этот осуществляется непрерывно. А акселераты постепенно приобретают способность адаптироваться к воде океанической солености. Вероятно, технология адаптирования к морской воде пригодна для всех лососей с продолжительным пресноводным периодом жизни, поэтому существующие рыбодоводные заводы следует адаптировать под данную технологию.

4.11. Хранение спермы

Хранение спермы рыб имеет в рыбодоводстве большое значение. Рыбодоводы лососевых рыбодоводных заводов Сахалина часто заинтересованы в получении возможности хранения спермы по следующим обстоятельствам. На нерестилища в первую очередь заходят самцы. Самки постепенно увеличивают долю в нерестовой популяции. К концу нерестового хода заходят фактически одни самки, а самцов нет или их очень мало. В результате дефицита самцов рыбодоводные заводы бывают вынуждены прекращать закладку икры на инкубацию.

Продолжительность жизни сперматозоидов зависит от многих обстоятельств и от видовой принадлежности. Существенное влияние оказывает температура воды: при повышении ее длительность активного состояния сперматозоидов сокращается. Например, у лосося при температуре 5 °C продолжительность движений сперматозоидов составляет 53 с, при 8 °C – 45, при 20 °C – 33 и при 30 °C – 22 с. Движения сперматозоидов происходят по спирали. Скорость движения становится максимальной через 8–9 с после активации и составляет у язя *Leuciscus idus* и исык-кульского чебачка *L. bergi*, размножающихся в спокойной воде, 33–38 мкм/с, у османа *Diptychus* и маринки *Schizothorax*, размножающихся на течении, 184–300 мкм/с.

Скорость движений сперматозоидов не зависит от длины жгутика, а определяется, по-видимому, частотой сокращений его фибрилл (Турдаков, 1972). Сперматозоиды морских рыб сохраняют жизнеспособность намного дольше, чем пресноводных: у пресноводных подкаменщиков она составляет 14 мин, у бычков – 30–35 мин, у кефалей, нерестящихся в морской воде, – до 4 ч.

Увеличение продолжительности жизни сперматозоидов в условиях пониженной температуры используют для хранения спермы и ее транспортировки. Для этих целей сперму сцеживают в сухие чистые пробирки, которые плотно закрывают и хранят в термосах на льду или в холодильнике при температуре 1–4 °С. Сроки хранения спермы значительно колеблются у разных видов. Сперму толстолобиков и амура без снижения процента оплодотворения икры можно хранить 12 ч, сперму карпа – 2–3 сут (Белова, 1978), форели и щуки – 4 сут. Сперму радужной форели при 0° в атмосфере насыщенного влагой кислорода удалось хранить в течение 34 сут.

Поскольку продолжительность жизни сперматозоидов вне брюшной полости очень ограничена, возникает необходимость разработки технологии их хранения. Более полутора столетий тому назад ученые пытались разработать методику сохранения гамет рыб (Quartrefages, 1853). В последнее время в нашей стране и за рубежом разрабатываются методы криоконсервации спермы рыб. Это необходимо для рыбоводных хозяйств и селекционных работ, а также для сохранения генофонда существующих видов рыб в специальных банках, созданию которых в последнее время уделяется большое внимание. Согласно данным отечественных и зарубежных ученых, за счет остановки физиологических процессов сперма может храниться при температуре жидкого азота без утраты своих репродуктивных функций десятки и даже сотни лет (Ashwood-Smith, Friedmann и др., 1979).

Естественно, первые попытки хранения гамет рыб были без замораживания, так как разработка холодильной техники в это время находилась в начальной стадии (Kawajiri, 1927). Позже, с развитием холодильной техники, получением жидкого азота и «сухого льда» начались эксперименты с замораживанием гамет (Mitchum и др., 1963). Замораживание в обычном холодильнике оказалось бесперспективным, так как при медленном замораживании в клетках тканей формируются крупные кристаллы, которые разрывают клетки. С получением «сухого льда» (СО²), замерзающего при -78,5 °С, и жидкого азота, замерзающего при температуре -195,75 °С, появилась возможность избежать травмирования клеток кристаллами льда. Обобщенная информация об истории развития хранения гамет в замороженном виде опубликована канадскими учеными Х. Хортоном и А. Оттом (Horton, Ott, 1976).

Исследования по хранению гамет рыб с помощью замораживания были предприняты на основе результатов хранения спермы крупного рогатого скота (Smith, Polge и др., 1950). Предварительно сперму разбавляют специальной средой с добавлением криопротектора. Составы сред специфичны для разных видов. В их состав входят разные комбинации нескольких компонентов: NaCl, KCl, $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, NaHCO_3 , $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ и других солей, а также сахара, Д-маннит, трисоксиметиламинометан, куриный желток, дистиллированная вода. Криопротектором служит диметилсульфоксид (DMSO), этиленгликоль или некоторые другие вещества. Количество развивающихся икринок после их осеменения размороженной спермой составило у карпа от 14,1 до 74,6 %, стерляди – от 35 до 70 %, у некоторых лососей – до 90 % (Копейка и др., 1981; Копейка, Новиков, 1983).

В результате многочисленных исследований с различными препаратами для защиты сперматозоидов от повреждения, пришли к выводу, что наилучшим протектором (защитником) является диметилсульфоксид (DMSO), о защитных свойствах которого впервые сообщили Ловелок и Бишоп (Lovelock, Bishop, 1959), которые выявили удивительные способности этого препарата защищать при замораживании эритроциты крови крупного скота.

По уточненной методике Грейбилл и Хортон (Graybill, Horton, 1969), Отт и Хортон (Ott, Horton, 1971) получили оплодотворение от 38 до 79 % икры кижуча и чавычи спермой, хранившейся в жидком азоте 7 дней. В качестве протектора использовали раствор, содержащий на 100 мл 500 мг NaHCO_3 и 750 мг лецитина. Для кижуча было добавлено ещё 100 мг маннита для противодействия возможным токсическим эффектам DMSO. В последующих экспериментах эти авторы ещё более усовершенствовали раствор-протектор, увеличив долю маннита до 250 мг, и при этом получили оплодотворяемость икры от 59 до 89 %.

Более устоявшуюся технологию замораживания сперматозоидов рыб описывают японский специалист Ямано и др. (Yamano et al., 1990). Они предложили следующую методику. 1 мл молок смешивают с 3 мл охлажденного до 0 °С протектора, состоящего из 300 мл глюкозы с 10 % DMSO. С помощью шприца берется проба постоянного объема и вносится в заранее приготовленное углубление в сухом льду. Проба должна замерзнуть не более чем за одну минуту. Замороженные гранулы быстро переносят в пластиковые

контейнеры (ампулы) и немедленно погружают в жидкий азот для хранения. Через 1–5 дней проводили тестовые испытания. Гранулы доставали из азота и помещали в 120 мл в раствор с NaHCO_3 при температуре 25–30 °С. Таяние происходило в течение 6–16 с.

Для определения оптимального объема раствора с молоками в шприце для производства гранул провели эксперимент с объемами гранулы в 10, 25, 50, 100 и 200 мл, которые затем оттаивали в 20 мл оттаивающего раствора (рис. 47). Таким образом, в одном миллилитре раствора оттаивало 100, 40, 20, 10 и 5 гранул.

Эксперимент показал, что наилучшие результаты получены с 10 гранулами в ампуле, давшие при оттаивании оплодотворение 37,5 % яиц. С увеличением количества гранул результаты повышались и достигли 85,2 % при 50 мл объема гранул. Таким образом, с помощью замораживания сначала в сухом льду с последующим переносом в жидкий азот предоставляется возможность длительного хранения сперматозоидов и получения после их оттаивания высоких процентов оплодотворения яйцеклеток.

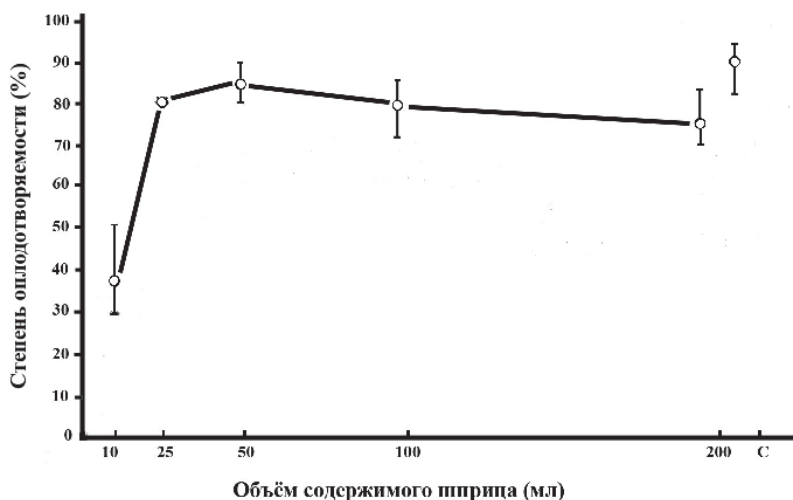


Рис. 47. Влияние объема шприца на степень оплодотворяемости икры сима: С – контрольная группа, осемененная свежей спермой

Первым успешным оплодотворением икры стальноголового лосося (*Salmo gairdneri*) хранившейся в замороженном виде спер-

мой было выполнено Хортоном и др. (Horton et al., 1967), которые разводили молоки 1: 4 солевым раствором Кортланда с добавлением 5 или 12,5 % DMSO.

Впервые проведена успешная гибридизация стерляди (*A. ruthenus*) × сибирского осетра (*A. baeri*), стерляди × русского осетра (*A. gueldenstaedti*) и стерляди × атлантического осетра (*A. sturio*) с использованием криоконсервированной спермы самцов осетров. Сперму всех трех видов разбавляли защитным раствором, содержащим 23,4 мМ сахарозы, 0,25 мМ KCl, 30 мМ трисгидроксиметиламинометана (HOCH₂)₃CNH₂. (pH 8,0) и 10 % метанола. Образцы замораживали в пластиковых соломинках в парах жидкого азота на высоте 3 см над уровнем жидкого азота в течение 3 мин. После оттаивания примерно 3000 икринок стерляди было оплодотворено размороженной спермой из шести соломинок. Выклев личинок после оплодотворения спермой стерляди составил 30,6 %, в то время как для гибридов *A. ruthenus* × *A. baeri*, *A. ruthenus* × *A. gueldenstaedti* и *A. ruthenus* × *A. sturio* эти показатели составляли соответственно 50 %, 17,4 % и 34 %.

4.12. Инкубация икры рыб

В России в аквакультуре задействовано в широком масштабе около 20 видов рыб, а с учетом редких, экзотических – около 100. Естественно, все виды имеют свои особенности размножения и условия инкубации. Методы и техника инкубации, оборудование широко опубликованы в литературе, поэтому предложим вниманию инкубационную авторскую технологию для лососевых в аэрозольном потоке.

Искусственное воспроизводство лососевых началось в 40-х гг. XVIII в., когда были предприняты попытки воспроизводства форели. В то время не было инкубационных аппаратов, и икру инкубировали как бы в ящиках комода. В ящик укладывали в несколько слоев ткань. На нее клали икру, закрывали тканью и поливали водой при закладке и каждый день. Влажной атмосферы было достаточно, чтобы процесс эмбриогенеза более-менее проходил успешно. Известна технология перевозка икры на стадии глазка, когда икра нормально переносит в термостатированном ящике перевозку в течение 1-3 дней. Эти примеры и были заложены в основу аэрозольного инкубатора.

Сущность предложенной нами технологии заключается в том, что на заложенную в термостатированный ящик икру опускается водяная аэрозоль (рис. 48), которая в изобилии обеспечивает икру как влагой, так и кислородом, но, поскольку расход воды намного меньше традиционного водного потока, предоставляется возможность с минимальными затратами энергии регулировать температуру воды и ускорять эмбриогенез. Длительность эмбриогенеза зависит от нескольких условий.

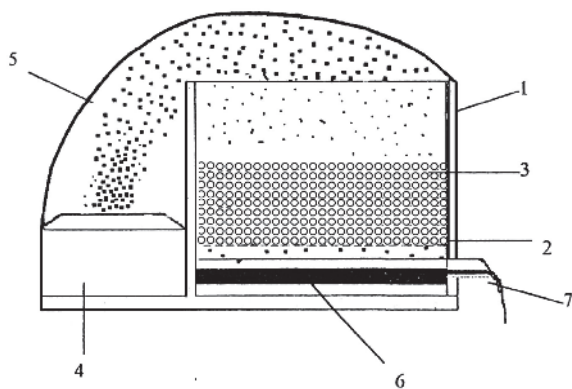


Рис. 48. Аэрозольный инкубатор: 1 – термостатированный ящик; 2 – сетка; 3 – икра; 4 – генератор аэрозоли; 5 – направляющая для аэрозоли; 6 – лоток с водой для личинок; 7 – слив (Свидетельство № 13942 от 20 июня 2000 г.)

Наиболее простая математическая модель, предполагающая прямолинейную зависимость продолжительности развития от температуры, связана с выражением ее через число градусодней или градусочасов. Повышение температуры в определенных пределах действительно ускоряет эмбриогенез, но процесс этот не так однозначен.

Продолжительность эмбриогенеза, особенно у лососевых с продолжительным эмбриогенезом, оценивается обычно в градусоднях. Вычисляют этот показатель умножением числа градусов температуры воды на число суток или часов развития. В практике рыбоводства это сумма среднесуточных температур. Однако сумма тепла, потребляемая зародышем в период развития, величина непостоянная, поэтому и числа градусодней или градусочасов различны

при разной температуре (рис. 49). Это связано с тем, что продолжительность развития зависит не только от температуры, но и от парциального давления кислорода, от которого зависит скорость биохимических процессов у эмбрионов. По этой причине при инкубации икры кеты с повышением температуры воды сокращается срок инкубации, но увеличивается количество градусодней.

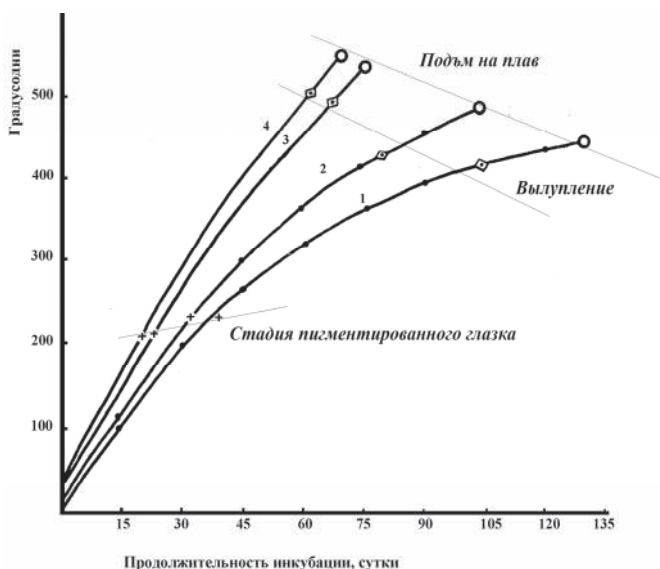


Рис. 49. Зависимость продолжительности эмбриогенеза кеты и суммы температур (градусодней) воды от температуры (данные по Тернейскому рыбобоводному заводу, Сахалин) (Бушуев, 1994): 1 – данные за 1986–1987 гг., температура инкубации 3,3 °C; 2 – данные за 1986–1987 гг., $t = 4,3$ °C; 3 – данные за 1980–1981 гг., $t = 7,2$ °C; 4 – данные за 1980–1981 гг., $t = 8,0$ °C

4.13. Нарушение гаметогенеза и полового цикла в связи с условиями размножения

Для перехода рыбы в нерестное состояние необходимы совершенно определенные для вида и популяции условия. Отсутствие любого фактора среды отражается на системе коррелятов, ответственных за размножение, приводит к нарушению функциональных связей и в конечном итоге – к нарушению гаметогенеза, половых циклов.

Нарушение функции половых желез в результате неблагоприятных условий происходит довольно часто. Такие неблагоприятные условия могут возникнуть в результате хозяйственной деятельности человека: зарегулирование стока рек, в результате которого заливаются традиционные места нереста рыб в малых реках; перекрытие миграционных путей у проходных и полупроходных рыб; непреодолимые для мигрирующих на нерест рыб завалы на реках из бревен, потерянных при молевом сплаве леса; перекрытие миграционных путей заградительными сооружениями и т.д. Эти причины могут быть и естественного происхождения: переполнение нерестилищ, заиление или вынос грунта с традиционных нерестилищ у лососевых, отсутствие нерестового субстрата для фитофильных рыб в маловодные или, наоборот, в слишком многоводные годы и т.д. Эти нарушения проявляются сначала в виде дегенерации ооцитов: нарушение способности к оплодотворению у части ооцитов. Затем происходит постепенная резорбция (поглощение, всасывание) ооцитов, которая приводит к атрезии (зарастанию) фолликулов.

Как правило, при нарушении условий размножения начинают резорбироваться ооциты старшей генерации (с конца III стадии развития яичников до конца IV стадии) при наличии нерестовых температур. Сначала появляются отдельные резорбирующиеся клетки, но если препятствующие размножению условия действуют продолжительное время, то происходит тотальная резорбция всех ооцитов, подготовленных к вымету в текущем нерестовом сезоне.

Обычно в резорбирующихся ооцитах сначала распадается ядро, затем начинается разрушение радиально исчерченной оболочки и постепенное резорбирование самого ооцита. В осуществлении процесса резорбции основная роль принадлежит клеткам фолликулярного эпителия, выполняющего при благоприятных условиях гаметогенеза функцию эндокринной железы, вырабатывающей стероидные гормоны. При нарушении условий размножения они выполняют фагоцитарную функцию, поглощая желток и жир ооцита.

В условиях гидростроительства в результате изменения условий миграции и размножения в гонадах разных видов рыб развиваются процессы резорбции ооцитов, нарушается нормальный ход сперматогенеза. Нарушение функции половых желез у отдельных особей является в данном случае проявлением общего процесса

реакции популяции на изменившиеся условия и может рассматриваться как первая фаза этого процесса, приводящая к отбору производителей. Это один из существенных механизмов, в результате которого осуществляется перестройка внутрипопуляционной дифференциации.

Значение нарушений в ходе полового цикла состоит, однако, не только в том, что часть особей данной популяции в текущем вегетационном сезоне не дает потомства. Существенный интерес представляет дальнейшая судьба рыб, половые клетки которых подвергаются резорбции. Резорбция одиночных ооцитов, оставших в развитии от основной массы половых клеток, возможна при нормальном функционировании железы. Под влиянием гипофизарных инъекций от осетров, в яичнике которых обнаруживаются редкие резорбирующиеся ооциты, можно получить зрелые половые клетки высокого качества и вывести личинок (Баранникова, 1965).

Несмотря на возможность получения качественных половых продуктов от самок с гонадами, проявляющими признаки резорбции части половых клеток, столь глубокие и резкие нарушения хода полового цикла оказывают значительное влияние на целый ряд других функций организма. Как показала И.А. Баранникова, регуляция явлений миграции и размножения у рыб осуществляется в результате функции системы взаимосвязанных органов. Весьма важным элементом этой системы органов являются половые железы. Вследствие наличия строгой системы обратных связей между различными органами на этом уровне организации можно предвидеть изменение функции ряда других органов, относящихся к той же системе коррелятов. Действительно, было показано, что при резорбции половых клеток у осетров наблюдается изменение функции аденогипофиза (прежде всего, клеток, связанных с выработкой гонадотропного гормона) и других элементов воспроизводительной системы. Нарушение функции половых желез и гипофиза приводит к изменениям функциональной активности других элементов эндокринной нейросекреторной системы. Изменение функции этих органов могут повлечь за собой изменения в поведении рыб.

В результате многолетних наблюдений за гонадогенезом осетровых на р. Волга установлено, что часть самок осетра с нарушениями функции половых желез задерживается в реке в течение длительного времени. Так, например, в районе г. Волгограда и ниже по реке, вплоть до дельты, в различные сезоны (весна, лето, осень) встречаются осетры, в гонадах которых обнаруживаются

картины разрушения половых клеток. Для осетровых, в гонадах которых происходит процесс атрезии, характерны значительные изменения поведения по сравнению с тем, что имеет место при нормальном осуществлении жизненного цикла. Эти рыбы в большинстве случаев питаются в реке; они могут быть встречены на всем протяжении нижнего бьефа и в дельте. Отмечены случаи вылова осетров и севрюг с нарушениями функции гонад в море. Таким образом, эти рыбы оказываются дезориентированными срывом анадромной миграции и размножения, и их поведение значительно отличается от обычного.

Однако поведение рыб столь же специфично для вида, как и другие приспособительные свойства. Лишь при осуществлении свойственного виду или той или иной популяции вида поведения возможен нормальный ход жизненного цикла и поддержание численности вида. Характерные для вида сложные формы поведения осуществляются в процессе развития отдельных особей. Таким образом, филогенетические адаптации реализуются в онтогенезе. Поэтому изменения поведения осетровых, происходящие на реках в условиях гидростроительства, включаются в ход общего процесса реакции популяции на изменения условий. В конечном итоге такого рода явления, наряду с другими факторами, оказывают влияние на структуру популяций проходных рыб и их численность.

Приведенные выше данные касаются главным образом нарушения репродуктивной функции в связи с неблагоприятными условиями у осетровых. Подобную же информацию можно было бы получить и по другим видам, в частности, лососевым. На сахалинских рыболовных заводах, занимающихся воспроизводством тихоокеанских лососей, рыбозаградители, как правило, строят в верховьях рек вблизи или на нерестовых участках. При выдерживании производителей перед таким рыбозаграждением добиваются высокого процента выживания производителей и высокого качества их половых продуктов. При строительстве рыбозаградителя в нижней части реки, в условиях, не соответствующих нересту, происходят массовая резорбция ооцитов и гибель производителей.

Резорбция старших генераций ооцитов у лососевых встречается иногда и при отсутствии явных признаков нарушения условий нереста и миграций лососей. Такая картина наблюдалась во время нерестового хода сахалинского тайменя на р. Киевка (Приморский край). Массовая резорбция ооцитов в этом случае

могла быть вызвана закономерными пропусками нереста, характерными для этого полициклического вида.

Наличие большого количества информации по резорбции ооцитов и атрезии фолликулов у осетровых объясняется не только большей встречаемостью этого явления у осетровых, но и большей изученностью этих рыб. Значительный вклад в научную разработку этого явления внесли советские ученые-гистофизиологи Ленинградского университета Т.И. Фалеева и И.А. Баранникова.

4.14. Методы задержки полового созревания рыб. Эколого-физиологический метод управления половыми циклами рыб

Проблема задержки, торможения полового созревания и нереста рыб возникает все чаще в связи с развитием технологии культивирования рыб. В осетроводстве к этой проблеме обратились в связи с необходимостью повышения коэффициента использования рыбоводных цехов. Весь цикл работ в осетроводстве, от закладки икры на инкубацию до выпуска продукции из прудов, составляет не более 3 месяцев. Следовательно, 9 месяцев в году рыбоводные предприятия и обслуживающий персонал не задействованы в производстве.

Б.Н. Казанский (1963) разработал и внедрил на Икрянинском рыбоводном заводе в Астраханской области систему управления половыми циклами рыб путем воздействия температурой среды. Было показано, что низкая температура сильно замедляет скорость физиолого-биохимических процессов, не меняя их общей направленности. После длительного воздействия низкими температурами повышение температуры с градиентом 1–2 °С в сутки приводит к сильному стимулированию функции щитовидной железы и частично гипофиза. В результате такого воздействия самцы созревают вскоре после достижения нерестовых температур, а самки – после дополнительного стимулирования инъекцией гипофиза или его синтетического заменителя.

На основе задержек и регуляции скорости полового цикла обеспечивается повторный цикл прудового выращивания молоди осетра в том же сезоне. За два цикла, таким образом, только на Икрянинском рыбоводном заводе дополнительно выращивалось за год более 800 тыс. шт. стандартной молоди осетровых. Этот метод позволил обеспечить воспроизводство озимого осетра, для которого традиционные методы были непригодны. Путем температурного

регулирования скорости гаметогенеза достигнут сдвиг полового цикла на 4 месяца и после этого получена икра с высоким процентом развивающихся эмбрионов (60–87 % на стадии желточной пробки). Положительные результаты получены при выдерживании позднего ярового осетра, нерестящегося в природе в августе. Таким образом, на основе эколого-физиологического метода предоставляется возможность использования в рыбоводных целях осетровых любых экологических групп (озимых и яровых) и в широких пределах управлять сезонностью их размножения при заводском воспроизводстве. Подобная технология пригодна и для выдерживания производителей холодолюбивых рыб, таких, как лососевые. Так, выдерживанием сахалинского тайменя в воде при температуре 4 °С, по сравнению с 13–16 °С в природе, удавалось более чем на месяц задержать его нерест.

Другая проблема, связанная с необходимостью управления половыми циклами, возникла в связи с ранним половым созреванием рыб. Для каждого вида рыб срок наступления половой зрелости строго специфичен. Горбуша нерестится в возрасте 2, кета – 2–7, стерлядь – 5–10, осетр – 15–20, а белуга – 20–25 лет. Однако, как показали наблюдения, половое созревание является таким же приспособительным явлением, как и многие другие биологические функции. У видов, ареал которых охватывает различные климатические зоны, в южных районах производители созревают раньше, чем в северных.

Лещ в южных районах становится половозрелым на 3–4-м году, а в озерах северо-запада нашей страны – на 5–7-м году. Карп и сазан в средней полосе достигает половой зрелости на 5–6-м, а на юге – на 3–4-м году. По данным М.А. Летичевского (1954), сазан в одном из ильменей дельты р. Волги стал половозрелым в возрасте 2 лет благодаря особо благоприятным условиям питания. На Кубе карп начинает созревать и размножаться, в основном, в возрасте 1 года. Ладожский рипус в некоторых озерах Урала достигает половой зрелости на 2-м году, т.е. на 2 года раньше, чем в Ладожском озере.

Таким образом, возраст, в котором наступает половая зрелость каждого вида рыб, не является величиной постоянной и может изменяться в определенных пределах под влиянием условий среды обитания. Применение интенсификационных мероприятий при искусственном воспроизводстве ценных видов рыб отражается на сроках их созревания. Так, подращивание молоди кижуча на биологической станции Нанаймо в Канаде до 20 г при повышенной

температуре и обильном кормлении привело к увеличению количества «джеков» – самцов, заходящих на нерест осенью в год выпуска в реку, массой около 300 г. Следовательно, улучшение условий выращивания приводит к нежелательным последствиям – уменьшению размеров выращиваемых рыб.

Выращивание проходных лососей в наиболее благоприятных условиях приводит к образованию половозрелых самцов массой 20–100 г, которые созревают, вообще не выходя в море. Даже такой «морской» вид, как горбуша может созревать, как показано Г.М. Персовым, в пресной воде, не выходя в море. Количество акселерированных самцов также зависит от условий обитания. Выращивание при более высоких температурах может привести к образованию акселератов в количестве около 1/4 культивируемой популяции, или 50 % самцов, например, при выращивании молоди куринолососа (А.А. Протасов, Л.Л. Козлова, 1957). Карликовые самцы составляли 28–30 % молоди. Примерно такие же данные получены рядом авторов при выращивании молоди тихоокеанского лососа – симы. Акселерированные самцы не имеют из-за своих малых размеров никакого хозяйственного значения, а биологическая их роль сводится лишь к потенциальному резерву проходных производителей. Естественно, чем меньше будет раносозревающих самцов, тем более эффективно будет воспроизводство этих ценных видов рыб. В связи с этим интенсивно ведутся исследования по управлению скоростью гаметогенеза, стерилизации рыб. Выделяются три основные группы методов управления половозрелостью рыб: экологический, физиологический, генетический.

Экологический метод. Пример экологического метода был приведен выше для производителей осетровых. Температура является одним из важнейших экологических факторов, влияющих на скорость созревания рыб и их перехода в нерестное состояние. Понижение температуры выращивания молоди приводит к сокращению количества акселератов и джеков, увеличению возраста и размеров созревающих рыб.

Другой фактор, имеющий значение для созревания, – продолжительность фотопериода. Выявлено влияние фотопериода на функцию гипофиза (Picford et. al, 1957), через который управляются гонады. Влияние короткого светового дня было наглядно продемонстрировано на скорости полового созревания многих рыб, особенно холодолюбивых лососевых.

В экспериментах японского ученого Шираиси (Shiraishi, Fucuda. 1966) при содержании нерки, родуруса (*Oacortiyinchus rodurus* – вид, близкий симае), американской палии и стальноголового лосося в бассейнах с различной продолжительностью фотопериода (0, 8, 16, 24 ч) раньше всего созревали лососи, находящиеся при 8-часовом световом дне. Лососи, находившиеся при 24-часовом световом дне, созревали последними. Разница в сроках созревания достигала 1 и более месяцев. Таким образом, продолжительностью светового дня удается управлять сроками полового созревания.

Немаловажную роль в сроках наступления половозрелости играет смена продолжительности светового дня в разные сезоны. Так, при выращивании молоди симы в замкнутых рециркуляционных системах при стабильной продолжительности светового дня (около 14 ч) дифференцировались акселерированные самцы, но их гонады месяцами находились в III стадии зрелости, не переходя в IV. Перевод такой молоди в реку быстро приводил к переходу в IV стадию. На ход гаметогенеза может оказывать существенное влияние соленость среды, но этот вопрос в настоящее время находится в стадии разработки.

Физиологический метод сдерживания полового созревания рыб осуществляется двумя способами: введением стероидных гормонов и хирургической гонадэктомией. Введение стероидных гормонов у рыб нарушает естественную связь коррелятов: гипофиз–половые железы–половые клетки. Введением самкам мужских половых гормонов, а самцам – женских можно не только задержать развитие гонад, но и достичь физиологического переопределения пола.

Накопленный экспериментальный материал позволяет существенно упростить технологию воздействия половыми стероидами на гаметогенез. При этом необязательно делать инъекции, которые бы могли ограничить промышленное применение способа, достаточно вводить эти гормоны в корм. Например, Джонстон и др. (Johnstone et. al. 1978) показали, что при введении в рацион рыб различных концентраций 17-метилтестостерона можно получать стерильных рыб. Японский исследователь Ямазакі (Yamazaki, 1976) при кормлении радужной форели в рационе которой содержалось 50 мг метилтестостерона на килограмм корма, обнаружил через 2 года стерильные половые железы.

Хирургической гонадэктомией удается нарушить прямую связь системы гипофиз–гонады путем удаления половых желез.

Методика хирургической гонадэктомии была разработана Брауном и Ричардсом (Brawn, Richards, 1974). При этом гонады удаляли у незрелых рыб после предварительной анестезии. Смертность при такой кастрации не превышала 1 %. Основной лимитирующий фактор при этом – регенерация гонады. Если останется хоть маленький кусочек гонады, она регенерируется и сведет на нет результаты гонадэктомии.

Генетический метод управления половозрелостью также развивается по нескольким направлениям. Среди них можно отметить аутоиммунный способ отторжения гонад и гибридизацию, приводившую к выведению рыб с нарушениями функции половых желез или однополых популяций.

Аутоиммунный способ деструкции гонад рыб основывается на ранее известных у млекопитающих механизмах аутоиммунного отторжения гонад, смысл которого заключается в том, что животные могут вырабатывать антитела по отношению к своим же половым продуктам, вызывая тем самым иммунологически индуцированную стерильность. Леерд и соавторы (Laird et. al., 1978) применили эту методику на атлантическом лососе. По их методике, половые железы забираются у свежезабитых самцов–пестряток, измельчаются и промываются в физиологическом растворе, забуференном фосфатом. После смешивания с набором Фрейда раствор антигенов вводится внутрибрюшинно пестряткам. Через 4 недели делают вторую инъекцию препаратом, состоящим из сперматозоидов, в забуференном фосфатом физиологическом растворе. В результате получают стерильных рыб.

Способ гибридизации для получения однополых или специальных популяций рыб находит все большее применение в практике промышленного рыбоводства. Норвежским исследователям (Cherasus, 1979) удалось скрестить арктического гольца (*Salvelinus alpinus*) с атлантическим лососем и вывести стерильных рыб. Тако-го же эффекта достигают при скрещивании кунджи с гольцами.

Менкольн и Бай (по Brown, Roberts, 1982) сообщили о выведении триплоидных рыб как о методе производства стерильных, незрелых производителей. Иногда триплоидию у рыб можно получить помещением икры в ледяную воду на 2–3 ч. Подобным образом действуют сублетальными высокими температурами. Гибриды между самцами тилапии *T. hornorum* и самками *T. mossambica* нормально нерестятся и дают только самцов, имеющих более высокий темп роста.

Глава 5. ВОДА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РЫБ

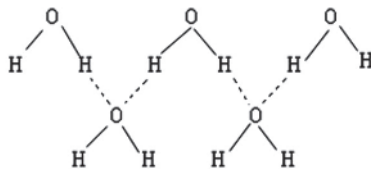
Вода – среда обитания для рыб. При этом функция воды для рыб более значительна, чем воздух для наземных животных и человека. Воздух для наземных животных – это источник кислорода для дыхания. Вода для водных животных также является источником дыхания, но, кроме того, служит источником формирования биологической продуктивности водоемов. Рассмотрим оба свойства воды более подробно.

Вода – химическое соединение, состоящее из одной молекулы кислорода и двух молекул водорода. Её химическая формула на первый взгляд очень проста – H_2O . На самом деле это вещество очень сложное и к настоящему времени недостаточно изученное, хотя бы потому, что химически чистой воды ещё никто не видел, так как вода является универсальным растворителем, а потому, находясь в воздухе или в каком-либо сосуде, она включает в себя поглощенные из воздуха или материалов сосуда химические вещества.

Атомы водорода в молекуле воды расположены под углом $104,5^\circ$ по отношению к атому кислорода, поэтому молекула воды полярна. Более крупный и обладающий большим положительным зарядом атом кислорода притягивает электроны сильнее, чем атомы водорода, поэтому кислородная сторона молекулы имеет определенный отрицательный заряд, а водородная – положительный. Молекулы соединений, в которых водород ковалентно связан с такими высоко электроотрицательными элементами малого размера, как кислород, образуют прочные межмолекулярные связи. В таких молекулах электроотрицательные атомы проявляют сильное сродство к электрону, в результате чего атом водорода приобретает эффективный положительный заряд. Положительно заряженный водород стремится притянуть электроны другого атома, в результате чего образуется водородная связь (Уитон, 1985).

Таким образом, химическая формула воды выглядит следующим образом:

Кроме обычного водорода в молекулах воды присутствуют изотопы водорода: тяжелый водород D – дейтерий, и сверхтяжелый T – тритий. Кроме обычного кислорода с молекулярным весом 16 существуют изотопы ^{17}O и ^{18}O .



Обычная вода H_2^{16}O (легкая вода) составляет основную массу – 99,73 %. H_2^{18}O – 0,2 % (тяжелокислородная вода), H_2^{17}O – 0,04 % (кислородно-изотопная разновидность), HD^{16}O – 0,03 % (тяжеловодородная вода). Доля тяжелой воды D_2O и T_2O в природных водах чрезвычайно мала, но, тем не менее, оказывает влияние на свойства воды.

В тяжелой воде не живут микробы, не прорастают семена. Помещенные в нее головастики, черви, рыбы гибнут через несколько часов, но в сильно разбавленной воде живут нормально. Если к обычной воде, в которой живут быстроразмножающиеся организмы, добавлять постепенно тяжелую воду, микроорганизмы к ней полностью приспосабливаются. Таким образом, можно обычную воду полностью заменить тяжелой. Но если эти микроорганизмы из тяжелой воды перевести в легкую, они погибнут.

Вода представляет собой бесцветную жидкость, не имеющую ни запаха, ни вкуса, ни определенной формы. Свойства воды во многих случаях аномальны, по сравнению с другими жидкостями. Если водород кипит при температуре 253 °С, а кислород – при 180 °С, то вода должна кипеть при температуре от 100 до 150° С. На самом деле она кипит при температуре 100 °С.

Теплоемкость воды при температуре 16 °С, равная 1 кал/г·°С. Эта величина принята за единицу и служит эталоном для определения теплоемкости других веществ. Теплоемкость воды значительно выше (в 5–30 раз) многих других веществ и уступает лишь аммиаку (NH_3), который используется благодаря этому свойству в качестве хладагента в холодильных установках. При этом только у воды (и ртути) зависимость удельной теплоемкости от температуры имеет минимум. Именно потому, что удельная теплоемкость имеет минимум при температуре 37 °С, температура всех теплокровных животных поддерживается при температурах 36–38 °С.

5.1. Плотность воды

Плотность воды – одно из важнейших её свойств. При температуре 3,982 °С (при нормальном давлении) плотность пресной воды равна 1,0000 г/см³ и с дальнейшим понижением и повышением температуры удельный вес уменьшается. Это свойство имеет первостепенное значение для рыб, так как зимой на дне непроточных водоемов опускается самая тяжелая и, следовательно, теплая вода, которая обеспечивает выживание всех организмов.

Вода с понижением температуры уменьшает свою плотность, следовательно, увеличивает объем (рис. 50). При температуре $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ пресная вода замерзает, превращаясь в лед, плотность которого (равна $0,917\text{ г/см}^3$, поэтому лед плавает (рис. 51). Это свойство играет важнейшую роль в регулировании распределения температуры и вертикальной зональности (стратификация) озер и других водоемов, в циркуляции и круговороте элементов в водных системах. Если бы не было такой зависимости плотности воды от температуры, вода бы промерзала до самого дна, что имело бы катастрофические последствия для всего живого в водоеме. Охлаждаясь на поверхности до $4\text{ }^{\circ}\text{C}$, вода опускается на дно и при этом обогащает донные слои воды кислородом. Нагреваясь выше $4\text{ }^{\circ}\text{C}$, вода поднимает на поверхность биогены, способствующие развитию кормовой базы для рыб.

Гораздо сложнее зависимость плотности морской воды от температуры. Кроме температуры на плотность воды влияет соленость. При солености морской воды, равной $24,695\text{ ‰}$, температура наибольшей плотности равна

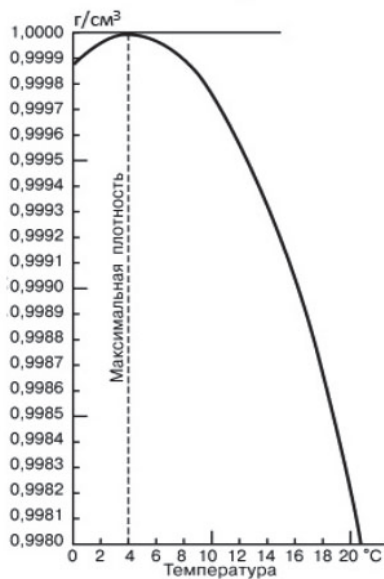


Рис. 50. Плотность пресной воды в зависимости от температуры

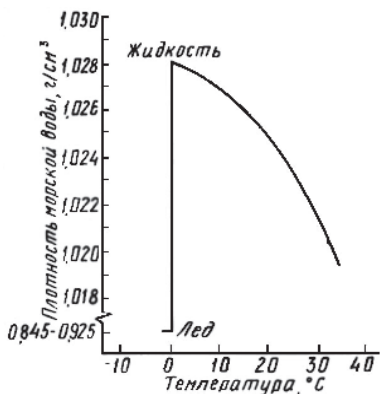


Рис. 51. Зависимость плотности морской воды от температуры (Handbook of Chemistry and Physics, 1958 по Уитон, 1985)

температуре замерзания. Плотность морской воды, имеющей соленость больше 24,695 ‰, уменьшается с повышением температуры от точки замерзания и имеет наибольшую плотность при температуре ниже точки замерзания. Изменения плотности воды, обусловленные изменениями солености на 1‰, при разных температурах составляют от 0,00074 до 0,00082. С повышением солености, увеличением глубины и понижением температуры воды плотность морской воды увеличивается. Пределы изменения плотности морской воды в Мировом океане от 1,000 до 1,028 на поверхности и до 1,076 г/см³ на глубине 11 тыс. м.



Рис. 52. Демонстрация поверхностного натяжения воды. Широкая струя воды под действием сил поверхностного натяжения сжимается в круглую с минимальной площадью поверхности

личением глубины и понижением температуры воды плотность морской воды увеличивается. Пределы изменения плотности морской воды в Мировом океане от 1,000 до 1,028 на поверхности и до 1,076 г/см³ на глубине 11 тыс. м.

Поверхностное натяжение воды. Молекулы воды, находящиеся на поверхности, имеют избыток потенциальной энергии и поэтому стремятся втянуться внутрь так, что на поверхности образуется минимальное количество молекул. Благодаря этому на поверхности воды образуется сила, которая стремится сократить эту поверхность (рис. 52). Это и есть поверхностное натяжение. Поверхностное натяжение можно наблюдать, если наливать в стакан воду. Наполнив стакан до верха, можно ещё какое-то количество воды доливать и, глядя на поверхность сбоку, можно видеть, как над поверхностью удерживается слой воды, и только превысив определенный уровень, пленка разрывается, и вода вытекает из стакана. Благодаря этому свойству

удерживаются на поверхности листья водных растений. По этой пленке бегают водомерки (рис. 53), под которыми поверхность воды прогибается, но не рвется. На поверхность можно положить плашмя лезвие безопасной бритвы, и оно будет плавать. При помещении лезвия вертикально, оно утонет. При повышении температуры сила поверхностного натяжения уменьшается, поэтому вода лучше смачивает и лучше растворяет другие вещества.



Рис. 53. Водомерка *Gerris lacustris* прогибает поверхностную пленку воды

5.2. Свойства воды при замерзании

Как правило, рыбохозяйственные водоемы зимой замерзают. Лед, покрывающий водоём, играет роль шубы, предохраняющей от охлаждения нижних слоев воды. В то же время лед изолирует атмосферный воздух от воды, перекрывая возможность насыщения воды кислородом, что может приводить к заморным явлениям.

Лед обладает рядом физических свойств, которые необходимо знать. Так, при замерзании воды в замкнутом пространстве создается избыточное давление, равное 2500 кгс/см^2 (килограмм силы на квадратный сантиметр). Это свойство широко известно в быту, когда у оставленного на улице зимой ведра или бочки с водой вырывает дно. Благодаря этому свойству постепенно разрушаются горные породы, образуя почвенный субстрат. Вода попадает в трещины камней. Зимой замерзает и разрывает камень. Крупные осколки остаются на крутом склоне, а мелкие сносятся водным потоком вниз, оседая на склоне в зависимости от размера.

При замерзании воды соседние молекулы взаимодействуют так: протон одной молекулы — с валентными электронами другой молекулы, так что каждая молекула может образовывать четыре водородные связи с соседними молекулами. Эти связи, хотя и слабее внутримолекулярных ковалентных, но достаточны для образования кристалла, в котором они направлены под углами $109^\circ 28'$ мин. (угловых единиц) к вершинам тетраэдра. Указанное направление водородных связей приводит к тому, что молекулы воды

в кристалле льда группируются в шестиугольную решётку, характеризующую регулярное расположение молекул (рис. 54).



Рис. 54. Шестигранная структура кристалла льда

В зависимости от скорости заморзания образуются кристаллы разного размера. Чем медленнее происходит замораживание, например, рыбной продукции, тем крупнее кристаллы, которые разрывают ткани животных и растений, ухудшая существенно их товарные качества. По этой причине замораживание рыбной продукции рекомендуется при температуре -30°C или ниже. При замораживании молока рыб для продления срока их хранения, когда недопустимо не только

порыв тканей, но и сохранение жизнеспособности сперматозоидов, замораживание производят жидким азотом при температуре $-195,75^{\circ}\text{C}$.

При формировании кристаллов льда в структуру кристалла фактически не могут встроиться другие элементы, поэтому лед, образовавшийся в гумусовых водах, максимально чист (рис. 55). Это свойство обеспечивает прозрачность льда и фотосинтез водорослей, находящихся в толще воды подо льдом.



Рис. 55. В Якутии из дистрофного водоема заготавливают чистый лед для бытовых нужд

С повышением солёности воды зависимость плотности воды от температуры показывает ту же закономерность, что и пресная, но температура замерзания понижается и вода океанической солёности (36 ‰) замерзает при температуре $-1,9^{\circ}\text{C}$.

5.3. Свойства воды при испарении

В открытом пространстве вода испаряется. Испарение – эндотермичный процесс, при котором происходят отделение молекул воды от поверхности и их переход в атмосферу. Каждая молекула имеет притяжение со всех сторон. Чем ближе молекулы находятся друг к другу, т.е. чем выше плотность, тем сильнее эти связи. Молекулы, находящиеся на поверхности, имеют большее притяжение снизу и с боков, поэтому стремятся уйти вниз. Это процесс образования пленки поверхностного натяжения. Разные молекулы имеют разную кинетическую энергию. Одни движутся быстрее, другие медленнее. Наиболее активные молекулы могут разорвать связи с остальными молекулами и вылететь в атмосферу. После вылета наиболее активных молекул в жидкости остаются медленные молекулы, которые приводят к понижению температуры жидкости. Чем меньше плотность, тем легче испаряются жидкости, тем сильнее понижается температура оставшейся жидкости. Скорость испарения зависит от ряда факторов:

- 1) от температуры. Чем выше температура, тем больше кинетическая энергия молекул, тем интенсивнее происходит испарение;
- 2) от ветрового потока. Чем сильнее ветровой поток, тем интенсивнее испарение.

Вырвавшиеся молекулы жидкости могут находиться в равновесном состоянии с жидкостью: испарившиеся молекулы могут вернуться в воду. Ветровой поток относит эти молекулы в сторону, чем ускоряет испарение. В ветреную погоду поверхность рыбохозяйственного водоема может сильно охлаждаться, а тот же ветер стимулирует перемешивание слоев воды, поэтому водоемы охлаждаются на большую глубину. При испарении жидкости со свободной поверхности затраты энергии восполняются подводом тепла из окружающей среды, если ее температура выше, чем у жидкости. Если же исходные температуры жидкости и окружающего воздуха одинаковы, то испарение будет сопровождаться понижением внутренней энергии жидкости, что приводит к постепенному понижению ее температуры.

Ветровые явления на рыбоводных прудах могут существенно влиять на температуру воды. Снижение температуры ведет к снижению темпа роста рыб, а значит – и к недополучению продукции. Уменьшить влияние ветра на водоем можно за счет посадки кустарников или деревьев на берегах водоема.

5.4. Стратификация воды в водоеме

В результате солнечной инсоляции нагревается главным образом верхний слой воды толщиной несколько метров, поскольку радиация быстро поглощается по мере ее проникновения вглубь. Нагревание приводит к расширению воды в этом верхнем слое, отчего ее плотность уменьшается по сравнению с плотностью нижележащих холодных слоев. Нагретая вода скапливается поверх холодных и потому более плотных вод. В результате непроточные воды (озера, водохранилища, пруды) оказываются разделенными на два горизонта: верхний, менее плотный, теплый – эпилимнион, и нижний, более плотный, холодный – гипolimнион (рис. 56). Промежуточный слой, в котором происходит быстрое понижение температуры с глубиной, называется металимнионом, или термоклином. Такая стратификация определяется скорее плотностью воды, чем ее температурой.

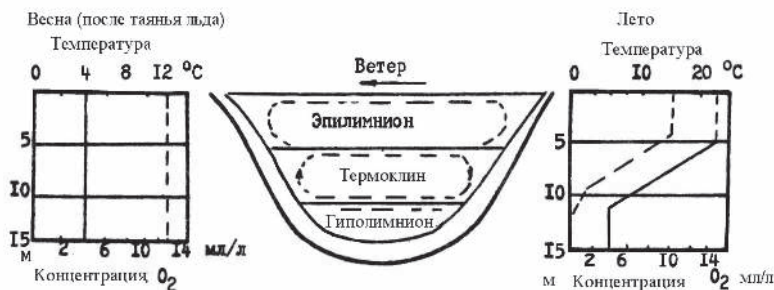


Рис. 56. Термическая стратификация озера (Андерсон, 1985)

Поскольку в тропических регионах, где температура воды в целом выше, изменения плотности намного больше, и разность температур между эпилимнионом и гипolimнионом может быть значительно меньше, чем в районах с умеренным климатом. В лю-

бом случае, если плотность воды в эпилимнионе и гипolimнионе различается на величину от 0,001 до 0,003, достигается заметная устойчивая стратификация. Столь небольшие различия позволяют озерным водам противостоять перемешиванию даже под воздействием сильных ветров.

Однако ранней весной, особенно в районах с умеренным климатом, температура воды в целом остается низкой, так что уменьшение плотности, обусловленное таким нагреванием, незначительно, и ветер перемешивает нагретую воду во всей ее толще. Позже, по мере возрастания прихода солнечной энергии, температура воды в озере в целом повышается, и снижение плотности на единицу приращения температуры становится больше, равно как увеличивается и объем нагретого приповерхностного слоя воды. В конечном счете, ветер уже не способен перемешивать всю водную массу, и приход солнечной энергии сосредоточивается в нескольких верхних метрах воды.

В конце лета, когда дни становятся короче, а поступление солнечной радиации уменьшается, верхний слой воды остывает, становится плотнее и вскоре вместе с нижележащими водами подвергается ветровому перемешиванию, из-за чего мощность эпилимниона увеличивается. Этот процесс продолжается до тех пор, пока температура воды по всей глубине озера в результате перемешивания не сравняется с температурой гипolimниона или не станет близкой к ней. Зимой поверхность водоема в умеренной климатической зоне покрывается льдом, а температура воды с глубиной увеличивается, достигая 4 °С.

Явление стратификации имеет большое значение для рыбного хозяйства. Если построен новый водоем, в котором отсутствует ихтиофауна, то её формирование следует осуществлять в полном соответствии с гидрологией водоема, в том числе с особенностью стратификации. Более теплые воды эпилимниона, где осуществляется в большей степени фотосинтез, должны населяться теплолюбивыми видами, преимущественно планктофагами, такими, как толстолобик, веслонос. Более глубокие и более холодные воды могут стать благоприятными для холодолюбивых сиговых. На этом принципе существует понятие «двухэтажное рыбоводство».

Насыщение воды кислородом

С изменением температуры воды меняется насыщение воды кислородом – источником жизни всех гидробионтов (рис. 57). Как

известно, вода не может удерживать растворенный воздух при повышении температуры. Каждый наблюдал, как при нагревании воды из нее выходят пузырьки газа. При давлении в 1 бар (бар – внесистемная единица давления, равная примерно 1 атмосфере) и температуре 100 °С вода закипает, и тогда уже водяной пар формирует пузырьки. Если быстро охладить воду после кипячения, а потом снова ее нагреть, пузырьки не появятся до тех пор, пока вода не закипит. Вода деаэрирована.

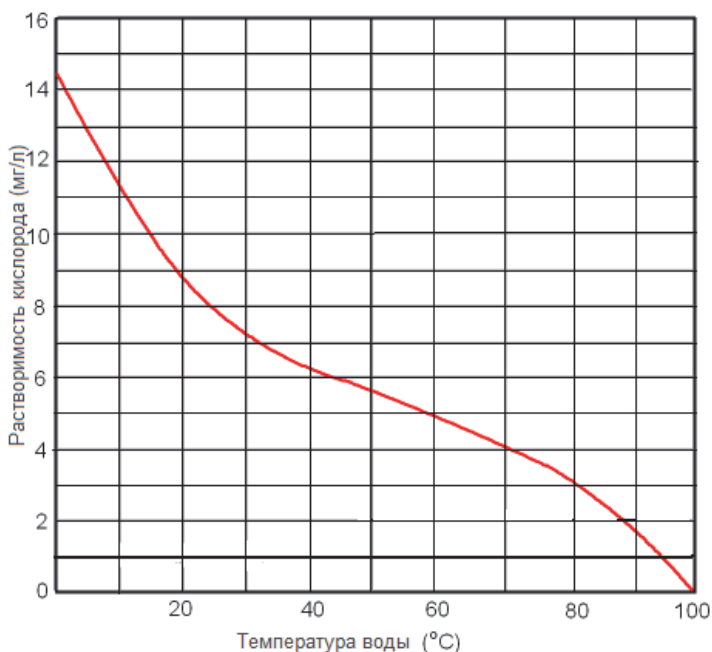


Рис. 57. Растворимость кислорода в пресной воде при 1 атм в зависимости от температуры

Два равных объема различных газов, смешанных при давлении в 1 атмосферу, растворяясь в воде, будут вести себя как два самостоятельно существующих газа. Каждый газ имеет свою специфическую растворимость, поэтому в воде содержание растворенных газов будет отличным от соотношения в воздухе. В этом можно убедиться, проведя простейший эксперимент. Колбу, наполненную доверху водой, закрыть пробкой, в которую вставлена загнутая стеклянная

трубка. Второй конец этой трубки вставить в стакан с водой и надеть на этот конец трубки наполненную водой пробирку. Довести воду в колбе до кипения. В опрокинутой пробирке появится газ, тот самый газ, который был растворен в воде до ее кипячения.

Хотя до кипячения вода соприкасалась только с воздухом, но в силу различной растворимости кислорода и азота состав вытесненного газа будет существенно отличаться от состава обычного воздуха. Воздух содержит азота по объему 78,084 % (примерно 78 %), кислорода – 20,9471 % (примерно 21 %). Поскольку растворимость кислорода в воде выше растворимости азота, при нормальном давлении и 0 °С в воде растворится 10 см³ кислорода воздуха или 33–35 % всех растворенных газов. На долю азота уже придется не 78 %, а 65–66 %.

Процесс растворения воздуха в воде подчиняется закону Генри, который гласит: «При постоянной температуре растворимость газа в данной жидкости прямо пропорциональна давлению этого газа над раствором (равна давлению в растворе)».

В символьном виде закон может быть записан как

$$c = k H p_g,$$

где c – концентрация газа в растворе; $k H$ – коэффициент Генри; p_g – парциальное давление газа над раствором.

На этой основе существует понятие парциальное давление кислорода. **Парциальное давление** (лат. *partialis* – частичный, от лат. *pars* – часть) – давление отдельно взятого компонента газовой смеси. Общее давление газовой смеси (100 %) является суммой парциальных давлений её компонентов.

Если при одинаковой температуре 0 °С и при нормальном атмосферном давлении кислорода воздуха растворится 10 см³ или 33–35 %, то, если вода контактирует с чистым кислородом, растворится уже около 50 см³. При температуре 30 °С этих газов растворено будет в два раза меньше. Кроме зависимости растворимости газов от температуры и процентного содержания в воздухе существует зависимость растворимости от атмосферного давления. Поскольку парциальное давление кислорода в воде зависит от парциального давления кислорода в воздухе, с повышением давления воздуха парциальное давление увеличивается, а с понижением, например, с высотой местности, уменьшается (табл. 4).

Таблица 4

Количество (масса) воздуха, растворенного в воде при различных давлениях и температуре 25 °C (77 °F)

Абсолютное давление, атм	1	2	3	4	5	6
Объем растворенного в воде воздуха при 25 °C, г/кг	0,023	0,045	0,068	0,091	0,114	0,136

Таким образом, чем выше давление газа над жидкостью, тем больше его растворимость. Чтобы растворить газ в воде, его нужно привести в соприкосновение или перемешать с водой; чтобы вытеснить газ из воды, воду нужно подогреть. Доведя температуру воды до 100°, можно почти полностью вытеснить из нее газ.

В воде, содержащей различные соли, растворимость газов снижается. В речной воде кислорода растворяется меньше, чем в чистой (дистиллированной), а в морской меньше, чем в речной (рис. 58).

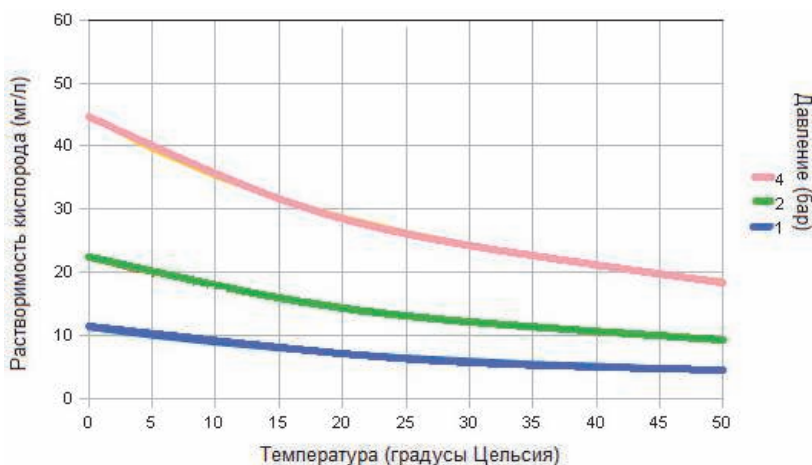


Рис. 58. Растворимость кислорода в морской воде соленостью 36 ‰

В обыкновенной, неочищенной воде, кроме растворенного газообразного кислорода, имеется еще кислород, входящий в состав растворенных в ней солей. Этот кислород вытеснить кипячением нельзя, так как он прочно связан с какими-нибудь другими элементами.

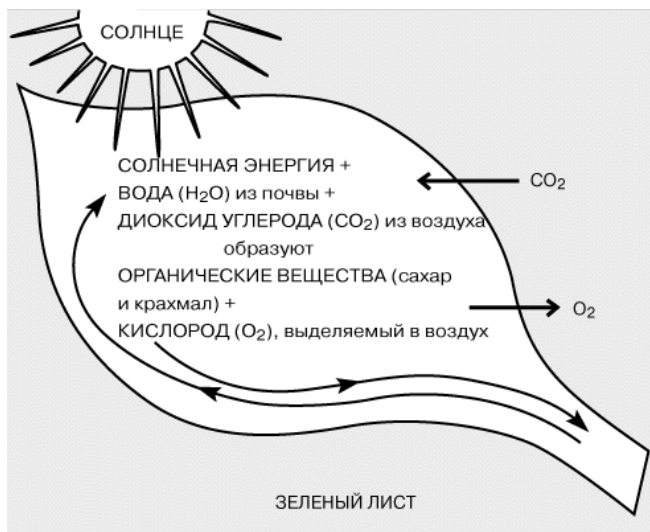
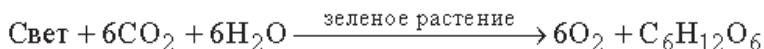


Рис. 59. Принципиальная схема фотосинтеза (dic.academic.ru)

В рыбоводстве существуют понятия «теплолюбивые» и «холодолюбивые» рыбы. Из приведенной выше информации следует, что холодолюбивые виды обитают в водах, более насыщенных кислородом, поэтому они более требовательны к кислороду, растворенному в воде, теплолюбивые – менее требовательны. Баланс кислорода в воде обеспечивается не только за счет воздуха. В воде происходит множество биохимических процессов, которые увеличивают содержание кислорода в воде и уменьшают его. Одним из самых существенных процессов можно считать фотосинтез, осуществляемый растениями. На рис. 60 видно, что в результате этого процесса выделяется в атмосферу кислород и поглощается углекислый газ – продукт жизнедеятельности животных и человека. В химической формуле это выглядит так



Поскольку в фотическом слое морей содержится большое количество микроводорослей, моря считаются основными производителями кислорода в природе. На втором месте, видимо, стоит считать леса. Являясь главным производителем кислорода, вода

является и его значительным потребителем. В результате жизнедеятельности организмов, в воде накапливаются органические соединения, для утилизации которых требуется кислород. Это использование кислорода можно считать важнейшим при очистке воды. После рыбоводного процесса вода должна быть очищена и обезврежена для последующего выпуска в естественный водоем. В США чтобы выпустить воду из рыбоводного бассейна, ее отстаивают, хлорируют, дехлорируют и только после этого пускают в водоток. Такое обезвреживание очень важно, так как при выращивании гидробионтов при высокой плотности неизбежно возникают инфекционные и инвазионные болезни. Вода, выпущенная из бассейна или пруда с больными гидробионтами, становится опасной для животных, обитающих в естественных водоемах. В нашей стране за использование природных вод для аквакультуры взимается экологический налог, который ни как не улучшает экологию водоемов. В последние годы в Федеральном законе «Об охране окружающей среды» введены нормы, позволяющие уменьшать или отменять экологический налог при применении совершенных методов очистки воды.

Таким образом, содержание кислорода в природной воде является величиной переменной, зависящей от температуры, парциального давления кислорода, степени загрязнения и условий аэрации воды, а также жизнедеятельности организмов.

Кислород, растворенный в воде, играет важную биологическую роль, обеспечивая нормальные условия существования флоры и фауны водоемов. Поэтому при выпуске сточных вод в водоем, стремятся сохранять как можно большее количество растворенного в воде кислорода, и расчет допустимых к отбросу загрязнений производят с учетом того, чтобы концентрация кислорода в воде после выпуска сточных вод не стала ниже 4 мг/л.

5.5. Химический состав природных вод

В природе вода не бывает абсолютно чистой, в ней всегда содержатся в растворенном или взвешенном состоянии какие-либо вещества. Химический состав природных вод зависит от грунтов, по которым и через которые протекает водный источник. На Кавказе есть родник, который содержит насыщенный раствор хлористого натрия. Выпаривая воду, местное население получает поваренную соль высокого качества.

Проходя через породы, содержащие углерод, натрий, магний и пр., родники представляют собой целебные минеральные воды. Больше всего в пресной воде представлены соли кальция, в меньшей – магния и еще меньше солей натрия и калия. Источник их поступления в воду – растворение гипса, известняков и доломитов, входящих в состав горных пород.

Общее количество этих солей, связанных со слабыми кислотами (угольной), обуславливает щелочность воды. Соли кальция и магния определяют жесткость воды, которая выражается в градусах. 1 ° жесткости соответствует содержанию 10 г СаО в 1 м³.

Растворенные в грунте соли могут быть как полезными, так и вредными. Из скважины, пробуренной для Уфимского сигового рыбоводного завода, пошла вода, содержащая закисное железо. Эта форма железа в растворенном виде бесцветна, но, соединяясь с кислородом воздуха, закисное железо окисляется до окисного, в результате чего образуются ржавые хлопья. Такая вода без предварительной подготовки для рыбоводных целей непригодна, так как ржавчина закупоривает поры икры или жабр молоди. Нарушается дыхательный процесс, который приводит к гибели эмбрионов и молоди рыб.

Чтобы использовать такую воду для рыбоводных целей, необходимо освободить её от железа. Для этого нужно максимально насытить ее кислородом, чтобы окисное железо выпало в осадок. После этого воду следует профильтровать, и она будет пригодна для рыбоводства.

Иногда возникает необходимость использования воды городских сетей. Как правило, такая вода хлорируется, и при дехлорировании не весь хлор удаляется. Такая вода непригодна для употребления в рыбоводстве. Чтобы её использовать, нужно избавиться от хлора. Самый простой способ для этого – добавить в воду тиосульфат натрия (гипосульфит, используемый в черно-белой фотографии как закрепитель). Хлор – ядовитый газ, который добавляют в водопроводную воду в качестве дезинфицирующего средства. Хлор сдерживает распространение бактерий и нейтрализует другие вредные вещества. Однако хлор может быть вредным и иногда смертельным для водных организмов, а также причиной потенциальных проблем человека. Чтобы избавиться от хлора, следует на расходный бак, из которого вода поступает в рыбоводные бассейны, поместить бутылку с капельницей, наполненную раствором тиосульфата.

В воде, вышедшей из грунта всегда мало кислорода, поэтому до поступления в рыбоводные сооружения вода должна быть аэрирована. Кроме типичных пресноводных водоемов для рыбоводства используются водоемы с различной соленостью. Большая часть рек и озер на нашей планете содержат пресную воду. Вода поверхностных водоемов в пустынях и засушливых регионах относится к водам с повышенной минерализацией или к солоноватым. Водоемы с повышенной соленостью часто бывают на побережье морей, где морские и пресные воды смешиваются.

Сейчас в стране действуют до сотни рыбоводных заводов и инкубационных цехов по выращиванию осетровых, сиговых, лососевых, карповых и других рыб. Для получения потомства пресноводных рыб, которые не выходят за пределы озер или рек в море для нагула или нереста, пригодна вода с минерализацией, как правило, не превышающей 1 г/л. Такого же качества вода необходима для нереста полупроходных солоноватоводных рыб (нагуливающих в приустьевых пространствах, а нерестящихся в реках), проходных рыб, жизнь которых, за исключением эмбрионального и личиночного периодов, проходит в море.

Во взрослом состоянии многие виды выдерживают значительные солености, вплоть до океанической, но рыбы с недоразвитой осморегуляторной системой летом, нагуливаясь в море, на зиму возвращаются в пресноводные водоемы. К таким видам относятся красноперки, сахалинский таймень, сахалинский осетр, пиленгас, лобан.

По количеству солей, растворенных в воде, она подразделяется на пресную, солоноватую и соленую (морскую). Вода соленостью до 0,5 ‰ считается пресной. Сложнее с солоноватой водой. Одни авторы считают солоноватыми воды с соленостью 1–3 ‰. Другие – 0,5–25 и даже 30 ‰. По нашему представлению, к солоноватым водам следует относить воды с соленостью 0,5–10 ‰, более соленые – опресненными морскими, а с соленостью 35–36 ‰ – морскими.

В табл. 5 представлены условные границы солености для выживания некоторых групп рыб: пресно- и солоноватоводных, морских и эвригаллиных (всеводных), совпадающие с соленостью придельтовых зон рек – 4–6 г/л, Азовского моря – 10–12 г/л и Черного – 16–18 г/л, а также вод Мирового океана – 30–36 г/л. Пресноводные рыбы легко переносят соленость около 8 ‰.

Таблица 5

**Границы солености для товарного выращивания
некоторых рыб**

Группы	Соленость воды, г/л	Рыбы
1	До 4–6	Караси, линь, карпы, толстолобики, амуры, османы, другие жилловые карповые рыбы, а также щука, змееголов, хариусы, налим, стерлядь, веслонос и др.
2	До 10–12	Лещ, сазан, кутум, шемая и другие полупроходные, ленский осетр, карповые рыбы, судак, и др.
3	До 16–18	Пелядь и другие сиговые, форели, канальный сом, осетры, белуга, калуга, некоторые тилляпии и др.
4	До 30–36	Дальневосточные и другие лососи, угорь и др.
5	18–36	Морские рыбы: кефали, камбалы и др.
6	18–36	Эвригалинные осетровые, лососевые, угорь, тилляпии, полосатый окунь и др.

Мало того, при такой солености они растут быстрее, чем в пресной. Наличие солей, растворенных в воде, определяет её электропроводность. Чем больше солей, тем выше электропроводность. Вода, полученная из растаявшего льда, практически электричество не проводит.

5.6. Оценка качества воды

Различные виды рыб и даже один вид на разных этапах онтогенеза нуждаются в различных условиях окружающей среды, поэтому в рыбоводстве существуют строгие нормативы – стандарты качества воды, необходимые для нормального существования видов. От качества воды в существенной степени зависит успех рыбоводства. На качество воды влияют механические примеси и химический состав.

Механические примеси могут быть разного происхождения, начиная от фито- и зоопланктона и кончая мелкими частицами грунта, через или по которому протекала вода. В основном механические примеси определяют прозрачность воды. Прозрачность воды зависит от количества сестона, т.е. взвешенного живого и неживого органического и неорганического вещества. В рыбоводных прудах, особенно в карповых, прозрачность бывает очень незначительной (20–40 см) вследствие роющей активности карпов, взмучи-

вающих ил. Иногда прозрачность сильно уменьшается вследствие вспышки развития микроскопических водорослей – фитопланктона. Увеличить прозрачность воды в водоеме можно путем внесения извести, осаждающей сестон.

Если фито- и зоопланктон для рыбохозяйственного водоема полезны, так как обеспечивают его продукционные возможности (рыбопродуктивность), то избыток минеральных взвесей в воде для гидробионтов вредно, поскольку усложняют дыхание, засоряя жаберные лепестки рыб. Величина механических взвесей в воде определяет прозрачность воды.

Прозрачность воды в гидрологии и океанологии – это отношение интенсивности света, прошедшего через слой воды, к интенсивности света, входящего в воду. Прозрачность воды – величина, косвенно обозначающая количество взвешенных частиц и коллоидов в воде, которая определяется её избирательной способностью поглощать и рассеивать световые лучи и зависит от условий освещения поверхности, изменения спектрального состава и ослабления светового потока, а также концентрации и характера живой и неживой взвеси.

Классический полевой метод определения прозрачности в водоемах – по глубине исчезновения из вида плоского диска белой или чёрно-белой окраски диаметром 30 см (диска Секки), предложенного как стандартный метод итальянским священником и астрономом Анджело Секки, который впервые определял прозрачность воды с помощью диска в 1865 г (рис. 60).



Рис. 60. Диски Секки двух вариантов

Диски различных размеров и цветов в качестве инструмента научного исследования водоемов впервые применил русский ученый Коцебу в 1817 г. Одновременно на возможность их применения указал французский ученый Бугер. Однако в широкую практику они вошли после работ Секки, именем которого и называется ныне стандартный белый диск диаметром 30 см, снабженный дополнительным грузом и мерным шнуром. По существу, диском Секки в настоящее время измерена прозрачность почти всех водоемов мира. Диск Секки сохраняет свое значение даже при параллельном использовании оптических приборов. Это объясняется, прежде всего, относительно высокой точностью измерений, простотой и высокой надежностью. Глаз человека как оптический инструмент, входящий в измерительную систему диска у людей с нормальным зрением, способен различать яркости с градиентом 0,5–1,5 %, что и является теоретическим пределом чувствительности рассматриваемого метода. Такая чувствительность характерна для лабораторных приборов первого класса точности.

Свет, идущий от диска в глаз человека, проходит через преломляемую среду расстояние от поверхности воды до диска и обратно, т.е. мы фактически имеем удвоенное значение величины прозрачности. Удвоенная глубина видимости диска соответствует глубине фотического слоя, в котором свет, идущий с поверхности, поглощается на 99 %.

Диск может быть изготовлен самостоятельно из нержавеющей стали, лучше из бронзы. К нему в центре прикрепляют мерный трос (веревка не годится, так как может растягиваться). Диск опускают на такую глубину, чтобы он полностью исчез из виду, эта глубина и считается показателем прозрачности в гидрологии и океанологии. Для более точного определения записывают два отсчета: глубину исчезновения и глубину появления диска вновь при поднятии троса. Средняя величина этих значений принимается за относительную прозрачность воды в данном районе.

Избавиться от механических примесей несложно: достаточно отстаивания, пропуска воды через фильтр или путем внесения извести, осаждающей сестон. Гораздо сложнее решить проблему с химическим составом вод. Как показано выше, абсолютно чистой воды в принципе быть не может, а потому она растворяет все элементы грунтов, по которым или через которые проходит. Для опреде-

ления качества воды, как правило, производится химический анализ, который регламентируется рядом государственных стандартов.

Химическое загрязнение вод может происходить как за счет неорганических веществ, так и органических. Органические вещества поступают в водоем различными путями. О наличии в воде органического вещества судят по таким показателям, как перманганатная, бихроматная, агрессивная окисляемость, биохимическое потребление кислорода за одни или пять суток (БПК₁ и БПК₅). Общее количество органического вещества определяют по бихроматной окисляемости. Перманганатная окисляемость составляет примерно 40 % всего органического вещества. В первом случае органическое вещество окисляют бихроматом калия, а во втором – перманганатом калия. Отсюда и названия показателей. Измеряют их в мг кислорода, пошедшего на окисление органического вещества в 1 л воды, или в граммах кислорода на 1 м³.

Качество воды рыбохозяйственных водоемов регламентируется с помощью ОСТ (отраслевой стандарт) и ГОСТ (государственный стандарт).

ОСТ 155 372-87. Охрана природы, гидросфера, вода для рыболовных хозяйств, общие требования и нормы.

1. Общие положения и требования

1.1. Вода водоисточника рыбоводного хозяйства должна удовлетворять следующим требованиям:

- отвечать нормам, в основе которых лежат сохранность вида,
- плодовитость и качество потомства рыбы;
- отвечать биологическим особенностям выращиваемых видов рыб;
- обеспечивать необходимый уровень развития естественной кормовой базы рыб;
- не должна быть источником заболеваний разводимых рыб;
- обеспечивать выращиваемой рыбе товарные качества, предотвращая накопления опасных токсикантов или возбудителей заболеваний, либо веществ, портящих вкус или придающих рыбе неприятный запах.

Кроме того, вода должна:

- отвечать биологическим особенностям выращиваемых видов рыб;
- обеспечивать выращиваемой рыбе товарные качества;
- предотвращать накопление ядовитых веществ в рыбе;

- не содержать веществ, портящих вкус или придающих рыбе неприятный запах;

- не должна быть источником заболеваний рыб.

Качество воды рыбоводных хозяйств характеризуется следующими основными параметрами:

прозрачность и цветность;

водородный показатель (рН);

растворенные газы (кислород, диоксид углерода, аммиак, сероводород);

органические вещества;

биогенные элементы;

солевой состав;

микробиологические показатели.

Для определения качества воды, как правило, производится химический анализ. В нижеприведенных таблицах для примера даны нормативы качества воды для инкубации икры, выращивания карпа в прудах и выращивания форели в соответствии с ОСТ 155 372-87.

Таблица 6

Вода, поступающая в инкубационный цех (по ОСТ 15.282-83)

Показатели	Оптимальные значения
1	2
Температура для инкубации, С°	19–21
Температура для подращивания, С°	26–28
Взвешенные вещества (мг/л)	До 5
рН	От 7 до 8
О ₂ (мг/л)	От 9 до 11
Свободная СО ₂ (мг/л)	Не более 10
Перманганатная окисляемость (мг О ₂ /л)	Не более 10
БПК ₅ (мг/л)	До 2
БПК полная (мг/л)	До 3
Азот аммонийный	До 0,75
NH ₃ (мг/л)	До 0,03
Железо общее (мг/л)	0,1
Закисное (мг/л)	Отсутствует
Сероводород растворенный (мг/л)	Отсутствует
Жесткость (мг экв. /л)	От 1,5 до 5
Минерализация (г/л)	До 1

Таблица 7

**Вода, поступающая в летние пруды карпового хозяйства
(ОСТ-15.327-87)**

Показатели	Оптимальные значения
Максимальная температура поступающей воды, °С	28
Цветность, градусы	До 50
Прозрачность, м	Не менее 0,75–1,0
Взвешенные вещества, мг/дм ²	До 25,0
Водородный показатель (рН)	6,5-8,5
Кислород растворенный, мг/дм ²	Не ниже 5,0
Аммиак растворенный, мг/дм ²	До 0,05
Сероводород растворенный, мг/дм ²	Отсутствие
Окисляемость бихроматная, мгО/дм ²	До 50,0
БПК ₅ , мгО ₂ /дм ²	До 3,0
БПК полное, мгО ₂ /дм ²	До 4,5
Аммоний-ион, мг N/дм ²	До 1,0
Нитрит-ион, мгN/дм ²	До 0,02
Нитрат-ион, мг N/дм ²	До 0,45
Фосфат-ион, мг/дм ²	До 0,5
Железо общее, мг/дм ²	До 1,8
Железо закисное, мг/дм ²	До 0,2
Жесткость общая, моль/дм ²	2–6

Таблица 8

Нормы качества воды для форелевого хозяйства

Показатель	Норма	Допустимое значение
1	2	3
рН	7–8	6,5–8,5
Цветность, град.	10–20	До 30
Щелочность, мг/экв	До 1,5	До 5
Жесткость карбонатная, град.	8–12	До 30
Окисляемость, мг О ₂ /л		
перманганатная	До 10	15
бихроматная	25–45	До 70
Азот, мг/л		
аммонийный	До 0,5	1
альбуминоидный	До 0,5	До 1
нитритный	До 0,05	До 0,1
нитратный	До 0,5	До 1

1	2	3
Железо, мг/л		
общее	До 1	До 5
закисное	До 0,1	До 0,5
Фосфаты, мг/л	До 0,05	До 2
Хлориды, мг/л	До 5	До 36
Сульфаты, мг/л	До 5	До 100
Температура, °С	До 20	До 25
Содержание кислорода, мг/л	9–11	До 7
Прозрачность воды, м	1,5–1,8	До 0,5
Свободная двуокись углерода, мг/л	5–10	До 30
Аммиак, мг/л	0,01–0,07	До 0,1

Государственными стандартами нормируются почти все процедуры химического анализа природных вод.

ГОСТ 27065-86 (СТ СЭВ 5184-85). Качество вод. Приводит термины и определения.

ГОСТ 17403-72. Гидрохимия. Основные понятия. Термины и определения.

ГОСТ 17.1.5.04-81. Охрана природы. Гидросфера. Приборы и устройства для отбора, первичной обработки и хранения проб природных вод. Общие технические условия.

ГОСТ 17.1.5.05-85. Охрана природы. Гидросфера. Общие требования к отбору проб поверхностных и морских вод, льда и атмосферных осадков. Распространяется на поверхностные и морские воды, лед водоемов и водотоков, морской и ледниковый лед и атмосферные осадки (дождь, снег, град). Стандарт устанавливает общие требования к отбору проб для определения их химического состава и физических свойств при проведении государственного контроля качества воды, льда и атмосферных осадков.

Стандарт не распространяется на отбор проб для определения экстремально высокого уровня загрязненности вод, льда и атмосферных осадков, возникшего в результате аварийных сбросов.

ГОСТ Р 8.613-2005 ГСИ. Настоящий стандарт распространяется на вновь разрабатываемые и пересматриваемые методики количественного химического анализа проб природных, питьевых, сточных вод (далее – МКХА проб вод) и устанавливает общие требования к их разработке и аттестации. Определяет методики количественного химического анализа проб вод.

При всех достоинствах химический анализ природных вод имеет и недостатки. Во-первых, химическое воздействие на биоту может быть кратковременным, а потому не попасть при химическом анализе, но воздействие этого фактора на гидробионты может быть существенным и длительным. Поэтому многие из поллютантов (загрязнителей) не могут быть зафиксированы при обычных анализах, что затрудняет оценку реального качества воды.

Во-вторых, химические методы плохо работают при явлении синергизма, когда концентрации отдельных веществ могут быть неопасными, но их совместное действие становится летальным для многих растений и животных. Кроме того, химические методы довольно сложны, высокочувствительны и требуют значительного времени для их проведения. Более показательными можно считать биологические методы оценки качества воды.

5.7. Биологические методы оценки качества водных объектов

В основе метода – экспериментальное установление концентраций загрязняющих веществ, которые вызывают наиболее значимые и легко определяемые нарушения у водных организмов – смертность, выживаемость, физиологические или патологические нарушения. Пороговое значение, вызывающее видимые отклонения от нормы у наиболее чувствительной группы организмов, принимается как ПДК опасного вещества. В качестве биотестов используются организмы различных систематических групп: бактерии, водоросли, беспозвоночные, рыбы. Основная масса токсикологических исследований выполняется на уровне организмов. Эти опыты позволяют изучить воздействие отдельных токсичных веществ (или сточных вод) на гидробионтов различных систематических групп.

Определение качества воды биологическими методами осуществляется по биотическим индексам, рекомендованным ГОСТ 17.1.3.07-82. Настоящий стандарт устанавливает правила контроля качества воды водоемов и водотоков, включая устьевые участки рек, по физическим, химическим и гидробиологическим показателям, осуществляемого Общегосударственной службой наблюдений и контроля загрязненности объектов природной среды (ОГСНК).

К биологическим методам оценки качества вод относится также оценка по Индексу сенситивных (временных) групп организмов, учитывающему долевое участие чувствительных к загрязнениям организмов в структуре донных сообществ и Индексу FBI (Family

Biotic Index), который необходимо адаптировать к региональным биотам. Биологический анализ может производиться по микробиологическим и гидробиологическим показателям.

Микробиологический анализ природных вод

Осуществляется в соответствии с ГОСТ 31942-2012. Отбор проб для микробиологического анализа. Распространяется на поверхностные, подземные, питьевые, сточные воды, а также воду плавательных бассейнов и устанавливает общие требования к отбору, транспортированию и хранению проб воды, предназначенных для микробиологического анализа. Пробы отбираются по стандартным методикам дважды.

По микробиологическим пробам оценивается эколого-санитарное состояние вод по показателям численности бактерий группы кишечной палочки и численности термотолерантных бактерий. Классификация качества вод производится по «Комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши» (Шитников и др., 2003).

Гидробиологические анализ качества вод

Анализ качества вод по гидробиологическим показателям основывается на использовании организмов макробентоса. Впервые оценку качества вод по биологическим индикаторам предложили осуществлять в 1902 г. ботаник Р. Кольквиц и зоолог М. Марссон (R. Kolkwitz, M. Marsson, 1908; R. Kolkwitz, M. Marsson, 1909). Исследователи предложили дать двум основным группам показательных организмов-антагонистов названия: «сапробионты» (от греч. sapros – гнилой) для обитателей сточных вод и «катаробионты» (от греч. katharos – чистый) для организмов, населяющих исключительно чистые воды. Под сапробностью авторы понимали способность организмов развиваться при большем или меньшем содержании в воде органических загрязнений. В 1908–1909 гг. Кольквиц и Марссон опубликовали обширные списки показательных растительных и животных организмов, которые в дальнейшем многократно пополнялись и уточнялись (Wikipedia. Сапробность). Сапробионты выше-названными авторами были разделены на три группы:

- организмы собственно сточных вод – полисапробионты (р-сапробы);
- организмы сильно загрязненных вод – мезосапробионты (две подгруппы – α -мезосапробы и β -мезосапробы);
- организмы слабозагрязненных вод – олигосапробы (о-сапробы).

Для оценки степени загрязнения водоемов органическими веществами авторы установили четыре зоны загрязнения: поли-, α -мезо, β -мезо и олигосапробную.

Полисапробная зона характеризуется обилием нестойких органических веществ и продуктов их анаэробного распада, значительным количеством белковых соединений. Здесь свободный кислород почти отсутствует, вследствие чего биохимические процессы носят восстановительный характер. В воде накапливаются сероводород, углекислота, метан, аммиак. Основу населения составляют сапрофитные бактерии, численность которых достигает многих сотен миллионов клеток в 1 мл воды. Число видов, обитающих в полисапробных водах, невелико, но развиваются они в огромных количествах.

α -мезосапробная зона по характеру биохимических процессов близка к полисапробной, но здесь уже присутствует свободный кислород, сероводород и метан отсутствуют.

β -мезосапробная зона отличается от предыдущих преобладанием окислительных процессов над восстановительными. Благодаря интенсивному фотосинтезу многочисленных растений летом воды бывают перенасыщены кислородом.

Олигосапробная зона полностью свободна от загрязнения и обычно перенасыщена кислородом. Население наиболее разнообразно в видовом отношении, но количественно значительно беднее, чем в предыдущих зонах.

Из приведенных характеристик зон сапробности следует, что по мере ухудшения качества воды таксономический состав гидробионтов становится беднее, в то время как численность отдельных видов возрастает и в полисапробной зоне может быть огромной.

В основу метода положена закономерность упрощения таксономической структуры биоценоза по мере повышения уровня загрязненности вод (за счет выпадения индикаторных таксонов при достижении их толерантности) одновременно со снижением общего разнообразия организмов, объединенных в так называемые группы Вудивисса (Woodiwiss, F.S. 1964), табл. 9.

Классификация качества вод по показателям макробентоса применяемым в настоящее время, основывается на критериях, разработанных Т.С. Вшивковой при изучении закономерностей продольного распределения водных беспозвоночных и донных сообществ в водотоках юга Дальнего Востока, которые частично опубликованы (Вшивкова, 1987; Vshivkova, 1991; Vshivkova, Nikulina, 1996, 1998).

Японские рыбоводы определяют качество воды, используемой для воспроизводства лососевых, по наличию под камнями водотока ракообразных. Если под камнем окажутся бокоплавы, значит вода и без химического анализа пригодна для рыбоводства.

Таблица 9

Классификация биологических проб по Ф. Вудивиссу (1964)

	Группы организмов	Присутствие или отсутствие вида	Биотический индекс при общем количестве присутствующих «групп»				
			0–1	2–5	6–10	11–15	>15
Чистая вода ↓ Часто наблюдаемая Последовательность исчезновения организмов из биоценозов по мере увеличения степени загрязнения ↓ Грязная вода	Личинки веснянок	Больше одного вида		7	8	9	10
		Только один вид		6	7	8	9
	Личинки поденок включая <i>Baetis rodani</i>	Больше одного вида		6	7	8	9
		Только один вид		5	6	7	8
	Личинки ручейников и/или <i>Baetis rodani</i>	Больше одного вида		5	6	7	8
		Только один вид	4	4	5	6	7
	Гаммарус	Все вышеназванные виды отсутствуют	3	4	5	6	7
	Азеллус	Все вышеназванные виды отсутствуют	2	3	4	5	6
	Тубифициды и/или красные личинки хирономид	Все вышеназванные виды отсутствуют	1	2	3	4	
	Виды, не требовательные к кислороду (<i>Eristalis tenax</i>)	Все вышеназванные виды отсутствуют	0	1	2		

Глава 6. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РЫБОВОДНЫХ ВОДОЕМОВ

Рыба в природных экосистемах является одним из звеньев сложной экологической системы, причем доля рыбы в этой системе занимает значительно меньшую часть по сравнению с другими звеньями системы.

Известно, что животные, в том числе и рыбы, не могут самостоятельно синтезировать органическое вещество. Они относятся к консументам, потребителям органического вещества, произведенного продуцентами – автотрофными³ растениями и бактериями. Автотрофная компонента биоценоза водоема занимает наибольшую долю, и она, являясь первичной продукцией любого биоценоза, определяет общую продуктивность системы. Поэтому биологическая продуктивность водоемов определяется, как правило, по величине первичной продукции.

6.1. Солнечная радиация – источник продуктивности водоемов

Первично-продукционные процессы в водоеме связаны с фотосинтетической деятельностью фитопланктона и фитобентоса и поэтому существенно зависят от условий поступления фотосинтетически активной радиации (ФАР) солнечного излучения. ФАР, в свою очередь, зависит от ряда факторов, из которых важнейшие – солнечная постоянная ($2 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$ на верхней границе атмосферы, или $1358 \text{ Вт}/\text{м}^2$), географическая широта местности, время года и прозрачность атмосферы. По мере прохождения через атмосферу часть радиации расходуется на поглощение и рассеяние (рис. 61), так что земной поверхности в среднем достигает только $910 \text{ Вт}/\text{м}^2$ ($1,34 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$). Из них $420 \text{ Вт}/\text{м}^2$ ($0,73 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$) приходится на спектральный диапазон ФАР ($0,40\text{--}0,70 \text{ мкм}$). Из них примерно 85 % могут поглощаться растениями, 95 % поглощенной энергии расходуется на нагрев растительного покрова и менее 5 % усваивается в процессе фотосинтеза. КПД фотосинтеза,

³ Автотрофы – это организмы, которые используют для получения углеводов энергию солнечного излучения.

определяемый как процент ФАР, утилизированный в общую первичную продукцию (ОПП), чрезвычайно низок и составляет для фитопланктона, как правило, не более 0,5 %, в то время как для леса, например, он равен 2,0–3,5 %.

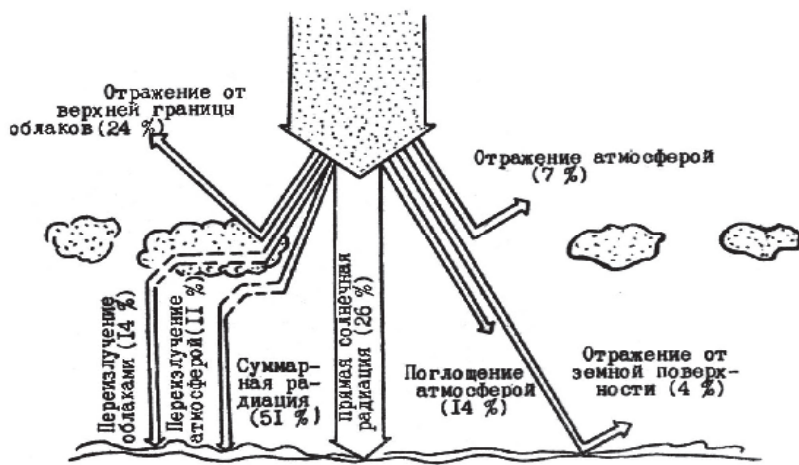


Рис. 61. Распределение солнечной радиации в системе Земля-атмосфера (Андерс, 1985)

Анализ величины радиации, выполненный С.А. Барановым (1979) во второй половине июня в северном полушарии, показал астрономически возможную радиацию за сутки – максимум 700–800 кал/см² на любой широте от полюса до экватора. В средних широтах (Московская область) эта величина вероятна в течение нескольких недель в июне-июле, а в приэкваториальных областях – круглогодично. Модальная величина радиации для летнего периода в средних широтах составляет примерно половину от максимальной (350–400 кал/см²), а минимальная – около 40 кал/см².

Величина солнечной радиации определяет температуру на земной поверхности и, следовательно, продолжительность вегетационного периода теплолюбивых фотосинтетических водорослей и бактерий. Отсюда следует, что и конечное трофическое звено в рыбохозяйственном водоеме в виде рыбопродуктивности зависит через температуру от величины солнечной радиации. Показано, что

повышение среднесуточной температуры на 1 °С позволяет получить с 1 га прудовой площади белого амура и толстолобика в центральных районах СССР в среднем на 22,7, а на северной Кавказе – на 24 кг больше.

С учетом существенных различий интенсивности ФАР в различных районах нашей страны для планирования рыбохозяйственных нормативов и проектирования рыбоводных хозяйств вся территория России, пригодная для прудового (тепловодного) рыбоводства, разделена на 6 рыбоводных зон. В основу деления было положено количество дней с температурой воздуха выше 15 °С. Интервал между зонами составляет 15 дней. Поскольку температура 15 °С соответствует температуре интенсивного роста прудовых рыб, рыбопродуктивность по зонам с севера на юг довольно существенно растёт (табл. 10).

Таблица 10

Зоны прудового рыбоводства (карповодства) РФ

№ зоны	Кол-во дней с температурой воздуха выше 15 °С	Республика, край, область	Естественная рыбопродуктивность
1	2	3	4
1	60–75	Республика Марий-Эл, южная часть республик Бурятия и Удмуртия, Красноярского и Хабаровского краев, Ивановская, Тверская, Кемеровская, Новосибирская, Омская, Псковская области, северная часть Нижегородской и Московской областей, южная часть Иркутской, Кировской, Костромской, Ленинградской, Новгородской, Пермской, Свердловской, Тюменской, Читинской и Ярославской областей	70
2	76–90	Северная часть республик Башкортостан и Татарстан, Еврейская автономная область, республика Хакасия, Алтайский и Хабаровский края, Владимирская, Калужская, Курганская, Калининградская, Рязанская, Смоленская, Тульская, Челябинская области, южная часть Московской и Нижегородской областей	120

1	2	3	4
3	91–105	Республика Мордовия, южная часть республик Башкортостан и Татарстан, Приморского края, Брянская, Курская, Самарская, Липецкая, Орловская, Пензенская, Тамбовская, Ульяновская области, южная часть Рязанской области	160
4	106–120	Белгородская, Воронежская, Оренбургская, Саратовская области	190
5	121–135	Республика Кабардино-Балкария, Волгоградская, Ростовская области	220
6	136–150	Республики Дагестан, Калмыкия, Ингушетия, Краснодарский и Ставропольский края, Астраханская область	240

6.2. Фотосинтетическая деятельность в водоеме

Интенсивность фотосинтетической деятельности находится в зависимости от глубины водоема. Гидродинамические факторы, такие, как течения, волновое и конвекционное перемешивание, действуют в направлении выравнивания концентрации планктона в толще воды. Тем не менее, по вертикали эти концентрации в пределах фотического слоя (слоя фотосинтетической деятельности растений) не могут быть однородными, так как кроме поглощения светового потока планктоном часть энергии поглощается водой, чем в существенной степени и объясняется низкий КПД фотосинтеза планктона по сравнению с лесным массивом.

С уменьшением величины светового потока с глубиной связано снижение концентрации планктона в соответствии с градиентом оптического поля. Это снижение происходит по закону Бугера: оптическая плотность слоя пропорциональна логарифму отношения интенсивности вошедшего и прошедшего излучения через слой толщиной Δ .

Снижение оптической плотности суспензии микроводорослей происходит как за счет поглощения света самими водорослями, так и за счет интенсивного рассеивания света клетками. Суммирующий эффект взаимодействия проникающей в воду радиации с фотосинтетической активностью фитопланктона в связи с его концентрацией, определяющей глубину фотического слоя, можно сформулиро-

вать следующим образом: валовой фотосинтез фитопланктона на единицу площади акватории (при прочих равных условиях) обратно пропорционален корню квадратному из глубины фотического слоя или прямо пропорционален объемной концентрации клеток фитопланктона в степени 3/2. Конкретные показатели величины первичной продукции от глубины фотического слоя приведены в табл. 11.

Как видно из таблицы, максимальная продукция фитопланктона на единицу площади Φ_1 , так и на единицу объема Φ_2 приходится на самые поверхностные слои воды. При слишком интенсивном развитии фитопланктона в прудах в безветренную погоду, при отсутствии перемешивания слоев воды может наблюдаться неравномерное вертикальное распределение кислорода. У дна кислорода может не быть совсем, а в поверхностном слое – перенасыщение до 250–300 %. Это явление называется кислородной стратификацией. Если оно продолжается больше суток, то может послужить причиной замора – гибели рыб, так как в придонных слоях образуются вредные продукты бескислородного разложения органических веществ, такие, как сероводород, метан, аммиак.

В пелагических фитоценозах постоянно действует тенденция «стягивания» толщины фотического слоя к минимальным размерам. Солнечная радиация на поверхности воды имеет максимальную величину, поэтому при наличии биогенов в поверхностном слое активно развиваются микроводоросли.

Таблица 11

Показатели величины первичной продукции планктона Φ от глубины фотического слоя H_ϕ (по С. Баранов)

$H_{\phi, м}$	Φ_1 гО ₂ /(м ² ·день)	$\Phi_2 = \Phi_1 / H_\phi^2$, гО ₂ /(м ³ ·день)
100 ± 20	0,38	0,004
50 ± 20	0,70	0,014
20 ± 10	1,45	0,070
7 ± 3	1,85	0,260
2 ± 1	3,18	1,590
1 ± 0,5	5,34	5,340
0,5 ± 0,2	8,0	16
0,15 ± 0,05	13,4	89
0,015 ± 0,005	48,2	3200
0,004 ± 0,001	100	25000

Сами микроводоросли частично рассеивают, отражают радиацию и тем самым способствуют дальнейшему развитию фитопланктона. Поглощая часть энергии, они создают ниже себя зону «затемнения», где условия фотосинтеза значительно хуже.

Таким образом, интенсивность фотосинтеза стремится к поверхности. Вертикальные суточные ветровые, конвекционные токи воды, принося в верхние слои биогенные элементы, способствуют этому процессу. Уменьшение же толщины фотического слоя способствует увеличению продуктивности пелагического фитоценоза за счет сокращения потерь энергии солнца на поглощение водой и рассеивание.

Повышение концентрации планктона может возникать также под влиянием его фотосинтетического сгущения на оптическом горизонте глубины максимального фотосинтеза. При развитии некоторых форм планктона, активных в отношении градиента оптического поля, сгущения планктона наблюдаются также в вихревых и прибрежных нисходящих течениях. Границы этих сгущений подчас очень резко обозначены с градиентом концентрации фитопланктона в сотни и тысячи крат в пределах всего лишь 10–20 см, что часто наблюдается при «цветении» водохранилищ и больших прудов сине-зелеными водорослями.

Крайним случаем своеобразного превращения пелагического фитоценоза в слоистый является образование устойчивых пленок водорослей на границе воды и богатого биогенами донного субстрата, твердого или полужидкого. Фотосинтетическая продуктивность этих пленок, иногда именуемых «матами», оказывается очень высокой и превышает потенциальную продуктивность пелагического сообщества для этого водоема в 4–5 или даже в 10–20 раз. Эти пленки буквально насыщены различными мелкими животными, составляющими примерно половину из суммарной биомассы. Роль этих пленок чрезвычайно велика в формировании продукции водоемов с чистой прозрачной водой. При глубине фотического слоя менее 2 мм поверхностная концентрация биомассы клеток водорослей из расчета на 1 м^2 начинает уменьшаться, так как теоретически возможная при этом концентрация водорослей (172 г/м^2) по объему превышает объем воды. Пространственно-геометрическое соотношение ограничивает физическую концентрацию сухого вещества в пределах 100 г/л (сырая масса клеток при этом займет весь объем пространства). При глубинах, приближающихся

к 100 м, даже самая чистая вода сама по себе поглощает уже 99 % падающего на ее поверхность света. Заметным этот факт становится с глубины 10 м и более.

Изменение биологической продуктивности водоемов с глубиной используется при проектировании и строительстве рыбохозяйственных водоемов. Как правило, глубина рыбоводных прудов не бывает более 2 м. Исходя из данных табл. 12, пруды меньшей глубины были бы более экономичны, с большей продукционной способностью. Однако в данном случае включаются показатели устойчивости, забуферности системы. При меньшей глубине гидробионты будут находиться в гораздо большей зависимости от внешних факторов: попадание в водоем с ливневыми водами избытка биогенов или гербицидов привело бы к быстрому замору; суточные колебания температуры воздуха привели бы к резким скачкам температуры в водоеме. По этой причине, например, в южных районах нашей страны бывает невозможно выращивание карпа на рисовых чеках, на которых глубина редко превышает 20 см. В полдень в таких водоемах температура может достигать до 40–50 °С, при которых карп уже не может существовать.

Таблица 12

Зависимость параметров валового фотосинтеза планктона Φ (кг/га сырой массы за стандартный 100-дневный период) и естественной рыбопродуктивности P (кг/га за стандартный сезон) от глубины фотического слоя H_{Φ} , м (С.А. Баранов, неопубл. данные)

H_{Φ} , м	$I \Phi$, кг/га	P , кг/га
100	2000	(2)
33	4000	6
10	7000	20
3,3	12000	60
1,0	20000	200
0,3	40000	600
0,1	70000	(2000)

Наряду с продукционными процессами в рыбохозяйственных водоемах происходит разряжение биомассы с последующим вовлечением вновь в продукционный цикл. Таким образом, в водоемах

происходят одновременно два противоположно направленных процесса: новообразования и разрушения органического материала, т.е. «продукция» и «деструкция». В общем виде они могут быть представлены в виде формулы



В среднем на дыхание расходуется около 50 % общей первичной продукции (ОПП), т.е. при респирации растения используют примерно 50 % ОПП, произведенной автотрофами.

В высокотрофных водоемах суммарная деструкция планктона достигает примерно 20 % от валовой продукции фотосинтеза на единицу объема. Если глубина гидродинамического перемешивания слоя воды превышает глубину фотического слоя в 5–6 раз, то в балансе кислорода продукционно-деструкционные процессы существенно превалируют над диффузным и аэродинамическим поступлением кислорода. С уменьшением глубины эта закономерность резко возрастает. При этом гидробионты попадают под все более усиливающееся влияние активности фотосинтеза. В таких водоемах днем производится большое количество кислорода, приводящее к насыщению воды до 200–300 %, а ночью, особенно в предутренние часы, когда избыток кислорода уже потреблен, в таких высокотрофных водоемах возможны заморы от дефицита кислорода. Вероятность замора особенно велика при стратификации водных масс. Под термином «стратификация» в гидрологии понимают состояние водной среды, при котором наблюдается резкое изменение гидрологических условий в различных по глубине горизонтах воды. Водная толща при этом разделяется на две водные массы, не перемешивающиеся или слабо перемешивающиеся между собой.

Интенсивность освещенности уменьшается с глубиной. На некоторой глубине она достигает такого уровня, при котором общая первичная продукция становится равной дыханию, т.е. продукция будет равна деструкции. Этот уровень называется компенсационным. Обычно он соответствует нижней границе литоральной зоны. Ниже компенсационного уровня фотосинтез практически прекращается, и гетеротрофы потребляют детрит, приходящий из фотической зоны (автохтонный детрит) или приносимый реками с суши

(аллохтонный детрит). Принято считать, что в фотической зоне ОПП превышает расходы на дыхание сообщества, что вся мертвая органика опускается в глубинные слои, где соотношение ОПП и дыхания уже обратное.

При безветренной солнечной погоде стратификация устанавливается в прудах ежедневно в послеполуденные часы. Ночью поверхность воды охлаждается, и охлажденные слои воды опускаются на дно, а придонные поднимаются вверх. Образуются конвекционные вертикальные течения, которые к утру (в норме) устраняют явление вечерней стратификации. Температурный, газовый и солевой составы воды выравниваются.

С увеличением продолжительности светового дня и уменьшением прозрачности высокопродуктивных водоемов за счет большого количества фитопланктона солнечная энергия поглощается самым верхним слоем воды. Чем тоньше фотический слой, тем сильнее он прогревается в ущерб более глубоким слоям воды, которые остаются холодными. В результате может развиваться ситуация, при которой сильно нагретая поверхность воды за ночь охладится до температуры более высокой, чем в глубинных слоях. При этом придонные слои выключаются из процессов конвекционного перемешивания, а дующий над водоемом ветер может создавать конвекционные течения, но они не будут перемешивать всю толщу воды. Поверхностные потоки в эпилимнионе будут изолированы от течений в глубинных слоях (гиполимнионе) термоклином. Поглощение кислорода в придонных слоях продолжается, и запас его, в конце концов, исчерпывается. У дна образуются охлажденные, бедные кислородом слои воды. Если процесс будет развиваться дальше, то в водоеме возникнут заморные явления.

В данной ситуации необходим контроль гидрологического состояния водоема: в теплые безветренные дни необходимо вести постоянные наблюдения за температурой и содержанием кислорода на поверхности и в наиболее глубоких участках водоема. В случае возникновения стратификации в рыбоводных прудах ее необходимо устранять путем механического перемешивания, сливания придонных слоев или насыщения воды кислородом с помощью большого количества аэраторов, специально разработанных для этих целей.

Явление стратификации может приводить и к другим неблагоприятным последствиям, например, «цветению» воды в водохрани-

лищах. В воде, богатой биогенами, развивается большое количество сине-зеленых водорослей, многие из которых являются токсичными не только для рыб, но и для животных и человека.

Тем не менее, стратификация как явление полезное может быть использована в рыбоводстве. Например, в Канаде для увеличения численности молоди нерки в озерах разработали и осуществляют программу фертилизации (удобрения) озер, которые являются для нерки выростными водоемами. Технология повышения рыбопродуктивности водоемов с помощью минеральных удобрений отработана давно и достаточно полно. Однако для поддержания нужной концентрации биогенов (2 г/л азота и 0,5 г/л фосфора) в озерах площадью в сотни квадратных километров и десятки метров глубиной требуется при традиционной технологии большое количество удобрений. Канадскими специалистами разработана технология внесения удобрений во время летней стратификации. При этом рассчитывают и вносят удобрения не на весь объем озера, а лишь на объем эпилимниона и только в период летней стратификации. При этом удобрений требуется значительно меньше, а эффективность фертилизации существенно возрастает.

В высокотрофных водоемах, к которым относятся, например, пруды, необходим постоянный контроль за биогенами (азот и фосфор, основные лимитирующие рост биопroduкции элементы). Удобрение, внесение биогенов в летние жаркие месяцы могут ускорить стратификацию в водоеме, привести к заморным явлениям. Однако во многих случаях концентрация биогенов в воде не может дать объективной информации о состоянии водоема, так как эти биогены находятся в постоянной трансформации в системе вода–организм–детрит–вода. В этом случае наиболее надежным показателем «напряжения» экосистемы водоема может служить показатель оптической плотности, определяемый по диску Секки.

Зависимость оптической плотности растворов от концентрации светопоглощающего вещества обычно выражается законом Бэра, согласно которому оптическая плотность прямо пропорциональна концентрации поглощающего свет вещества C (г/м³)

$$D = K_c C, \quad (2)$$

где K_c – коэффициент поглощения, характеризующий данное вещество.

Однако в ряде примеров показано отклонение от этого закона, например, за счет поглощения света водой.

Прозрачность указывает на глубину проникновения солнечного света в воду. Погруженный диск видно на глубине H , на которую проникает около 10 % от падающей на поверхность воды солнечной энергии. Удвоенное значение прозрачности $2H$ указывает глубину, на которую проникает примерно 1 % света. Это и есть глубина фотического слоя. На этой же глубине находится оптимальная по освещенности зона жизнеобеспечения рыб. В сочетании с показателями цветности воды прозрачность можно использовать для ориентировочной оценки концентрации фитопланктона и его фотосинтетической активности.

В карповых прудах при цветении воды за норму прозрачности принимают глубину видимости диска, равную $1/2$ от средней глубины пруда при допусках от $1/3$ до $2/3$. Отклонение показателей от нормы ведет к снижению темпов роста рыбы. При прозрачности больше нормы следует проверить потребность пруда в удобрении и при необходимости увеличить количество биогенов. При прозрачности ниже нормы – воздержаться от внесения удобрений и усилить контроль за поедаемостью кормов и возможным развитием стратификации.

6.3. Первичная продукция как фактор обеспечения рыбопродуктивности

Наличие кислорода в воде обеспечивает дыхательную функцию рыб. Наличие других элементов формирует кормовую базу рыбохозяйственных водоемов. Всем экологам известна **экологическая пирамида** – графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами всех уровней (травоядных, хищников, видов, питающихся другими хищниками) в экосистеме (рис. 62). Причем консументы могут быть 1-го, 2-го и т.д. порядка, образуя своеобразную продукционную пирамиду, в основании которой находятся продуценты. Весьма приближенно можно считать, что при передаче от одного пищевого (трофического) уровня к следующему количество доступной энергии уменьшается на порядок. На основании этого сформулировано правило Линдемана, или правило 10 %, которое часто используется при решении задач по экологии. В соответствии с этим правилом можно считать, что количе-

ство растительного вещества, служащего основой цепи питания, примерно в 10 раз больше, чем масса растительноядных животных, и каждый последующий пищевой уровень также имеет массу в 10 раз меньшую. Исходя из этой пирамиды ясно, что основу кормовой (трофической) базы рыбоводных прудов составляет фитопланктон. Отсюда следует, что продукция более высоких трофических уровней резко снижается.



Рис. 62. Упрощенная экологическая пирамида чисел

Как и все растения, фитопланктон (водоросли), питаются минеральными веществами. Количество водорослей определяется наличием питательных веществ, температуры и солнечной инсоляции. Поскольку вода в водоемах поступает из подземных источников, она содержит те элементы, которые содержали породы, через которые она проходила. Поскольку азотистых соединений в породах практически не бывает, вода при выходе из грунта не содержит этот элемент. В ходе биологических процессов в водоеме, она может в какой-то степени обогащаться азотом. Считается, что для нормального развития фитопланктона вода должна содержать не менее 2 мг/л минерального азота и более 0,5 мг/л минерального фосфора. Для определения нормы внесения удобрения в рыбоводный водоем рекомендуется пользоваться формулой

$$Y = (A - B)N \cdot 1000 / p,$$

где Y – необходимая доза удобрений, кг/га; A – рекомендуемая концентрация биогенов, мг/л; B – фактическая концентрация биогенов в воде, мг/л; H – средняя глубина пруда, м; p – содержание биогена в удобрении, %.

Многие ценные промысловые (культивируемые) рыбы, например лососевые, окуневые, являются хищниками. Их продукция составляет лишь 0,1 – 1 кг от 1000 кг первичной продукции, потребленной в основании пищевой пирамиды. Очевидно, что планировать массовую культуру таких объектов менее рационально, чем видов с короткой пищевой цепью. В этом плане существенный интерес представляют виды, питающиеся водными растениями (белый амур), фитопланктоном (толстолобики), детритом (кефалевые).

Реальное падение продукции с повышением уровня по трофической цепи бывает существенно отличным от принятой величины 10:1. В физиологических экспериментах эта величина была определена как 5:1, а в экосистемах высокоокультуренных рыбоводных водоемов – 15:1. При этом полагают, что значительная часть энергии в экосистемах тратится на поддержание стабильности экосистемы, существующей в нестабильных внешних условиях. В этом случае продукционная пирамида должна быть представлена в более сложном виде, предусматривающем параллельные пищевые цепи, обусловленные полифагией большинства гидробионтов, частичным хищничеством и даже каннибализмом. Поэтому реальные трофические процессы в экосистемах оказываются намного сложнее.

Производительность рыбоводного водоема оценивается по количеству рыбы, которое он может произвести за сезон, – рыбопродуктивности. Если эта продуктивность получена только за счет естественной кормовой базы, то она характеризует естественную рыбопродуктивность, а если за счет ряда интенсификационных мероприятий, то тогда говорят о общей рыбопродуктивности. Понятие «рыбопродуктивность» нельзя путать с понятием «рыбопродукция», под которым имеют в виду количество рыбы, находящееся в данный момент в водоеме. Рыбопродуктивность в естественных водоемах может быть значительно меньше рыбопродукции. В рыбоводных прудах эти величины могут быть практически равны (нерестовые, мальковые, выростные пруды, в которых массой посадочного материала можно пренебречь) или различаться на величину массы посадочного материала (нагульные пруды). Поскольку

рыбопродуктивность является производной от первичной продукции, а последняя находится в зависимости от глубины фотического слоя, следовательно, рыбопродуктивность зависит и от глубины фотического слоя (табл. 13).

Таблица 13

**Показатели величины первичной продукции планктона Φ
от глубины фотического слоя H_{ϕ}**

$H_{\phi,м}$	Φ_1 $гО_2/(м^2 \cdot \text{день})$	$\Phi_2 = \Phi_1 / H_{\phi}^2$, $гО_2/(м^3 \cdot \text{день})$
100 ± 20	0,38	0,004
50 ± 20	0,70	0,014
20 ± 10	1,45	0,070
7 ± 3	1,85	0,260
2 ± 1	3,18	1,590
$1 \pm 0,5$	5,34	5,340
$0,5 \pm 0,2$	8,0	16
$0,15 \pm 0,05$	13,4	89
$0,015 \pm 0,005$	48,2	3200
$0,004 \pm 0,001$	100	25000

Большой статистический материал показал, что на величину рыбопродуктивности существенное влияние оказывает соотношение гидрологической и фотической глубин. Рыбопродуктивность бывает наибольшей, когда величина фотического слоя соответствует средней гидрологической глубине водоема. Однако увеличение плотности фитопланктона приводит к уменьшению фотического слоя. При этом последняя может оказаться в 2–3 раза меньше гидрологической глубины. Степень использования первичной продукции в виде вылавливаемой рыбопродукции существенно меняется в зависимости от типа водоема, степени интенсификации. По данным В.В. Бульона и Г.Г. Винберга (1981), отмечается, что в Мировом океане вылов рыбы составляет 0,01–0,02 %, во внутренних водоемах – 0,1–0,3 %, а в рыбоводных прудах – 0,5–2,0 % от первичной продукции. Верхним теоретическим пределом рыбопродуктивности является величина, соответствующая 7–10 % от энергетического уровня первичной продукции при условии поликультуры растительных объектов, осуществляемой при высокой концен-

трации продукции фитопланктона и оптимальной температуре. Естественная рыбопродуктивность редко превышает 100 кг/га при нормативных величинах около 200 ± 100 кг/га, хотя известен рекорд 12 600 кг/га, полученный в районе Южной Африки в специальном эксперименте комиссии ФАО. В опытах сотрудников МГУ в Узбекистане и на Украине под руководством Б.В. Веригина были получены рекордные результаты так называемой естественной рыбопродуктивности, т.е. полученной без подкормки искусственными кормами, 2600 кг/га.

Повышение рыбопродуктивности водоемов свыше 1/3–1/2 от верхнего теоретически возможного уровня можно достичь лишь при осуществлении ряда мероприятий, позволяющих повысить их естественную рыбопродуктивность. К таким мероприятиям относятся как комплекс мелиоративных работ, введение поликультуры, так и спорадические подкормки искусственными кормами. Такие рыбоводные хозяйства можно считать интенсивными, а мероприятия, направленные на повышение естественной рыбопродуктивности, – интенсификационными.

Применение искусственного кормления в сочетании с использованием рыбой естественных кормов – дальнейшая форма интенсификации рыбоводства, связанная с повышением степени использования энергетических ресурсов (в виде кормов) в соизмеримых с естественными ресурсами преобразования (солнечная энергия) масштабах и даже превышающая их в 2–3 раза. Эта область частной технологии прудового рыбоводства, которая эффективно «работает» при ограниченном соотношении вводимой (с кормами и другими факторами) энергии к солнечной, трансформируемой в естественную кормовую базу рыб. Предел этого соотношения, по видимому, не превышает одного порядка, т.е. 10:1. Преимущество этой технологической формы рыбоводства – в возможности использования относительно дешевых кормов, применяемых только при наличии определенной доли полноценного для рыб живого естественного корма, которая должна составлять в среднем около 1/3–1/4 рациона.

Переход на полноценные, сбалансированные по питательным элементам искусственные корма делает возможным экологический отрыв рыбы от природного водоема и естественных средств ее жизнеобеспечения. При этом рыбоводство перерастает в форму

промышленного «стойлового» животноводства со всей его спецификой, где о роли экосистемы можно говорить лишь в том плане, в каком говорят о «среде обитания». Между тем комплексное использование промышленных средств интенсификации рыбоводства на базе полноценных кормов (естественно, и более дорогих) повышает использование производственных площадей до уровня продуктивности $100\text{--}400\text{ кг/м}^2$, т.е. 1–4 млн кг в пересчете на 1 га. Необходимо иметь в виду, что последние 3 порядка величин рыбопродуктивности от 1 кг/м^2 до 100 кг/м^2 принадлежат не к продуктивности экосистемы, а к технологической производительности инженерно-биологических систем, уровень которой лимитируется поступающими потоками различных видов энергии и уровнем организации производства, определяющим КПД преобразования этих материально-энергетических потоков в рыбопродукцию. Такого типа хозяйства можно считать индустриальными. ***Следовательно, под индустриальным рыбоводством понимается выращивание рыбы в инженерно-биологических системах при такой интенсификации, когда доля естественной кормовой базы в формировании рыбопродуктивности настолько мала, что ею можно пренебречь.***

Представляет интерес оценка значимости крайне высоких показателей рыбопроизводительности инженерно-биологических систем с экологических позиций. При этом необходимо включать в расчет истинной продуктивности на единицу площади все площади, реально задействованные для обеспечения данной производительности. Например, для получения рыбопроизводительности требуется около $5\text{--}10^6$ кг корма на зерновой основе, обогащенного белком в 2–3 раза против злаковых культур. Один гектар сельхозугодий позволяет получить около 10^3 кг такого корма в год. Следовательно, для производства необходимого количества корма должно быть задействовано $5\cdot 10^3$ га культурных сельхозугодий. В итоге получим экологически значимую величину продуктивности только 2 ц/га. Эта величина остается характерной константой для всех уровней рыбопродуктивности «по карповому эквиваленту» от экстенсивных озерных хозяйств (100–200 кг/га) до индустриальных хозяйств (1–4 млн кг/га), т.е. действует в пределах четырех десятичных порядков. В табл. 14 приведена классификация водоемов по степени их рыбопродуктивности (рыбопроизводительности).

Следует отметить, что рациональная комплексная (с применением мелиоративных мероприятий, поликультуры и т.д.) технология рыбоводства позволяет поднять естественную рыбопродуктивность водных экосистем в 2–4 раза без существенных затрат дополнительных энергетических ресурсов, включая и кормовые. И это является на данном этапе важнейшим резервом повышения рыбохозяйственной продуктивности водоемов. Об этом свидетельствуют и экономические показатели рыбоводных хозяйств различной степени интенсификации (табл. 15).

Таблица 14

**Классификация водоемов по уровню их рыбопродуктивности
(С.А. Баранов, неопубл. данные)**

Уровни годовой рыбопродуктивности	Характерные признаки водоемов
0,1–1,0 и менее кг/га	Открытые мало малопродуктивные районы океана. Глубины около 3000 м. Естественные источники энергии
1,1–10 кг/га	Большие, глубокие озера с прозрачной и холодной водой. Продуктивные акватории морей. Глубина 100–1000 м. Естественные источники энергии
10–100 кг/га	Средние и малые озера умеренных широт, шельфы и продукционные «оазисы» морей и океанов. Глубины 10–100 м. Возможны «сгоны» пищевых материалов
100–1000 кг/га	Окультуренные озерные хозяйства, экстенсивно эксплуатируемые рыбоводные пруды. Глубины 3–10 м. Вероятны удобрения и подкормка
1–10 т/га	Интенсивно эксплуатируемые рыбоводные пруды* Глубина 0,5–3 м. Водообмен, аэрация. Искусственная подкормка на 60–90 %
10–100 т/га	Экспериментальные пруды и бассейны с элементами промышленной технологии. Интенсивные водообмен и аэрация. Искусственный корм на 80–90 %
100–1000 т/га	Системы промышленного (индустриального) рыбоводства. Искусственный корм на 100 %. Автономная живучесть менее 1 ч

Таблица 15

**Ресурсоемкость и надежность производства основных
видов рыбоводных хозяйств**

Показатель	Тип рыбоводных хозяйств		
	озерное	прудовое	индустриальное
Единичная мощность, т/ га	0,05	1,0	100,0
Потребность в земле, руб./т	-	500	0,5
Потребность в воде, руб./т	-	105	70,0
Потребность в капиталовложениях, руб./т	700	5000	2000
Потребность в кормах, руб./т	50	500	1300
Себестоимость, руб./т	500	1000	2500
Надежность производства, %	0,01	0,4	0,8

Анализируя данные табл. 15, можно сделать общий предварительный вывод, что каждый тип рыбоводства имеет, в сравнении с другими, как преимущества, так и недостатки. Основным недостатком озерных хозяйств является их низкая рыбопродуктивность. Прудовые хозяйства чрезвычайно капиталоемки, а индустриальные предприятия нуждаются в дорогих, дефицитных кормах. В связи с этим наиболее рационально использование индустриальных систем для выращивания посадочного материала, который должен переводиться для последующего дорашивания, например, в прудовые хозяйства, в море или другие естественные водоемы для пастбищного нагула.

Глава 7. СЕЛЕКЦИЯ И ГИБРИДИЗАЦИЯ РЫБ

В понятие «аквакультура» входит как выращивание гидробионтов в полноциклических хозяйствах, т.е. когда весь жизненный цикл проходит под контролем человека, так и искусственное воспроизводство водных биологических ресурсов, большая часть жизни которых проходит в неконтролируемых природных условиях.

Если при искусственном полноциклическом выращивании по поводу селекции, гибридизации вопросов, как правило, не возникает, так как эта работа во многих случаях считается обязательной, то по поводу селекции при искусственном воспроизводстве и пастбищном выращивании водных биологических ресурсов имеются различные мнения.

Одни считают, что естественные популяции наилучшим образом приспособлены к условиям своего существования. Рыбы, обитающие в небольших ручьях, не могут иметь крупные размеры. Во-первых, проявляется так называемый фактор «раум-эффект», широко обсуждавшийся в первой половине прошлого столетия, но неоправданно забытый в настоящее время. Сущность этого фактора заключается в том, что в малом пространстве (raum – пространство, космос) не вырастишь крупной рыбы. Действительно, сом в больших водоемах может вырасти до 50 кг и более, но если малька сома посадить в аквариум объемом около 100 л, то совершенно очевидно, что он не вырастет даже до 1 кг при обеспечении ему всех необходимых условий.

Во-вторых, в небольших ручьях существует строго определенное количество кормовых организмов, на которых может вырасти, скажем, 1000 особей гидробионтов массой 10 г или 10 000 особей массой 1 г. С учетом элиминации на всех стадиях жизни популяции будет выгодно существование, например, 5000 шт. массой около 2 г. Эта величина закрепляется в популяции и становится характерной для данного водоема. Очень часто можно обнаружить маленькие изолированные озера, в которых обитает золотистый карась размером со спичечный коробок. В то же время в больших озерах с лучшими условиями существования обитает популяция этого же вида с гораздо более крупными размерами. Проф. Н.Л. Гербильский в свое время, создав в своей лаборатории в Петергофе коллекцию различных видов тиляпии, планировал размножать этих тиляпий в аквариальных условиях, сохраняя их малые размеры, а летом,

при появлении оптимальных для их роста температур и наличия так называемого «компенсаторного роста» выпускать в теплые водохранилища ГРЭС для получения крупных товарных особей.

Другими словами, в естественных условиях размеры рыб, как и многие другие морфометрические и физиологические показатели, адаптированы к этим условиям. Если человек берет на себя обеспечение культивируемой популяции в самый ответственный период жизненного цикла необходимыми условиями среды, то тем самым он снимает лимитирующие факторы, определяющие размеры и прочие показатели особей.

При искусственном воспроизводстве и выращивании рыб рыбовод может и должен заниматься селекцией. Селекция – это деятельность человека, направленная на улучшение хозяйственно ценных качеств культивируемых рыб. Чаще всего селекционеру приходится ставить решать две задачи:

1. Сохранение и улучшение имеющихся породных групп. Закрепление признаков, обнаруженных им у отдельных или части особей одной и той же разновидности.

2. Выведение новых форм, для чего нужно совмещать признаки двух или более разновидностей: например, в одной разновидности селекционеру понравился размер тела рыбы, в другой – окраска, в третьей – форма плавников. С давних времен человек оставлял на воспроизводство наиболее крупных особей в надежде получить потомство, подобное родителям.

7.1. Индивидуальная изменчивость как источник селекции

Любая селекция предполагает, во-первых, избыток численности популяции. Во-вторых, селекция возможна, когда культивируемая популяция разнородна. Действительно, если для воспроизводства используются все имеющиеся животные, то потомство следует принимать таким, каким оно получилось. Но если численность потомства превышает потребность, то для воспроизводства оставляют те особи, которые в наибольшей степени отвечают потребностям человека. В основе такой селекционной деятельности лежит уверенность в том, что изменчивость в стаде имеет наследственную природу и в связи с этим от лучших родителей должно получаться лучшее потомство. Чтобы оставить на воспроизводство лучших, должны быть и худшие. То есть даже потомки одной ро-

дательской пары не могут быть совершенно одинаковыми. Даже генетические (однойцовые) близнецы, если они росли в разных условиях, будут существенно отличаться друг от друга. Внутривидовая изменчивость – основа для селекционной работы. Количественное и качественное разнообразие признаков, наблюдаемое среди особей, называется **изменчивостью** (Мацеевский, Земба, 1988). Изменчивость, проявляющаяся в пределах одного стада, одной породной группы, называется **индивидуальной**.

Кроме изменчивости между особями (индивидуальная) существует изменчивость данного признака, наблюдаемая у одной особи: например, можно рассмотреть размер яиц в пределах одной гонады у самки рыбы. В зависимости от места расположения икринок в ястыке размеры и ряд других особенностей икринок будут различными. В таком случае мы имеем дело с **внутриорганизменной** изменчивостью.

При разведении рыб, как и иных гидробионтов, важна, прежде всего, индивидуальная изменчивость, которая создает возможности улучшения культивируемой популяции. Изменчивость служит тем материалом, из которого селекционер, используя различные методики селекции, создает желательный тип животного.

Изменчивость может быть наследственной (генетическая) и вызванная условиями среды (модификационная). Модификационная, или фенотипическая, изменчивость вроде бы наследуется в идентичных условиях среды, но в иных условиях она может не воспроизводиться. Генетическая изменчивость в меньшей степени зависит от условий окружающей среды, так как отличительные признаки носителей этой изменчивости передаются генами во время слияния гаплоидных гамет родителей.

Любая изменчивость может быть оценена количественно. Группа однородных особей, различающихся в отношении рассматриваемого признака, называется **совокупностью**, например, кета одной реки. Особи одной совокупности могут существенно отличаться друг от друга, и эти различия могут быть оценены определенными числами.

При сопоставлении, скажем, двух совокупностей их численность настолько велика, что измерить показатели анализируемого признака бывает невозможно. В таких случаях для исследования берется группа случайно выбранных особей, которую называют **выборкой**, и на основе изменчивости в этой выборке делается вы-

вод об изменчивости во всей совокупности. Изменчивость в выборке характеризуется средней арифметической (y), дисперсией (или вариансой s^2), стандартным отклонением s и коэффициентом вариации V (CV).

Для небольших выборок (не более 100 особей) среднее значение определяют путем деления суммы параметров всех измеренных особей $\sum y$ на количество измеренных особей n .

$$\bar{y} = \frac{\sum y}{n}.$$

Дисперсия s^2 , или средний квадрат отклонений индивидуальных значений признака от средней арифметической, рассчитывается следующим образом: сначала определяют отклонения конкретных измерений от среднего Δ : $\Delta = y - \bar{y}$. Сумма всех подобных измерений в одной выборке равна нулю. Чтобы избежать нулевого результата, каждое отклонение возводят в квадрат $(y - \bar{y})^2 = \Delta^2$.

Затем все квадраты отклонений суммируют и делят на величину выборки. При малой величине выборки делить лучше не на величину выборки, а на величину, уменьшенную на 1. Таким образом, формула определения дисперсии будет выглядеть следующим образом:

$$s^2 = \frac{\sum (y - \bar{y})^2}{n - 1}.$$

Для характеристики изменчивости изучаемого признака в выборке чаще всего используют не дисперсию s^2 , а стандартное (среднеквадратичное) отклонение s как меру разнородности. Стандартное отклонение представляет собой корень из значения дисперсии

$$s = \sqrt{s^2}.$$

Иногда приходится сравнивать показатели изменчивости разнородных признаков (например, изменчивость длины и высоты

тела рыбы). В таком случае сопоставление в абсолютных единицах может оказаться невозможным, поэтому это делают в относительных единицах – процентах. Этот показатель называется **коэффициент вариации** (V или CV), который показывает изменчивость в процентах от средней арифметической и определяется по формуле

$$V = \frac{s}{y} \times 100.$$

Изменчивость признака можно показать и графически в виде гистограммы или графика. Гистограмма может показать не только индивидуальную изменчивость в разновозрастной культивируемой популяции, например, симы, но и некую групповую разнокачественность, на которую указывает наличие более или менее выраженных 3 пика. Из биологии этого объекта известно, что в пресноводный период жизни ранозревающие самцы (самцы, созревающие в реке без выхода в море) растут быстрее, чем ювенильные самцы и самки. Эта биологическая особенность и выражается в гистограмме.

7.2. Мутации как источник изменчивости

В основе любой генетической изменчивости лежит мутационный процесс. О мутации говорят тогда, когда признак, передаваемый по наследству, согласно законам Менделя, появляется в линии организма, которая первоначально была свободна от этого признака. Мутировавший ген предположительно отличается от исходного гена химическим составом или строением. Как и старый ген, новый должен быть способным к точному самовоспроизведению, так как новый ген реплицируется в мутационной форме. Нет возможности избавиться от мутации, за исключением весьма редких случаев, когда последующая мутация восстанавливает исходный ген. С позиции нашего современного понимания природы гена мутация представляет собой изменение числа, типа и расположения нуклеотидов, которые осуществляют «написание» гена. Основываясь на схеме репликации ДНК, предложенной Уотсоном и Криком, такие изменения должны воспроизводиться и дальше.

Мутации закономерно возникают у всех видов живых существ. Каждый индивидуальный ген мутирует очень редко: возможно, один раз в ста тысячах или в миллионе клеток; однако, поскольку число генов у большинства видов чрезвычайно велико, общая частота мутирования в данном поколении может быть весьма значительной.

Лишь небольшую часть новых мутаций можно обнаружить сразу в виде мутантного потомства. Рecessивная мутация в гамете диплоидного вида будет давать фенотипически нормальное потомство до той поры, пока другая гамета не окажется несущей тот же самый recessивный ген в результате предшествующей мутации, происшедшей в популяции. За исключением такой возможности вновь возникший recessивный ген будет передаваться в гетерозиготной форме на протяжении многих поколений, пока скрещивание таких гетерозигот не даст гомозиготного потомства.

В результате мутационного процесса могут появляться летальные мутации, которые в гетерозиготном состоянии могут не проявляться. Но если окажутся оба родителя обладателями этого мутированного гена, то потомство от такого скрещивания окажется нежизнеспособным. Это один из методов очищения геномов животных от нежелательных генов.

Мутации могут быть спонтанными и стимулированными умышленно. При этом внутривидовая изменчивость, выявляемая нами у существующих видов, рассматривается как результат мутационного процесса в прошлом.

У вида, который на протяжении долгих периодов эволюции приспособился к своему образу жизни, все полезные аллели, которые могут возникнуть мутационным путем, уже включены в его генотип, в результате все или большинство представителей вида несут их в гомозиготном состоянии. Как только эта стадия осуществилась, могут возникнуть в качестве новых мутаций лишь вредные и, по крайней мере, менее ценные аллели. Этот механизм определяет не только генотипическую приспособленность организма, но и фенотипическую. Определенный внешний вид (размер, форма, окрас и пр.) в процессе эволюции приспособлен к определенным условиям существования. Плоская форма камбалы наилучшим образом приспособлена к донному образу жизни, а форма морской иглы или конька – к жизни в зарослях водных растений. Вновь возникшие мутации могут существенно нарушать сложившуюся при-

способленность организма к окружающей среде, но они могут дать благодатный материал для совершенствования особи в культивируемых популяциях.

Поскольку мутации у естественно воспроизводящихся популяций возникают лишь от природных причин, мы не можем ничего делать для регулирования их частоты. Однако современный человек использует такие воздействия, которые могут искусственно повышать встречаемость мутаций по сравнению с природным уровнем. На первом месте среди таких воздействий стоят излучения высокой энергии, создаваемые рентгеновским излучением, экстремально высокими или низкими температурами, химическими реагентами и другими источниками.

Полезные мутации действительно возникают. Селекционерам удалось с успехом получать, используя радиацию или химическую обработку, полезные мутации у зерновых и декоративных растений, плодовых деревьев и пр. Облучение грибов, подобных пенициллам, позволило получить штаммы с повышенным урожаем антибиотиков. Надо, однако, помнить, что каждую из полезных мутаций получили вследствие примерно тысячи вредных или бесполезных, которые необходимо было отбросить. Даже в области племенного дела в животноводстве такой прием был бы чрезвычайно малорентабелен.

Работы по мутированию – очень важный раздел прикладной генетики как в отношении изучения положительной роли мутаций в создании улучшенных пород животных, так и в отношении их отрицательной роли. Особи, лучше приспособленные к выживанию и размножению, оставляют более многочисленное потомство, чем менее приспособленные; отсюда вытекает вывод: гены, бывшие причиной того, что у некоторых особей потомство оказалось более многочисленным, чем у остальных, и будут представлены в большем числе среди потомков, чем в родительском поколении. Когда человек стремится улучшить одомашненных животных, он старается получить как можно больше потомков от некоторых отобранных особей, и уничтожает остальных прежде, чем они смогут размножиться. Хотя естественный и искусственный отборы используют одинаковые средства, их конечные результаты могут быть совершенно различны. При естественном отборе и задачи, и достижения совпадают – получение возможно большего числа потомков.

Искусственный отбор действует в направлении, диктуемом человеком. Человеку требуются рыбы, которые быстрее растут, достигают больших размеров, реже болеют и т.д. Часто цель искусственного отбора вступает в противоречия с требованиями естественного отбора. Немногие из наших домашних животных могли бы выжить, если их предоставить самим себе. Экзотические аквариумные рыбки, произошедшие, скажем, от карася, без проблем существующие и размножающиеся в аквариальных условиях, в естественных условиях выжить не могут.

Любые гидробионты обладают потенциальной изменчивостью. В главе 2 уже указывалось, что изменчивость среди популяций является фактором устойчивости, стабильности как самой популяции, так и совокупности популяций как целого. Каждый вид имеет потенциальную возможность для изменения своих биологических (генотипической, фенотипической) показателей.

Известно, например, что у рыб существует такой показатель, как «потенциальная плодовитость». На ранних стадиях развития количество половых клеток у самок значительно выше, даже у моноциклических видов, чем реализуется в процессе размножения.

Такой избыток клеток позволяет менять плодовитость в зависимости от условий нереста. В результате, например, у осенней кеты р. Амур плодовитость примерно в 2 раза выше, а размер яйцеклеток почти в два раза мельче, чем в реках Сахалина и Приморья. Это связано с тем, что условия, необходимые для нереста осенней кеты, находятся от устья на расстоянии около 1000 и более км. В пресноводных водоемах пресс хищников значительно выше, чем в море, поэтому, как адаптация к продолжительной миграции молоди к морю и значительной её элиминации, плодовитость амурской кеты значительно увеличивается за счет резервных клеток.

Другой, хорошо известный механизм потенциальной изменчивости – многофракционность белков гидробионтов. Особенно четко это показано с использованием электрофоретических методов (рис. 63). Если учесть, что каждая фракция белка контролируется отдельным геном, следует, что много генов определяют функциональные особенности каждого белка. Причем каждая фракция белка имеет свои параметры функционирования. Поэтому особи могут довольно быстро адаптироваться к изменяющимся условиям среды.

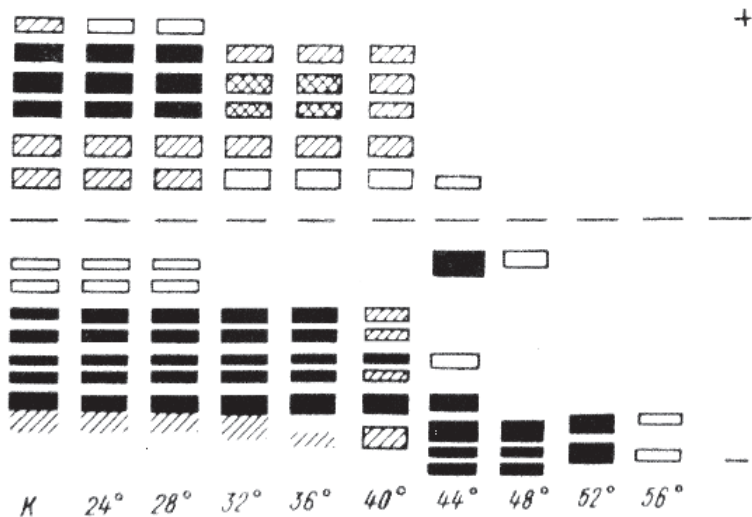


Рис. 63. Электрофореграммы гемоглобинов нерки в контроле (к) и после прогрева при разных температурах (Бушуев, 1973)

7.3. Естественный отбор – естественная селекция

Селекция рыб происходит в природе постоянно. Об этом можно судить из работ Ч. Дарвина. Можно рассмотреть естественную селекцию на примере лососевых, достаточно убедительно продемонстрированную в работе Eric P. Van den Berghe and Mart R. Gross, 1989.

Популяции лососей постоянно стремятся к увеличению размеров составляющих их особей. Большие размер и масса тела способствуют более эффективному размножению. Во-первых, более крупные производители могут завоевывать пространство для размножения на большем расстоянии, чем мелкие (пример – осенняя кета Амура).

Во-вторых, крупная самка производит больше икры, чем мелкая, в-третьих, более крупные особи завоевывают лучшую территорию для нереста. В-четвертых, более крупные особи имеют большие шансы в защите своего гнезда. Более крупные самки копают более глубокие нерестовые ямы и тем самым предотвращают возможность перекапывания пришедшими позже более мелкими

самками. К тому же более крупные самки после откладки икры в течение примерно восьми дней охраняют свое гнездо и в это время имеют преимущество перед мелкими самками. Выживаемость икры от самок различного размера также оказалась различной. Так, у самок кижуча размерной группы 50–55 см смертность икры во время эмбриогенеза оказалась 24 %, у размерной группы 60–65 см – 21 %, у группы 70–75 см – 15 %. Из более крупных икринок вылупляются более крупные и, как правило, более жизнеспособные личинки.

7.4. Селекция на разных стадиях аквакультуры

Селекция гидробионтов осуществляется как спонтанно, при адаптации естественных популяций к изменяющимся условиям среды, так и целенаправленно при осуществлении работ при искусственном воспроизводстве.

При хозяйственном использовании популяций может непроизвольно осуществляться селекция ещё до начала искусственного воспроизводства. Так, промысловый лов лососевых, трески, минтая и пр. разрешен законодательно с определенным размером ячеи. Лов жаберными сетями в большинстве своем селективен. Как показал Матисен (Mathisen), лов нерки жаберными сетями с размером ячеи примерно в 15 см приводит к изъятию трехлетних особей в 5 раз больше, чем двухлетних. Таким образом, такого размера жаберная сеть приводит к изъятию старшей возрастной группы и, следовательно, к омоложению популяции нерки, уменьшению индивидуальных размеров маточного стада. Ricker (1976, 1981) указывал, что селективный отбор в результате коммерческого промысла приводит непременно к уменьшению возраста нерестовых популяций. Для устранения отрицательного влияния селективного отбора в результате лова жаберными сетями можно уменьшить размер ячеи, и тогда на воспроизводство будут оставлены наиболее крупные по размеру и более старшие по возрасту особи.

При отлове производителей для искусственного воспроизводства не жаберными сетями, а ловушками, как это делается при воспроизводстве лососей, появляется возможность оставлять на воспроизводство тех производителей, которые в наибольшей степени отвечают потребностям человека.

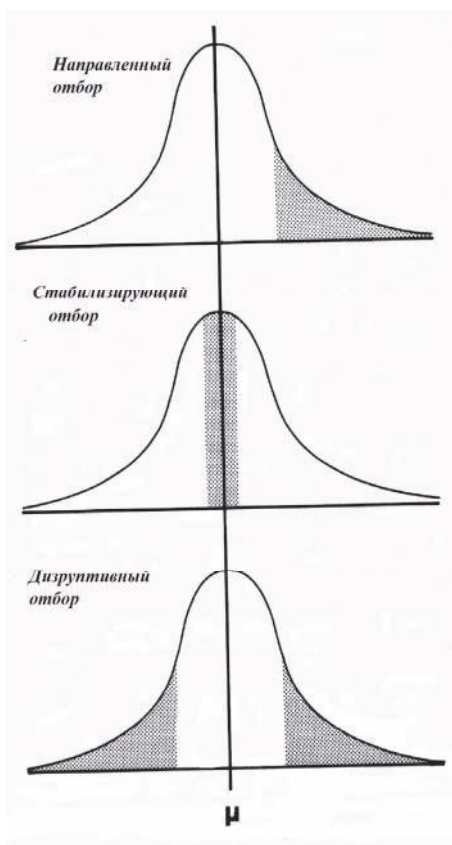


Рис. 64. Три различных метода селекции, применяемые в культивируемых популяциях. Заштрихованная часть популяции, которая используется для воспроизводства (по: Hershberger, 1988)

Отбор может осуществляться с различными целями. На рис. 64 показаны три модели селекции. Первая модель предназначена для целенаправленного изменения популяции, например, в сторону увеличения массы или длины потомства.

Вторая модель предназначена для стабилизации популяции в каких-то определенных рамках. С помощью такой модели можно создавать популяцию определенного размера, например, выращивать строго определенную (порционную) форель.

Третья модель представляет дезруптивный (разрывающий) метод, который предназначен для создания двух разных, например, по размеру субпопуляций.

Все три модели отбора могут встречаться и в природе. Кроме того, необходимо учесть, что все три варианта селекции уменьшают внутривидовую или внутрипопуляционную генетическую изменчивость и, следовательно, уменьшают ее устойчивость

(стабильность). Поэтому они допустимы только в условиях искусственного воспроизводства и поддержания популяции биотехнологическими мероприятиями.

Селекция может производиться даже до начала инкубации икры. На этапе эмбриогенеза неоднократно встречаются лимитирую-

щие факторы. Одни эмбрионы способны их преодолеть, другие – нет. Всегда во время инкубации происходит хоть и небольшой, но отход. Это и есть результат селекции эмбриона в условиях воспроизводства.

После эмбриогенеза личинки поднимаются в толщу воды и начинают активно плавать. В это время оказалось какое-то количество личинок, которые не в состоянии плавать. Среди них значительное количество всевозможных вариантов сиамских близнецов, личинки с иными нарушениями в морфологии и физиологии.

В дальнейшем селекция осуществляется на всем протяжении жизненного цикла. При пастбищном выращивании отбор человеком осуществляется на стадии воспроизводства. После выпуска молоди в водоем селекция осуществляется в результате естественных условий существования.

В случае товарного выращивания селекция осуществляется по плану селекционно-племенной работы на всех стадиях жизненного цикла.

Массовый отбор для создания стада производителей карпа, как правило, ведут в три этапа: среди годовиков, среди двухлетков и при переводе в стадо производителей. На первых двух этапах отбор ведется по скорости роста (массе) и экстерьеру, а на последнем учитывают еще и степень выраженности признаков полового созревания. Кандидаты на перевод в стадо производителей называются **ремонт**.

В рыбоводстве приняты следующие коэффициенты отбора (отношение отобранных на племя рыб к выращенному их количеству): для годовиков – до 50 %, для двухлетков – до 50 %, для ремонтных самок – до 75 %, для ремонтных самцов – до 50 %. В промежутках между плановыми отборами производят корректирующий отбор больных, слабых, травмированных и пр. в количестве около 5 %.

Большое значение при подборе производителей имеет недопущение близкородственного скрещивания и в результате инбридинга. Инбридинг наиболее вероятен в небольших популяциях рыб. В генетике принято считать, что при численности популяции менее 50 особей вероятность длительного её существования маловероятна. В товарном рыбоводстве, если воспроизводство производится не по двум или более линиям, необходимо периодическое «освежение крови» за счет обмена производителями с другими хозяйствами.

7.5. Наследуемость признаков

Селекция – это управление определенными признаками организмов. Выше уже упоминалось, что внешний вид животного определяется как генетическими факторами, так и фенотипическими. То есть если обозначить фенотипическую изменчивость как σ_p^2 , генетическую изменчивость – как σ_G^2 , а средовую – как σ_E^2 , то фенотипическую изменчивость можно представить в виде формулы

$$\sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2.$$

Отбор по любому признаку будет эффективен в том случае, когда имеется генетическая изменчивость, т.е. особи отличаются друг от друга своими наследственными задатками. При ее отсутствии любой отбор будет не эффективен.

При селекционной работе всегда хочется получить ответ на вопрос о том, насколько полезные признаки лучших, отобранных нами производителей, передадутся потомству. Естественно, что вероятность передачи лучших свойств родителей потомству будет тогда, когда в изменчивости этого признака большую долю составляет генетическая составляющая, по сравнению с фенотипической.

Если наследуемость выразить как h_C^2 , генотипическую изменчивость как σ_G^2 , а фенотипическую как σ_p^2 , наследуемость можно изобразить в виде формулы: $h_C^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_p^2}$.

Если учесть, что

$$\sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2, \text{ то } h_C^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2}.$$

Наследуемость может принимать значения от 0 до 1, а также выражаться в процентах. Нулевое значение она приобретает при отсутствии генетической наследственности. Это означает, что вы-

явленные признаки вызваны экологическими условиями, и нет ни каких шансов, что они передадутся потомству. Среднее значение потомства будет сходно со средним значением родителей до отбора производителей. Наследуемость, равная 1, показывает, что средовая компонента в наследовании признака равна 0. Такую наследуемость, как правило, имеет окраска, которая зависит полностью от генетической составляющей.

При этом следует учесть, что любой тип отбора может происходить как спонтанно в результате промысла селективными орудиями лова, так и целенаправленной селекцией. Направленный отбор представляет селекцию, направленную на повышение темпа роста, увеличение плодовитости и т.д.

Для рыбоводов наибольший интерес представляет скорость роста, т.е. увеличение массы за единицу времени. Этот признак имеет не только сложную генетическую составляющую, но и колоссальную зависимость от физиологического состояния, условий окружающей среды: температуры, обеспеченности пищей, сбалансированности рациона, связи с развитием половых продуктов и т.д.

Величину реализованной наследуемости по эффективности отбора можно определить по формуле

$$h^2 = \frac{R}{S},$$

где S – различие между парами родителей по селектируемому признаку, R – различие между их потомствами. Отношение R : S показывает, какая доля различия родителей сохранилась в потомстве, т.е. оказалась наследственной.

Выявленную статистическими методами разнокачественность наследуемых признаков можно определить как средовую или фенотипическую. Естественно, что по такому признаку вести селекцию нецелесообразно. Наоборот, чем выше значение наследуемости, тем эффективность селекции будет выше.

Хорошей иллюстрацией применения этого способа расчета наследуемости признака может служить работа Чан Май Тхиена (1971) по наследуемости веса у тилapia (табл. 16). Наследуемость оказалась довольно низкой 0,116-0,123.

Таблица 16

Определение реализованной наследуемости веса у тилипии (Чан Май Тхиен, 1971)

Пол	Средний вес рыб (г) в возрасте 5 месяцев ($\bar{x} \pm m$)						Наследуемость (крупные-мелкие) $h^2 = \frac{R}{S},$
	вес производителей			вес потомства при раздельном выращивании			
	мелкие	средние	крупные	от мелких родителей	от средних родителей	от крупных родителей	
Самки	15,72±0,53	20,24±0,32	24,80±0,41	11,79±0,38	12,87±0,29	12,91±0,29	$\frac{12,91-11,79}{24,80-15,72} = 0,123$
Самцы	16,84±0,32	23,81±0,22	28,37±0,61	19,34±0,56	20,30±0,50	20,68±0,39	$\frac{20,68-19,34}{28,37-16,84} = 0,116$

Наследуемость веса и длины тела у рыб (Кирпичников, 1979)

Вид	Наследуемость (h ²)	
	способ вычисления	средние величины
	Вес	
1	2	3
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	Дисп. ан. (иерархический комплекс)	0,21
	Реал. насл. (плюс отбор)	0
	То же (минус отбор)	0,2–0,3
	-//- (групповой отбор)	0,55–0,75

1	2	3
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	Дисп. ан. Дисп. ан. (диаллельное скрещивание) Корр. (сибсы) Варианса «между линиями» Варианса «групповых средних» Реал. насл. 3 покол. Корр. (сибсы, полусибсы) То же (сибсы)	0,25–0,35 0,01–0,29 0,04–0,18 0,07–0,22 0,26–0,29 0,26 0–0,50 0,20
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	Варианса «между семьями» Дисп. ан., корр. (сибсы) Реал. насл., самки То же, самцы Дисп. ан. (иерархический комплекс)	0,22 0,60–0,70 0,12–0,32 0,12–0,29 0,61–0,75
Американский канальный сомик <i>Ictalurus punctatus</i>	Длина тела	
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	Дисп. ан. (иерархический комплекс)	0,21
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	Дисп. ан. (диаллельное окрашивание), корр. (сибсы)	0,03–0,37 0,08–0,32
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	Корр. (сибсы)	0–0,50
Американский канальный сомик <i>Ictalurus punctatus</i>	Корр. (сибсы, полусибсы) Дисп. ан., корр. (сибсы) Дисп. ан. (иерархический комплекс).	0,60–0,70 0,12–0,67
Гуппи <i>Lebistes reticulatus</i>	Реал. насл.	0,1
Пелядь <i>Coregonus peled</i>	Дисп. ан. (личинки)	0,43

Больше данных представлено в работе Кирпичникова (1979). По его информации, собранной по различным видам, наилучшая наследуемость оказалась у лососевых – до 0,5 и даже 0,7, табл. 17.



Рис. 65. Проф. Вашингтонского университета Лаурен Дональдсон (1903–1998)

Удивительны результаты по селекции лососевых профессора Вашингтонского университета Лаурена Дональдсона (рис. 65). Имея небольшой декоративный водоем около университетского корпуса, где находилась кафедра Л. Дональдсона, выполнены работы, снискавшие автору мировую известность. Проводя опыты на молоди лососевых, избытки имеющейся молоди они выпускали в этот водоем, связанный каналом с р. Колумбия. Через несколько лет они с удивлением об-

наружили, что по каналу к водоему подошли нерестовые лососи. На кафедре собирали икру, инкубировали, и молодь вновь выпускали в водоем. Молодь через канал уходила в р. Колумбия и из нее – в море. В результате высокого процента возврата от выпущенной молоди они получили избыток маточного стада, из которого можно было отбирать на воспроизводство наиболее крупных, быстрорастущих лососей. Из каждого поколения для размножения использовали особей, обладающих максимальным темпом роста. Далее отбирали особей с наибольшей относительной плодовитостью. Обращали внимание на устойчивость к болезням, неблагоприятным условиям среды и хорошее усвоение корма. Результаты получены уникальные (рис. 66).

Если в начале селекции форель созревала на четвертом году при массе 680 г, при первом икрOMETании от самок получали 400-500 икринок, то после 36-летней селекции самцы стали созревать на первом году, самки на втором. В 1944 г. длина рыб, по Смиту, в среднем составляла 36,2 см. К 1968 г. длина двухлеток-производителей достигла 60,4 см, увеличение составило 1 см в год. В 1968 г. от двухлеток-самок было получено в среднем 9259 икринок, максимально – 18144 икринки.

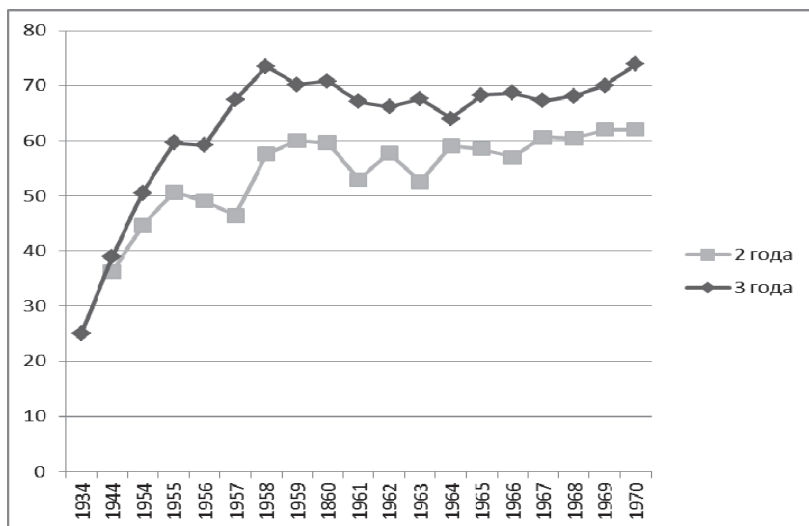


Рис. 66. Результаты селекции двух- и трехлетней радужной форели в Вашингтонском университете (Donaldson, 1971).
По оси ординат длина в см, по оси абсцисс – годы

Второй, не менее важный признак для селекции культивируемых популяций – наследуемость жизнеспособности и устойчивости к заболеваниям. Как правило, выращивание любых гидробионтов в стабильных, оптимальных условиях приводит к ослаблению иммунитета, изнеженности популяций, которая рано или поздно приводит в условиях высокой плотности посадки в рыбоводные бассейны к развитию заболеваний и массовой гибели культивируемых популяций. К сожалению, первые же опыты определения наследуемости жизнеспособности рыб показали слабую наследуемость этого признака (табл. 18).

Еще один признак, имеющий существенное значение на племенную и технологическую ценность рыб, – время наступления половозрелости. Этот показатель зависит от многих факторов. Естественно, что для каждого вида имеются свои, генетически закрепленные сроки наступления половозрелости, но на этот признак существенное влияние оказывают и условия окружающей среды.

Так, в Белоруссии и центральной части России карп созревает в возрасте 4–5 лет, в южных районах страны – в возрасте 2 лет, а на

Кубе – в возрасте 9 месяцев. То есть, чем в более теплых условиях карп живет, тем быстрее он созревает. Это очень важный момент для применения технологии искусственного выращивания рыб. Условиями содержания можно регулировать срок созревания. При оптимальных условиях выращивания карп быстрее созревает, но созревание, как правило, энергетически затратный процесс, поэтому рост, оплата корма и др. показатели резко снижаются.

Кроме того, коммерческая ценность рыбы выше с увеличением их размеров, поэтому рыбоводы стремятся выращивать более крупную рыбу, кроме случаев, когда потребителю нужны порционные размеры, т.е. когда на блюдо нужно положить целую рыбу массой 300–400 г. Наследуемость срока созревания рыб довольно высокая (около 0,5), поэтому селекцию по этому признаку можно считать перспективной.

Заслуживает внимания и информация о способности рыб адаптироваться к температурным условиям среды. Представляет интерес, каким образом реагируют различные фракции белков рыб на воздействие экстремальными температурами. Таким образом, изменчивость, мутационный процесс, многокомпонентность белков способствуют повышению эврибионтности вида, его устойчивости. Как было показано выше, имея многокомпонентные белки, естественно предположить, что каждая фракция белка может иметь различную теплоустойчивость. Опыты показывают перспективность селекции по теплоустойчивости при коэффициенте наследуемости 0,38.

Таблица 18

**Наследуемость жизнеспособности и устойчивости рыб
(Кирпичников, 1979)**

Вид и изучаемый признак	Наследуемость (h^2)	
	способ вычисления	средние величины
1	2	3
Лосось <i>Salmo salar</i> :	Дисп. ан. (иерархический комплекс)	0,07–0,15
- устойчивость молоди к вирусному заболеванию	Варианса «между семьями»	0,1–0,2
- выживаемость молоди	Дисп. ан. (иерархический комплекс)	0,01–0,15
- выживаемость икры и личинок	То же	0,11–0,34
- выживаемость мальков		

1	2	3
Озерная форель <i>Salmo trutta</i> : - устойчивость молоди к кислой водной среде - выживаемость икры и личинок	Дисп. ан. Дисп. ан. (иерархический комплекс)	0,09–0,18 0,01–0,05
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i> : - выживаемость икры и личинок	Дисп. ан. (иерархический комплекс)	0,06–0,14
Гибридные гольцы <i>Salvelinus fontinalis</i> X <i>S. namaycush</i> : - выживаемость молоди - устойчивость молоди к водянке плавательного пузыря - устойчивость молоди к высокой температуре	Дисп. ан. (диаллельное скрещивание) То же Дисп. ан.	0,06–0,41 0,41–0,60 0,38
Чавыча <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> : - устойчивость молоди к водянке плавательного пузыря	Дисп. ан.	0,04

Селекцию по теплоустойчивости можно производить, используя различную индивидуальную теплоустойчивость половых клеток. Прогревая молоки симы до температуры, при которой половина сперматозоидов погибает, осеменяли интактную икру. У поднявшихся на плав личинок, полученных из этой икры, определяли теплоустойчивость мышечных препаратов и живых личинок. Результаты по мышечным препаратам представлены на рис. 67. Как мышечные препараты, так и живые личинки показали повышенную теплоустойчивость.

Используя высокую наследуемость теплоустойчивости, селекционеры Чернореченского форелевого завода вывели более теплолюбивую форму форели. Достижение желаемого результата с помощью селекции возможно за непродолжительный отрезок времени. В штате Калифорния (США) в результате селекции весенне-нерестующей форели получено маточное стадо, нерест которого

происходит в октябре. Удалось увеличить количество созревающих на втором году особой радужной форели от 53 до 98 % за три поколения, достигнуть увеличения среднего веса годовалых рыб более чем вдвое за пять поколений, повысить плодовитость двухгодовалых самок форели в 4–5 раз за шесть поколений.

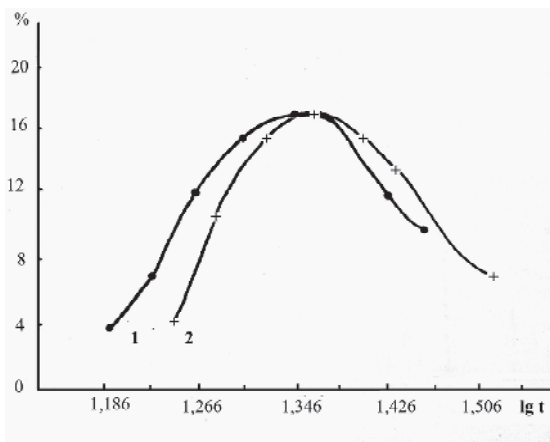


Рис. 67. Распределение теплоустойчивости мышечной ткани контрольной (1) и экспериментальной (2) партий молоди сима. По оси абсцисс логарифмы времени сохранения сократительной способности мышц в растворе Рингера, нагретом до 32 °С; по оси ординат – частота встречаемости мышечных препаратов с данной теплоустойчивостью

Эффективность селекции (величина, на которую удается сдвинуть селекционируемый признак за одно поколение отбора) зависит от следующих параметров: **селекционного дифференциала** (разница в величине признака между отобранными и не отобранными особями), интервала между поколениями, наследуемости различия по данному признаку и стандартного фенотипического отклонения. Интервал между поколениями равен среднему возрасту впервые созревающих самок. У карпа в средних широтах он может быть равным 4–5 годам, у горбуши – 2 годам, а у белуги – 15. Чем короче этот интервал, тем эффективнее селекция. Наследуемость выражает наследственную долю общей фенотипической вариации. Большая часть изменений признака наследуема, и селекция эффективна при наследуемости, близкой к 1. Если это значение мало и приближается к нулю, то изменчивость признака вызвана

фактором среды. При наследуемости, равной нулю никаких изменений признаков в результате селекции получить нельзя.

7.6. Породы рыб

«Порода» животных – это целостная консолидированная (устойчивая) группа животных одного вида, имеющих общее происхождение и отличающихся полезными хозяйственными свойствами, передающимися по наследству» (Советский энциклопедический словарь, 1980).

Порода, породная группа – это результаты человеческого труда, результат направленной селекционной работы. Чтобы получить статус породы, результаты селекционной работы должны быть зарегистрированы в Федеральном государственном бюджетном учреждении «Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений» (ФГБУ «Госсорткомиссия»). Комиссия активно участвует в проверке результатов селекционной работы:

- проводит испытания и участвует в проведении экспертиз селекционных достижений на отличимость, однородность и стабильность;

- проводит государственные испытания селекционных достижений на хозяйственную полезность;

- осуществляет анализ информации и обобщение данных по результатам испытаний для включения новых селекционных достижений в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Выведением пород животных человек начал заниматься в то давнее время, когда приручал первых животных – тысячи лет назад. Уникальными достижениями в селекции и выведении новых пород можно считать создание новых пород золотой рыбки. Сотни пород, разновидностей золотой рыбки произошли от обыкновенного карася (рис. 68).



Рис. 68. Прародитель Золотой рыбки – карась

Первое письменное упоминание о золотых рыбках с красной чешуёй пришло из Китая времён правления династии Цзинь (265–420 гг. н.э.). В те времена эти рыбки были замечены близ современной провинции Шэньси в одном из озёр горы Лушань, района реки Хонгха, которая протекает на юге Китая и в северной части Вьетнама. Был в основе создания золотой рыбки серебряный или золотой карась, информации нет. В древнекитайском трактате Шань хай цзин, предположительно написанном на рубеже нашей эры, есть также запись о «красном карасе». Однако нет никакой уверенности в том, что именно эти дикие представители были предками сегодняшней золотой рыбки. Предполагается, что красная расцветка была получена в результате целенаправленной селекционной работы первых любителей домашних животных во времена правления династии Тан (618–907 гг. н.э.). Если говорить о рыбах, то можно считать, что золотая рыбка была одомашнена во времена Конфуция (551–479 гг. до н.э.), а к периоду династии Мин (1368–1644) – за несколько сот лет до открытия Г. Менделем законов генетики – были созданы почти все прототипы современных разновидностей золотой рыбки. Таким образом, наши предки не без успеха занимались выведением новых разновидностей животных в течение сотен и тысяч лет, т.е. задолго до зарождения генетики.

Золотая рыбка является одной из самых популярных аквариумных рыб и представлена целой группой пород аквариумных животных, полученных в результате многовековой направленной гибридизации и селекции особей с определёнными случайными признаками, возникшими в результате мутаций. На рис. 69–71 показаны



Рис. 69. Золотая рыбка Рюкин (риукин, нимфа)

несколько пород золотых рыбок, полученных китайскими специалистами в результате селекции. В настоящее время известно около 100 пород золотых рыбок. В то же время в промышленном рыбоводстве карась фактически не подвергался селекции, поэтому даже при прудовом выращивании он сохранил свои специфические экстерьерно-конституциональные параметры.



Рис. 70. Золотая рыбка Калико (Calico)



Рис. 71. Золотая рыбка Бабочка дзикин (телескоп)

Породы карпа

Весьма показательны результаты селекции сазана. Сазан — один из самых распространенных промысловых видов во внутренних пресноводных водоемах (рис. 72). Выращиванием сазана в Китае, видимо, занимались около 2000 лет назад, но это было выращивание сазана, а не карпа, так как молодь собирали в естественных водоемах и дорастивали до товарного размера в искусственных водоемах. Культурной формой сазана, как известно, является карп, который является объектом промышленной аквакультуры. Не исключено, что впервые начали разводить карпа в Китае в первых веках нашей эры. Основные существующие породы карпа про-

изошли от дунайского сазана, и его история не намного короче истории китайского. Считается, что ещё в V–VI вв. к столу германского короля полагалось подавать карпа. В XII в. в Европе в основном произошло одомашнивание сазана и превращение его в карпа. В XIV в. в Чехии уже были описания водоемов для выращивания карпа, а технология выращивания была известна с XIII в.



Рис. 72. Дикая форма сазана

Широко известны в товарном карповодстве генетически закрепленные различия у прудовых карпов по форме и наличию чешуи. Столь длительная история культивирования карпа естественно привела к многовековой селекции вида и формированию множества пород. За основу селекции принимаются темп роста, жизнеспособность, приспособляемость к региональным условиям существования. По этой причине можно найти в списке пород чешских, немецких, польских, украинских, российских и т.д. карпов.

В Польше разводят польского зеркального мелкочешуйчатого и голого карпов, широко известных под названием галицийских и реже – силезских. Эти породы разводят также в России и во многих районах Германии. Польские карпы отличаются сравнительно высокой спиной, начинающейся сразу за головой, и бледно-розовой окраской брюха; имеют 34–36 позвонков.

В Чехословакии выведены свои породы карпа: хлумецкой, с чешуей, разбросанной по всему телу, эта порода разводится около 300 лет; липницкий чешуйчатый разводится около 175 лет; литомишльский и крыжиталовский линейные. Последние две породы сравнительно молодые, насчитывающие 75 лет. У чешских карпов 36–40 позвонков.



Рис. 73. Украинский рамчатый карп

В Украине разводят украинского чешуйчатого и украинского рамчатого высокоспинных карпов (рис. 73). По сравнению с зеркальным карпом эти породы отличаются лучшим ростом: первая разводится

при выгульной системе ведения хозяйства, вторая – в условиях интенсивной системы.

Татайский карп. Одна из старейших пород Венгрии, известная с конца XIX в. Татайский карп отличается высокой жизнестойкостью, небольшой жирностью, хорошими вкусовыми качествами. В 1962 г. татайский карп был завезен в Научно-исследовательский институт рыборазведения Венгрии, расположенный в г. Сарваш. В институте провели улучшение породы в направлении увеличения темпа роста и высокоспинности в трех последовательных поколениях (рис. 74). Татайский карп включен в генофонд пород карпа Венгрии и в генетическую коллекцию отечественных и импортированных пород.

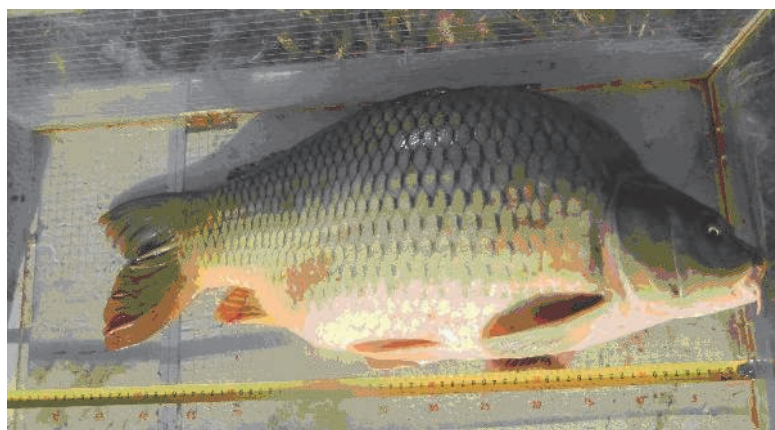


Рис. 74. Татайская порода карпа (Венгрия)

В 1984 и в 1986 гг. татайский карп был завезен в СССР и размещен в Узбекской ССР (Экспериментальное хозяйство «Балыкчи» – 175 тыс. заводских личинок) и в Ставропольском крае (Племенной завод «Ставропольский» – 25 тыс. заводских личинок).

Татайский карп характеризуется повышенной продуктивностью. В Венгрии практикуют трехлетний оборот при рыбопродуктивности до 1200 кг/га и средней массе рыб 1000–1200 г. Импортная порода татайского карпа внесена в Государственный реестр охраняемых селекционных достижений в 1993 г. В России выведено не менее 14 пород карпа.

Ангелинские породы карпа. В Ангелинском рыбхозе (Краснодарский край) в 1963 г. были начаты работы по созданию пород карпа, устойчивых к заболеваниям. В структуре маточного стада – ангелинский чешуйчатый, ангелинский зеркальный и ропшинский карпы, прошедшие 8–10 поколений селекции. В 1998 г. породы ангелинского карпа были внесены в Госреестр.

Ангелинский зеркальный (рис. 75). Отбор среди карпов был очень серьезный (выбраковывалось до 95 % больных и переболевших рыб). По аэромонозу и весенней виремии большие изменения произошли с 1-го по 5-е поколение. Сравнение карпов 4-го и 5-го поколений показало различие в степени поражения краснухой, достигавшее 30 %. В дальнейшем ангелинский зеркальный карп перешел в разряд форм,

устойчивых к заболеваниям. Покров рыбы чешуйчатый, разбросанный. Рабочая плодовитость 600–650 тыс. икринок.

Ангелинский чешуйчатый (рис. 75). Происхождение этой породы идет от гибридов, полученных скрещиванием самок украинского рамчатого с самцами ропшинского чешуйчатого карпа. Работа по созданию дан-



Рис. 75. Ангелинский зеркальный и чешуйчатый карпы

ной породы начата в 1968 г. Отбор на устойчивость к краснухе был высокий. За одно поколение – 15 %, при этом резистентность повышалась на 10–15 %. Рост ангелинского чешуйчатого снижался во время селекции, несмотря на то, что проводился постоянный отбор по массе тела. Это обусловлено явлением снижения гетерозиса из-за воспроизводства гибридов. Покров рыбы чешуйчатый, сплошной. Рабочая плодовитость составляет 650–670 тыс. икринок.

Парский карп. Создание породы – результат селекции гибридов карпа с амурским сазаном, направленной на повышение плодовитости. Самки парского карпа по количеству получаемой икры превышают норму в 2–2,5 раза. Порода включает в себя два направления: чешуйчатый карп и карп с разбросанной чешуей. Первое направление прошло 9 поколений отбора. Парский карп с разбросанной чешуей получен в 1965 г. путем скрещивания украинского рамчатого карпа с чешуйчатым парским карпом 3-го поколения селекции.

Прошло 6 поколений отбора. Порода районирована для прудовых хозяйств центральных и черноземных регионов (II–IV зоны рыбоводства). В 1993 г. порода внесена в Госреестр (рис. 76). Рабочая плодовитость в возрасте 5–6 лет составляет 820–1200 тыс. икринок.



Рис. 76. Парский чешуйчатый карп

Ропшинский карп. Эта порода создана в 1947 г. скрещиванием галицийского зеркального карпа с амурским сазаном и селекцией гибридов на протяжении 9 поколений (рис. 77). Селекция направлена на повышение холодоустойчивости.



Рис. 77. Ропшинский карп

Отбор проводился в условиях суровой продолжительной зимы и короткого прохладного лета Ленинградской области. Критерии отбора – масса тела и выход годовиков из зимовки. В 1999 г. порода была внесена в Госреестр.

Покров рыбы сплошной, чешуйчатый, тело прогонистое. Рыба приспособлена к выращиванию в условиях долгой зимы и холодного лета. Обладает устойчивостью к дефициту кислорода и резким перепадам температуры. Карпы ропшинской породы устойчивы к краснухе, воспалению плавательного пузыря и другим заболеваниям. Порода районирована для I–II зон прудового рыбоводства.



Рис. 78. Сарбоьянский карп

I зоны прудового рыбоводства в условиях Западной Сибири. Критерии отбора – плодовитость при естественном способе воспроизводства, по выходу 7-дневных мальков, жизнестойкости сеголетков и годовиков.

В ряду поколений плодовитость увеличилась в 2 раза, на 5–10 % возросла жизнестойкость сеголетков, на 10–14 % – зимостойкость годовиков. Порода выведена под руководством В.А. Коровина и А.С. Зыбина, внесена в Реестр селекционных достижений Российской Федерации в 1986 г. под № 8600850. Рабочая плодовитость сарбоьянского карпа в возрасте 5 лет – 755,4 тыс. икринок.



Рис. 79. Черепетский рамчатый карп

использован немецкий карп с разбросанной чешуей (рис. 79).

Сарбоьянский карп.

Исходный материал – зеркальные карпы из Белоруссии, амурские сазаны и ропшинский карп. Первое поколение было получено в 1961–1962 гг. в рыбхозе «Зеркальный» (Новосибирская область), рис. 78. Главная цель создания данной породы – карп для

Черепетский рамчатый карп.

Создание этой породы – итог селекции на приспособленность к обитанию в условиях тепловодного садкового хозяйства «Черепетский рыбхоз» при ГРЭС (г. Суворов, Тульская область). Работа ведется с 1976 г. В качестве исходной группы ис-

Основная цель селекции – приспособленность к разведению и выращиванию в условиях стойлового содержания в садках на теплых водах. За 5 поколений направленного отбора удалось ускорить темп роста. Масса племенных сеголетков колеблется от 130 до 200 г, двухлетков – от 1500 до 1800 г, что превышает нормативные требования. Для черепетского рамчатого карпа отмечено значительное увеличение жизнеспособности. В процессе селекции и адаптации к условиям садкового выращивания на теплых водах голова, кишечник и передняя доля плавательного пузыря стали длиннее. Порода внесена в Госреестр в 2000 г.

Рабочая плодовитость в возрасте 4 лет составляет 726 тыс. икринок. При высоких плотностях посадки продуктивность составляет 230 кг на 1 м² садков. Отмечается высокая устойчивость к воспалению плавательного пузыря и паразитарным заболеваниям.

Карп породы Баттерфляй (рис. 80). Патент зарегистрирован в государственном реестре охраняемых селекционных достижений 14 мая 2015 г. Вывели эту рыбу на опытном селекционно-племенном хозяйстве (ОСПХ) федерального государственного унитарного предприятия «Всероссийский научно-исследовательский институт пресноводного рыбного хозяйства» (ФГУП «ВНИИПРХ»).



Рис. 80. Карп породы Баттерфляй

Новая порода представляет собой продукт скрещивания немецкого карпа и смешанной группы (украинско-ниско-курских). Баттерфляй расши-

ряет ассортимент пород карпа с разбросанным типом чешуи. Среди достоинств карпов породы Баттерфляй можно отметить целый комплекс полезных свойств. В первую очередь, это отсутствие чешуи и красивый высокоспинный экстерьер. Рыба имеет светло-желтую полосу вдоль основания спинного плавника и треугольный орнамент на голове, напоминающий бабочку (отсюда и название породы). Немаловажное значение имеют и другие положительные качества нового карпа: стрессоустойчивость и спокойный характер.

При чистопородном разведении Баттерфляй рекомендуется для культивирования в садках и бассейнах промышленных хозяйств, а также для выращивания в прудовых хозяйствах южного региона (III–IV зоны рыбоводства).

Карпы кои. Популярны и широко распространены декоративные цветные карпы (рис. 81, 82). В Японии карпов не было. Около 500 лет назад китайские переселенцы завезли в Японию черных карпов. В процессе разведения японцами у некоторых особей карпа, иногда в силу естественных мутаций, появлялись различные отклонения в окраске. Наблюдательные японцы со временем стали отлавливать необычных карпов и организовывали им содержание в отдельных водоемах. При скрещивании карпов с некоторыми изменениями в окраске получались еще более яркие и необычные экземпляры. Эти карпы получили название карпы кои, или парчовые карпы (слово кои с японского означает карп). Постепенно выращивание цветных карпов переросло в увлечение крестьян. Хозяева скрещивали своих рыб, получая при этом новые цветовые вариации. Данное увлечение стало популярным также в среде купцов и знати и постепенно распространилось по всей Японии. Японскими селекционерами выведено бесчисленное количество расцветок карпов от белых до желтых, красных, пегих с различным сочетанием цветов. Насчитывается более 80 пород кои. Для удобства их разделяют на следующие 16 групп, объединенных по одной или несколькими общими характеристикам:

Кохаку (яп. 紅白 Ко:хаку)

Тайсё Сансёку (яп. 大正三色 Тайсё: сансёку)

Сёва Сансёку (яп. 昭和三色 Сё:ва сансёку)

Уцуримоно (яп. 写り物)

Бэко (яп. ベつ甲 Бэко:)

Тантё (яп. 丹頂 Тантё:)

Асаги (яп. 浅黄)

Сюсуй (яп. 秋翠 Сю:суй)

Коромо (яп. 衣)

Кингинрин (яп. 金銀鱗)

Каваримоно (яп. 変わり物)

Огон (яп. 黄金 О:гон)

Хикари-моёмоно (яп. 光模様者)

Госики (яп. 五色)

Кумонрю (яп. 九紋竜 Кумонрю:)

Дойцу-гои (яп. ドイツ鯉)



Рис. 81. Японские цветные карпы кои



Рис. 82. Как и все сазаны и карпы, карп кои вырастает до огромных размеров

Эти удивительной красоты карпы так бы и остались в Японии, если бы не международная выставка в начале 20-го столетия в Японии, где эти карпы были представлены. Высокий темп роста,

неприхотливость и декоративная окраска снискали уважение к этим рыбам во всем мире, и потому их можно увидеть не только в аквариумах, но и в бассейнах и прудах повсеместно.

Породы радужной форели

Форель – понятие собирательное. Оно относится к пресноводным формам нескольких видов лососей с продолжительным периодом жизни. У кумжи (*Salmo trutta*) существует пресноводная форма, которую называют ручьевой форелью. Такая же пресноводная форма существует у стальноголового лосося, которую называют радужной форелью благодаря радужной полосе по бокам этого вида.

В отличие от карповодства, имеющего многовековую историю, разведением форели занимаются всего лишь чуть больше столетия. Видимо, это стало возможным после открытия Стефана Людвига Якоби (1711–1789 гг.), получившего половые продукты у живых рыб и искусственно осеменившего икру. Ему удалось также вывести и мальков. Однако в то время его открытие не было оценено по достоинству. Только спустя 100 лет, в 1842 г., рыбаками Реми и Жеэном (Remy и Jehin из Remiremont), проводившими свои опыты в Мозелотте, притоке Мозеля, была получена искусственно осеменная икра форели.

Форелеводство в России возникло в 40-х гг. XVIII в., когда в Ропше и Гостилицах были построены пруды на ручьях для выращивания ручьевой форели. Выращивание форели носило, в основном, примитивный характер. Выловленную из ближайших речек форель выдерживали в прудах руслового типа. Переход к интенсивному форелеводству произошел значительно позже, после открытия искусственного способа осеменения икры форели и в связи с уменьшением запасов форели в естественных местах обитания. Искусственное разведение форели в России начало развиваться благодаря работам В.П. Врасского, который в 1857 г. открыл полусухой способ осеменения икры. Этим способом пользуются рыбководы во всем мире.

Селекционно-племенная работа, которая приводила к формированию породы, началась, видимо, в 1932 г. профессором Л. Дональдсоном. В настоящее время селекционно-племенной работой с форелью занимаются в Ропше и Адлере.

Порода форели Адлер. Работы по созданию породы адлер были начаты в 1975 г. Скрещивали форель Дональдсона и стальноголового лосося. Отбор проходил путем использования особей жела-

тельного генотипа. Зарегистрирована порода в 1997 г. в Госреестре селекционных достижений. Созревание самок происходит в ноябре. Средняя продолжительность нереста – 73 сут. Рабочая плодовитость составляет 2990–6225 икринок, а средняя масса икринки – 44–98,4 мг. Объем эякулята самцов – 8,6–17,1 миллилитров. Товарной массы (200–250 г) форель породы Адлер достигает к концу первого года или к началу второго года выращивания, что быстрее на 2–2,5 мес., чем при выращивании беспородной радужной форели.

С 1998 г. в России началось создание породы радужной форели Адлерская янтарная (рис. 83). Шел отбор в исходное маточное стадо светло- и бледно-желтых особей, единично проявившихся среди молоди рыб с нормальной окраской. Благодаря качественно проведенным исследованиям и грамотной селекции среди потомков золотистой форели – нормально окрашенные особи Цветовые морфы выведенной породы напоминали гамму оттенков янтаря, поэтому форель золотистой окраски, выведенную на племзаводе «Адлер», называли форель Адлерская янтарная. В 2003 г. породу Адлерская янтарная регистрировали в качестве селекционного достижения, на породу было получено свидетельство и выдан патент.



Рис. 83. Форель породы Адлерская янтарная

Форель Дональдсона. Высокоплодovitая и быстрорастущая форма радужной форели. На формирование этой форели ушло почти 40 лет и началось случайно. Лаурель Дональдсон заведовал кафедрой рыбоводства в Вашингтонском университете. Ее завоз в Россию осуществили в 1982 г. из США. Данная форель значительно опережает по скорости роста беспородную форму радужной форели. Плодовитость самки может достигать более 20 тыс. икринок. В зависимости от температуры воды нерест обычно проходит в декабре-марте.

Форель Камлоопс. Форма радужной форели, обитающая в реках и озерах Британской Колумбии (Канада), была завезена в Россию в 1982 г. (рис. 84, 85). В возрасте 2–3 года созревает большая часть



Рис. 84. Форель породы Камлоопс



Рис. 85. Форель породы Камлоопс
золотистая

рыб, но доля созревших меньше, чем у беспородной радужной форели. Главное отличие – ранний осенний нерест (сентябрь–октябрь). Самцы созревают на третьем году жизни, а у самок в этом возрасте наблюдается 50 % стерильности. Самые качественные половые продукты у 2–3-летних самцов и 4-летних самок.

Форель радужная породы Рофор. В 1991 г. с созданием Федерально-го селекционного генети-

ческого центра России по рыбоводству (ФСГЦР) начаты работы по созданию породы ропшинской форели Рофор. Основная задача заключалась в достижении пластичности, которая позволяла бы разводить ее в рыбоводных хозяйствах разных типов (прудовых, индустриальных).

В далеком 1948 г. из Германии в Ропшинское хозяйство завезли икру радужной форели, из которой к 1952 г. было создано маточное стадо форели из 2500 особей, и это стадо явилось основой создания породы радужной форели Рофор, полученной путем скрещивания самок форели из Ропшинского хозяйства и самцов, выращенных из икры, завезенной из Дании, методом массового отбора на ранних этапах и индивидуального отбора с оценкой производителей по качеству потомства в дальнейшем. Порода включена в Госреестр в 1999 г. Отличается высокой плодовитостью, выживаемостью и хорошими темпами роста. Важная особенность – у рыб породы Рофор высокая приспособленность к условиям холодноводных садковых (озерных) хозяйств северо-западных регионов страны.

Форель радужная породы Росталь. При создании породы радужной форели Росталь ставилась задача получения высоких показателей по скорости роста, выживаемости и продуктивности в условиях хозяйств с преимущественно ключевым водоснабжением. Использовался метод индивидуального отбора и семейной селекции.

В большинстве хозяйств России, Белоруссии и Латвии, в ряде хозяйств Молдавии разводят *курского карпа* – новую высокопродуктивную породу, выведенную Ф.И. Суховерховым, Ф.Н. Михайловым и Ф.М. Рыльским. Порода создана на основе скрещивания географически отдаленных форм (зеркального карпа с амурским сазаном) и направленного выращивания.

Породы осетровых

Бурцевская порода (рис. 86) выведена на базе межродового гибрида, полученного от скрещивания двух видов осетровых рыб – белуги и стерляди – с дальнейшим отбором, направленным на стабилизацию кариотипа. Включена в Госреестр в 2000 г. Рот поперечно-полулунный. Строение межжаберного промежутка с небольшой кожной складкой. Число боковых жучек 49-54, лучей в спинном плавнике 51-52, лучей в анальном плавнике 28-30, тычинок на 1-й жаберной дуге 17-21. Окраска тела от черной до светло-серой и коричневой. Усики слегка уплощены, без придатков и бахромок. Возраст достижения половой зрелости самцов 4 года, самок – 8 лет. Масса впервые созревающих самцов 4 кг, самок – 8 кг. Плодовитость самок 120 тыс. шт. икринок. Оплодотворяемость икры 80 %. Средняя масса сеголеток – 100 г, двухлеток – 700, трехлеток – 1500 г.

Выход товарной рыбы от одной самки – 11,3 тыс. шт., общей массой 16,9 т. Порода является объектом товарного осетроводства.



Рис. 86. Бурцевская порода осетра. Рот позаимствован у белуги



Рис. 87. Внировская порода осетра



Рис. 88. Аксайская порода осетра.
Вид головы снизу. Рот
позаимствован у стерляди

Специальное направление – производство высокоценного деликатесного продукта – пищевой черной икры. *Внировская порода* (рис. 87) выведена методом возвратного скрещивания самок белуги с самцами F_1 бестера и дальнейшим отбором, направленным на стабилизацию кариотипа. Включена в Госреестр в 2000 г. Окраска тела светло-серая с коричневым отливом. Усики уплощены, без бахромок. Рот полулунный. Строение межжаберного промежутка с кожной складкой. Число боковых жучек 49-53, лучей в спинном плавнике 55-58, лучей в анальном плавнике 29-31, тычинок на 1-й жаберной дуге 22-24. Возраст достижения половой зрелости самцов 8 лет, самок – 14 лет. Масса впервые созревающих самцов 12 кг, самок – 30 кг. Плодовитость самок 300 тыс. шт. икринок. Оплодотворяемость икры 70 %. Средняя масса сеголеток 150 г, двухлеток – 1000 г, трехлеток – 2500 г. Выход товарной рыбы от одной самки – 10,3 тыс. шт., общей массой 25,7 т. Порода является объектом товарного рыбоводства.

Аксайская порода (рис. 88, 89) выведена методом возвратного скрещивания самок стерляди с самцами F_1 бестера и дальнейшим отбором, направленным на стабилизацию ка-

риотипа. Включена в Госреестр в 2000 г. Окраска тела коричневая и серо-коричневая. Усики округлые, без бахромок. Рот поперечный. Строение межжаберного промежутка без складки. Число боковых жучек 55–59, лучей в спинном плавнике 42–46, лучей в анальном плавнике 24–27, тычинок на первой жаберной дуге 18–19. Возраст достижения половозрелости самцов 3–4 года, самок – 6–8 лет.



Рис. 89. Внешний вид Аксайской породы осетра (Бурцев и др., 2002)

В рыбоводных хозяйствах селекцию ведут не по окраске, а по товарным качествам, скорости роста, устойчивости к болезням, увеличению массы и т.д. Однако наследуемость окраски может быть и признаком, который может быть интересен для рыбоводов-производственников. Так, если выявить какую-либо цветовую метку у рыб при товарном или пастбищном выращивании, а затем эту метку передать всей культивируемой популяции, то это будет самая надежная генетическая метка, по которой легко можно будет определить породу при промысле в океане или как высокопродуктивную породу.

7.7. Гибридизация рыб

Скрещивание видов, пород или различных стад повышает устойчивость поколения за счет гетерозиса. Инбридинг, наоборот, снижает устойчивость более чем на 10 % за одно поколение. Особь, происходящая от скрещивания родственников, будет иметь большее число гомозиготных комбинаций, нежели особь, родители ко-

торой не были в родственных отношениях. По этой причине природа позаботилась, чтобы инбридинг в размножении животных встречался как можно реже. Так, у лососевых, кроме горбуши, которые имеют хорошо выраженный хоминг – инстинкт возврата в родные реки – на нерестилищах участвуют в размножении производители разных поколений: одновременно с трехлетками участвуют четырехлетки, пятилетки и т.д. Таким образом, происходит смешение поколений. У горбуши все производители возвращаются на нерест в возрасте 1+. Соответственно вероятность близкородственного скрещивания довольно велика. Механизмом, уменьшающим инбридинг в этом случае, является более слабо выраженный хоминг (стреинг), когда отсутствие смещений поколений компенсируется смешением популяций. Вторым механизмом снижения вероятности близкородственного скрещивания у горбуши является её высокая численность. Чем выше численность производителей, тем ниже вероятность встречи родственной пары. Таким образом, горбуша избегает инбридинга и поддерживает высокую численность жизнеспособного потомства.

В подавляющем большинстве аквариумных хозяйств количество производителей (самок и самцов), участвующих в размножении (размножающаяся часть популяции), ограничивается несколькими парами или, в лучшем случае, десятками пар, принадлежащих к разновидности. В среднем, например, самка гуппи за один помёт приносит 30 мальков (15 самцов и 15 самок). Для того чтобы ежемесячно получать и выращивать порядка 500 экз. (самцов и самок) гуппи, нужно иметь не более 15–20 пар производителей. При такой маленькой численности размножающейся части неизбежно близкородственное разведение (спаривание родителей с потомками, братьев с сестрами) – инбридинг, приводящий к инбредной депрессии (вырождению), которая выражается в снижении жизнеспособности, темпов роста и окончательных размеров потомства, учащении уродств, уменьшении плодовитости, бесплодии, появлении других нежелательных последствий. У большинства икроточущих рыб для получения 0, 5–1 тыс. экз. потомков достаточно 2–5 пар хороших производителей. Вероятность инбридинга при использовании небольшого количества производителей очень велика, поэтому таким хозяйствам нужно заботиться о регулярном обмене производителями с другими хозяйствами.

Достижения гетерозиса можно добиться скрещиванием пород и видов рыб. Считалось, что в естественных условиях гибриды рыб встречаются очень редко. Сложность в определении гибридов заключалась в том, что по внешним признакам часто довольно трудно их выявить. Но и этими методами их неоднократно обнаруживали. На рис. 90, например, представлен гибрид кеты и горбуши, выловленный в р. Найба (о. Сахалин). С внедрением биохимических методик в систематику эти проблемы стали решаться гораздо проще. На рис. 91 представлены схемы электрофореграмм гемоглобинов кеты и горбуши, симы и горбуши. Из подобной схемы видно, что данная методика не оставляет никаких сомнений в реальности существования естественных гибридов тихоокеанских лососей. Исследования группы крови на сывороточный протеин, эстеразу и молочную дегидрогеназу (Payne, Child, Forrest, 1971) показали, что естественные межвидовые гибриды, в частности, атлантического лосося и кумжи, явление довольно частое. У побережья Британских островов такие гибриды бывают в количестве до 1 %.



Рис. 90. Гибрид кеты и горбуши, выловленный из р. Найба (о. Сахалин)

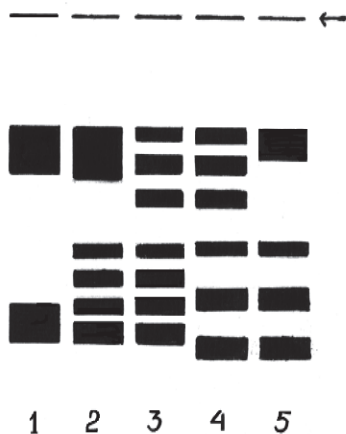


Рис. 91. Схематическое изображение электрофореграмм гемоглобинов кеты (1), горбуши (3), гибрида кеты и горбуши (2), симы (5), гибрида симы и горбуши (4)

Искусственная гибридизация в экспериментальных целях производилась многократно на различных видах. Цель этих работ сводилась, как правило, к получению гетерозисных гибридов, т.е. гибридов, обладающих повышенными жизнестойкостью, темпом роста и т.д. Тарао и Хаясинака (1961) производили гибридизацию кеты, симы и жилой нерки. В результате нескольких повторов выяснилось, что кета и нерка между собой дают жизнеспособные гибриды, гибриды с симой оказываются нежизнеспособными уже на стадии эмбриогенеза.

В 1971–1972 гг. японскими исследователями Судзуки и Фукуда (Suzuki, Fukuda) были исследованы 62 комбинации гибридных лососевых. Первое поколение доживало до стадии личинки в 32 комбинациях. При этом у девяти комбинаций был выявлен ярко выраженный гетерозис. На основании своих работ Т. Suzuki пришел к следующим выводам:

- гибриды первого поколения, показывающие явление гетерозиса, являются лучшим материалом для прудового рыборазведения, чем родительские виды;

- межвидовые гибриды, дающие потомство с низкой выживаемостью, не пригодны для зарыбления ими озер и рек, имеющих естественные нерестилища, где обитают родительские виды;

- нельзя также зарыблять естественные водоемы видами, которые могут образовать гибриды первого, а затем второго поколения с низкими темпами роста и выживаемостью;

- в то же время можно считать желательным зарыбление гибридами первого поколения, способными к воспроизводству, озер и рек, географически изолированных и не имеющих естественных нерестилищ;

- в отличие от межвидовых, межродовые стерильные гибриды первого поколения являются хорошим посадочным материалом для зарыбления как прудов, так и естественных водоемов (Грибанова, Шевцова, 1977).

Карпо-карась, или карасе-карп, – гибрид от скрещивания карпа с золотым карасем. Отличается жирным вкусным мясом. Тело округлое. Брюшина серая, светлая или темная. Растет хуже карпа, но значительно лучше золотого карася. На втором году жизни вырастает до 200–300 г. По сравнению с карпом менее требователен к кислороду. Карпо-карась бесплоден, разведение гибридов целесо-

образно лишь в тех неспускных водоемах, где разводить карпа не удается, а золотой карась сильно размножается, что ведет к угнетению его роста и образованию карликовых форм.

Золотой гибрид – типичный, полученный от скрещивания чешуйчатого и зеркального карпа с золотой рыбкой. При скрещивании золотой рыбки с линейным и голым карпами получают зеркально-золотых гибридов. Тело плоское, с боков сжатое. Брюшина светлая. Мясо у гибридов вкусное, очень жирное. Растут хуже карпа, но лучше карпо–карася, вырастают на втором году до 350-400 г. При совместном выращивании с карпом лучше используют фитопланктон и зоопланктон, повышая естественную рыбопродуктивность.

Глава 8. АККЛИМАТИЗАЦИЯ ВОДНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ

Акклиматизация – деятельность по вселению водных биоресурсов в водные объекты рыбохозяйственного значения (далее – водные объекты) для создания их устойчивых популяций в водных объектах, в которых водные биоресурсы данных видов не обитали ранее или утратили свое значение.

Подобная деятельность может быть отнесена к своеобразной форме пастбищной аквакультуры. При этом от обычной пастбищной аквакультуры акклиматизация отличается тем, что первая предполагает вселение в естественную среду обитания вселяемого объекта в каждом цикле, а при акклиматизации это делается один или несколько раз, а затем этот вселенец начинает самовоспроизводиться. Результатом того и другого методов становится получение дополнительной рыбной продукции, причем наиболее ценных видов гидробионтов.

В 1887-1889 гг. мельник и в то же время рыбовод-любитель Федор Богданов привез из озера Иссык-Куль в свой мельничный пруд под г. Верным (ныне Алма-Ата) несколько сазанов разного возраста. В 1905 г. плотина пруда была прорвана сильным паводком, и сазан разошелся по рекам и заселил Балхаш. Сейчас он там промысловый объект.

В 1924 г. началось массовое заселение уральских озер, главным образом, чудским сигом. Из рыбоводных заводов Ленинградской области оплодотворенную икру сига-лудогы завозили до 1934 г. и рипуса ладожского с 1932 по 1939 гг. Всего привозной оплодотворенной икры выпущено свыше 100 млн шт. Результаты вселения оправдали ожидания. Общий улов сига и рипуса достиг 2–3 тыс. ц. Из них чудского сига – до 700 ц. Не во всех озерах сиговые одинаково прижились, но в лучших озерах в уловах они составляли до 60 %

Теоретическими вопросами акклиматизации, т.е. переселения отдельных животных и растений из одного региона в другой, человечество было озадачено уже в XIX в., еще до Дарвина. Свидетельство тому работы А. Де-Кандоля (De-Candolle, 1855, 1882).

Работы Ч. Дарвина были мощным толчком в понимании сущности приспособления видов к новым, изменившимся условиям. В своей работе «Происхождение видов» Дарвин писал, что появление свободных мест может зависеть от изменения физических условий

среды и что самые малые изменения в физической среде могут привести к огромным изменениям в животном и растительном населении. Изменения в жизненных условиях являются толчком к усиленной изменчивости, и даже ничтожные изменения климата могут вызвать индивидуальную изменчивость организмов и тем самым открыть новые места, которые естественный отбор заполнил бы, усовершенствовав некоторых из подвергшихся изменению обитателей (Карпевич, 1975).

Таким образом, в работах Ч. Дарвина были сделаны теоретические обоснования адаптации биологических видов к изменяющейся среде обитания, имеющие прямое отношение к адаптации видов к новым биотопам в результате переселения.

Первые обобщения теории акклиматизации появились в начале XX в. в работах Павари и Майра (Pavari, 1916; Mayr, 1925). В 1933 г. появились труды Малеева и Станчинского, в которых обобщался опыт акклиматизации наземных животных и растений и разрабатывались теоретические основы этого процесса.

В конце XIX в. было произведено большое количество переселений рыб и беспозвоночных. Наряду с явным успехом были и неудачи, которые в то время были необъяснимыми. Было очевидно, что недостаток теоретических знаний акклиматизационных работ существенно влияет на успех производимых мероприятий.

Теоретические основы акклиматизации гидробионтов впервые были сформулированы в 1940 г. Л.А. Зенкевичем. Затем различные аспекты этой проблемы разрабатывались Карпевич, 1948, Иоганзен и Петкевич, 1951, Дрягин, 1954, Бурмакин, 1961, 1963, Расс, 1965; Шкорбатов, 1973. Наконец, в 1975 г. была опубликована монография А.Ф. Карпевич, которая обобщила имеющуюся к этому времени информацию и к настоящему времени служит основой теории акклиматизации.

8.1. Сущность понятия «акклиматизация»

Понятие «акклиматизация» за два столетия после его появления претерпело существенные изменения. Сначала учеными-ботаниками в процессе акклиматизации основное значение придавалось приспособлению организмов к климату. Позже зоологами на первое место выдвигалось приспособление популяций к новым условиям. Затем превалирующая роль отводилась человеку в выбо-

ре и перемещении организмов, и во всех случаях содержание терминов изменялось. Майр (Mayr, 1925) подчеркивал, что при акклиматизации должно произойти приспособление вселенца к климату, но ввиду того, что климатическими факторами (температура, инсоляция, влажность и др.) не исчерпывается влияние среды на организмы, на них действуют и многие другие абиотические и биотические факторы, понятие термина «акклиматизация» в последующем расширилось и приобретало специфические оттенки у ботаников и зоологов, а также у гидробиологов.

Ботаники придавали большое значение природе переселяемых растений. В.П. Малеев (1933) и Е.В. Вульф (1932) под акклиматизацией понимали приспособление самого переселенца к новому для него комплексу естественноисторических условий. В.В. Станчинский (1933) пишет, что акклиматизацией животных называется такое производимое человеком переселение диких или домашних животных из областей их естественного распространения в другие страны, при котором эти животные не теряют своей жизнеспособности и способности давать плодовитое потомство. При этом подразумевается приспособление не только к климатическим условиям новых мест обитания, но вообще приспособление ко всяким другим условиям существования.

У гидробиологов имеются свои нюансы в понимании этого термина. Л.А. Зенкевич (1940) писал, что под акклиматизацией следует понимать успешное существование и развитие какой-либо растительной или животной формы в новом для нее ареале в естественных условиях. Он различал акклиматизацию в условиях естественной природы и в условиях культурного хозяйства. Большое значение перемещению интродуцента за пределы естественного ареала придавал и Б.Г. Иогансен. Другие авторы акцентируют внимание на условиях жизни, в которые перенесены особи вида, и их приспособлении к ним. Так, В.В. Васнецов (1954) писал, что акклиматизация – это вселение организма в новые условия, приспособление вида к новой среде. А.Ф. Карпевич (1960, 1965) придерживалась этой же позиции и под акклиматизацией водных организмов понимала освоение переселенными особями новых для них элементов и факторов среды или непривычных их количественных напряжений. Вслед за особями осваивают новую среду их потомки, происходит формирование новой популяции, и возможно изменение в биологии и морфофизиологическом облике последующих

поколений переселенца. Созвучно вышеуказанному и высказывание С.С. Шварца (1959, 1963), что акклиматизация – процесс утверждения вида в новой среде обитания, процесс формирования новой популяции вида, обладающей рядом специфических морфологических, физиологических и структурно-популяционных особенностей и, более того, акклиматизация особи и вида – два взаимосвязанных, но все же различных биологических процесса. Итак, акклиматизация – это единый процесс приспособления интродуцированных особей и их потомства к новым условиям среды, а также формирования в них новой популяции вида на основе ограниченного генофонда и под действием естественного отбора, в результате чего в биологии и морфофизиологическом облике последующих поколений переселенца возникают изменения.

Современное представление об акклиматизации включает переселение (интродукцию) вселенца в новый водоем, где он до этого не существовал или существовал, но исчез, приспособление этих особей к новым для них условиям среды и сообществах организмов–аборигенов, создание самовоспроизводящейся популяции, способной противостоять прессе аборигенов.

8.2. Фазы процесса акклиматизации переселенца

Процесс акклиматизации вселенца в новый для него биотоп проходит несколько стадий, в которых претерпевает различные фазы адаптации как к новому для него биотопу, так и взаимоотношению с аборигенами. Акклиматизация гидробионтов начинается с перевозки и вселения объекта в новый водоем. С этим процессом связано несколько терминов, сущность которых необходимо разъяснить.

Интродукция – вступление, предшествующее основному действию и содержанию, – это наиболее общее значение, но в области акклиматизации оно приобретает специфические оттенки. В биологии оно означает «переселение отдельных видов животных и растений за пределы естественного ареала, в места, где они раньше не жили» (Сов. энциклопед. словарь, 1983). Наиболее полное определение данного термина дано В. П. Малеевым еще в 1933 г.: «Всякое введение растения, принадлежащего к определенной систематической единице, виду или одной из низших категорий, в страну, где оно до сих пор еще не существовало, независимо от того, происхо-

дит ли это растение из страны с аналогичными или с сильно отличающимися естественноисторическими условиями, а также от тех методов, при помощи которых осуществляется приспособление этого растения к условиям данной страны, мы будем в дальнейшем, в соответствии с общепринятой терминологией, называть интродукцией» (Малеев, 1933, с. 8). Более краткую формулировку, но примерно того же плана дает Н.А. Базилевская (1964, с. 15): «Интродукция... – введение новых видов в культуру дикорастущих растений как в пределах ареала, так и в новых областях, где эти виды не встречались до сих пор ни в диком, ни в культурном состоянии». Другие авторы под интродукцией понимают методы внедрения в культуру новых видов (Кормилицин, по Базилевской, 1964).

В практике переселения водных организмов интродукция – это перенос организмов с целью введения их в новую область, водоем, биотоп, культуру и т.д. (Карпевич, 1960; Иоганзен, Петкевич, 1972). Интродукция всегда является первым этапом процесса акклиматизации, но не всегда интродукция заканчивается акклиматизацией интродукцента.

Вселение – перенос особей вида в область, мало отличающуюся по своим условиям от старого их местообитания (Мичурин, 1941; Карпевич, 1960). При таком определении термина должна отсутствовать изменчивость переселенца, а это можно выяснить только в конце процесса акклиматизации, т.е. на фазе натурализации. Следовательно, предвидеть, какой процесс будет иметь место при переселении нового вида в другой регион очень трудно. К тому же практика гидробиологических работ показывает, что идентичных водоемов фактически не существует, и почти у всех переселенных и акклиматизировавшихся видов появляются новые черты в морфофизиологическом облике особей, в структуре и биологии популяции, и потому самостоятельное значение этого термина теряется. По-видимому, слово «вселение» пока следует употреблять в прямом его смысле.

Зарыбление. В рыбохозяйственных исследованиях, в практике рыбоводства широко используется термин «зарыбление», но он не имеет четкого содержания. Так, в книге под редакцией Б.Г. Иоганзена и А.Н. Петкевича (1972) на с. 5 написано: «Можно разводить местных рыб с целью увеличения их количества или вселять их в близко расположенные водоемы, где они почему-либо отсутствуют. Можно производить посадку молоди ценных рыб с целью од-

нолетнего или многолетнего нагула. Подобные работы принято называть зарыблением водоемов». Как видим, в этом термине со-
вмещены понятия «вселение» и «зарыбление».

Прежде всего, не следует употреблять слова «вселение» и «за-
рыбление» как синонимы. Вселение в русском значении – более
общее понятие, чем зарыбление. Вселять, например, рыб можно с
разными целями в любой водоем, а не только в соседний. Как бы
ни был близко расположен этот водоем от донора, он может суще-
ственно отличаться по физико-химическим и биотическим услови-
ям, поэтому особи, впервые выпущенные в новый водоем, должны
приспособиться к иным условиям среды, даже если они будут оби-
тать в нем на отдельных стадиях развития. Только после освоения
данной рыбой (на любом этапе развития) нового для нее водоема
последующие регулярные выпуски молоди на нагул будут носить
характер зарыбления. Так, регулярный выпуск пеляди, раститель-
ноядных, лососевых и других рыб в озера, водохранилища и т.д.
после того, как было установлено, для каких стадий их развития
эти водоемы подходят, и есть зарыбление. Зарыблением можно на-
звать и регулярный выпуск молоди аборигенных видов в естест-
венный для них водоем в целях поддержания численности местной
популяции, почему-либо утратившей нерестовые угодья. Напри-
мер, ежегодный выпуск молоди леща, воблы, осетровых и других
рыб с рыбоводных заводов Дона и Волги на нагул в Азовское и
Каспийское моря – это зарыбление.

Таким образом, зарыбление – это частный термин, характери-
зующий тип, метод хозяйственной деятельности и обозначает регу-
лярный выпуск молоди одного и того же вида рыб на нагул в апро-
бированные водоемы.

Натурализация. Де-Кандоль (De-Candolle, 1855) впервые ис-
толковал этот термин следующим образом: это высший этап аккли-
матизации, на котором растение приспосабливается к новым ус-
ловиям, размножается, дичает и не уступает местным формам в
борьбе за существование. Эта точка зрения не утратила своего зна-
чения и до сих пор (Малеев 1933, Базилевская, 1964 и др.). Прида-
ется и другое значение этому термину: натурализация – перенос
растений в область с тождественным комплексом естественноисто-
рических условий (Мауг, 1925, Pavari, 1916).

В области акклиматизации гидробионтов принимается изна-
чальное толкование этого термина с некоторыми оттенками (Кар-

певич, 1960; Бурмакин, 1963; Иоганзен, Петкевич, 1972). Мы придерживаемся следующего понимания: натурализация – это конечная фаза процесса акклиматизации, когда вселенец приспособился к новым условиям, определились его ниша и взаимоотношения с аборигенами в экосистеме заселяемого водоема, установилось подвижное равновесие численности новой популяции, и выявилась возможность ее использования в кормовых или промысловых целях. С интродукции начинается процесс акклиматизации гидробионтов. А.Ф. Карпевич выделяет пять фаз акклиматизации (рис. 92).

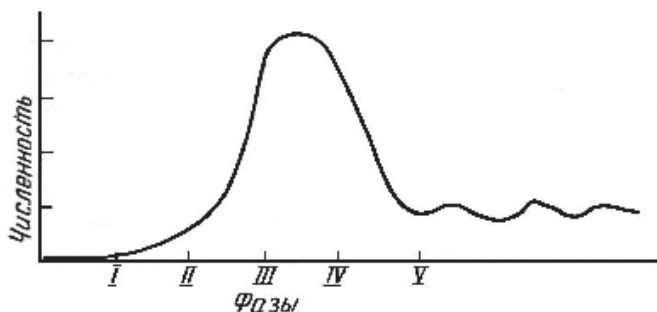


Рис. 92. Процесс изменения численности популяций акклиматизантов (по Л.А. Зенкевичу и А.Ф. Карпевич). Фазы акклиматизации:

- I – выживание особей; II – размножение и нарастание численности;
- III – взрыв численности; IV – установление биотических отношений – спад численности; V – натурализация

I фаза – выживание переселенных особей в новых для них условиях (период физиологической адаптации, акклиматизации особей). При вселении группы особей в новый водоем с измененными физико-химическими условиями среды важнейшей является ассимиляция ими непривычных элементов среды и кормов, обеспечивающих обмен веществ (газообмен, солевой и белковый обмены и т.д.). В этот период происходит адаптация к новым диапазонам колебаний факторов среды (температуре, скорости течения и пр.), а также к новым кормовым объектам, и определяются физиологические сдвиги в организме на всех этапах его развития. Эта фаза длится от момента вселения особей до появления потомства.

На современном уровне знаний довольно легко предвидеть влияние абиотической среды на интродуцентов, заранее определив совместимость их требований и условий жизни в заселяемом водо-

еме, чтобы избежать заведомо неудачных пересадок. Поэтому в последние годы число случаев биологического приживания рекрутов (т.е. успешное прохождение первой фазы акклиматизации) увеличилось.

II фаза – размножение особей и начало формирования популяции. Если необходимые для поддержания обмена элементы и факторы среды оказались благоприятными для интродуцированных особей, а кормовые организмы по своему биохимическому составу удовлетворяют их пищевые потребности, начинается рост, развитие, а также формирование половых продуктов и размножение интродуцентов. При этом происходит постепенное расселение материнских особей и их потомства, освоение ими подходящих биотипов для размножения, оседания личинок и обитания зарождающейся популяции. Огромное значение в этот период приобретают диапазоны важнейших поддерживающих факторов среды (в первую очередь, нижние и верхние пороговые значения температур, солёности или других факторов), длительность периодов с критическими температурами в зимний и летний периоды, общая сумма тепла и т.д.

Следовательно, в период становления популяции ведущими являются абиотическая среда, пределы колебаний факторов и приспособление к ним особей на всех стадиях развития. Биотические факторы среды часто играют подчиненную роль, так как из-за малой численности формирующейся популяции биотические отношения еще не выявились полностью, паразиты и враги еще не оказывают существенного давления и т.д.

В дальнейшем выживание потомства и увеличение численности новой популяции все больше начинает зависеть от величины удобного биотопа для жизни и размножения вселенца, от запасов корма и их доступности. Известны многочисленные примеры, когда вселенные особи выживали, созревали и даже начинали размножаться, но устойчивой популяции все же не образовалось (стерлядь в Даугаве, кутум в Азовском море и др.). Это показывает, что наиболее «узким местом» в процессе акклиматизации вселенцев (а также пока и в теории, и практике акклиматизационных работ) является вторая фаза – размножение и формирование популяции. На этой фазе многие переселенцы нуждаются в поддержке, покровительстве и защите.

Если условия размножения переселенца оказались благоприятными, а эффективность нереста высокой, то происходит постепенное расширение его ареала, быстрое увеличение численности (судак в оз. Балхаш, лещ во многих водоемах и др.) и переход в следующую фазу.

III фаза – максимальная численность переселенца, фаза «взрыва». У многих переселенцев отмечается период колоссального повышения численности (Зенкевич, 1940; Шорыгин и Карлевич, 1948; Элтон, 1960; Дорошев, в сб. «Акклиматизация», 1968 и др.). Взрыв численности наблюдается при беспрепятственном использовании вселенными особями и их потомством ранее накопленных и мало потребляемых в данном водоеме (биотопе) пищевых ресурсов и при слабом напряжении биотических отношений на первых фазах акклиматизации (отсутствие паразитов, малое количество врагов и конкурентов из-за пищи, незаселенный биотоп и т.д.). Эта фаза была хорошо выражена у бычков и атерины, вселенных в Арал; у судака в Балхаше, у мизид в Цимлянском, Тбилисском и Джандарском водохранилищах Грузии и в других случаях. В этот период определяется и максимальный ареал вида.

Особенно часто «взрыв» численности наблюдается при аутоакклиматизации. Спонтанные вселенцы обычно более жизнестойки и конкурентоспособны и потому на первых порах теснят аборигенов и оккупируют огромные территории. Совсем недавно наблюдался гигантский взрыв численности диатомовых водорослей: ризосолении в Каспии и биддульфии у европейского побережья, а ранее – водоросли элодеи. Так же агрессивно проявили себя моллюски митилястер в Каспии, устричное сверло в Англии и многие другие. Не уступают в образовании многочисленных популяций в новых местах и ракообразные – австралийские баянусы заполонили в короткие сроки прибрежные воды Европы, а черноморские – Каспий.

На III фазе акклиматизации ярко проявляются возможности видов к размножению, расселению и завоеванию новых пространств. Проявляется и действие естественного отбора. Если же один из факторов среды окажется неблагоприятным (малый резерв пищи, ограниченные объемы субстрата для размножения или острая конкуренция из-за места, наличие паразитов или врагов и т.д.), то резкого повышения численности может и не произойти.

IV фаза – обострение противоречий переселенца с биотической средой. При значительном накоплении численности новой популяции неизбежно обострение ее биотических отношений – внутривидовых и межвидовых – с аборигенами. Обострения могут возникнуть из-за относительного перенаселения биотопа, максимального использования кормовых ресурсов и их истощения, а также вследствие неблагоприятного влияния хищников.

При чрезмерном потреблении переселенцем кормовых организмов, еще не приспособившихся к этому новому врагу, запасы корма иссякают, и тогда нарушается система пищевых связей и наступает частичная или полная гибель особей новой популяции. Это наблюдалось у некоторых популяций ондатры (Ларин, 1963), атерины в Арале (Османов, 1961) и др. «Взрыв», или резкое увеличение численности новой популяции при недостатке корма ведет к ослаблению жизнеспособности особей и может повлиять неблагоприятно на результаты интродукции.

Немаловажное значение в этом процессе имеют паразиты и болезни, против которых новый вид еще не приобрел иммунитета. Чтобы избежать неблагоприятных результатов, следует в этот период разреживать популяции отловом или увеличением численности потребителей. Когда численность переселенцев становится значительной, они оказываются привлекательным кормом для аборигенов.

В результате установления биотических отношений переселенца с живым окружением намечается постепенное, а иногда и резкое снижение численности новой популяции. Оказывают влияние и колебания климата, что отражается негативно на численности видов местных и пришлых. Поэтому IV фазу нельзя считать завершением акклиматизации.

V фаза – натурализация в новых условиях. Постепенно в ряде поколений приспособление акклиматизанта достигает такого уровня, что численность популяции, величина ареала и другие показатели приходят в соответствие с абиотическим и биотическим окружением, и наступает последняя фаза акклиматизации – натурализация вида в новых условиях.

В результате действия естественного отбора адаптации переселенцев закрепляются в соответствии с требованиями окружающей среды и во всем многообразии связей; определяется морфофизиологический облик особей; вырабатываются новые черты в биоло-

гии и поведении популяции, определяются нерестовые и нагульные ареалы, пути миграций, место в экосистеме и т.п. Иными словами, на этой фазе завершается в основном формирование новой экоморфы (или другой низшей систематической категории вплоть до подвида) со специфическими чертами особей и популяций.

Ведущими в период IV и V фаз являются взаимоотношения акклиматизанта с аборигенами. И только в периоды крайних климатических отклонений, когда показатели жизненно важных физико-химических факторов или элементов среды достигают критических для новой популяции значений, ведущей опять становится абиотическая среда.

На фазе натурализации популяция переселенцев перестает быть «новой» и становится равноправным членом сообщества водоема; определяются масштабы ее продукции и возможность эксплуатации в качестве кормового или промыслового объекта.

Итак, в процессе акклиматизации проявляется роль видовых потенциальных свойств рекрута при адаптации особей и становлении новой популяции, а также в каждой предыдущей фазе процесса акклиматизации начинается подготовка к последующей, протекающей на базе тесной взаимосвязи организма (популяции) и среды (взаимосвязи живого и мертвого).

Поэтапная акклиматизация – незавершенная акклиматизация, когда некоторые этапы развития вселенца не могут завершиться в условиях заселяемого водоема и проходят в других водоемах или под протекцией человека. Например, лососевые, осетровые и другие рыбы на ранних стадиях развития содержатся в рыбопитомниках перед выпуском в новый для них водоем, где и протекают их дальнейшее развитие и формирование популяции уже без участия человека. В других случаях ранние этапы развития проходят в естественных условиях (кефали, креветки и др.), а созревание и рост – в рыбопитомниках, прудах, лагунах, хозяйствах. Эта форма приобретает все большее значение в современных работах по акклиматизации и культивированию рыб и беспозвоночных вплоть до их полного одомашнивания.

Реакклиматизация – интродукция особей вида в целях восстановления его популяции в пределах его естественного (в прошлом) ареала, в котором этот вид по каким-либо причинам исчез.

Аутоакклиматизация (автоакклиматизация) – самостоятельное вселение водных организмов с последующей их акклима-

тизацией и натурализацией в новом водоеме. Если другие виды акклиматизации осуществляются человеком умышленно, то автоакклиматизация осуществляется в значительно больших масштабах практически в неконтролируемых условиях.

Развитие судоходства в мире способствовало развитию автоакклиматизации многих видов. Подводная часть корпусов судов постоянно обрастает различными гидробионтами. В одном порту обрастатели прикрепилась к днищу, в другом они оставили половые продукты или сами открепилась и дают начало новой популяции вселенца.

Второй распространенный способ автоакклиматизации – перенос гидробионтов с балластными водами. В одном порту судно для балансировки набрало балластных вод, в другом, для загрузки коммерческого груза, сбросило воды. В любое время в воде находится большое количество гидробионтов на самых разных стадиях развития. Соответственно, в воду привносятся новые для данного порта, для данного региона животные и растения.

Такая автоакклиматизация может причинять в новых местах поселений значительный ущерб. Так, вселение североамериканского гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черное море в начале 1980-х гг. вызвало экономические потери в размере 240 млн долл. в год из-за снижения запасов хамсы (Звягинцев, 2006). Моллюск *Dreissena polymorpha*, вселившаяся из Днепр-Бугского лимана в Великие озера США в начале 1990-х гг., в результате обрастания водоводов систем охлаждения промышленных предприятий, привел к экономическим потерям в размере до 500 млн долл. в год.

В нашей стране автоакклиматизации нежелательных видов можно ожидать в Приморском крае, где находятся крупнейшие порты. Так, уже выявлено вселение в б. Золотой Рог быстрорастущей асцидии *Molgula manhatte*, которая уже внесла существенные изменения в сообщества обрастателей и в ближайшее время может принести существенный ущерб гидротехническим сооружениям и подвесной марикультуре. В заливе Восток обнаружена асцидия *Ciona savignyi*, которая также может причинять значительный ущерб хозяйствам марикультуры.

Два вида усоногих ракообразных: *Balanus improvisus* и *B. Amphitrite* являются традиционными обрастателями как в бореальных, так и в тропических водах и уже обнаружены в Заливе Петра Вели-

кого. Они устойчивы к ядам противообрастающих покрытий судов и могут причинять существенный ущерб судоходству.

Существенное влияние на формирование сообществ обрастателей могут оказывать многощетинковые черви. Имея небольшие размеры, они могут достигать огромной плотности поселения и, тем самым, оказывать существенный вред гидротехническим и, в первую очередь, гидробиотехническим сооружениям. Известно множество случаев произвольной акклиматизации гидробионтов через аквариумистов.

В соответствии с приведенными понятиями процесса акклиматизации часто употребляются и их производные: рекруты–формы, намечаемые для переселения; интродуценты, или переселенцы, – переселяемые (или уже переселенные) особи в целях акклиматизации или в других целях; акклиматизанты – представители вида, акклиматизировавшегося в новом водоеме; интродукторы – специалисты, занимающиеся биотехникой переселения; акклиматизаторы – специалисты по всем вопросам акклиматизации животных (в том числе и рыб) и растений.

8.3. Типы акклиматизации

Каждый переселенец в водоеме занимает определенное место и вступает в своеобразные отношения с аборигенами. В одних случаях натурализация пришельца проходит безболезненно для местных биоценозов, а в других возникает борьба за жизненный плацдарм. Л.А. Зенкевич (1940) выделил два важнейших типа акклиматизации: «внедрения» и «замещения».

Акклиматизация «внедрения». При наличии относительно свободной ниши акклиматизант занимает свободное пространство, использует резервы корма и не вступает в конкурентные отношения с аборигенами, или их конкурентные отношения ослаблены. Такой тип акклиматизации возможен в слабо насыщенных флорой и фауной водоемах (горных озерах, изолированных островных бассейнах, солоноватых эстуариях, озерах, замкнутых солоноватых морях и т.д.), но в чистом виде этот тип встречается редко. Как правило, новый вид на каком-либо этапе своего развития прямо или косвенно вступает во взаимодействие с местным населением.

Научной основой целенаправленной акклиматизации и является выбор таких форм, которые внедряются в биоценозы заселяемого водоема с наименьшим уроном для последних и используют преимущественно резервные корма. В таких случаях переселенцы пополняют качественный состав аборигенов и увеличивают общий выход товарной или полезной продукции. Примеров акклиматизации внедрения можно привести очень много: увеличение промысловой продуктивности водохранилищ и озер вследствие акклиматизации в них ценных рыб и беспозвоночных и др. Этот тип акклиматизации наиболее биологически оправдан и хозяйственно целесообразен.

Акклиматизация «замещения». Переселенцы не находят свободных мест и кормов и вступают с аборигенами в конкурентные отношения. Если пришелец окажется более конкурентоспособным, чем аборигены, то он может потеснить или даже вытеснить отдельные виды местного населения и занять их место в сообществе.

При выборе форм для акклиматизации с целью увеличения промысловой продуктивности водоема избегают объектов, способных повредить ценным аборигенам, и все же можно найти подобные примеры. Более часты они при аутоакклиматизации. Имеется много фактов, свидетельствующих о большом влиянии спонтанных или случайно переселенных видов на туземную фауну. Так, рапана нанесла огромный вред, почти полностью уничтожив устричные банки Черного моря. Считается, что митилястер вытеснил дрейссену из прибрежных районов среднего и южного Каспия (Логвиненко, 1965), но этот факт полностью не доказан. Атерина в период «взрыва» численности, несомненно, потеснила шемаю, салаку и других рыб в Арале. Однако даже в этих особенно неблагоприятных случаях автоакклиматизации и случайного заноса видов не произошло полного уничтожения аборигенов и замещения их вселенцами.

Акклиматизация «замещения» может быть и очень полезной. Например, при необходимости сконструировать фауну (или флору) водоемов, заменив малоценных аборигенов более выгодными, может помочь этот тип акклиматизации. Но для подавления малоценных или нежелательных видов к рекруту предъявляются особые требования: его жизнестойкость и конкурентоспособность должны быть выше, чем у подавляемого вида, что у особенно ценных видов

имеет место очень редко. Однако при широком использовании защитных мер возможно увеличение численности ценных переселенцев до желательных масштабов и проведение реконструкции фауны (и флоры) водоема в желательном направлении. Например, увеличением численности крупных хищных рыб (осетровых, лососевых, судака, полосатого окуня) легко снизить численность малоценных (тюльки, кильки, атерины, бычков, плотвы) в Каспии, Азове, водохранилищах, дельтах рек и т.д.

Нам кажется полезным дополнить эти типы акклиматизации еще тремя. **Акклиматизация «отторжения» («изоляции», «выдворения»)**. Вполне вероятны случаи, когда местная фауна оказывает столь мощное сопротивление, что переселенный объект не может проникнуть в биотопы и, если выживает, то занимает наиболее неудобные для аборигенов биотопы, располагаясь на окраинах местных биотопов, и не может поддерживать многочисленную и широко распространенную популяцию.

Акклиматизация «пополнения». Переселенцы пополняют состав обедненного населения водоемов (регионов), находившихся в изоляции или после резкого изменения режима, ставшего неблагоприятным для аборигенов (заселения озер горных хребтов, островов и т.д.).

Акклиматизация «конструирования». Переселенцы подбираются для построения пищевых цепей, отдельных сообществ и даже фауны (например, промысловой) водоемов. Такая необходимость возникает в последние годы все чаще: при изменении режима бассейна, когда местные виды теряют возможность приспособиться к новым условиям, и требуется создать новые сообщества, чтобы пополнить кормовые или промысловые ресурсы (бассейны зарегулированного стока рек: например, режим Аральского моря), при возникновении новых водоемов (водохранилищ, прудов) выгодно конструировать желательную, наиболее подходящую и наиболее полезную флору и фауну. Конструирование населения из аборигенов и переселенцев в обедненных водоемах или после уничтожения аборигенов (например, полихлорпиненом). В этом случае акклиматизация отдельных видов заменяется акклиматизацией сообществ, связанных пищевыми отношениями, обеспеченных лучшими абиотическими условиями среды. Предполагается, что комплексы переселенцев не встретят сколько-нибудь заметного

сопротивления биотической среды или это сопротивление будут оказывать малоценные или сорные виды, подлежащие угнетению. Это высший тип акклиматизации – направленное конструирование населения водоемов в целях наиболее рационального использования их абиотических и биотических возможностей и достижения наивысшего выхода полезной продукции.

8.4. Формы целенаправленной акклиматизации

Прицельная акклиматизация. Введение в экосистему представителей нового вида имеет строго ограниченную цель: подавить малоценный вид, уничтожить вредителя или возбудителя болезни, использовать резервы специфического корма или заселить свободный биотоп и т.п. Эта форма издавна используется в сельском хозяйстве и других отраслях хозяйства для подавления сорняков и вредителей. В качестве примера прицельного переселения гидробионтов можно назвать акклиматизацию мизид в Аральском море и оз. Балхаш. Эти раки заполнили недостающее звено в пищевой цепи молоди судака и жереха, чем и способствовали увеличению их численности.

В качестве частного случая этой формы акклиматизации можно назвать *мелиоративную*, ярким примером которой может служить вселение белого амура в каналы и нерестово-выростные хозяйства южной зоны для подавления водной растительности, а также вселение тилапии в пруды электростанций, в которых эти рыбы уничтожают избыточные заросли мягкой водной растительности и фитопланктона.

Однако не всегда интродуцент играет предназначенную роль. Так, вселенная в США гастропода марица *Marisa cornuarietis* с целью подавления водяного гиацинта при обилии другого корма оказалась от гиацинта, сильно размножилась и стала вредителем в водоемах Флориды.

8.5. Методы акклиматизации

Существуют 4 метода акклиматизации.

Пассивный метод. Роль человека ограничена выбором и переносом объекта в новый регион или водоем, а иногда отбором вы-

живших в питомниках особей. Все остальные этапы процесса акклиматизации зависят от природы интродуцента (Базилевская, 1964). При акклиматизации водных организмов преобладает этот метод.

Активный метод. Человек активно вмешивается в процессы выживания и приспособления интродуцента, помогая ему приемами культивирования, селекции, гибридизации, охраны, подкормки, выбором времени и мест выпуска молоди и т.д.

Метод радиальной акклиматизации. В практике работ по акклиматизации наземных млекопитающих широко используется расселение особей акклиматизировавшегося вида из мест первоначальной высадки в другие ближайшие районы. В практике работ с рыбами дает хорошие результаты метод создания маточных стад акклиматизанта и последующее расселение внутри водоема или другие водоемы.

Метод ступенчатой акклиматизации. Этот метод постепенного переноса растений в более холодный (или более теплый) климат предложен А. Гумбольдтом (Humboldt, 1807). При высевании семян растений на промежуточных станциях он надеялся получить более стойкий к холоду материал. В России этому методу придавали также большое значение. И.В. Мичурин тщательно разработал его и продвинул на 700 км к северу абрикосы (с глубиной ступени в 300–350 км). Продвинуты и многие другие растения в несвойственные им климатические пояса. Однако и для растений этот метод имеет серьезные ограничения: он чрезвычайно длителен, так как требует завершения нескольких биологических циклов акклиматизируемых объектов на каждой ступени, большинство продвигаемых видов все же теряют в качестве, и, наконец, никакой метод ступенчатой акклиматизации, как бы он медленно не проводился, не позволяет переступить границы свойств видов, а только несколько отодвигает сублетальные зоны к летальным.

В области акклиматизации рыб этот метод предложен П.А. Дрягиньш еще в 1951 г. Е.В. Бурмакин и Ц.И. Иоффе его рекомендуют для продвижения на север некоторых рыб и беспозвоночных. Метод ступенчатого продвижения гидробионтов в новую для них климатическую зону, безусловно, облегчает интродуцентам прохождение первой (иногда второй) фазы процесса акклиматизации, но получение устойчивой популяции без действия отбора в ряде последующих поколений проблематично.

8.6. Способы интродукции

Переселение рекрутов в новые для них условия проводится разными способами:

1) прямой – особей на любой стадии развития переносят непосредственно из водоема-донора в приемный водоем, в новые условия среды или иную климатическую зону;

2) рыбоводного освоения – рекруты помещаются сначала на рыбоводные заводы, в питомники, пруды и т.д. в целях инкубации икры, получения более жизнестойкой стадии, воспитания маточного стада и т.д.;

3) адаптации – перед выпуском в заселяемый водоем особи рекрута проходят предварительную акклиматизацию к измененной температуре, солености, концентрации специфических ионов и т.д., чтобы избежать резких скачков между факторами среды и чтобы сгладить разницу условий в водоеме-доноре, в транспортной таре и заселяемом водоеме;

4) карантинизации – содержание рекрутов в специальных хозяйствах до их освобождения от вредных примесей и болезнетворных паразитов и бактерий.

8.7. Оценка результатов акклиматизации

Результаты акклиматизации А.Ф. Карпевич предлагает оценивать по трехбалльной системе:

1) выживание интродуцентов – поимка в новом водоеме (выживание) переселенных особей;

2) биологический эффект (биологическое приживание) – произошло размножение интродуцентов и выживание их потомства;

3) промысловый эффект – переселенец образовал многочисленную популяцию, натурализовался и вошел в промысел или пищевые цепи нового для него водоема (Бурмакин, 1961, 1963; Карпевич, 1960 и др.).

Примеров успешной акклиматизации можно привести бесчисленное множество, так же как и неудачной. Примером успешной акклиматизации можно считать переселение серебряного карася в р. Камчатка. Едва ли кто-либо из современных ихтиологов согласился бы разрабатывать биологическое обоснование на акклиматизацию сравнительно теплолюбивого серебряного карася в холодноводную

лососевую р. Камчатка, но И.И. Кузнецов в начале 1930-х гг., работая на Камчатке по нерке, попутно в бочке завез 358 карасей из р. Седанка под Владивостоком и выпустил в несколько водоемов Камчатки. В р. Камчатка в разных местах выпущено 299 карасей размером 5-10 см. Лов карасей начали уже в 1936 г. По данным Восточно-Камчатской рыболовной инспекции, выловы карася составляли, ц:

Год	Улов	Год	Улов
1948	– 444	1952	– 1300
1949	– 1126	1955	– 2000
1950	– 600	1961	– 2526
1951	– 1150	1962	– 2141

Выдающимся успехом отечественных ученых и специалистов можно по праву считать начатую в 1970-х гг. трансокеанскую трансплантацию камчатского краба в бассейн Баренцева моря. В настоящее время этот краб распространился на восток до о. Колгуев и на запад до Лофотенских островов. С 1994 г. российскими и норвежскими судами ведется экспериментальный промысел. За 9 лет экспериментального промысла российскими судами уже выловлено крабов на сумму более 10 млн долл., что существенно превысило затраты на производство акклиматизационных работ. При этом в новом ареале крабы стали более крупными по сравнению с крабами дальневосточных морей. Ширина карапакса у самцов достигает 27, у самок – 22 см, максимальная масса соответственно 7,9 и 5,2 кг (Кудерский и др., 2004).

Наилучшие результаты акклиматизации рыб во внутренних водоемах получены по лещу. Вылов акклиматизированных лещей в различных водоемах России в 1999 г. составил 1,5 тыс. т, в 2000 г. – 1,1 тыс., в 2001 – 1,6 тыс. При этом так же, как и с крабом, размер и упитанность леща в р. Обь оказались существенно выше.

Благодаря акклиматизационным работам началось победное шествие не только по России, но и за ее пределами рыб китайского комплекса – толстолобиков и амуров. В Азово-Черноморском бассейне прекрасно прижился дальневосточный пиленгас и начал расширять свой ареал в Средиземное море. Его уловы составили в 2000 г. – 2,5 тыс. т. Примерами успешной акклиматизации можно считать акклиматизацию сиговых в водоемах Урала и Дальнего Востока.

Весьма успешной оказалась акклиматизация судака в оз. Ханка. С 1971 по 1976 гг. в Приморье завозилась живая икра из Куршского залива Балтийского моря. После доинкубации в оз. Ханка интродуцировано 425 тыс. личинок и молоди судака (Пильщиков, 1980). Первые свидетельства освоения судаком рек Приамурья пришли из поселка Хор в 1981 г., где в декабре поймали пару «диковинных» рыб около килограммового веса. Через год судака вытаскивали из лунки на устье р. Уссури, в 1983 году – напротив Хабаровска. В зиму 1985-86 гг. их здесь уже ловили на блесны по нескольку штук. А в ноябре 1987 г. чужеземца добыли напротив Синдинского озера.

В общем виде судак вписался в рыбное население оз. Ханка и р. Амур, несмотря на наличие в этой системе большого количества аборигенных видов хищных рыб (верхогляда *Chanodichthys erythropterus*, желтощёка *Elopichthys bambusa*, окуня-ауха *Siniperca chuatsi*, амурской щуки *Esox reichertii*, змееголова *Channa argus* и др.) и натурализовался, пройдя все стадии акклиматизации. Общие уловы вселенца в оз. Ханка составили в 2000 г. 5,6 т, в 2001 г. – 5,5, в 2002 г. – 5,7 т. В последние годы уловы судака в оз. Ханка составляют около 20 т.

Имеется немало примеров успешной реконструкции кормовой базы рыб путем акклиматизации кормовых организмов. Так, В.М. Кругловой произведена реконструкция кормовой базы Веселовского водохранилища с 1951 по 1954 гг. Для этого было вселено 12 видов кормовых организмов. Из них акклиматизировались 3 вида мизид, 4 вида кумовых, 1 вид корофид, 2 вида полихет и один моллюск. В 1955 г. все они хорошо прижились и вошли в рацион рыб.

8.8. Правовые основы акклиматизации

Порядок осуществления акклиматизационных мероприятий регламентирован приложением к Приказу Минсельхоза России от 17.01.2007 г. № 4 «Порядок осуществления мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов»⁴.

⁴ В приложении к Приказу в качестве исполнительного органа указаны территориальные подразделения Россельхознадзора, но с 2007 г. эта функция перешла к Госкомрыболовству.

«1. Настоящий Порядок определяет правила осуществления мероприятий по акклиматизации и переселению водных биоресурсов гражданами и юридическими лицами (далее – пользователи) в водные объекты рыбохозяйственного значения (далее – акклиматизация).

2. Акклиматизация – деятельность по вселению водных биоресурсов в водные объекты рыбохозяйственного значения (далее – водные объекты) для создания их устойчивых популяций в водных объектах, в которых водные биоресурсы данных видов не обитали ранее или утратили свое значение <*>.

Акклиматизация новых для фауны Российской Федерации водных биоресурсов, их переселение в новые места обитания допускаются только по разрешению Госкомрыболовства и его территориальных управлений.

Разрешения на проведение мероприятий по акклиматизации и переселению водных биоресурсов в пределах двух и более субъектов Российской Федерации, а также завозимых из других государств, выдает Госкомрыболовство.

Разрешения на проведение мероприятий по акклиматизации и переселению водных биоресурсов в пределах одного субъекта Российской Федерации выдает соответствующее территориальное управление Госкомрыболовства.

Мероприятиям по акклиматизации водных биоресурсов предшествует разработка и утверждение биологического обоснования.

Разработка биологических обоснований на проведение мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов в водные объекты обеспечивается исполнителями или заказчиками мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов.

Биологическое обоснование разрабатывается по следующей схеме:

а) целесообразность проведения мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов;

б) свойства предлагаемых для акклиматизации водных биоресурсов:

- биологическая, экологическая и пищевая характеристики;
- предполагаемое влияние на экосистему и входящие в ее состав ценные виды водных биоресурсов;
- наличие возбудителей болезней и паразитофауны, их возможная опасность для фауны и флоры заселяемого водного объекта и населения данного региона;

в) приемная емкость водного объекта, в котором предполагается проводить мероприятия по акклиматизации водных биоресурсов:

- характеристика экосистемы заселяемого водоема с точки зрения его пригодности для обитания, размножения и натурализации предлагаемых для акклиматизации водных биоресурсов (экологическая, биоценотическая и кормовая емкости водного объекта вселения);

- вероятная область расселения акклиматизируемых водных биоресурсов и примерные сроки увеличения их численности до величины, допускающей использование их промыслом или в качестве кормовых объектов в экосистеме;

- ожидаемые уловы, для кормовых видов водных биоресурсов – ожидаемая биомасса и сроки начала их использования;

г) рекомендации по биотехнике акклиматизации водных биоресурсов, указание мест получения посадочного материала, стадий развития водных биоресурсов, на которых целесообразно осуществлять вселение, сроки проведения вселений, необходимое количество водных биоресурсов для ежегодного вселения, повторность вселений, способы и условия транспортировки.

Биологическое обоснование рассматривается научно-исследовательскими организациями и утверждается Государственным комитетом по рыболовству (далее – Госкомрыболовство).

Биологическое обоснование подлежит обязательной государственной экологической экспертизе в установленном законодательством порядке.

Биологическое обоснование является основанием для включения мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов в перечень заданий, ежегодно утверждаемый Госкомрыболовством.

Исполнитель мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов разрабатывает план проведения указанных работ, который согласовывается в установленном порядке с научно-исследовательскими организациями и федеральными государственными учреждениями – бассейновыми управлениями по сохранению, воспроизводству водных биоресурсов и организации рыболовства, находящимися в ведении Госкомрыболовства, территориальными управлениями Госкомрыболовства и направляет его в Госкомрыболовство для включения в задание по акклиматизации водных биоресурсов.

10. Выпуск акклиматизируемых видов водных биоресурсов осуществляется в соответствии с «Инструкцией о порядке учета рыболовной продукции, выпускаемой организациями Российской Федерации в естественные водоемы и водохранилища», утвержденной Комитетом Российской Федерации по рыболовству от 29 октября 1994 г. № 44, а-у (зарегистрирована в Минюсте России 9 февраля 1995 г. № 792).

11. Наблюдение за результатами проведения мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов в водных объектах осуществляют соответствующие подведомственные Госкомрыболовству научно-исследовательские организации, которые обеспечивают:

- сбор и анализ полной информации о результатах вселения;
- решение вопросов о прекращении акклиматизации водных биоресурсов в водные объекты;
- подготовку рекомендаций о переводе акклиматизированных видов водных биоресурсов в статус промысловых видов водных биоресурсов.

12. Контроль за осуществлением мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов в водных объектах осуществляет Госкомрыболовство и его территориальные управления.

13. Исполнитель после проведения мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов возвращает разрешение на проведение мероприятий по акклиматизации водных биоресурсов выдавшему органу, представляет территориальному управлению Госкомрыболовства копии документов, подтверждающих получение (отлов) и выпуск (передачу) водных биоресурсов в водные объекты (акт приема-передачи) с кратким отчетом о проведении указанных мероприятий».

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М., 1974. 246 с.
2. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М., 1983. 279 с.
3. Андерсон Д.М. Экология и наука об окружающей среде: биосфера, экосистемы, человек / пер. с англ.; под ред. Э.К. Бютнер и К.И. Кобак. М., 1985. 165 с.
4. Атаев А.М., Газимагомедов А.А., Месхия Г.П. Трематодофауна акклиматизированных рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе, 1972. 255 с.
5. Бабурина Е.А. Особенности развития глаз и их функции у рыб // Тр. совещания по физиологии рыб. М.: АН СССР, 1956. Вып. 8. С. 101-110.
6. Баранов С.А. Первичная продукция водоемов как функция концентрации фитопланктона и прозрачности воды // Водные ресурсы. 1980. № 2. С. 137-157.
7. Баранов С.А. Инструкция по оперативному контролю за состоянием воды и предупреждение заморов рыб в прудовых хозяйствах / ВНИПРХ. М., 1981. 16 с.
8. Баранникова И.А. Экологическая гистофизиология эндокринных желез у рыб / Архив анатом., гистол. и эмбриол. Т. 48, 1. 1965. С. 3-18.
9. Баранникова И.А. Функциональные основы миграции рыб / АН СССР. Науч. совет по комплекс. проблемам физиологии человека и животных. Л., 1975. 210 с.
10. Баранникова И.А. Гормональная регуляция репродуктивной функции у рыб с различной экологией // Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. Сер. Биологические ресурсы гидросферы и их использование. М., 1984. С. 178-218.
11. Баранникова И.А., Боев А.А., Буковская О.С., Ефимова Н.А. Гормональная регуляция репродуктивной функции у осетровых и биотехника стимуляции созревания производителей в осетроводстве.
12. Бауер О.Н. Применение антибиотиков в рыбоводстве и в борьбе с болезнями рыб. М.: ВНИРО, 1959. 17 с.
13. Бауер О.Н. Экология паразитов пресноводных рыб // Изв. ГосНИОРХ. 1959. Т. 49. С. 5-206.

14. Бауер О.Н. Стрелков Ю. А. Влияние акклиматизации и перевозок рыб на их паразитофауну // Изв. ГосНИОРХ. 1972. Т. 80. С. 123-131.

15. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 467 с.

16. Биологические основы осетроводства. М., 1983. С. 22-42.

17. Боев А.А. Реакция производителей осетровых и карповых при стимуляции созревания препаратами гипофиза рыб в различных дозах // Матер. IV Всесоюз. конф. по экологической физиологии рыб. Волгоград, 1979. С.7-9.

18. Брагинская Р.Я. Этапы развития мозга у сазана // Докл. АН СССР. 1948. Т. LX, № 3. С. 505-507.

19. Бурмакин Е.В. Некоторые вопросы теории акклиматизации пресноводных рыб // Зоологический журнал. 1961. Т. 40, вып. 9. С. 1385-1395.

20. Бурмакин Е.В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Изв. ВНИОРХ. 1963. Т. 53. 317 с.

21. Бурцев И.А., Николаев А.И., Крылова В.Д. и др. Первые породы осетровых рыб, созданные на основе межродового гибрида белуги со стерлядью–бестера // Аквакультура начала XXI века: истоки, состояние, стратегия развития. М.: ВНИРО, 2002. С. 146-150.

22. Бушуев В.П. Двухкомпонентность гемоглобинов лососевых как отражение их аллотетраплоидного происхождения // Биохимическая генетика рыб: матер. 1-го всесоюз. совещания. Л., 1973. С. 62-66.

23. Васнецов В.В. Этапы развития системы органов, связанных с питанием у леща, сазана и воблы // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 233-253.

24. Васнецов В.В. Выступления в прениях // Тр. совещания по проблеме акклиматизации рыб и беспозвоночных. 1954. № 3. С. 57.

25. Веригин Б.В., Макеева А.П. Опыт определения активности гипофизов // Вопросы ихтиологии. Т. II, вып. 6. 1971. С. 1014-1021.

26. Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. Л., 1932.

27. Вшивкова Т.С. Гидробиологическое зонирование водотоков на примере р. Комаровка (южное Приморье) // Донные беспозвоночные водотоков Дальнего Востока и Сибири (Проблемы продукции и биоиндикации загрязнений). Владивосток: ДВО РАН СССР, 1987. С. 50-55.

28. Гарлов П.Е., Кузнецов Ю.К., Федоров К.Е. Искусственное воспроизводство рыб: управление размножением. СПб.: Лань, 2014. 255 с.

29. Гербильский Н.Л. Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб // Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.; Л.: Наука, 1965. С. 23-32.

30. Гинзбург А.С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М., 1968.

31. Гинзбург А.С., Детлаф Т.А. Развитие осетровых рыб (созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез). М.; Л.: Наука, 1969. 134 с.

32. Грибанова Г.Б., Шевцова Э.Е. Опыт племенной работы с лососевыми: обзор. информ. Сер. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов. 1977, вып. 6 Б. С. 1-30.

33. Державин А.Н. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку, Изд-во АН АССР, 1947. 247 с.

34. Детлаф Т.А., Гинзбург А.С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения: монография / отв. ред. С.Г. Крыжановский. М.: Ин-т морфологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР, 1954. 215 с.

35. Догель В.А. Профилактические мероприятия при акклиматизации рыб // Тр. совещания АН СССР, 1954, вып. 3. С. 135-141.

36. Догель В.А., Лутта А. О гибели шипа на Арале в 1936. // Рыбное хозяйство. 1937. № 12. С. 26-27.

37. Драгомиров Н.И. Видовые особенности личинок осетровых рыб на стадии вылупления // Докл. АН СССР. Т. 93. 1953. С. 551-554.

38. Дрягин П.А. О половых исследованиях размножения рыб // Изв. ВНИОРХ. 1952. Т. 30. С. 3-70.

39. Дрягин П.А. Теоретические основы и план акклиматизации рыб во внутренних водоемах СССР // Тр. совещаний Ихтиолог. комиссии АН СССР. 1954. Вып. 3. С. 9-20.

40. ФЗ № 166-ФЗ от 20.12. 2004 г. О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов. М.: Собрание законодательства Российской Федерации, 2004. № 52. С. 5270.

41. Звягинцев А.Ю. Оценка экологических рисков, возникающих в результате биоинвазий в морские прибрежные экосистемы Приморского края с балластными водами и обрастанием судов // Природа без границ: матер. 1-го Междунар. эколог. форума. Ч. 1. Владивосток, 2006. С. 237-248.

42. Зирук И.В., Салаутин В.В. Гистология и эмбриология рыб. Саратов: Саратовский ГАУ, 2016. 88 с.
43. Иванов В.Н., Бронеvский А.М. Постларвальная неотения у рыб // Зоологический журнал. 1978. Т. 57, № 1. С. 87-93.
44. Иванов В.Н, Бушуев В.П., Митрофанов Ю.А. О созревании горбуши на первом году жизни // Биология моря. 1987. № 1. С. 28-31.
45. Иоганзен Б.Г. Петкевич А.Н. Акклиматизация рыб в Западной Сибири // Тр. Барабинского отделения ВНИРХ. 1951. Т. 5. 150 с.
46. Казанский Б.Н. Получение разносезонного потомства рыб для обеспечения повторных циклов рыбоводных работ (на примере осетровых) // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 56-65.
47. Карпевич А.Ф. Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в СССР // Зоологический журнал. 1948. Т. 27. № 6. С. 469-480.
48. Карпевич А.Ф. Обоснование акклиматизации водных организмов в Аральском море // Тр. ВНИРО. 1960. Т. 43, вып.1. С. 76-114.
49. Карпевич А.Ф. Итоги симпозиума по теоретическим вопросам акклиматизации рыб и других гидробионтов // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5, вып.1 (34). С. 219-223.
50. Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 432 с.
51. Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 392 с.
52. Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerca* (Walbaum). Л.: Наука, 1971. 229 с.
53. Копейка Е.Ф., Белоус А.М., Пушкарь Н.С. Криоконсервирование спермы рыб // Актуальные проблемы криобиологии. Киев, 1981. С. 281-299.
54. Копейка Е.Ф., Новиков А.Н. Криоконсервирование спермы рыб // Криоконсервирование клеточных суспензий. Киев, 1983. С. 204-215.
55. Крыжановский С.Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития // Изв. ТИНРО. 1948. № 27.
56. Кудерский Л.А., Строгонова Н.З., Задоеvко И.Н. Акклиматизация гидробионтов в водоемах России // Рыбное хозяйство. 2004. С. 70-74.

57. Ларин Е.Л. К теории акклиматизации животных // Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата, 1963. С. 20–22.
58. Летичевский М.А. Половое созревание сазана дельты р. Волга в зависимости от условий откорма // Зоологический журнал. 1954. Т. 33, вып. 1. С. 136–138.
59. Майский В.Н. О типах нерестовых популяций рыб. // Зоологический журнал. 1953. Т. 32, вып. 5. С. 920–923.
60. Макеева А. П. Эмбриология рыб. Изд-во МГУ, 1992. 216 с.
61. Малеев В.П. Теоретические основы акклиматизации. Л.: Сельхозгиз, 1933. 160 с.
62. Мацевский Я., Земба Ю. Генетика и методы разведения животных. М.: Высш. шк., 1988. 448 с.
63. Михайлов В.Н. Разведение рыб с помощью гипофизарных инъекций. 2008. <http://www.aquafanat.com.ua/pages-view-24.html>
64. Монастырский Г.Н. О типах нерестовых популяций рыб // Зоологический журнал. 1949. Т. 28, вып. 6. С. 535–545.
65. Монастырский Г.Н. О типах нерестов популяций у рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 295–306.
66. Новосадова А.В. Морфологические нарушения в раннем онтогенезе осетровых рыб у потомства культивируемых производителей: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: на правах рукописи. 2012. 24 с
67. Олифан В.И. Влияние солености на ранние стадии развития азовского леща // Зоологический журнал. 1940. Т. 19, вып. 1.
68. Осетровые и проблемы осетрового хозяйства: сб., посвящ. науч. деятельности проф. Н.Л. Гербильского / под ред. Ю.Ю. Марти, И.А. Баранниковой. М., 1972. 303 с.
69. Османов С.О. О гибели атеринки в Аральском море // Вестник Каракалпакского филиала АН УзССР, 1961.
70. Персов Г.М. Дифференциация пола у рыб. Л., 1975. 145 с.
71. Пильщиков В.В. Об акклиматизации судака в оз. Ханка // Рыбное хозяйство. 1980. № 3. С. 31–32.
72. Поленов А.Л. Гипоталамическая нейросекретия. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1968. 159 с.
73. Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод / отв. ред. Г.Г. Винберг. Минск, 1973. 192 с.
74. Расс Т.О. Ступени онтогенеза костистых рыб (*Teleostei*) // Зоологический журнал. 1946. Т. 26. С. 121–137.

75. Расс Т.С. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. М.: Наука, 1965. 107 с.
76. Саат Т.В., Юронен Э.И. Изменения ядра спермия при оплодотворении у бисексуальной и гиногенетической форм серебряного карася // Онтогенез. 1985. Т. 16, № 5. С. 492–496.
77. Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Главрыбвод, 1968. 47 с.
78. Научная библиотека диссертаций и авторефератов disserCat <http://www.dissercat.com/content/kanalny-i-som-ictalurus-punctatus-raf-kak-obekt-akklimatizatsii-na-primere-vodoema-okhladitel#ixzz5Fi3LcEtm>
79. Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 335 с.
80. Смирнова К.В. Влияние акклиматизации на паразитофауну рыб // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе, 1972. С. 267–269.
81. Советский энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1983. 497 с.
82. Станчинский В.В. Теоретические основы акклиматизации животных // Тр. Ин-та сельскохозяйственной гибридизации и акклиматизации животных в Аскании Нова. 1933. Т. 1.
83. Соин С.Г. Новая классификация строения зрелых яиц рыб по соотношению количества желтка и ооплазмы // Онтогенез. 1981. Т. 12, № 1. С. 21–26.
84. Соин С.Г., Черняев Ж.А. О развитии перибластического синуса у эмбрионов лососевидных и некоторых других костистых рыб // Докл. АН СССР. 1961. Т. 137, № 5. С. 1249–1252.
85. Суворов Е.К. Основы ихтиологии. Л.; М.: Советская наука, 1948. 580 с.
86. Танасийчук П.П. Лещ Северного Каспия (распределение, изменение возрастного состава, влияние промысла на состав популяции) // Тр. КаспНИРО. 1959. Т. 15. С. 3–38.
87. Теоретические основы рыбоводства / отв. ред. Г.В. Никольский. М., 1965. 245 с.
88. Турдаков А.Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе: Илим, 1972. 285 с.
89. Тыхеев А.А. Морфология гонад самок разных видов рыб в Истоминском сору бассейна озера Байкал: дис. ... канд. ветеринар. наук. Улан-Уде, 2016. 169 с.

90. Тюриков В.М., Илясов Ю.И., Боброва Ю.П. Рекомендации по оценке значений количественных признаков селекционных достижений в аквакультуре // Рыбное хозяйство. 2006. № 4. 61 с.
91. Христофоров О.Л. Особенности строения и гистофизиологии гипофиза сайки (*Boreogadus saida* Lep.) Баренцева моря в годовом цикле // Тр. ВНИРО. Т. 130. 1978. С. 46-60.
92. Чан Май Тхиен. Влияние инбридинга на тилипию (*Tilapia mossambica* Peters) // Генетика. 1971. № 7, 10. С. 38-45.
93. Черномашенцев А.И., Мильштейн В.В. Рыбоводство. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 272 с.
94. Чмилевский Д.А. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях. СПб.: Изд-во СПб ун-та, 2017. 156 с.
95. Шварц С.С. Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // Тр. Уральского филиала института биологии АН СССР. 1959. Вып. 18. С. 3-22.
96. Шварц С.С. Эколого-физиологические основы процесса акклиматизации // Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата, 1963. С. 33-34.
97. Шкорбатов Г.Л. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1973. 200 с.
98. Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л., 1975. 172 с.
99. Ashwood-Smith, M.J. Lethal and chromosomal effect of freezing, thawing, storage time, and x-irradiation on mammalian cells preserved at -196°C in dimethyl sulfoxide / M.J. Ashwood-Smith, G.B. Friedmann // Cryobiology. 1979. № 16. P. 132-140.
100. Barbour, M.T., J. Gerritsen, B.D. Snyder, J.B. Stribling. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates, and fish, second edition. EPA 841-B-99-002. Office of Water, U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C., 1999.
101. Chaudhuri H. 1976, Use of hormones in induced spawning carps. J. Fish. Res. Board Can., 33. 1940. P. 7.
102. Chevassus B., Hybridization in salmonids: results and perspectives // Aquaculture. № 17. 1979. P. 113-128
103. De-Candolle Alph. Geographie botanique raisonnee. Paris, 1855. Vol. 1-2.

104. De-Candolle Alph. L'origine des plantes cultive'es. Paris, 1882.
105. Donaldson L.R. Selective breeding of salmonid fishes. World Aquaculture Society. V. r, Issue 1-4, March 1971. P. 75-83
106. Graybill J. R., Horton H. F. Limited fertilizaation of steel-head trout eggs with crio-preserved sperm. J. Fish. Res. Board Can. 1969. Vol. 26, №. 5. P. 1400-1404.
107. Harder W. Anatomie der Fische//Handbuch der Binnen-fischerei Mitteleuropas. Stuttgart, 1964. 308 p
108. Hershberger William K. Directed and «Inadvertent» Genetic Selection in Salmonid Culture. Salmon Production, Management, and Allocation: Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, 1988. P. 177-185.
109. Horton H.F., Graybill J.R., Wu F.S.H. Cryogenic preservation of viable fish sperm. Contract Completion Rep., Dep. Fish. Wildl, Oregon State Univ., Corvallis, Oregon, 1967. 93 p.
110. Humboldt A. Ideen zu einer Geographie der Pflazen. Berlin. 1807.
111. Idler D.R., Bazar L.S., Huang S.I. Fish gondado-tropin(s) ItQ 'Evidence for more than one gonadotropin in chum salmon pituitary glands. Endocrine Res. Communs, 1975. Vol. 2. P. 237-249.
112. Kolkwitz R., Marsson M. Ekologie der pflanzlichen Sapro-bien / R. Kolkwitz // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 908. Bd 22. P. 505-519.
113. Kudo S. Sperm penetration and the formation of a fertilization cone in the common carp egg // Develop., Growth and Differ. 1980. Vol. 22, № 3. P. 403-414.
114. Lovelock, J. E., Bishop. Prevention of freezing damage to living cells by dimethyl sulfoxide. Nature 183. 1959. P. 291-298.
115. Mayr H. Walbau auf naturgesenuchtlicher Grundlage, 2, Aufl. Berlin. 1925.
116. McNeil W., Bailey J. Salmon Ranchers manual // National Marine Fisheries Service. Seeattle, Washington. 96 p.
117. Mitchum, D.H. Study of the preservation of fish sperm by freezing. Wyo. Game Fish. Comm. Completion Rep. FW-3-R-10. 1963. P. 33-37.
118. Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia. – «Journ. Fish. Res. Board Canada», 1953, V. 9. № 9. P. 450-491.

119. Ott A. G., Horton H.F., Fertilization of chinook and coho salmon eggs with cryopreserved sperm. J. Fish. Res. Board Can. 1971. № 28. P.745-748
120. Pavari A. Studio preliminare sulla coltura die specie forestali esotiche in Italia, I-II, 1916, Firenze.
121. Payne R.H., Child A. R., Forrest A. The existence of natural hybrids between the European trout and the Atlantic salmon. J. Fish Biol. 1972. № 2. P. 233-236.
122. Pickford G.E., Atz J.W.. The physiology of the pituitary gland of fishes. – New York Zool.Soc. ITew York. 1957. P. 613.
123. Quartrefages, A.De. Recherches sur la vitalité des spermatozoides de quelques poisons deau douce. Ann. Sci. Nat. 1853. № 19. P. 341-369.
124. Smith, A.U., Polge. Storage of bull spermatozoa at low temperatures. Vet. Rec. 1950. № 62. P. 115-116.
125. Suzuki R., Fukuda Y. Sexual maturity of F₁ hybrids among salmonid fishes. Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., 1973. № 23, № 2. P. 57-74.
126. Eric P/ Van den Berghe and Mart R/ Gross/ Behaviorial Ecology Resea.
127. Тарао Т., Хаясинака Н. Сакэ-масу дзокугёруй-но кодзацусикен-ни цуйтэ. Sci. Rep. Hokkaido fish hatchery. 1961. P. 51-62.
128. Vshivkova T.S. The longitudinal distribution of Trichoptera in a salmonriverofSouth Primorye// Proceeding VI International Symposium on Trichoptera, Lodz-Zakopane (Poland). Adam Mickiewicz Univ. Press. 1991. P. 41-51.
129. Woodiwiss, F. S. The biological system of stream classification used by Trent River Board // Chemistry and Industry. 1964. Vol. 11. P. 443–447.
130. Yamano Keisuke, Kasabara Noboru, Yamaha Etsuro, Yamazaki Fumio/ Cryopreservation of masu salmon sperm by the pellet method. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1990. № 41(4). P. 149-154.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА	5
Глава 2. ВНУТРИВИДОВАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ.....	13
Глава 3. АДАПТАЦИИ, СВЯЗАННЫЕ С РАЗМНОЖЕНИЕМ	21
3.1. Типы нерестовых популяций и их роль в воспроизвод- стве рыбных запасов.....	21
3.2. Теория экологических групп рыб.....	24
3.3. Теория этапности развития и ее значение в рыбоводстве	31
3.4. Теория критических периодов.....	36
Глава 4. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УПРАВЛЕНИЯ ПОЛОВЫМИ ЦИКЛАМИ РЫБ	42
4.1. Половые циклы рыб.....	42
4.2. Стадии зрелости половых желез (по Сакун и Буцкой).....	43
4.3. Осеменение, оплодотворение	61
4.4. Проблемы воспроизводства рыб	66
4.5. Экологический метод стимулирования созревания рыб.....	67
4.6. Предпосылки разработки физиологического метода стимулирования созревания половых продуктов	70
4.7. Гормональная регуляция репродуктивной функции рыб	71
4.8. Физиологический метод стимулирования созревания гонад.....	83
4.9. Роль нейросекреторной системы в раннем онтогенезе	90
4.10. Влияние воды повышенной солености на акселератов симы	93
4.11. Хранение спермы.....	96
4.12. Инкубация икры рыб	100
4.13. Нарушение гаметогенеза и полового цикла в связи с условиями размножения	102
4.14. Методы задержки полового созревания рыб. Экологи- физиологический метод управления половыми циклами рыб	106
Глава 5. ВОДА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РЫБ.....	111
5.1. Плотность воды.....	112
5.2. Свойства воды при замерзании	115
5.3. Свойства воды при испарении.....	117
5.4. Стратификация воды в водоеме	118

5.5. Химический состав природных вод	124
5.6. Оценка качества воды	127
5.7. Биологические методы оценки качества водных объектов	134
Глава 6. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РЫБОВОДНЫХ ВОДОЕМОВ	138
6.1. Солнечная радиация – источник продуктивности водо- емов	138
6.2. Фотосинтетическая деятельность в водоеме	141
6.3. Первичная продукция как фактор обеспечения рыбо- продуктивности	148
Глава 7. СЕЛЕКЦИЯ И ГИБРИДИЗАЦИЯ РЫБ	156
7.1. Индивидуальная изменчивость как источник селекции	157
7.2. Мутации как источник изменчивости	160
7.3. Естественный отбор – естественная селекция	164
7.4. Селекция на разных стадиях аквакультуры	165
7.5. Наследуемость признаков	168
7.6. Породы рыб	177
7.7. Гибридизация рыб	193
Глава 8. АККЛИМАТИЗАЦИЯ ВОДНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ	198
8.1. Сущность понятия «акклиматизация»	199
8.2. Фазы процесса акклиматизации переселенца	201
8.3. Типы акклиматизации	210
8.4. Формы целенаправленной акклиматизации	213
8.5. Методы акклиматизации	213
8.6. Способы интродукции	215
8.7. Оценка результатов акклиматизации	215
8.8. Правовые основы акклиматизации	217
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	221

Учебное издание

Бушуев Валерий Павлович

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РЫБОВОДСТВА

Учебное пособие

Редактор И.И. Левшенкова
Технический редактор И.Н. Горланова
Макет О.В. Нечипорук

Подписано в печать 13.03.2019. Формат 60х84/16.
Усл. печ. л. 13,48. Уч.-изд. л. 14,50. Заказ 0733. Тираж 50 экз.

Оригинал-макет подготовлен Издательско-полиграфическим
комплексом Дальневосточного государственного технического
рыбохозяйственного университета
690087, г. Владивосток, ул. Луговая, 52Б

Отпечатано в ООО «Типография «Африка»
690105, г. Владивосток, ул. Русская, 94А
e-mail: info@africa-print.ru