АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ИМ. Н. К. КОЛЬЦОВА

Т. А. Детлаф, А. С. Гинзбург,
О. И. Шмальгаузен

РАЗВИТИЕ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

Созревание яиц, оплодотворение, развитие зародышей и предличинок

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА
1981

УДК 639.3.03

Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Шмальгаузен О. И. **Развитие осетровых рыб.** (Созревание яиц, оплодотворение, развитие зародышей и предличинок). М.: Наука, 1981.

Книга содержит обзор современного состояния знаний о процессах созревания яиц, оплодотворения и развития зародышей и предличинок осетровых рыб. В ней суммированы результаты многолетних исследований авторов, а также литературные данные. Весь приводимый материал рассматривается под углом зрения практических задач осетроводства.

Для биологов широкого профиля, эмбриологов, ихтиологов, рыбоводов, практических работников рыбоводных заводов, а также для преподавателей, аспирантов и студентов ВУЗов и техникумов.

Табл. 3, ил. 65, библ. 15 с.

Ответственный редактор

доктор биологических наук

Г. М. Игнатьева

Д $\frac{21009-234}{055(02)-81}$ 783—81, кн. 2. 2001050100 © Издательство «Наука», 1981 г.

ВВЕДЕНИЕ

Осетровые — чрезвычайно ценные в промысловом отношении рыбы — представляют собой одну из наиболее древних групп костных рыб (Osteichthyes). Они широко распространены в северном полушарии выше 30-й параллели и в этой зоне встречаются повсеместно по побережью Атлантики, Тихого океана, Средиземного и Черного морей, а также в реках, озерах и внутренних морях. Плотность их распределения в этом огромном ареале очень неравномерна: во многих его частях они встречаются только в виде изолированных малочисленных популяций и значительную численность имеют лишь в немногих областях. Наибольшая концентрация осетровых существует в морях Понто-Каспийской впадины — Каспийском, Азовском и Черном. Каспий представляет собой уникальный водоем — в начале 1960-х годов он давал свыше 75% всего мирового улова осетровых и до 90% улова осетровых в СССР (Кожин, 1964).

Резкое сокращение численности осетровых во многих районах, а местами полное их исчезновение многими исследователями рассматривалось как признак того, что они являются реликтовой группой рыб, обреченной на вымирание в результате конкуренции с высшими рыбами (см. Magnin, 1959; Гербильский, 1962). Однако осетровые, хотя и являются древней группой костных рыб, прекрасно приспособлены к современным условиям существования и даже имеют большие преимущества по сравнению с костистыми рыбами. К этим преимуществам относятся: широкий диапазон нерестовых температур, более длительное сохранение выметанными в воду спермиями и яйцами способности к оплодотворению, приспособленность личинок против истощения при скате, ранняя эвригалинность молоди и широкий спектр ее питания, защищенность молоди от хищников жучками, экологическая пластичность — наличие туводных и проходных форм и многие другие. Снижение численности осетровых рыб во всем мире — результат деятельности человека: промысла на протяжении тысячелетий, а также, в наше время, зарегулирования стока рек и их загрязнения, массового истребления молоди осетровых в результате ее прилова в мелкоячеистые частиковые сети и др. (Гербильский, 1962; Марти, 1964).

Семейство осетровых Acipenseridae насчитывает четыре рода, содержащих 24 вида; 17 из них принадлежат к роду осетров (Acipenser), два — к роду белуг (Huso), два — к роду лопатоносов (Scaphirhynchus) и три — к роду лжелопатоносов (Pseudoscaphirhynchus). На территории Советского Союза из них обитает

13 видов (Берг, 1948). Это два вида, составляющие род Huso, наиболее крупные представители осетровых рыб: калуга Huso dauricus (Georgi) в бассейне Амура и Амурском лимане и белуга H. huso (L.) в Каспийском и Черном морях, откуда она выходит в реки. К роду Acipenser относятся осетры: русский осетр Acipenser güldenstädti Brandt, обитающий в Каспийском море, откуда для нереста входит в реки, и его подвиды — черноморско-азовский осетр A. güldenstädti colchicus V. Marti и в Каспийском море персидский осетр A. güldenstädti persicus Borodin (в последнее время некоторые исследователи возводят его в ранг самостоятельного вида A. persicus Borodin — см. Лукьяненко и др., 1974, Артюхин, 1979); сибирский осетр A. baeri Brandt — в реках Сибири, начиная с Оби и вплоть до Колымы, и его подвид — якутский, или стерлядевидный осетр A. baeri chatys Drjagin, обитающий в бассейнах Лены и Колымы; амурский осетр A. schrencki Brandt — в бассейне Амура; балтийский или атлантический осетр A. sturio L. — в Балтийском и Черном морях и их бассейнах; сахалинский осетр A. medirostris Ayres — в Охотском и Японском морях. К тому же роду принадлежат и севрюга A. stellatus Pallas, обитающая в Каспийском, Азовском и Черном морях и их бассейнах; шип A. nudiventris Lovetzky — в Черном, Каспийском, Аральском морях и их бассейнах; стерлядь A. ruthenus L. в реках бассейнов Черного и Каспийского морей, в бассейнах Ладожского и Онежского озер, в Северной Двине, Оби и Енисее. Имеются еще три вида, относящиеся к роду лжелопатоносов, которые обитают в бассейне Аральского моря: большой амударьинский лопатонос Pseudoscaphirhynchus kaufmanni (Bogdanow), а также редко встречающиеся малый амударьинский лопатонос P. hermanni (Kessler) и сырдарьинский лопатонос P. fedtschenkoi (Kessler).

За рубежом численность подавляющего большинства видов осетровых невелика. Согласно данным, приводимым французским ихтиологом Маньеном (Magnin, 1957), в Средиземном и Адриатическом морях в последнее время осетровые практически исчезли и лишь изредка встречаются единичные экземпляры A. sturio, A. nacarii Bonaparte и H. huso. На Атлантическом побережье Европы встречается только A. sturio. Из Черного моря в Дунай заходят белуга, черноморско-азовский осетр, севрюга и шип; в Дунае водится также стерлядь. В южной части Каспия обитают белуга, персидский осетр, севрюга и шип, заходящие для нереста в реки южного побережья Каспийского моря.

В Америке имеется пять видов осетров: на Тихоокеанском побережье — сахалинский осетр A. medirostris и белый осетр A. transmontanus Richardson, на Атлантическом — черный осетр A. oxyrhynchus Mitchill, коротконосый осетр A. brevirostris Le Sueur и в пресных водах — озерный осетр A. fulvescens Rafinesque, а также два вида скафиринхов, лопатонос Scaphirhynchus platorhynchus Rafinesque и бледный осетр S. album Forbes-Richardson.

Наконец, на Азиатском побережье Тихого океана встречаются представители пяти видов осетров: A. medirostris, в Китае — единичные экземпляры A. sinensis Gray и A. dabryanus Dumeril и в Японии — еще более редкие A. micadoi Hilgendorf и A. kikuchii Jordan et Snyder.

Бо́льшая часть мировых уловов осетровых рыб приходится на СССР (90,5% в 1975 г.). Основу промысла в нашей стране составляют русский осетр (и его подвиды), севрюга и белуга. Кроме того, объектами промысла являются сибирский осетр, шип, калуга и стерлядь [1].

За рубежом больше всего осетровых добывает Иран (в Южном Каспии) — 5,5% мировых уловов. В Европе осетровых (в небольших количествах) вылавливают в Румынии, Болгарии и Португалии. В Северной Америке (Кожин, 1964) объектами промысла являются атлантический, сахалинский, белый, озерный осетры и лопатонос.

Осетровые рыбы делятся на проходных (живущих в море и заходящих в реки для нереста), полупроходных (которые большую часть жизни проводят в реке и совершают миграции в предустьевое пространство, но не выходят в открытое море) и жилых (туводных), проводящих всю жизнь в реке. У некоторых видов, как, например, у сибирского осетра и стерляди, имеется как полупроходная, так и туводная форма.

В настоящее время в нашей стране сток большинства рек, в которых происходило размножение осетровых рыб, зарегулирован, и осетровые лишились большей части естественных нерестилищ. В связи с этим для сохранения многообразия видов осетровых и поддержания численности этих видов первостепенное значение имеет их искусственное разведение. Поскольку наблюдающееся снижение численности осетровых не является следствием недостаточной приспособленности или конкурентных отношений с костистыми рыбами, задача восстановления их запасов путем заводского разведения разных видов осетровых и заселения водоемов в пределах их ареала представляется вполне реальной. Научные основы заводского разведения осетровых рыб были заложены многолетними исследованиями Николая Львовича Гербильского и его учеников. Ими был разработан метод гипофизарных инъекций для стимуляции созревания производителей осетровых рыб. Применение этого метода позволило получать в массовом количестве пригодную для рыбоводства икру от самок, отловленных в преднерестовом состоянии. Без такого метода заводское разведение осетровых рыб было бы невозможным.

Современное состояние осетроводства характеризуется значительным расширением заводского воспроизводства осетровых и совершенствованием его биотехники. В разработку биотехники большой вклад внес Петр Сергеевич Ющенко, талантливый изобретатель и энтузиаст заводского осетроводства. Им были созда-

---

[1] По данным ЦНИОРХ.

ны первые садки для выдерживания производителей и несколько моделей инкубационных аппаратов. Аппараты П. С. Ющенко выдержали испытание временем и до сих пор с успехом работают на осетровых рыбоводных заводах (см. 5.1).

Наряду с большими успехами осетроводства необходимо отметить, что в последние годы возникли значительные трудности в получении пригодных для рыбоводства производителей: число самок, не отвечающих на действие гонадотропных гормонов гипофиза созреванием, резко увеличилось. Вследствие зарегулирования стока рек и изменения их гидрологического режима изменились миграционное поведение осетровых рыб, динамика хода этих рыб и структура их популяций, а также физиологическое состояние производителей (Баранникова, 1979). В настоящее время перед осетроводами встали новые задачи, над решением которых работает большой круг научных работников и рыбоводов-практиков. К этим задачам относятся: разработка способов рыбоводного освоения всего видового и популяционного многообразия осетровых рыб, обитающих в наших водоемах, изыскание способов прижизненной оценки состояния зрелости их гонад и отбора производителей, а также устранение потерь икры, зародышей, предличинок, личинок и мальков. Остро стоит проблема чистой воды, так как загрязнение воды нефтью и недостаточно хорошо очищенными сточными водами ухудшает состояние производителей и периодически вызывает на заводах массовую гибель предличинок. Очень важной задачей является также сохранение естественного нереста, мелиорация сохранившихся и строительство искусственных нерестилищ.

Эффективность заводского воспроизводства в настоящее время не может вызывать сомнений: начался заход из Каспия в Волгу и Урал белуг из поколений тех лет, когда их естественные нерестилища уже были утрачены, т. е. белуг, выращенных на рыбоводных заводах: отмечено резкое увеличение концентрации молоди белуги в Северном Каспии. Запасы осетровых в Азовском море увеличились также за счет заводского воспроизводства, поскольку естественный нерест на Дону почти отсутствует.

Осетровые рыбоводные заводы ежегодно выпускают более 100 млн. подрощенной молоди белуги, осетра, севрюги и шипа. По данным Главрыбвода Министерства рыбного хозяйства СССР, на январь 1980 г. в стране работает 20 осетровых рыбоводных заводов (семь на Волге, три на Дону, четыре на Кубани, три на Куре, один на р. Урал и два в Сибири). Кроме того, четыре завода строятся: на Волге (у водоотделителя), на Тереке, Рионе и на озере Байкал; планируется строительство еще трех заводов на реках Сулак, Урал и Днепр. Большинство осетровых заводов расположено в устьях рек или у плотин, а в Сибири — по руслу рек. Они обеспечивают все звенья рыбоводного процесса — работу с производителями, осеменение и инкубацию икры, подращивание предличинок, выращивание молоди в прудах, учет и размещение молоди, а также разведение живых кормов. На многих заводах

разводят три вида осетровых, на некоторых — два. Для выдерживания производителей на заводах имеются отсадочные хозяйства, а на трех заводах — терморегулируемые цеха Б. Н. Казанского для длительного содержания производителей. Эти сооружения позволяют выдерживать рыб до перехода их в завершенную IV стадию зрелости (см. Трусов, 1964а), т. е. до состояния, когда они приобретают способность реагировать на гипофизарную инъекцию созреванием, а также задерживать их в этом состоянии при низких температурах в течение двух-трех месяцев и таким образом удлинить период, в течение которого их можно использовать для рыбоводства (Казанский, 1963; Казанский, Молодцов, 1974).

Одной из основных задач сейчас является рыбоводное освоение разных биологических групп осетровых. Различают следующие группы. Русский осетр представлен ранней яровой формой (Волга, Урал, Кубань, Дон), озимой летнего хода (Волга, Урал) и озимой осеннего хода (Волга, Урал, Дон); персидский осетр — ранней яровой (Кура, Сефидруд), поздней яровой (Кура, Волга, Урал), яровой осеннего хода (Кура, Сефидруд) и озимой летнего хода (Кура); белуга — ранней яровой (в Волгу и Дон она идет еще подо льдом, а в Урале имеет более растянутый ход) и озимой (Волга, Урал); севрюга — яровой весенне-летнего хода (в Волге непрерывный и смешанный ход, а в Дон и Кубань яровые севрюги летнего хода заходят, по-видимому, отдельно от севрюг весеннего хода) и озимой (Кубань, Дон, Волга, Кура).

Для научного обоснования рыбоводных мероприятий необходимо изучение механизмов гормональной регуляции перехода рыб из преднерестового состояния в нерестовое, закономерностей созревания ооцитов, оплодотворения, развития зародышей и предличинок, а также источников отхода и причин возникновения различных аномалий в периоды зародышевого и предличиночного развития. В предлагаемой книге излагается современное состояние наших знаний по этим вопросам под углом зрения практических задач осетроводства. В ней суммированы результаты многолетних исследований авторов и коллектива сотрудников Лаборатории экспериментальной эмбриологии им. Д. П. Филатова Института биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, а также соответствующие данные по литературным источникам.

Следует подчеркнуть, что строение зародышей и предличинок разных видов осетровых рыб весьма сходно. Поэтому стадии развития у них могут быть охарактеризованы суммой признаков, общих для изученных авторами видов — осетра, севрюги и белуги.

Ранее в зародышевом развитии осетровых рыб было выделено 35 последовательных стадий, иллюстрированных фотографиями зародышей севрюги и для сравнения фотографиями отдельных стадий развития зародышей осетра и белуги (Детлаф, Гинзбург, 1954). В настоящей книге описание тех же стадий развития дано на примере черноморско-азовского осетра; оно иллюстрировано серией рисунков, выполненных А. С. Гинзбург и Е. Н. Смирновой

н опубликованных ранее (частично — Детлаф и др., 1963; Гинзбург, Детлаф, 1955, 1969; полностью — Гинзбург, Детлаф, 1975). В предлагаемой книге описание зародышевого развития дается преимущественно по внешним признакам. Ряд дополнительных сведений о внутреннем строении зародышей осетровых рыб содержится в книге Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург (1954), к которой мы и отсылаем читателя. Там же рассмотрены литературные данные, характеризующие осетровое хозяйство в период до зарегулирования рек, что позволяет сравнить его состояние в еще не очень далеком прошлом и в настоящее время.

В развитии предличинок осетровых рыб было выделено 10 стадий, описанных ранее для зародышей белуги и проиллюстрированных фотографиями (Шмальгаузен, 1968). В этой книге описание развития предличинок, так же как и зародышей, дано на примере черноморско-азовского осетра и сопровождается рисунками, выполненными О. И. Шмальгаузен (1975); кроме того, для сравнения даются ранее не публиковавшиеся рисунки последовательных стадий развития предличинок белуги.

В конце книги имеется девять приложений, содержащих конкретные рекомендации для практического использования на осетровых рыбоводных заводах.

В заключение необходимо сказать о том, что авторы собирали материал и проводили экспериментальную работу, начиная с 1949 г., на различных рыбоводных пунктах и осетровых рыбоводных заводах: в течение многих лет на Дону (в хуторе Рогожкино и на Рогожкинском осетровом рыбоводном заводе) и на Волге (на Волгоградском и Икрянинском осетровых рыбоводных заводах и на базе Саратовского отделения ВНИРО), а в отдельные годы — на Кубани (в Кадушкине), Каме (в Рыбной Слободе) и Куре (в Мингечауре, на Куринском экспериментальном и Усть-Куринском осетровых рыбоводных заводах). Исследования проводились при постоянной помощи сотрудников Главрыбвода и его отделений и при активном содействии работников рыбоводных предприятий, за что всем им авторы выражают глубокую благодарность.

1. СОЗРЕВАНИЕ ООЦИТОВ И ОВУЛЯЦИЯ

1.1. Созревание яиц у осетровых рыб в природе и при заводском воспроизводстве

Самки проходных видов осетровых заходят из моря в реки с еще незрелыми половыми клетками. Яйцеклетки (ооциты) у них находятся в яичниках (ястыках). В условиях незарегулированного стока рек часть рыб — такие, как яровые белуга, русский и персидский осетры, севрюга — заходят в реку с гонадами в завершенной IV стадии зрелости; в их яичниках заключены крупные ооциты, закончившие свой рост. Эти самки нерестятся в том же году. Другие рыбы заходят в реки с гонадами в III—IV и в незавершенной IV стадиях зрелости, залегают в ямы, в которых проводят несколько месяцев, и нерестятся лишь в следующем году; к ним относится, например, озимый волжский осетр летнего хода и озимые белуга и севрюга.

Осетровые, гонады которых достигли завершенной IV стадии зрелости, двигаются к нерестилищам, где и происходит созревание ооцитов. В присутствии текучих самцов у самок происходит овуляция ооцитов (ооциты освобождаются от фолликулярной оболочки), и самка выметывает икру в воду.

Процесс перехода рыбы в нерестное состояние можно представить себе следующим образом (рис. 1): благоприятные внешние условия (температура, течение, галечное дно и др.) действуют через органы чувств на центральную нервную систему рыбы — на область гипоталамуса, который в свою очередь стимулирует клетки гипофиза — железы внутренней секреции, лежащей в основании мозга — к выделению в кровь гонадотропных гормонов. Эти гормоны играют важную роль в размножении рыб (Гербильский, 1941); они стимулируют созревание ооцитов и их овуляцию. Овулировавшие способные к оплодотворению ооциты называют яйцами. Самка выметывает яйца в воду по мере того, как они овулируют, небольшими порциями, и поэтому выметывание всей созревшей икры продолжается довольно долго. Одновременно самцы выбрасывают в воду сперму. Нерест происходит при условиях, благоприятных как для созревания икры, так и для ее последующего развития.

При искусственном разведении осетровых рыб созревание ооцитов и овуляция осуществляются, как и при естественном нересте, под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза. По сравнению с естественным созреванием разница состоит в том, что увеличение концентрации гормона гипофиза в крови самки происходит не под влиянием нерестовых условий, стимулирующих вы-

Рис. 1. Схема процессов, приводящих к созреванию ооцитов осетровых рыб (Гинзбург, Детлаф, 1969)

А — экологические условия на нерестилище; *Б* — мозг осетровой рыбы, реагирующий на нерестовые условия секрецией гормона гипофиза в кровь; *В* — ооцит из яичника на IV завершенной стадии зрелости; *Г* — овулировавший ооцит (зрелое яйцо); *г.* — гипофиз; *гип.* — гипоталамус; *з.п.* — зародышевый пузырек; *м.II* — метафаза II; *ф.о.* — фолликулярная оболочка

деление гормона из собственного гипофиза самки, а в результате введения ей суспензии гипофизов, взятых от других рыб. Это отличие очень существенно. Оно означает, что в условиях заводского воспроизводства рыбовод сам должен обеспечить оптимальные условия для созревания ооцитов в теле самки. Чтобы выполнить эту задачу рыбоводу необходимо знать условия перехода яичников в завершенную IV стадию зрелости, основные закономерности процесса созревания ооцитов и его зависимость от внешних условий.

1.2. Изменения ооцитов в процессе созревания

В процессе созревания ядро ооцита и его цитоплазма претерпевают глубокие изменения, на которых мы остановимся ниже. В норме созревание ооцитов происходит в яичнике самки, однако в эксперименте этот процесс может идти и в физиологическом солевом растворе (растворе Рингера), содержащем гормоны; это значительно расширяет возможности изучения закономерностей процесса созревания ооцитов.

Строение ооцита дефинитивного размера. В яичнике, достигшем IV стадии зрелости (рис. 2), имеются крупные пигментированные ооциты дефинитивного размера; кроме них простым глазом различимы мелкие непигментированные полупрозрачные ооциты, находящиеся на начальных стадиях роста — вторая генерация ооцитов, которые начнут интенсивно расти после выметывания

ооцитов первой генерации и будут выметаны при следующем нересте.

Каждый ооцит одет тонкой фолликулярной оболочкой, состоящей из прилегающего к его поверхности слоя клеток фолликулярного эпителия и соединительнотканного слоя (теки), в котором проходят кровеносные сосуды. Ооцит, одетый фолликулярной оболочкой, называется фолликулом. Фолликул на стороне, обращенной в полость тела, покрыт перитонеальным эпителием.

Сам ооцит представляет собой (рис. 3) крупную клетку, цитоплазма которой содержит большое количество запасных питательных веществ, используемых в процессе зародышевого развития. Ооцит обладает четко выраженным полярным строением: вегетативная часть его заполнена зернами желтка и капельками жира, тогда как в анимальной части содержится основная масса цитоплазмы, заключающая—в значительно меньшей концентрации — только мелкие желточные зерна и липидные включения небольшого размера. У поверхности ооцита в цитоплазме располагается слой небольших телец, называемых кортикальными гранулами, глубже лежат более мелкие пигментные гранулы.

Ядро ооцита смещено в анимальную область, причем его положение позволяет судить о том, достигли ли гонады IV завершенной стадии зрелости, на которой фолликулы приобретают способность реагировать на воздействие гормона гипофиза созреванием. При переходе гонад от IV незавершенной к IV завершенной стадии зрелости ядро в ооцитах смещается в направлении анимального полюса и оказывается полностью или почти полностью окруженным мелкозернистым желтком анимальной области (Трусов, 1964а, б, 1975; Казанский и др., 1978; см. рис. 3 и Приложение I).

Ядро представляет собой крупный пузырек овальной формы. В ооцитах периода большого роста и дефинитивного размера у осетровых рыб, так же как и у большинства других животных, ядро по размерам во много раз превосходит ядра соматических клеток и имеет своеобразное строение; его на этих стадиях принято называть «зародышевым пузырьком» — так 150 лет тому назад назвал ядро ооцита Я. Э. Пуркинье.

Зародышевый пузырек заполнен ядерным соком (кариоплазмой), в котором взвешено небольшое плотное тельце, заключающее хромосомы,— кариосфера. На этой стадии ооцит содержит двойное (диплоидное) число хромосом, объединенных в тетрады, состоящие из двух временно соединившихся (конъюгировавших) гомологичных хромосом отцовского и материнского геномов, каждая из которых, в свою очередь, подразделяется на две сестринские хроматиды. В таком состоянии хромосомный аппарат сохраняется до перехода ооцита к созреванию. В кариоплазме зародышевого пузырька имеются многочисленные интенсивно красящиеся ядрышки. Они располагаются ближе к ядерной оболочке в той части ядра, которая обращена к вегетативному полюсу. Ядерная оболочка здесь образует множество выпячиваний; в

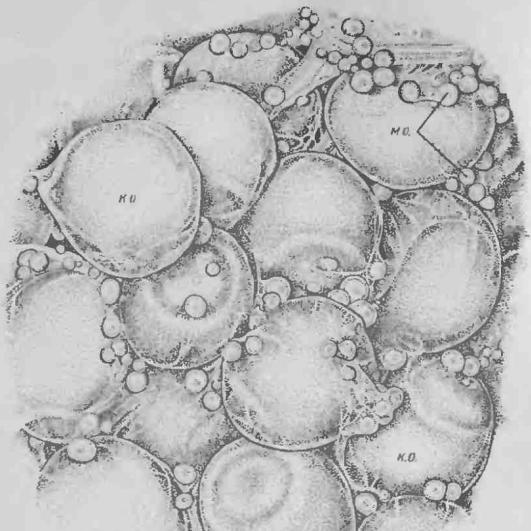


Рис. 2. Участок яичника севрюги в IV стадии зрелости (Детлаф, Гинзбург, 1954)

к.о. — крупные, завершившие рост ооциты в фолликулах; *м.о.* — мелкие ооциты в начале периода роста

этой области в цитоплазму просачивается небольшое количество кариоплазмы, которая не растекается и на срезах ооцита выглядит как прилежащая к ядру серповидная лакуна, заполненная лишенным желточных включений материалом (см. рис. 5, *А*).

Под фолликулярным эпителием ооцит одет яйцевыми оболочками — двумя желточными и студенистой. Последняя является продуктом секреции клеток фолликулярного эпителия и на этой стадии еще непосредственно связана с ним. Над зародышевым пузырьком, в центре анимальной области ооцита, в яйцевых оболочках имеются каналы, занятые выростами нескольких крупных фолликулярных клеток; это будущие микропилярные каналы (рис. 4).

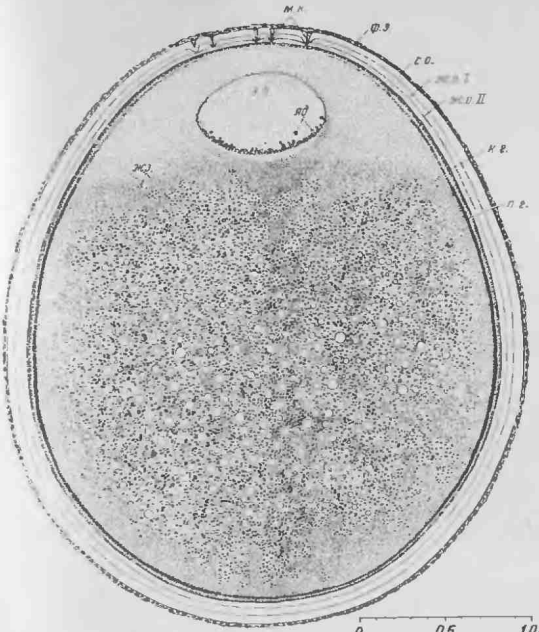


Рис. 3. Ооцит, завершивший рост (разрез по анимально-вегетативной оси) (Гинзбург, Детлаф, 1969)

ж.з. — 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 канальцы; *п.г.* — пигментные гранулы; *с.о.* — студенистая оболочка; *ф.э.* — фолликулярный эпителий; *яд.* — ядрышки

Изменения ооцитов при их созревании в теле самки (in vivo). Для того чтобы изучить изменения ооцитов, из яичника через определенные интервалы времени извлекали фолликулы (с помощью щупа или через разрез в стенке тела), фиксировали их и исследовали на гистологических препаратах (Вотинов, 1947; Казанский, 1975а, 1962; Детлаф, Давыдова — см. Dettlaff, Skoblina, 1969; Детлаф, 1977а). В опытах Т. А. Детлаф и С. И. Давыдовой фолликулы, параллельно с фиксацией, помещали в раствор Рингера для холоднокровных и изучали их способность развиваться вне тела самки. С помощью таких опытов было выяснено, что

при созревании ооцитов осетровых рыб, так же как и амфибий (Tchou-Su, Wang Yu-lan, 1958), можно выделить два периода — гормонозависимый и гормононезависимый, или период инерции созревания. Ооциты, перенесенные в течение гормонозависимого периода в раствор Рингера без гормонов, не созревают. Начиная с определенного момента, когда ооциты вступили в гормононезависимый период, извлечение их из тела самки уже не прерывает процесса созревания, который завершается в солевом растворе. Такие созревшие вне организма ооциты после перенесения в воду могут быть оплодотворены; они нормально развиваются и дают жизнеспособных предличинок, которые переходят на активное питание (Детлаф, 1970а).

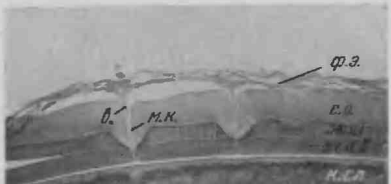


Рис. 4. Разрез через анимальную область ооцита осетра (микрофотография Н. Е. Песерицди)

в. — вырост замыкающей клетки фолликулярного эпителия; *ж.о.I* — наружная желточная оболочка; *ж.о.II* — внутренняя желточная оболочка; *к.с.л.* — кортикальный слой ооцита; *м.к.* — микропилярный канал, занятый выростом замыкающей клетки; *с.о.* — студенистая оболочка; *ф.э.* — фолликулярный эпителий

Продолжительность гормонозависимого периода может сильно различаться в зависимости от исходного состояния самок. В опытах Детлаф и Давыдовой у самок с гонадами на IV завершенной стадии зрелости гормонозависимый период занимал около трети всего периода созревания, т. е. периода от инъекции самке суспензии гипофизов до овуляции ооцитов и взятия икры. К концу гормонозависимого периода ооцит приобретает инерцию созревания, но строение его еще мало изменяется (сравни рис. 5, *А* и 5, *Б*): зародышевый пузырек смещается немного ближе к поверхности анимальной области, и в нем исчезают ядрышки. Через выпячивания ядерной оболочки зародышевого пузырька на стороне, обращенной к вегетативному полюсу, в цитоплазму переходит больше кариоплазмы, однако размеры зародышевого пузырька еще заметно не уменьшаются.

К концу первой половины периода созревания зародышевый пузырек почти вплотную подходит к поверхности ооцита (рис. 5, *В*), а затем, в течение очень короткого времени, оболочка его разрушается и все содержимое — кариоплазма и хромосомы — переходит в цитоплазму (рис. 6, *А*). В период разрушения ядерной оболочки (рис. 5, *Г*) в одном участке яичника по соседству имеются одновременно ооциты с большим зародышевым пу-

зырьком и ооцнты с резко уменьшенным пузырьком или с участками спавшейся еще почти не разрушенной оболочки, рядом с которой лежат выпавшие в цитоплазму хромосомы.

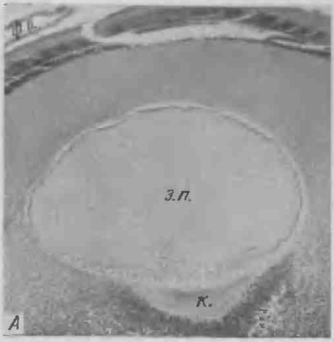
По мере разрушения оболочки зародышевого пузырька кариоплазма постепенно распределяется в цитоплазме анимальной области ооцита и образует в ней густую сеть лакуи (рис. 5, *Г*, *Д*). В это время свойства ооцита резко изменяются: поверхностный слой цитоплазмы приобретает сократимость, а во внутренних ее частях появляются звезды (цитастеры).

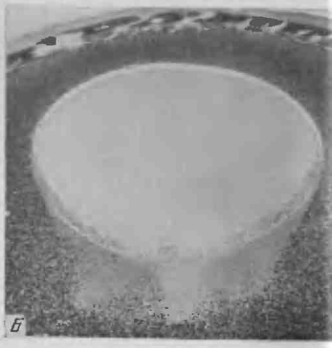
Если необходимо быстро оценить, насколько далеко зашел процесс созревания ооцитов, а именно, произошло ли у них уже разрушение зародышевого пузырька, то для этого можно применить очень простой прием: достаточно бросить ооцит в кипящую воду на 1—2 мин и затем разрезать его лезвием безопасной бритвы пополам вдоль анимально-вегетативной оси; если зародышевый пузырек еще не разрушен, то он будет хорошо различим даже невооруженным глазом, без лупы.

Во второй половине периода созревания в ооците можно наблюдать быстро следующие друг за другом фазы мейоза — процесса, имеющего важнейшее биологическое значение, так как он приводит к редукции (уменьшению вдвое) числа хромосом в яйцеклетке. Большая часть мейоза протекает в то время, когда ооцит находится еще в яичнике, но завершается он у осетровых рыб, как и у других позвоночных животных, только после оплодотворения яйца.

В цитоплазме ооцита формируется и перемещается к поверхности веретено I деления созревания (рис. 6, *А—В*). Сначала хромосомы (тетрады) на нем распределены беспорядочно (прометафаза I деления созревания), затем они располагаются в экваториальной плоскости веретена и образуют метафазную пластинку (рис. 6, *В*). Вслед за этим веретено начинает удлиняться, а пары хроматид из каждой тетрады расходятся к разным полюсам веретена (анафаза, рис. 6, *Г*). Когда они достигают противоположных полюсов веретена (телофаза), периферическая группа хромосом вместе с небольшим количеством цитоплазмы отделяется от ооцита (рис. 6, *Д*) и образует первое полярное тельце. Оставшаяся в ооците группа хромосом без задержки переходит ко II делению созревания, которое достигает метафазы II (рис. 6, *Е*). На этой стадии деление ядра останавливается (блокируется), и ооцит овулирует. После овуляции он представляет собой зрелое, способное к оплодотворению яйцо.

На рис. 5 и 6 представлены разрезы через ооциты осетра на последовательных стадиях созревания. Время наступления их выражено в относительных единицах продолжительности развития — в τ_0. Греческой буквой τ с индексом 0 (нуль) (тау нулевое) была обозначена (Детлаф, Детлаф, 1960; Dettlaff, Dettlaff, 1961) продолжительность одного митотического цикла в период синхронных делений дробления, равная времени между появлением на поверхности яйца борозд I и II делений (см. 2.4). Специальные





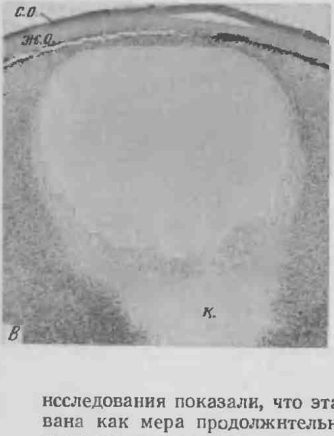
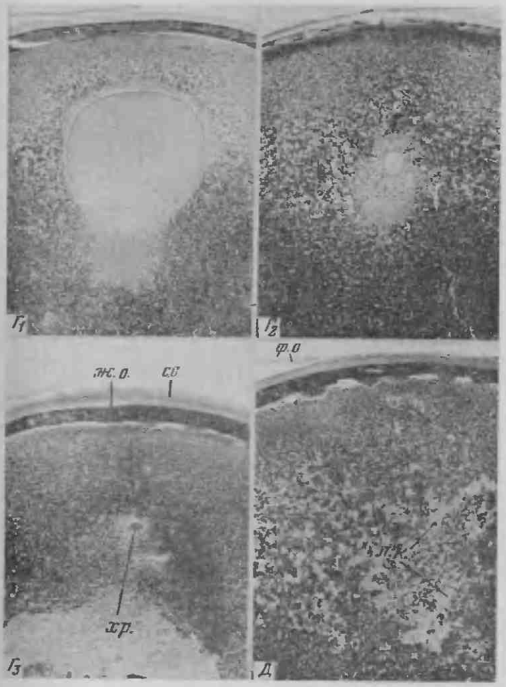


Рис. 5. Строение анимальной области ооцита осетра на последовательных стадиях созревания (Гинзбург, Детлаф, 1969). В скобках указано время от инъекции самке суспензии гипофизов до наступления указанных стадий в числе τ_0 (см. ниже)

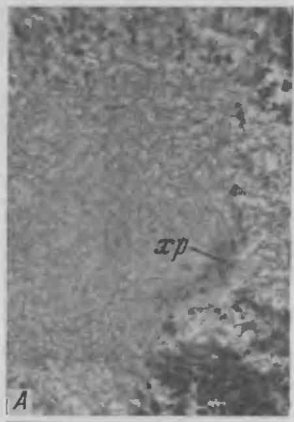
А — перед инъекцией гипофизов (исходная стадия); *Б* — на стадии появления инерции созревания (8,4 τ_0); *В* — момент максимального приближения зародышевого пузырька к поверхности ооцита (13 τ_0); *Г*$_1$ — *Г*$_8$ — на стадии разрушения оболочки зародышевого пузырька (14,2 τ_0); *Д* — после разрушения оболочки зародышевого пузырька (15,7 τ_0); *ж.о.* — желточные оболочки; *з.п* — зародышевый пузырек; *к.* — кариоплазма, перешедшая в цитоплазму; *л.к.*— лакуны кариоплазмы в цитоплазме; *с.о.* — студенистая оболочка; *ф.о.* — фолликулярная оболочка; *хр.* — хромосомы

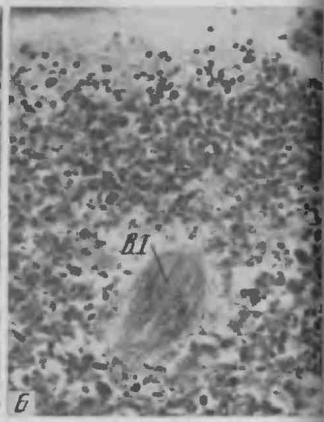
исследования показали, что эта величина может быть использована как мера продолжительности разных периодов развития, включая и период созревания, поскольку при изменении температуры в пределах оптимальных температур продолжительность этих периодов изменяется пропорционально. Зная величину τ_0 при разных температурах (рис. 26), можно путем несложного пересчета определить абсолютную продолжительность интересующего нас периода в часах и минутах при любой температуре в пределах оптимума. При этом необходимо, однако, учитывать, что период от инъекции гипофизов до разрушения зародышевого пузырька ооцитов у разных самок может варьировать, тогда как продолжительность последующих фаз ядерных преобразований у них различается мало.



Одновременно с ядерными преобразованиями продолжают изменяться свойства цитоплазмы ооцита: она оводняется, ее тургор увеличивается, и она становится более чувствительной к действию неблагоприятных температур (Казанский, 1953а; Детлаф, 1977а). Термочувствительность ооцитов осетра на стадии метафазы второго деления созревания во много раз выше, чем на стадии метафазы первого деления созревания (Васецкий, 1966).

С рыбоводной точки зрения большое значение имеет вопрос о синхронности созревания ооцитов в разных отделах яичника. Изучение этого вопроса на ооцитах, приступивших к делениям созревания (т. е. в период, когда можно с большой точностью определить стадию их преобразования), показало, что различия между ооцитами, взятыми из переднего, среднего и заднего отделов





яичника, невелики и не превышают различий между ооцитами из одной области яичника (Детлаф, Зуйченко, 1963; Васецкий, 1970). Представление о размахе этих различий дает следующий пример: если у части ооцитов еще имеется зародышевый пузырек, то остальные, как правило, находятся на стадии прометафазы первого деления созревания.

Наиболее продвинувшиеся в своих преобразованиях ооциты достигают конечной стадии, на которой они способны к оплодотворению (стадия метафазы второго деления созревания) за 2—3 ч до наступления овуляции (Казанский, 1953а; Детлаф, Зуйчен-

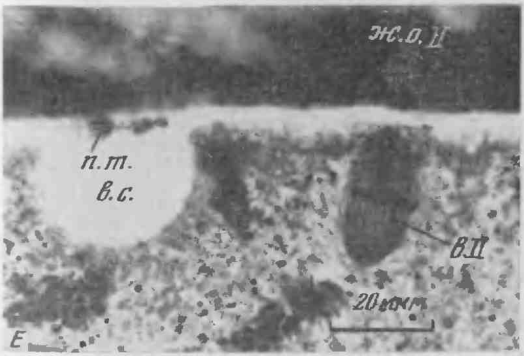


Рис. 6. Последовательные стадии преобразования ядра ооцита в период инерции созревания (Гинзбург, Детлаф, 1969)

А — разрушение ядерной оболочки, *Б* — ранняя прометафаза, *В* — метафаза, *Г* — анафаза, *Д* — поздняя телофаза I деления созревания, *Е* — метафаза II деления созревания (зрелое яйцо)

вI — веретено I деления созревания; *вII* — веретено II деления созревания; *в.с.* — воронка созревания; *ж.о.II* — внутренняя желточная оболочка; *п.т.* — полярное тельце; *хр.* — хромосомы

ко, 1963; Васецкий, 1966). Такой промежуток времени достаточен для того, чтобы к моменту начала овуляции этой стадии достигли и все остальные ооциты.

Изменения ооцитов при их созревании вне тела самки (*in vitro*). Совершенно такие же морфологические изменения претерпевают ооциты, когда их инкубируют в растворе Рингера для холоднокровных (при pH около 8 по Гончарову, 1978 или с добавлением 0,1% яичного альбумина по Скоблиной, 1968), который содержит суспензию гипофизов осетровых рыб (10 мкг/мл) или прогестерон (5 мкг/мл).

При созревании ооцитов под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза in vitro, так же как и in vivo, имеется период, в течение которого необходим контакт фолликула с гормоном (гормонозависимый период), и период, в течение которого присутствия гормона в среде больше не требуется (период инерции созревания). При этом созревание ооцитов одной самки, помещенных в растворы Рингера, содержащие разные концентрации материала ацетонированных гипофизов, происходит за разное время (Гончаров, 1971б). Таким образом, продолжительность гормонозависимого периода зависит не только от подготовленности самки к нересту, но и от концентрации (и активности) гонадотропного гормона в растворе.

В отличие от гонадотропного гормона гипофиза прогестерон прочно связывается с поверхностью ооцита уже в первые минуты, а при большой концентрации даже в первые секунды после его добавления; такого короткого промежутка времени достаточно для того, чтобы ооциты дружно созревали в растворе Рингера без гормона.

Возможность получить созревание ооцитов осетровых рыб in vitro позволяет проследить хронологию этого процесса с гораздо большей легкостью, чем это было возможно раньше, поскольку ооциты доступны для фиксации через любое число коротких интервалов времени.

Этим методом на ооцитах волжской севрюги было установлено (Гинзбург, Никифорова, неопубликованные данные), что в партиях икры хорошего качества, в которых процесс разрушения зародышевого пузырька начинается относительно рано (через 8—12 τ_0 после помещения в раствор прогестерона) и идет дружно, от начала разрушения зародышевого пузырька у единичных ооцитов до его разрушения у 95—100% ооцитов проходит около 2 τ_0. В таких партиях весь процесс созревания ооцитов от разрушения зародышевого пузырька до появления метафазы II занимает около 13 τ_0, причем метафаза I обнаруживается через 7—8 τ_0, а период между появлением метафазы I и метафазы II длится 5—6 τ_0. Менее полные данные в опыте in vivo на самке севрюги, получившей инъекцию суспензии гипофизов, показывают, что сроки наступления определенных стадий созревания (при отсчете времени от момента начала разрушения зародышевого пузырька) при созревании in vivo под действием гонадотропных гормонов гипофиза и in vitro под действием прогестерона совпадают.

Сопоставимые результаты получены в исследованиях, проведенных на ооцитах донского осетра в опытах с инъекцией самке суспензии гипофизов и инкубацией ооцитов, взятых из яичника после приобретения ими инерции созревания, in vitro (Васецкий, 1970). Продолжительность периода между появлением метафазы I и метафазы II составляла, так же как и у севрюги, около 6 τ_0. Продолжительность первого мейотического деления очень велика — она равна ~8,6 τ_0. Продолжительность отдельных фаз I деления созревания ооцитов осетра составляет: прометафазы

~ 2,2 τ_0, метафазы ~3,7 τ_0, анафазы ~1,7 τ_0 и телофазы ~ 1,0 τ_0. Таким образом, продолжительность I деления созревания у осетровых рыб значительно больше продолжительности одного деления дробления, равной 1 τ_0.

1.3. Овуляция ооцитов и образование полостной жидкости

Освобождению созревшего ооцита из фолликулярных оболочек предшествуют изменения клеток фолликулярного эпителия, происходящие в период завершения первого и начала второго деления созревания ооцита (Казанский, 1952, 1957а). Фолликулярные клетки в это время увеличиваются и секретируют какие-то вещества, о чем можно судить по появлению вакуолей между фолликулярными клетками и студенистой оболочкой ооцита. Число таких вакуолей постепенно возрастает; в конце концов происходит полное разобщение фолликулярного эпителия и поверхности ооцита. При этом отторгаются и крупные фолликулярные клетки в области анимального полюса ооцита, а в тех местах, где располагались их выросты, в яйцевых оболочках остаются полые микропилярные каналы. Затем стенка фолликула разрывается, и ооцит выпадает в полость тела (овулирует).

К началу овуляции, как правило, все ооциты у осетра и севюги находятся на стадии метафазы второго деления созревания. Однако овуляция их происходит не одновременно: обычно она начинается в нижних отделах яичника и постепенно распространяется к верхним отделам.

Овулировавшие яйца попадают в брюшную полость самки, где к началу овуляции накапливается значительное количество полостной жидкости. Происхождение этой жидкости до сих пор не выяснено. Поскольку она появляется задолго до начала овуляции, а не в результате разрыва стенки фолликулов, нет оснований называть ее овариальной жидкостью, как это делают некоторые исследователи.

Полостная жидкость полупрозрачна и имеет более или менее вязкую консистенцию. Известно, что она содержит углеводы, но химический состав у осетровых рыб не изучен. Показано, что процесс овуляции, начавшийся в теле самки, может успешно завершаться вне организма, если куски яичника поместить в полостную жидкость (Казанский, 1952). Полостная жидкость является также благоприятной средой для созревания и овуляции ооцитов вне организма под действием гонадотропных гормонов (Скобина, 1968) и для выдерживания зрелых овулировавших яиц: в ней яйца сохраняют способность к оплодотворению при нерестовых температурах значительно дольше, чем в физиологическом солевом растворе или пресной воде (Гинзбург, 1968).

Однако пребывание ооцитов в полостной жидкости не является необходимым условием завершения их созревания: ооциты, извлеченные из яичника на стадии инерции созревания, дозрев-

шие вне тела самки в солевом растворе и никогда не приходившие в контакт с полостной жидкостью, могут быть оплодотворены и дают жизнеспособных зародышей (Детлаф и др., 1968; Детлаф, 1970а).

1.4. Гормональная стимуляция созревания и овуляции ооцитов

Стимулирующее влияние гонадотропных гормонов гипофиза на созревание ооцитов и их освобождение из фолликулярных оболочек известно с давних пор и уже с конца 1930-х годов, благодаря работам Н. Л. Гербильского и его учеников (Гербильский, 1938, 1941, 1947), легло в основу заводского воспроизводства осетровых рыб. Новые сведения о действии гонадотропных гормонов на созревание и овуляцию ооцитов в последние десятилетия были получены при изучении влияния гормонов на фолликулы вне тела самки, в физиологическом растворе. Сначала на амфибиях (Masui, 1967; Schuetz, 1967), а затем и на осетровых рыбах (Детлаф и др., 1968; Скоблина, 1968; Детлаф, 1970б) было показано, что ооциты реагируют на действие гонадотропных гормонов созреванием только в том случае, если они одеты фолликулярными оболочками; если же эти оболочки удалить, то, несмотря на присутствие в растворе гонадотропных гормонов, ооциты остаются на исходной стадии и сохраняют большой зародышевый пузырек. В то же время на присутствие в растворе прогестерона ооциты всегда реагируют созреванием, независимо от того, окружены ли они фолликулярными оболочками или же эти оболочки удалены. В настоящее время мы следующим образом представляем себе механизм, посредством которого гонадотропные гормоны гипофиза вызывают созревание ооцитов: эти гормоны оказывают воздействие на примыкающие к ооциту клетки фолликулярного эпителия и вызывают в них образование прогестерона (или прогестероноподобного вещества), который, в свою очередь, действует на цитоплазматическую мембрану ооцита и побуждает его перейти к созреванию.

Возникает вопрос, можно ли получить созревание ооцитов осетровых рыб путем инъекции самкам вместо суспензии гипофизов прогестерона. Предварительные опыты, проведенные в этом направлении сотрудниками нашей лаборатории, не дали положительных результатов. Однако на лососевых и карповых рыбах удалось вызвать созревание и овуляцию ооцитов при помощи комбинированного введения самкам одной десятой обычно используемой дозы гонадотропинов, а затем стероида — 17αгидрокси-20βдигидропрогестерона (Jalabert et al., 1976, 1977). Введение одного этого стероида у самок форели (Jalabert et al., 1978) и щуки (Montalambert et al., 1978) вызывало полноценное созревание ооцитов, однако они либо совсем не овулировали, либо овулировала лишь очень небольшая их часть. Только в одной работе (Попов, Бударин, 1976) при инъекции прогестерона

самкам карпа и сазана были получены созревание и овуляция значительного процента ооцитов. Учитывая эти данные, нам представляется, что вопрос о возможности использования прогестерона, или небольших доз суспензии гипофизов в сочетании с прогестероном, для стимуляции созревания и овуляции ооцитов осетровых рыб заслуживает специального изучения.

О способе влияния гонадотропных гормонов гипофиза на овуляцию ооцитов имеются ограниченные данные. На амфибиях установлено (Anderson, Yatvin, 1970), что гонадотропные гормоны действуют на клетки перитонеального эпителия и вызывают в них синтез вещества, которое растворяет соединительнотканные волокна теки и, таким образом, лишает ее прочности. Авторы предполагают, что этим веществом может быть фермент коллагеназа. Аналогичные изменения в соединительнотканном слое фолликула описаны и у костистых рыб (Jalabert, Szöllösi, 1975; Jalabert et al., 1978). Эти изменения происходили при инъекции самкам небольших доз гонадотропина и позднее 17αгидрокси-20βдигидропрогестерона; в случае инъекции только последнего вещества изменения в соединительнотканном слое фолликула наблюдались лишь у самок, близких к созреванию, в ооцитах которых зародышевый пузырек приблизился к поверхности анимальной области. Овуляцию созревших ооцитов у костистых рыб получали также при помощи инъекции простагландина $F_{2\alpha}$ (0,1 мг/кг — Jalabert et al., 1978).

У осетровых рыб изменения клеток перитонеального эпителия и соединительнотканного слоя фолликула не изучали, но описана индуцируемая гонадотропными гормонами секреторная активность клеток фолликулярного эпителия (Казанский, 1952, 1957а), в результате которой студенистая оболочка освобождается от прочной связи с образовавшими ее клетками фолликулярного эпителия. Благодаря этому окруженный яйцевыми оболочками ооцит теряет связь с фолликулярной оболочкой, что является необходимым, хотя и не единственным условием овуляции. Для того чтобы произошла овуляция, необходимо также снижение прочности теки. Можно предполагать, что у осетровых рыб, так же как у амфибий, для овуляции под действием гонадотропных гормонов гипофиза необходимо участие клеток перитонеального эпителия. При созревании в растворе, содержащем только прогестерон, ооциты осетровых рыб, так же как и ооциты костистых рыб при созревании под влиянием стероидов в теле самки, обычно либо не овулируют, либо овулирует небольшой процент из них.

Приведенные данные показывают, что хотя как созревание ооцитов, так и их овуляция контролируются действием гонадотропных гормонов гипофиза, пути влияния этих гормонов на созревание и овуляцию ооцитов различны.

Дозировка гонадотропных гормонов гипофиза. Инъекции суспензии ацетонированных гипофизов для стимуляции созревания ооцитов осетровых рыб применяются на осетровых рыбоводных

заводах уже более 40 лет. Сначала расчет дозы вели в числе гипофизов на одного производителя. Однако, поскольку гипофизы у разных видов осетровых и даже у разных особей одного вида имеют разные размеры, дозу стали указывать в мг порошка ацетонированных гипофизов на производителя. При этом эмпирически были установлены дозы для особей разных видов и для разных температурных условий: самкам дают большее количество порошка ацетонированных гипофизов, чем самцам, белуге — большее, чем осетру, а последнему — большее, чем севрюге, и для каждого вида при низких температурах немного большее, чем при более высоких. В последние годы имеется тенденция к снижению дозы гипофизов на инъекцию. Так, например, в 1962—1964 гг. на Рогожкинском осетровом рыбоводном заводе самкам осетра инъецировали 80 мг порошка ацетонированных гипофизов и самкам севрюги — 60 мг на протяжении всего рыбоводного сезона. В настоящее время, в соответствии с рекомендациями И. А. Баранниковой и А. А. Боева (1977), на Нижней Волге вводят, в зависимости от температуры, самкам белуги 250—500 мг, самкам осетра 40—70 мг и севрюги 25—40 мг (Боев, Артюхин, 1978), а самцам — от 1/3 до 1/2 этих доз.

Для дальнейшего уточнения дозировок гипофизов надо знать их гонадотропную активность, что особенно важно, если эта активность в разных партиях гипофизов существенно различается.

Гипофизы, заготавливаемые при Севкаспрыбводе, с 1970 г. тестируют на самцах озерной лягушки по реакции спермиации. В большинстве тестированных партий порошок ацетонированных гипофизов имел сходную активность (Боев, Артюхин, 1978). Это означает, что либо активность их действительно мало различается, либо применяемый метод тестирования недостаточно точен.

В настоящее время используют три метода тестирования гонадотропной активности гипофизов: при одном тест-объектом служат самки вьюна, при втором — самцы лягушек и при третьем — фолликулы осетровых рыб.

Минимальная навеска порошка ацетонированных гипофизов, которая, будучи введена самкам вьюна с гонадами в завершенной IV стадии зрелости, вызывает у них овуляцию ооцитов, называется вьюновой единицей гонадотропной активности, ВЕ (Казанский, Нусенбаум, 1947); обычно 1 мг порошка ацетонированных гипофизов имеет активность, равную 2 ВЕ. Минимальное количество такого порошка, которое при введении самцам лягушек вызывает у них появление в половых путях активных сперматозоидов, называется лягушачьей единицей — ЛЕ (Алпатов, Строганов, 1950). Установлено, что гонадотропная активность 1 мг порошка ацетонированных гипофизов обычно равна 3,3 ЛЕ (Баранникова, Боев, 1977). При использовании этих методов тестирования строго сопоставимые результаты могут быть получены только если несколько препаратов тестировать на одной партии самок вьюна или самцов лягушек, поскольку чувствительность к гормонам у животных из разных районов, а так-

же из одного района в разные сезоны может существенно различаться. Чтобы повысить сопоставимость результатов тестирования, его из года в год проводят в строго определенные сроки и в одинаковых условиях. При третьем методе оценка гонадотропной активности гипофиза проводится по реакции созревания ооцитов осетровых рыб вне тела самки в растворе Рингера с разным количеством этого препарата (Гончаров, 1972). Метод подробно описан в Приложении 3. Этот метод позволяет получить сопоставимые результаты только при тестировании препаратов гипофизов на фолликулах одной самки осетровых, так как фолликулы разных самок отличаются по чувствительности к гонадотропинам. На наш взгляд, последний метод обладает рядом преимуществ перед двумя другими: активность гонадотропных гормонов гипофиза тестируется по их действию на созревание ооцитов осетровых рыб, т. е. по тому самому действию, ради которого и производится гипофизарная инъекция; при использовании этого метода для каждого испытания можно брать большое число фолликулов и, таким образом, получать статистически достоверные результаты; наконец, этот метод обладает и значительно большей чувствительностью (Гончаров, 1972). Его недостатком является ограниченность применения рыбоводным сезоном. Однако в случае необходимости этот метод может быть применен и в другие сезоны, если использовать в качестве тест-объектов фолликулы амфибий (Гончаров, 1971а, б), которые хорошо созревают под действием гонадотропных гормонов гипофиза осетровых рыб.

Специального внимания заслуживает вопрос о влиянии повышенных доз гонадотропных гормонов на качество икры. Хотя в литературе иногда указывают на то, что передозировка гипофизов ухудшает качество икры, никаких строгих доказательств правильности этого утверждения нет. Наоборот, имеются все основания полагать, что 2- и даже 4-кратное превышение эффективной дозы не вызывает никаких нарушений созревания ооцитов и не снижает рыбоводные показатели икры. По данным А. А. Боева и Е. Н. Артюхина (1978), дозы гипофиза от 20 до 60 мг (или от 66 до 198 ЛЕ) одинаково эффективны для самок раннего ярового осетра разного веса при температурах от 9 до 15°, тогда как доза в 15 мг (50 ЛЕ) уже не стимулирует созревания. В другом опыте тех же авторов все самки осетра созрели при введении им от 18 до 36 мг гипофиза (или от 60 до 120 ЛЕ). Однако при дозе в 60 ЛЕ самки созревали медленнее, чем те, которые получили бо́льшие дозы. На основании этих данных авторы считают, что доза в 60 ЛЕ является пороговой и что в настоящее время рыбоводные заводы применяют дозы примерно в 2 раза большие, чем минимально эффективные (авторы называют их оптимальными). Указаний на то, что при испытанных ими дозах качество икры различается, в работе нет. В 1962—1964 гг. мы специально изучали влияние дозы препарата гипофизов на сроки созревания и качество икры самок донских осетра и севрюги

в производственных условиях (Гинзбург, Детлаф, 1969). При дозах препарата, превышающих те, которые применяются теперь (для осетра 80 мг и для севрюги 60 мг), самки нормально созревали и давали хорошую икру. Не было обнаружено какой-либо корреляции между рыбоводным качеством икры и размерами самок; двукратные различия в дозе препарата гипофизов на единицу веса тела самки, даже при столь больших дозах введенного препарата, не оказывали влияния ни на продолжительность созревания, ни на качество икры.

Вопрос о величине применяемых доз препарата гипофизов имеет еще и другой аспект. В связи с расширением объема осетроводства, а также с ухудшением ответа производителей на гипофизарную инъекцию, сильно увеличилось число инъецируемых рыб и соответственно возросла потребность в гипофизах. В этой связи постановка вопроса об экономном расходовании гипофизов вполне оправданна. Однако ни в коем случае нельзя снижать дозировку до нижних границ эффективных доз. Это может привести к тому, что часть самок не будет реагировать на инъекцию созреванием вследствие различий в их реактивности и не поддающихся точному учету колебаний внешних условий. С другой стороны, при использовании низких дозировок необходимо вносить поправку на вес самок и рассчитывать дозу в единицах активности на килограмм веса тела; между тем определение веса рыб, особенно крупных экземпляров, представляет значительные трудности и может привести к их травмированию (Баранникова, Боев, 1977).

Все вышесказанное относится к дозировкам порошка ацетонированных гипофизов при однократной инъекции его самкам с гонадами в завершенной IV стадии зрелости. Чтобы получить икру от самок, у которых гонады находятся на незавершенной IV стадии, применяют повторные «градуальные» инъекции (Казанский, 1957б, 1962; Молодцов, 1972; Казанский и др., 1978). Для производителей, находящихся в угнетенном состоянии и не реагирующих на однократную инъекцию, И. А. Баранникова предложила метод дробных инъекций (Баранникова, Буренин, 1971; Баранникова, 1975, 1978).

При использовании метода градуальных инъекций сначала вводят в несколько приемов очень небольшие дозы гипофиза, которые ускоряют поляризацию ооцитов и переход гонад в завершенную IV стадию зрелости, а спустя 24 ч инъецируют сразу большую дозу, принятую для данного вида, которая вызывает созревание и овуляцию ооцитов.

При применении метода дробных инъекций общую дозу гипофиза не увеличивают, а разделяют ее на две части; сначала вводят меньшую часть (в опытах на севрюге 5—8 мг), а спустя 6—8 ч — бо́льшую (32—35 мг).

Для гипофизарных инъекций в рыбоводстве используют только препарат ацетонированных гипофизов. В последние годы проводятся работы по очистке гонадотропных гормонов из гипофи-

зов осетровых рыб, выяснению химического строения этих гормонов, их видовой и половой специфичности и др. (Burzawa-Gérard et al., 1975a, b; Гончаров и др., 1976, 1980; Зенкевич, Лапе, 1979; Баранникова и др., 1981; см. Гончаров, 1977, 1981). Можно надеяться, что результаты этих исследований окажутся полезными для осетроводства.

1.5. Методы работы с производителями разных биологических групп осетровых рыб, заходящими в реки в разное время года и нерестящимися в том же или в следующем году

Первые успехи в использовании разных биологических групп осетровых для заводского воспроизводства были достигнуты еще в начале 50-х годов при работе с озимой севрюгой и поздним яровым осетром летнего и осеннего хода на Куре (Гербильский, 1951; Казанский, 1953б). В последующие годы активно изучали биологическую дифференцировку осетровых, время нереста и возможность получения рыбоводнопродуктивной икры от рыб в разные сезоны их размножения (см. Баранникова, 1957; Казанский, 1956, 1962, 1963; Попова, 1973). В настоящее время последняя задача считается практически решенной для всех типов мигрантов осетровых рыб (Казанский, Молодцов, 1973, 1974; Казанский, 1979). Для рыбоводного освоения разных биологических групп и удлинения периода получения пригодных для рыбоводства половых продуктов применяется более или менее длительное выдерживание производителей в бассейнах отсадочного хозяйства с регулируемой температурой (цех Казанского). Для того чтобы рыбы, относящиеся к разным биологическим группам, приобрели (или сохранили) способность реагировать на гипофизарную инъекцию и давать зрелые половые продукты, в бассейнах создают разные условия. Для стимуляции созревания рыб разных биологических групп применяют также разные варианты метода гипофизарных инъекций (см. ниже).

Яровые группы осетровых рыб. Яровые весенненерестующие белуга, осетр, севрюга и шип на низовых заводах Волги, Куры, Дона и Кубани до зарегулирования стока этих рек были основными объектами разведения. Производители, относящиеся к этим группам, обычно первыми заходили в реки и при нерестовых температурах хорошо отвечали на гипофизарную инъекцию. После зарегулирования стока резко изменился гидрологический режим рек. Весной, вследствие задержки, а нередко и несвоевременного сброса паводковых вод через плотины нарушился нормальный ход осетровых. Снизилась избирательность захода на струю паводковых вод производителей с гонадами в завершенной IV стадии зрелости, изменилось физиологическое состояние рыб, заходящих весной в реки, и структура нерестовых популяций (Баранникова, 1972а, б, 1979). Так, например, в мае 1973 г., когда наблюдался пик массового захода севрюги в Ку-

бань, у 60% самок гонады были в IV незавершенной стадии зрелости и только у 40% — в IV завершенной стадии, а в июне встречались также самки с гонадами в III—IV стадии зрелости (Баденко и др., 1976). В маловодные годы резко сокращается число рыб, заходящих в реки, особенно в Кубань, Дон и Куру; в связи с этим встал вопрос об использовании для целей рыбоводства производителей севрюги, выловленных в предустьевых районах моря, и из морских уловов (Маилян, Алекперов, 1977).

Общее уменьшение и растянутость захода производителей в реки, а также частичное совмещение времени захода представителей разных биологических групп рыб привели к тому, что производители, которых берут на тонях для заводского разведения, оказываются очень неоднородными, что снижает эффективность рыбоводных мероприятий. Так, в 1975—1976 гг. на низовых рыбоводных заводах Волги на гипофизарную инъекцию реагировало 78% самок осетра и 59% самок севрюги (Романов, 1979).

В лучшем положении находятся только заводы, стоящие выше по течению реки. Так, в предплотинном участке Волгоградской ГЭС (в районе нерестилищ севрюги) в стаде севрюг около 9% составляют текучие производители, а остальные имеют гонады на завершенной IV стадии зрелости (Вещев, 1979). Соответственно на Волгоградском осетровом рыбоводном заводе практически все самки севрюги реагируют на гипофизарные инъекции и дают икру хорошего качества. В нижнем бьефе Федоровской плотины на Кубани в мае скапливаются самки севрюги, большинство которых (90%) находятся на завершенной IV стадии зрелости (Баденко и др., 1976). Создание в этом районе искусственных нерестилищ в многоводные годы обеспечивает условия для естественного нереста севрюги (Баранникова и др., 1979).

Таким образом, при работе с яровыми весенненерестующими осетровыми на низовых заводах, расположенных на реках с зарегулированным стоком, очень важно уметь выбрать на тонях среди разнородных по своей подготовленности к нересту самок тех, которые способны ответить на гипофизарную инъекцию и могут дать икру хорошего качества. Удобных и надежных методов, которые позволили бы это сделать, пока не существует. Размерно-весовые критерии оценки самок (Баденко, 1967; Баденко и др., 1971, 1972) позволяют отобрать только группу рыб со средними размерно-весовыми показателями, вероятность созревания которых выше, чем для крайних вариантов.

Для определения состояния ооцитов и стадии зрелости гонад сейчас практикуется щуповой экспресс-метод (Трусов, 1964б, 1967; Казанский и др., 1978). Суть его заключается в том, что щупом берут из яичника фолликулы, фиксируют их кипячением и разрезают вдоль анимально-вегетативной оси по методу Т. А. Детлаф, С. Г. Васецкого и С. И. Давыдовой (1965). При переходе яичников из незавершенной IV в завершенную IV стадию зрелости зародышевый пузырек ооцита смещается в направлении анимального полюса, в область мелкозернистого желтка.

Расстояние между ним и оболочкой в области анимального полюса при этом оказывается равным или меньшим, чем 1/2 диаметра зародышевого пузырька или 0,07 большого диаметра ооцита (см. Приложение 1). Таким образом, по положению зародышевого пузырька можно отделить яровых весенненерестующих производителей от яровых летненерестующих и озимых.

В пределах группы производителей с гонадами в завершенной IV стадии зрелости встречаются самки, которые не реагируют на гипофизарную инъекцию или дают недоброкачественную икру. Часть из них можно отбраковать, используя модификацию щупового метода определения степени зрелости гонад, предложенную Б. Ф. Гончаровым (1976). Взятые с помощью щупа фолликулы надо поместить в раствор Рингера с прогестероном и через $18\tau_0$ сварить, разрезать и определить, сохранился ли у них зародышевый пузырек. Самок, в ооцитах которых зародышевый пузырек сохраняется дольше $18\tau_0$, не следует использовать для рыбоводных целей (см. Приложение 2).

Кроме того, при помощи щуповых проб можно выбраковать самок, ооциты которых имеют признаки дегенерации, проявляющиеся, в частности, в нарушении пигментации (Фалеева, 1979).

Для повышения эффективности работы с яровыми весенненерестующими производителями и удлинения периода, в течение которого от них можно получать икру, по предложению Б. Н. Казанского (1962, 1963, 1975) рыб отлавливают в самом начале их хода при температурах ниже нерестовых, помещают в терморегулируемые бассейны с проточной водой и выдерживают при температуре 2—3° в течение разного времени, до трех месяцев. Описан случай, когда удалось получить доброкачественную икру от производителей севрюги, отловленных в реке уже при нерестовых температурах и переведенных для выдерживания в условиях низких температур (Молодцов, 1975).

К тому времени, когда надо получать половые продукты, в бассейнах постепенно (на 1—2° за сутки) повышают температуру до нерестовой и инъецируют самкам и самцам суспензию ацетонированных гипофизов. На заводах, где имеется отсадочное хозяйство и терморегулируемые бассейны (цех Казанского), например на Александровском и Бертюльском, таким образом удается обеспечить материалом второй цикл рыбоводных работ в том же году (Казанский, 1979).

Для получения икры от самок севрюги, еще не реагирующих на гипофизарную инъекцию, на Темрюкском заводе в низовье Кубани с успехом применяют выдерживание самок, отловленных в реке или в прибрежной зоне моря, при нерестовых температурах от нескольких дней до месяца (1978—1980 гг.).

Озимые группы осетровых рыб. К этим группам относятся озимый русский осетр летнего и осеннего хода в Волге, озимая севрюга Куры, Волги, Дона и Кубани и озимая белуга Волги и Урала. Озимый осетр летнего хода составляет больше 50% всего стада осетров Волги; естественно, что его рыбоводное освоение имеет большое значение.

Существуют разные методы получения икры от озимых форм осетровых — экологический в сочетании с одной гипофизарной инъекцией и метод повторных градуальных инъекций суспензии гипофизов.

При экологическом методе воспроизводят нормальные условия зимовки. Озимого осетра осенью отсаживают в зимовальные пруды (Гербильский, 1951; Баранникова, 1954), в терморегулируемые бассейны, в которых поддерживают температуру 2-3° (Казанский, Молодцов, 1974), или в бассейны с нерегулируемой температурой, в которых производители зимуют при той же температуре, что и в реке (Молодцов, Мещеряков, 1972; Молодцов, 1979). В этих условиях происходит значительный рост ооцитов, и через 9 месяцев гонады достигают завершенной IV стадии зрелости. В опытах А. Н. Молодцова после постепенного повышения в бассейнах температуры от 2-3° до нерестовой и пяти суток адаптации при 18-19° самки в ответ на гипофизарную инъекцию дружно созрели, дали икру хорошего качества, из которой была выращена полноценная молодь. Так же хорошо созрели и самки, зимовавшие при температуре воды в реке.

Первый удачный опыт получения икры от озимой севрюги при помощи сочетания длительного выдерживания производителей и последующей гипофизарной инъекции был осуществлен Б. Н. Казанским еще в 1950 г. (Гербильский, 1951). В настоящее время разведение озимой севрюги успешно осваивается в заводских условиях на Куре (Мамедов, 1977) и Волге (Молодцов, 1978).

В последние годы удалось получить икру хорошего качества также от озимой белуги в дельте Волги, путем длительного ее выдерживания (в течение 180—220 суток) в зимовальных прудах и специальных бассейнах длительного выдерживания производителей (Попова, 1978).

Стимулировать переход гонад из незавершенной в завершенную IV стадию зрелости удается не только при помощи длительного выдерживания самок, но и за относительно короткое время при помощи повторных градуальных инъекций суспензии гипофизов. Так, например, самкам озимых осетров, находившимся в незавершенной IV стадии зрелости, инъецировали в два-три приема 15 мг и через 24 ч еще 40 мг препарата гипофизов. Щуповые пробы показали, что под влиянием первых инъекций усилилась поляризация ооцитов, тогда как последняя доза вызвала нормальное их созревание и овуляцию (Казанский и др., 1978).

1.6. Рыбоводное освоение разных видов осетровых рыб

Мы уже говорили о том, что одной из основных задач современного осетроводства является сохранение и размножение всего многообразия видов осетровых рыб, а также расширение их ареала (Баранникова и др., 1979). Основными объектами заводского разведения в настоящее время являются белуга, русский

осетр, севрюга и в значительно меньшем масштабе персидский осетр Куры и шип. Освоено получение полноценной икры от персидского осетра Волги и обсуждаются перспективы его использования в осетроводстве (Баранникова, 1957, 1970; Артюхин, 1979). Имеется опыт рыбоводного освоения амурского осетра и калуги (Свирский, 1967, 1970, 1971), однако маточное поголовье их в Амуре очень невелико, поэтому признано необходимым продлить запрет на лов осетровых в этой реке, который существует уже 18 лет (Крыхтин, 1979).

В последние годы большой интерес привлекают сибирский осетр и, в особенности, его подвид, туводный якутский (ленский) осетр (Соколов, 1965; Бердичевский и др., 1979). Ленский осетр на всех стадиях развития очень устойчив к неблагоприятным условиям и в водоемах европейской части СССР при более высоких, чем в Лене, температурах, быстро растет; этого осетра считают одним из наиболее перспективных объектов для товарного осетроводства в этих водоемах. При помощи двукратной инъекции суспензии гипофизов у ленского осетра получили созревание икры, которая дала высокий процент оплодотворения (97—99%). Разработана техника перевозки икры на стадиях седьмого-восьмого делений дробления на сетках во влажной среде при температуре 7-8°. Отход икры за 2 суток транспортировки не превышал 10% и за последующую инкубацию — 30% (Никольская, Сытина, 1978; Бердичевский и др., 1979). Стоит задача создания маточных стад ленского осетра во внутренних водоемах разных географических зон.

Сибирский осетр, несмотря на очень широкое распространение, неприхотливость и большую пластичность (наличие полупроходных, чисто речных и озерно-речных форм), еще не стал объектом искусственного разведения вследствие малого числа половозрелых особей; еще меньше численность сибирской стерляди (Вотинов, Касьянов, 1978, 1979). Чтобы исправить существующее положение, необходимо регулировать промысел сибирского осетра и стерляди и исключить прилов неполовозрелых особей.

Особое внимание должно быть уделено сохранению и увеличению численности атлантического осетра, поскольку представители этого вида отличаются очень важной в современных условиях способностью жить в воде высокой (океанической) солености. В настоящее время в СССР сохранилась только небольшая популяция этого осетра в бассейне реки Рионы, где строительство гидростанции нарушает условия, необходимые для его естественного нереста (Ниппуа, 1976). В связи с этим предлагается срочно использовать всех отлавливаемых производителей атлантического осетра для целей искусственного воспроизводства (Баранникова и др., 1979).

Резко снизилась также численность эндемиков Амударьи — большого и малого амударьинских лопатоносов, так что им грозит опасность полного исчезновения (Кожин, 1970б). Имеющие-

ся сведения по биологии их размножения и созреванию гонад позволяют ставить вопрос об их искусственном разведении (Макеева, Сагитов, 1979).

Неоднократно ставился вопрос о необходимости заводского разведения стерляди и целесообразности ее использования для товарного осетроводства (Персов, 1963; Шилов, Хазов, 1971, 1979; Кожин, 1970а). После зарегулирования Волги и строительства Чебоксарской и Нижнекамской ГЭС сохранится лишь небольшая часть нерестилищ стерляди, и условия ее естественного воспроизводства в Волге сильно ухудшатся (Лукин, 1979). Серьезный ущерб естественному воспроизводству стерляди наносит массовый отлов самцов для производства бестера. На очереди стоят вопросы о строительстве завода для воспроизводства стерляди и о ее вселении во внутренние водоемы и водохранилища, где она будет нагуливаться, а в реках, впадающих в водохранилища, возможен также и ее естественный нерест (Браценюк, 1974; Лукин, 1979).

Вместе с тем для районов, где стерлядь имеет общие нерестилища с другими осетровыми и где численность ее велика, сохраняет свое значение предложение Я. И. Гинзбурга (1967) о частичном отлове стерляди на подходах к нерестилищам весной, до начала нереста белуги и осетра. В мае 1963 г. в желудке стерлядей он находил от 900 до 9750 икринок белуги и осетра. Очевидно, что разрежение популяции стерляди на нерестилищах уменьшит интенсивность выедания икры.

Впервые икру стерляди методом гипофизарных инъекций получил Г. М. Персов (1957); им был организован пункт по искусственному разведению стерляди на Каме, в районе Рыбной Слободы. Позднее икру стерляди неоднократно получали и инкубировали на Икрянинском и Волгоградском осетровых рыбоводных заводах, применяя для работы с нею биотехнику, разработанную на других видах осетровых (Быков, Шилов, 1974; Львов, 1976; Шилов, Хазов, 1979).

Одним из основных объектов товарного осетроводства в последние годы стал бестер — гибрид первого поколения от скрещивания белуги со стерлядью, быстро достигающий товарного веса (Николюкин, Бурцев, 1969; Бурцев, 1967; Романычева, 1976, 1979). Гибриды второго поколения бестера не могут быть использованы для товарного осетроводства из-за высокой смертности (см. Бердичевский и др., 1979). Таким образом, производство бестера в настоящее время ведется за счет сокращения работ по воспроизводству белуги и стерляди. Для того чтобы получение бестера не мешало воспроизводству чистых видов осетровых, необходимо строительство специализированного завода и полная изоляция водоемов, используемых для выращивания бестера, во избежание скрещивания его с чистыми видами осетровых (Бердичевский и др., 1979). Значение и допустимый объем производства бестера в настоящее время подвергаются переоценке, поскольку вред, наносимый им воспроизводству основ-

ных видов осетровых рыб, ни в коей мере не компенсируется пользой, извлекаемой из промышленного получения бестера. Об этом говорится в решениях целого ряда компетентных совещаний и Консультативного совета по осетровым рыбам при Ихтиологической комиссии Министерства рыбного хозяйства СССР.

Несомненный научный интерес представляют продолжающиеся в течение ряда лет исследования вителлогенеза, аномалий развития зародышей и предличинок, хромосомных нарушений у гибридов разных поколений (Бурцев, 1967, 1969, 1971; Крылова, 1970; Бурцев, Серебрякова, 1980), а также предпринятое в последние годы на зародышах бестера изучение времени включения в развитие отцовских генов по появлению кодируемых ими белков (Ю. Б. Цветенко, А. С. Чихачев, личное сообщение).

1.7. Влияние внешних условий на способность самок реагировать на гипофизарную инъекцию и на рыбоводное качество икры

Помимо исходного состояния самок, большое влияние на результат гипофизарной инъекции и рыбоводное качество икры оказывают внешние условия, в которых самки содержатся до инъекции и в период созревания. К этим условиям относятся проточность, содержание кислорода в воде и температура. В настоящем разделе мы рассмотрим влияние главным образом температурного фактора на состояние самок и их реакцию на действие гонадотропных гормонов, а также влияние неблагоприятных температурных условий на овуляцию и качество икры.

Выше мы говорили о том, что производителей, не отвечающих на гипофизарную инъекцию, в некоторых случаях выдерживают при нерестовых температурах и таким способом получают от части самок пригодную для рыбоводства икру.

Совершенно иначе реагируют на выдерживание при нерестовых температурах самки, исходно способные отвечать на гипофизарную инъекцию созреванием ооцитов. Уже кратковременное (двух — четырехдневное) выдерживание таких самок в садках при нерестовых температурах до инъекции им суспензии гипофизов вызывает у них потерю способности отвечать на действие гонадотропных гормонов созреванием ооцитов; чем выше температура воды, тем быстрее самки теряют эту способность. Такое же влияние, как выдерживание, оказывают на них и неблагоприятные температурные условия. В последнее время на самках севрюги удалось получить некоторые данные о механизме влияния этих факторов и о возможной обратимости их действия. Ниже мы остановимся на этих данных подробнее.

Влияние неблагоприятных температурных условий и выдерживания самок при нерестовых температурах на переход ооцитов к созреванию под действием гонадотропных гормонов гипофиза. Известно, что как при естественном размножении в реке,

так и после инъекции самкам суспензии гипофизов на осетровом рыбоводном заводе ооциты переходят к созреванию только при нерестовых температурах. Самки севрюги при температурах воды ниже 12—13° или выше 25—26°, как правило, перестают реагировать на гипофизарную инъекцию созреванием ооцитов. От чего это зависит? Ответ на этот вопрос был получен при изучении влияния разных температурных условий на способность фолликулов севрюги реагировать на гонадотропные гормоны гипофиза и прогестерон вне тела самки, в физиологическом растворе (Давыдова, 1972; Детлаф, Давыдова, 1974, 1981). Фолликулы, взятые от одной самки, инкубировали в растворе Рингера с гонадотропными гормонами гипофиза или с прогестероном и в растворе без гормонов при температурах ниже оптимальных (9—10°), оптимальных (17—18°) и выше оптимума (28—30°). Через сопоставимое для разных температур время, измеряемое одинаковым числом τ_0, фолликулы, инкубировавшиеся при низких и высоких температурах на протяжении 2—10τ_0, переводили в оптимальные температурные условия. Те фолликулы, которые до этого момента инкубировались в присутствии гормонов, помещали в раствор Рингера без гормонов, а те, которые инкубировались в растворе без гормонов, подвергали действию суспензии гипофизов или прогестерона. Оказалось, что в вариантах опыта с использованием прогестерона ооциты созрели при всех испытанных температурах и небольшая их часть овулировала. Овулировавшие ооциты были осеменены и из них получены жизнеспособные предличинки. В отличие от этого в опытах с использованием суспензии гипофизов созрели только те ооциты, которые инкубировались при оптимальных температурах. Фолликулы, инкубировавшиеся при 8—10 и 28—30° и подвергнутые воздействию гонадотропных гормонов как во время пребывания при неблагоприятных температурах, так и после переведения в оптимальную температуру, не реагировали на гормональное воздействие: все ооциты остались на исходной стадии и сохранили большой зародышевый пузырек.

Такой же результат был получен, когда охлаждению подвергали не изолированные в физиологическом растворе фолликулы, а всю самку. После резкого охлаждения самки (снижение температуры с 20—25° до 4—8°), выдерживания ее в течение 2—4 ч при низкой температуре и возвращения в исходные температурные условия фолликулы утрачивали способность реагировать на действие гонадотропных гормонов гипофиза созреванием ооцитов (при инъекции самке суспензии гипофизов или при ее добавлении в среду инкубации in vitro). Вместе с тем ооциты таких самок созревали в растворе Рингера с прогестероном.

Аналогичные опыты были проведены с самками севрюги, выдержанными в садках в течение трех—семи суток при нерестовых температурах. У самок каждые сутки брали щупом фолликулы, одну часть из них инкубировали в растворе Рингера с суспензией гипофизов, а другую — в растворе с прогестероном.

В растворе с гипофизом ооциты перестали созревать уже после трех-четырех суток, а в растворе прогестерона созревали и после семи суток выдерживания самок в садках. Таким образом, потеря самками способности созревать под влиянием гипофизарной инъекции в результате воздействия неблагоприятных температур или выдерживания при нерестовых температурах обусловлена подавлением способности клеток фолликулярного эпителия выделять прогестерон (прогестероноподобное вещество) и тем самым вызывать созревание ооцитов.

Важное значение может иметь тот факт, что способность клеток фолликулярного эпителия реагировать на действие гонадотропных гормонов в некоторых условиях может быть восстановлена. В экспериментальных условиях такой результат был получен нами при помощи инъекции резервированным или охлажденным самкам гормона щитовидной железы — трийодтиронина. От этих самок после инъекции им суспензии гипофизов была получена зрелая икра, которая в нескольких случаях была использована для промышленной инкубации и из нее развились жизнеспособные предличинки (Детлаф, Давыдова, 1974, 1981). Следует, однако, подчеркнуть, что, по нашим данным (Детлаф, Давыдова, 1979), на рыбоводное качество самих ооцитов трийодтиронин не оказывает действия и не снимает начавшихся явлений дегенерации ооцитов. Данные, показывающие возможность использования трийодтиронина в практике рыбоводных заводов для получения икры от самок, плохо реагирующих на гипофизарную инъекцию, представлены в Приложении 4.

Теперь мы можем ответить на вопрос, поставленный в начале этого раздела: чем обусловлен тот факт, что созревание самок при естественном нересте и после инъекции суспензии гипофизов происходит только при нерестовых температурах? Причина этого (при естественном нересте, вероятно, не единственная) заключается в том, что при температурах, лежащих за границами нерестовых, происходит обратимое подавление способности клеток фолликулярного эпителия реагировать на действие гонадотропных гормонов стимуляцией созревания ооцитов. То обстоятельство, что после подавления этой способности под действием неблагоприятных температурных условий она может быть снова восстановлена, имеет большое значение, так как определяет возможность созревания ооцитов при переходе рыбы из условий низких (или высоких) температур в оптимальные нерестовые. В изложенных выше опытах нам удалось восстановить способность клеток фолликулярного эпителия реагировать на действие гонадотропных гормонов гипофиза при помощи инъекции резервированным и охлажденным самкам трийодтиронина. Следует сказать, что стимулирующее влияние гормона щитовидной железы — тироксина на созревание самок севрюги под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза ранее было показано Г. Н. Калашниковым и С. Н. Скадовским (1940). Не исключено, что гормоны щитовидной железы участвуют в подго-

товке перехода рыб в нерестное состояние и в норме. В пользу такой возможности говорит согласованность периода активного состояния щитовидной железы с нерестовой миграцией и нерестом (Скадовский, 1949; Иванова, 1954).

Влияние неблагоприятных температурных условий на овуляцию ооцитов и рыбоводное качество икры. Действие неблагоприятных температурных условий на фолликулы во второй половине периода созревания ооцитов существенно отличается от их действия во время перехода ооцитов к созреванию. Если при переходе к созреванию наиболее чувствительными являются клетки фолликулярного эпителия (ооциты не обнаруживают признаков повреждения), то в конце периода созревания очень чувствительными к действию неблагоприятных температур становятся ооциты. При этом нередко нарушается нормальное соотношение между созреванием и овуляцией ооцитов. Известно, что созревание ооцитов и их овуляция представляют собой два относительно независимых процесса, которые при нормальных условиях лишь согласованы во времени (Wright, 1945; Казанский, 1962; Детлаф, 1970а). При неблагоприятных условиях, в первую очередь температурных, эта согласованность легко нарушается, и в результате еще не созревшие ооциты могут овулировать, а созревшие задерживаться в фолликулах, что приводит к их повреждению. Получение икры при неблагоприятных температурах ведет к резкому снижению рыбоводного качества икры и большим ее производственным потерям.

Изучение влияния температуры во второй половине периода созревания ооцитов очень облегчается тем обстоятельством, что после наступления инерции созревания ооциты осетровых рыб способны дозревать в физиологическом растворе. Это позволяет изучать влияние разных температурных условий на созревание и овуляцию ооцитов одной и той же самки вне организма и потом сопоставлять получаемые данные с характером созревания и овуляции ооцитов in vivo в теле разных самок, инъецированных при разных температурах.

Самкам инъецировали суспензию ацетонированных гипофизов и, после наступления инерции созревания, вырезали у них куски яичников. Небольшие участки яичников каждой самки помещали в раствор Рингера при разных температурах для дозревания и овуляции. По мере овуляции ооциты осеменяли и следили за их развитием.

На рис. 7 приведены результаты такого опыта с ооцитами двух самок весенненерестующего донского осетра и одной самки осенненерестующего куринского осетра (подробнее см. Детлаф, 1970а), оцениваемые по процентам овуляции, оплодотворения и активации неоплодотворившихся яиц. Обращает на себя внимание большое сходство в поведении ооцитов весенне- и осенненерестующих самок осетра при одинаковых температурах.

Температуры ниже нерестовых (4—7°; рис. 7, *А*, *В*) обратимо подавляют процесс овуляции, но не препятствуют созреванию

ооцитов. При этом они оказывают на созревшие ооциты активирующее действие и побуждают их к партеногенетическому развитию внутри фолликулярных оболочек. Если ооциты, дозревшие при 4°, быстро перенести в условия нормальных нерестовых температур, то они дружно овулируют, но оплодотворяются только те из них, которые не успели активироваться за время пребывания при низких температурах. Немного более высокая температура (8°, см. рис. 7, *А*) уже не препятствует овуляции, но среди овулировавших ооцитов имеется еще высокий процент активированных, неспособных к оплодотворению яиц. Мы тут встречаемся со случаем ранней активации яиц, которая представляет собой один из основных источников их неоплодотворяемости (подробнее см. Детлаф, Гинзбург, 1954).

Далее, в интервале температур от 10 до 21—22°, наибольшее число ооцитов нормально дозревает, овулирует и оплодотворяется. Из таких ооцитов получены нормальные предличинки и мальки.

При температуре около 24° и выше ооциты уже заметно повреждаются: резко снижается процент оплодотворения и увеличивается группа неоплодотворившихся (главным образом неактивированных) яиц; среди оплодотворившихся яиц многие развиваются уродливо. Вместе с тем снижается процент овулировавших яиц.

Сходные изменения испытывают ооциты, созревающие в теле самки; при подъеме температуры воды в садках до

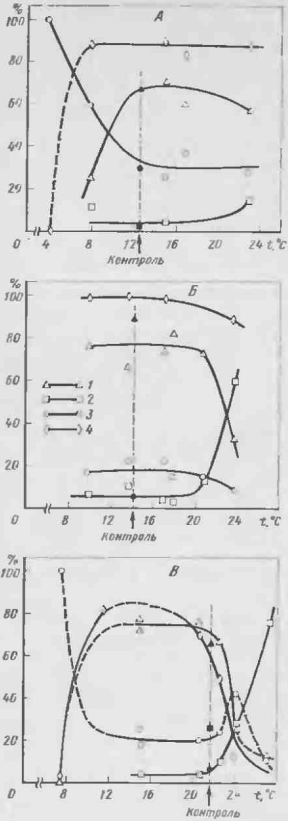


Рис. 7. Созревание ооцитов осетра вне тела самки в растворе Рингера (Гинзбург, Детлаф, 1969)

А, *Б* — черноморско-азовский, *В* — куринский осетры

Изменения процента оплодотворенных (*1*), неактивированных (*2*) и активированных (*3*) яиц, а также процент овулировавших яиц (*4*). Контроль — те же показатели для икры, созревшей в теле самки

25-26° ооциты повреждаются и овуляция приостанавливается. При естественном нересте такой подъем температуры приводит к тому, что самки уходят с нерестилищ и залегают в ямы (Державин, 1947; Детлаф, 1970а).

Результаты описанного выше опыта с ооцитами весенне- и осенненерестующих осетров позволяют предполагать, что границы температур, благоприятных для завершения их созревания и овуляции, у этих осетров сходны. Такое предположение, казалось бы, противоречит практике работы рыбоводов, так как хорошую икру от весенне- и осенненерестующих осетров получают обычно при разных температурах. Однако в действительности тут нет никакого противоречия. Известно, что длительное выдерживание самок при нерестовых температурах ухудшает качество икры. Поэтому у осенненерестующих осетров, начинающих размножаться после снижения температуры воды до верхних границ нерестовых температур, выдерживание вызывает ухудшение качества икры раньше наступления нижних границ температур, благоприятных для созревания. У весенненерестующих осетров, как и у размножающихся весной белуги и севрюги, выдерживание при нерестовых температурах, напротив, приводит к снижению качества икры до наступления верхних границ нерестовых температур.

Результаты приведенных выше опытов по влиянию разных температурных условий на фолликулы, инкубируемые в солевом растворе, хорошо согласуются с данными об изменении фолликулов под действием низких температур в теле самки (Детлаф, Давыдова, 1978). Самкам севрюги с гонадами в завершенной IV стадии зрелости инъецировали суспензию гипофизов и выдерживали их при нормальной нерестовой температуре (17,5—21°) до приобретения ооцитами инерции созревания. Затем на разных сроках периода инерции созревания самок подвергали воздействию низких температур: одномоментно снижали температуру воды на 11—15°, выдерживали самку при 3—6° в течение 1,5—3 ч и быстро повышали температуру на 12—17°. На самок, подвергнутых такому воздействию незадолго до разрушения в ооцитах зародышевого пузырька, подобное изменение температур не оказывало влияния — ооциты нормально созревали и овулировали: икру этих самок использовали для производственной инкубации и получили жизнеспособных предличинок. При охлаждении самок в то время, когда ооциты находились на стадиях прометафазы и метафазы первого деления созревания, у части из них наблюдалось снижение доли овулировавших ооцитов. Охлаждение, осуществленное несколько позднее, перед началом овуляции ооцитов или в начале их овуляции, приводило к более или менее полному подавлению процесса овуляции. В обоих последних случаях среди овулировавших ооцитов снижался процент способных к оплодотворению и нормальному развитию. Неблагоприятное температурное воздействие на заключительных стадиях созревания вызвало изме-

нения, которые рыбоводы называют «затвердеванием» самки. У одной из таких «затвердевших» самок фолликулы даже пробивались через грохотку. Полученные данные показывают, что снижение температуры ниже нерестовых в конце периода созревания тормозит овуляцию и повреждает ооциты.

Сопоставление данных о температурных границах естественного нереста (см. 4.2), созревании инъецированных самок и дозревании ооцитов одной самки вне организма при разных температурах приводит к выводу, что в конце периода созревания ооцитов, когда они особенно чувствительны к действию неблагоприятных условий, особенно важно, чтобы температура воды в садках с производителями не выходила за пределы нерестовых температур.

1.8. Выметывание икры во время естественного нереста и получение икры на рыбоводном заводе

При естественном нересте, в присутствии самца, самка не задерживает икру: по мере овуляции порции яиц вместе с полостной жидкостью выделяются в воду. Активные движения самки способствуют овуляции ооцитов, равномерному выделению яиц через половую пору и их рассеиванию в воде. У текучих самок, вылавливаемых на нерестилищах, в полости тела, как правило, бывает мало овулировавших яиц.

В опытах О. Б. Чернышева (см. Садов, 1957; Казанский, 1957а) и П. С. Ющенко (личное сообщение) аналогичным образом вели себя самки, созревшие после гипофизарной инъекции и помещенные в водоем вместе с самцом; они не задерживали икры в полости тела и переходили к нересту, который длился несколько часов.

На рыбоводных заводах самок и самцов после инъекции им гипофизов выдерживают отдельно, в разных садках. В этих условиях у самок не возникает нерестового поведения, и овулировавшие ооциты в больших количествах скапливаются в полости тела; лишь часть из них самка выбивает в воду. Ко времени завершения овуляции ооциты, которые освободились от фолликулярных оболочек в начале этого процесса, успевают повредиться.

Если у самки периодически сцеживать всю овулировавшую икру, как это делали в опытах на стерляди (Персов, 1957), то яйца в последовательно взятых порциях оплодотворяются одинаково хорошо. Если же яйца задержать в полости тела и брать через разные сроки после начала овуляции (опыты на осетре и севрюге — Вернидуб, Киселева, 1953; Вернидуб, 1957 и неопубликованные данные авторов), то процент оплодотворения быстро снижается. При этом увеличивается группа неактивированных яиц, неспособных к оплодотворению. Самые последние порции икры содержат поврежденные яйца и пустые оболочки, из которых вытекло все содержимое («перебитая икра»). Такие

изменения яиц в полости тела иногда наступают еще до полного завершения овуляции; ооциты, «сползающие» в это время с яистыка (т. е. только что овулировавшие), еще могут давать высокий процент оплодотворения. Таким образом, внутри фолликулярных оболочек ооциты лучше сохраняются, чем в полости тела. Однако следует иметь в виду, что «перебитая» икра возникает не только при передержке овулировавших ооцитов в полости тела самки, но и в тех случаях, когда в ооцитах самки уже на исходной стадии начались дегенеративные изменения (Фалеева, 1970).

При постепенном порционном выметывании икры самкой растянутость процесса овуляции ооцитов является важным приспособлением, благодаря которому во время нереста не происходит длительной задержки овулировавших яиц в полости тела самки. На рыбоводных заводах всю зрелую икру берут одновременно. В этих условиях растянутость овуляции ооцитов теряет свое приспособительное значение и создает известные трудности, которые рыбоводу надо уметь преодолевать.

Если правильно выбрать время для вскрытия самки, то можно застать такое состояние ее, когда часть икры уже овулировала и находится с полостной жидкостью в яйцеводах и в полости тела, а остальные ооциты легко «сползают с яистыка», т. е. овулируют при подъеме самки. На этой стадии разрыв фолликулярных оболочек, удерживающих оставшиеся в яичнике ооциты, уже вполне подготовлен, и требуется только минимальное усилие для их освобождения. Опыт работы осетровых рыбоводных заводов (в частности, Рогожинского и Волгоградского) и специальные исследования (Вернидуб, 1957; Казанский, 1957; Детлаф, Зубова, 1962; Детлаф и др., 1965; Игумнова, 1974) показывают, что при взятии икры от самок в таком состоянии, как правило, получают высокий процент оплодотворения яиц и нормального развития зародышей.

Созревание ооцитов в яичнике к началу массовой их овуляции и подготовленность фолликулярных оболочек к разрыву делают, таким образом, возможным единовременное получение всей икры до завершения процесса овуляции.

Сроки созревания и овуляции ооцитов и время получения икры на рыбоводных заводах. В предыдущих разделах было показано, что качество икры зависит не только от исходного состояния самок и температур, при которых их содержат после гипофизарной инъекции, но и от своевременности получения икры. Для того чтобы знать, когда следует просматривать самок для получения от них хорошей икры, важно изучить зависимость созревания самок разных видов осетровых рыб от температуры (Персов, 1957; Детлаф, Зубова, 1962; Детлаф и др., 1965; Семенов, 1965; Игумнова, 1974, 1975б).

Период от инъекции самкам гипофизов до получения от них зрелой икры мы называем периодом созревания; для краткости этот период обозначен греческой буквой тау с индексом с — τ_c.

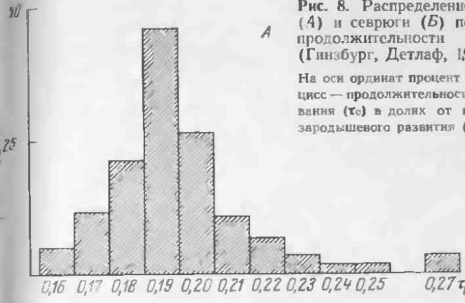
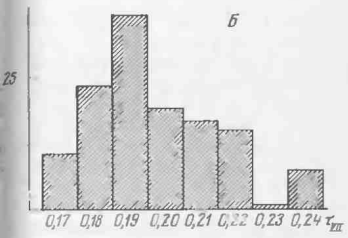


Рис. 8. Распределение самок осетра (*А*) и севрюги (*Б*) по относительной продолжительности их созревания (Гинзбург, Детлаф, 1969)

На оси ординат процент самок, на оси абсцисс — продолжительность периода созревания (τ_c) в долях от продолжительности зародышевого развития (τ_{VII})



Продолжительность его зависит главным образом от температуры, при которой выдерживают производителей после гипофизарной инъекции, а также и от исходного состояния самок.

Сопоставление продолжительности периода созревания и периода зародышевого развития показало, что при одинаковых средних температурах первый много короче второго и у самок, созревших при низких нерестовых температурах, составляет от 0,17 до 0,23 его (одинаково у осетра, севрюги, белуги).

На рис. 8 показано распределение по срокам созревания 210 самок осетра и 87 самок севрюги, наблюдения над которыми производились в 1962—1964 гг. на Рогожкинском осетровом рыбоводном заводе. Для осетров была получена симметричная кривая с пиком на 0,19 τ_{VII} и равномерно и круто спускающимися плечами. 70% всех самок созрело в интервале 0,19± ±0,01 τ_{VII} и 100% в интервале 0,19±0,02 τ_{VII}. Для севрюги получилась несколько асимметричная кривая; в интервале 0,19± ±0,02 τ_{VII} созрело 78% самок и по сравнению с осетром увеличилась группа самок, созревших в более поздние сроки (0,22—0,24 τ_{VII}). Однако общий характер распределения самок по срокам созревания у осетра и севрюги сходен. Это позволило нам построить графики вероятных сроков созревания самок осетра, севрюги и белуги при разных температурах, основываясь на данных по продолжительности зародышевого развития (Детлаф, 1965): зная величину τ_{VII} при разных температурах, можно было вычислить долю ее, соответствующую продолжительности периода созревания, τ_c.

Эти расчеты были сделаны по материалам, полученным на Рогожкинском и Волгоградском осетровых рыбоводных заводах в производственных условиях на яровых весненнерестующих рыбах, хорошо реагировавших на гипофизарную инъекцию (Детлаф и др., 1965; Гинзбург, Детлаф, 1969). Однако вскоре выяснилось (Семенов, 1965), что в зоне более высоких температур часть самок севрюги и осетра созревает в более поздние сроки, чем это было указано на наших графиках. В последние годы, в соответствии с увеличением числа используемых для рыбоводства производителей, увеличилось и число самок, созревающих в более поздние сроки. Кроме того, на низовых заводах Волги было отмечено, что самки севрюги созревают существенно дольше, чем это указано на графике, во всей зоне нерестовых температур. В связи с этим вопрос о продолжительности созревания самок севрюги, осетра и белуги был переисследован.

В настоящей книге мы приводим уточненные графики для определения времени просмотра самок осетра, севрюги и белуги после гипофизарной инъекции при разных температурах (см. рис. 62). При их построении мы учли новые данные Волгоградского осетрового рыбоводного завода о сроках созревания самок севрюги и озимого русского осетра, представленные Л. В. Игумновой, а также данные о сроках созревания самок севрюги и ярового русского осетра на Темрюкском осетровом рыбоводном заводе в дельте Кубани за 1978—1980 гг. и на Сергиевском осетровом рыбоводном заводе в дельте Волги за 1979 и 1980 гг., любезно сообщенные нам старшими рыбоводами этих заводов С. Г. Михеевой и Г. И. Безруковым.

Графики построены на основании пересчета всех имеющихся у нас данных в числе τ_0, а не в долях τ_{VII}, как раньше. Такой способ расчета позволил для белуги продлить кривые в зону нижних нерестовых температур, для которых нет данных о величине τ_{VII}, а для осетра — уточнить положение кривых в зоне более высоких температур. Для севрюги построены взамен прежних новые графики, в которых учтен более широкий диапазон варьирования сроков их созревания.

На основании анализа данных Волгоградского завода за ряд лет, включая 1979 г., Л. В. Игумнова установила, что большинство самок, дающих хорошую в рыбоводном отношении икру, созревают в интервале от 25 до 38 τ_0, а единичные самки (около 2%) — в интервале от 38 до 40 τ_0.

Одним из авторов настоящей книги (Т. А. Детлаф) был сделан пересчет данных о сроках созревания самок севрюги на Темрюкском и Сергиевском заводах в числе τ_0. Расчет показал, что на Темрюкском заводе все самки созрели в интервале от 28 до 42 τ_0 после инъекции им суспензии гипофизов. Из этого следует, что на Темрюкском заводе первые самки севрюги созревают на 3 τ_0 позднее, чем на Волгоградском и, в прошлые годы, на Рогожкинском заводе в дельте Дона. В интервале от 38 до

42 τ_0 на Темрюкском заводе созрело 20% самок, и от половины из них была получена пригодная для рыбоводных целей икра.

Таким образом, на Волгоградском заводе созревание самок севрюги, отловленных на уровне перестилищ, начинается и заканчивается немного раньше, чем созревание самок севрюги, выловленных в устье Кубани или в море, у перекопского и голубинского побережья. Однако различия эти не столь велики, как этого можно было бы ожидать, учитывая разнокачественность самок, используемых для рыбоводства на низовых заводах. В то же время на Сергиевском заводе, несмотря на то, что он расположен в дельте Волги, из тех самок, которые реагировали на гипофизарную инъекцию созреванием, большинство (около 60%) созрело в интервале от 25 до 38 τ_0 и только единичные — от 38 до 40 τ_0, т. е. в те же сроки, что и на Волгоградском заводе. На основании приведенных данных можно рекомендовать просматривать самок севрюги на всех осетровых заводах начиная с 25 и до 42 τ_0 после инъекции им суспензии гипофизов.

Пересчет в числе τ_0 данных о сроках созревания самок ярового русского осетра, полученных нами ранее на Рогожкинском заводе, а также данных о созревании самок на Бертюльском заводе (Детлаф и др., 1965) показал, что большинство самок созрело в интервале от 24 до 32 τ_0 после инъекции суспензии гипофизов и только небольшое число самок — в сроки 23—24 и 32—35 τ_0. В те же сроки созрели все самки русского осетра на Темрюкском и Сергиевском заводах. Таким образом, самки русского осетра созревают в более сжатые сроки, чем самки севрюги. На рис. 62, *Б* представлены графики, позволяющие определить время просмотра самок при разных температурах в интервале от 23 до 35 τ_0 в часах.

Пересчет в числе τ_0 данных о сроках созревания волжской белуги на Волгоградском заводе за ряд лет позволил построить графики для всего диапазона температур, при которых на рыбоводных заводах получают икру белуги (Игумнова, 1975б, 1979; см. рис. 62, *В*). По этим данным первые самки белуги созревают через 19 τ_0, а последние — через 34 τ_0 после инъекции суспензии гипофизов. В этом же интервале времени созревали и самки донской белуги на Рогожкинском заводе (Детлаф и др., 1965). Самки белуги начинают созревать через меньшее число τ_0, чем самки севрюги и осетра, а продолжительность периода (в числе τ_0), в течение которого созревают все самки, дающие пригодную для рыбоводства икру, у белуги больше, чем у осетра, и почти не отличается от таковой у севрюги. Описанные различия в сроках созревания самок севрюги, осетра и белуги, по-видимому, характеризуют различия исходного состояния самок к моменту введения им суспензии гипофизов.

Заслуживает специального внимания то обстоятельство, что производители, относящиеся к разным биологическим группам одного вида в разных реках и даже к разным (близким) видам, созревают в одни и те же сроки. Так, график сроков созревания

донского осетра удовлетворительно прогнозирует сроки созревания не только донского осетра, но и ярового и озимого осетров Волги. Озимый осетр созревает в эти сроки как после выдерживания его в заводских условиях в цехах с регулируемой температурой в дельте Волги (Молодцов, 1971), так и после зимовки в реке на Волгоградском заводе (данные за 1979 г., сообщенные Л. В. Игумновой). Что касается персидского позднего ярового осетра, то на том же Волгоградском заводе в 1979 г. часть самок созрела в те же сроки, что и русский осетр, а другие (около 50%) — существенно позднее. Самки ленского осетра, по данным И. И. Смольянова, созревают в те же интервалы времени, что и самки русского осетра (см. Бердичевский и др., 1979), и только в зоне низких температур, при 8—10°,— быстрее (Хакимуллин, 1979). Единичные данные по продолжительности созревания обского осетра (Вотинов, 1963) и амурского осетра (Свирский, 1967) также укладываются в эти сроки. Самки белуги из Дона, Куры и Волги при одинаковых температурах созревают за одинаковое время; единичные данные по продолжительности созревания калуги из Амура (Свирский, 1967) совпадают со сроками, установленными для белуги.

Вопрос о причинах вариабельности сроков созревания разных самок в пределах интервала, ограниченного кривыми *I* и *II*, требует специального изучения.

Для того чтобы иметь сопоставимые данные о созревании и овуляции ооцитов разных самок в момент взятия икры, нами (Гинзбург, Детлаф, 1969) было предложено различать группы самок по следующим признакам:

1. Вся икра в ястыках (ооциты без зародышевого пузырька); ооциты не счищаются.

2. Икра в ястыках (ооциты без зародышевого пузырька); небольшая часть ооцитов «сползает» или счищается.

3. Часть икры овулировала и течет, бо́льшая часть сползает с ястыка или легко счищается; остаточной икры в ястыках мало.

4. Бо́льшая часть икры овулировала и течет, остальная сползает с ястыка или легко счищается; остаточной икры в ястыках нет.

5. Вся икра овулировала; поврежденных яиц нет или мало.

6. Вся икра овулировала; много поврежденных яиц (перебитая икра).

7. Бо́льшая или меньшая часть икры в ястыках с признаками повреждения, иногда дегенеративными изменениями пигментного рисунка или с зародышевым пузырьком; среди овулировавших яиц также встречаются поврежденные.

8. Вся икра в ястыках (ооциты с зародышевым пузырьком); у части ооцитов могут быть признаки дегенерации.

9. Вся икра в ястыках; в соединительной ткани ястыка много жира (жировые свмки).

1-я группа внешне сходна с 8-й; чтобы их различить, надо взять 20—25 ооцитов, сварить их (см. 1.2) и определить, име-

ется ли в них зародышевый пузырек. 1-я группа объединяет самок, забитых слишком рано, до начала овуляции ооцитов; их икра не может быть использована для рыбоводных целей. Во 2-ю группу также входят преждевременно вскрытые самки, несколько более продвинувшиеся в своем созревании; только небольшая часть икры этих самок, которая сползает или счищается с ястыка, может оплодотвориться. Наилучшие результаты дают самки, относящиеся к 3-й и 4-й группам. Самки 5-й группы, в зависимости от температуры воды в период созревания и длительности задержки овулировавших яиц в полости тела, могут давать более или менее пригодную для рыбоводных целей икру. Икру от самок 6-й группы обычно не инкубируют, так как она дает очень низкий выход предличинок.

7-я и 8-я группы обычно малочисленны. В них входят самки, либо совсем не реагирующие на гипофизарную инъекцию (группа 8), либо реагирующие на нее неполноценно (группа 7). В 9-ю группу входят самки озимых групп, которых не следовало инъецировать.

На рис. 9 представлено распределение самок по состоянию яичников при разных сроках забоя — в интервале от 0,16 до 0,22 τ_{VII}. Можно видеть, что большинство самок, вскрытых в сроки 0,16—0,20 τ_{VII}, относится к 3—5-й группам. Следовательно, существуют реальные различия в сроках созревания самок.

Можно было бы ожидать, что у самок, забитых позднее, овуляция будет более полной. Однако этого не наблюдается. Среди них прогрессивно увеличивается число таких самок, икра которых овулировала менее полно или совсем не овулировала.

Единичные самки, не обнаруживающие к последнему сроку признаков созревания (см. рис. 62), как правило, вообще не созревают или дают икру низкого качества. Эти самки относятся к 7—9-й группам.

Причины различий в сроках созревания самок были предметом специального исследования. Показано, что эти сроки не зависят от дозы гипофиза. В пределах принятых в 1962—1964 гг. на рыбоводных заводах дозировок (80 мг ацетонированных гипофизов на самку осетра и 50—60 мг на самку севрюги безотносительно к их весу) одновременно созревали большие и маленькие самки, причем большие нередко созревали даже раньше маленьких. Таким образом, двукратные различия в дозе препарата гипофизов на единицу веса самки не оказывают влияния на срок созревания самок и качество икры. В последние годы на Волгоградском заводе при инъекции самкам севрюги по 35—40 мг ацетонированных гипофизов также не наблюдалось зависимости сроков созревания и качества икры самок от дозы суспензии гипофизов: в одни и те же сроки созревали как более крупные, так и более мелкие самки, причем и от тех и от других, как правило, получали хорошую икру.

Вернемся снова к вопросу о возможных причинах, лежащих в основе растянутости периода созревания разных самок при

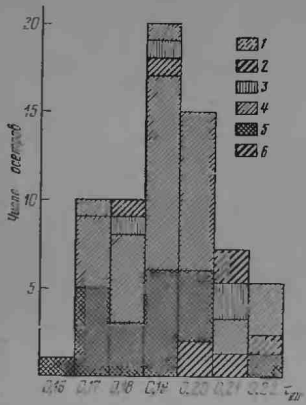
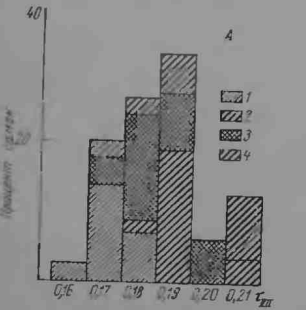


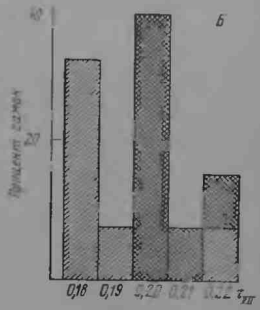
Рис. 9. Характер созревания и овуляции ооцитов у самок осетра, вскрытых при разной относительной продолжительности периода созревания (Гинзбург, Детлаф, 1969)

1 — сборная группа, в которую входят самки, относящиеся к 4-й группе и преимущественно к 8-й и 9-й группам; *2* — сборная группа, в которую входят самки, относящиеся ко 2-й и главным образом 7-й группам; *3* — 3-я группа; *4* — 4-я группа; *5* — 5-я группа; *6* — 6-я группа

Рис. 10. Распределение самок осетра (*А*) и севрюги (*Б*) по относительной продолжительности созревания, при разных сроках их резервации (Гинзбург, Детлаф, 1969)

Сроки резервации: *1* — менее 1 сут; *2* — от 3 до 6 сут; *3* — от 6 до 24 сут; *4* — от 24 до 26 сут





одинаковых температурных условиях. Большое число специальных исследований (см., например, Семенов, 1965), а также практический опыт, накопленный на рыбоводных заводах, свидетельствуют о том, что у самок, находящихся в завершенной IV стадии зрелости, существует несомненная корреляция между сроком их выдерживания при нерестовых температурах в недостаточно благоприятных условиях и продолжительностью созревания после гипофизарной инъекции. Свежевыловленные самки или резервированные менее двух суток созревают первыми, чем дольше были резервированы самки, тем медленнее они созревают и тем хуже получаемая от них икра (рис. 10). Таким образом, распределение самок по срокам созревания

позволяет в известной мере судить об условиях созревания и об исходном состоянии самок. Возможно, что и между самками, находящимися в завершенной IV стадии зрелости, имеются некоторые различия, выражающиеся, в частности, в разной продолжительности гормонозависимого периода у ооцитов.

Для решения вопроса о том, когда вскрывать самок в пределах указанного интервала, между *I* и *II* кривыми на рис. 62, *А—В*, надо руководствоваться принятыми в осетроводстве критериями (Казанский, 1951). Показанием к вскрытию самок являются следующие признаки: брюхо мягкое, икра выбивается сильной струей, при подъеме самки значительно западает брюшная стенка.

У самок, не созревших в сроки, соответствующие графикам, имеет смысл, прежде чем их забить, исследовать строение ооцитов в яствыках, взяв щупом пробу. Если в ооцитах имеется зародышевый пузырек, то самок следует забить и сдать. Если зародышевого пузырька нет, то можно попробовать подождать еще немного, хотя вероятность получения от таких самок икры высокого рыбоводного качества очень мала.

Приводимые в Приложении 6 на рис. 62, *А—В* кривые позволяют рассчитать время инъекции самкам гипофизов таким образом, чтобы момент их созревания приходился на удобное для работы время. Они облегчают работу, особенно с такими крупными рыбами, как белуга, так как позволяют сократить число необходимых просмотров самок (раньше сроков, соответствующих нижней кривой, их можно не смотреть) и помогают более точно определить момент забоя. При своевременном взятии икры значительно снижаются ее потери за счет перезревания и недозревания ооцитов в теле самок, и икра обладает лучшими рыбоводными показателями.

Пятнадцатилетний опыт использования этих рекомендаций на осетровых рыбоводных заводах показал целесообразность их применения, но потребовал их уточнения, что сделано в настоящей книге (см. Приложение 6).

2. ЗАРОДЫШЕВОЕ РАЗВИТИЕ

Развитие зародыша начинается с оплодотворения, т. е. со слияния половых клеток: женской — яйца и мужской — сперматозоида или спермия. Оплодотворенное яйцо — это уже новый организм, зародыш, который, находясь в благоприятных условиях, через ряд последовательных преобразований превращается в предличинку, личинку, малька и взрослую рыбу.

Оплодотворенное яйцо представляет собой одну клетку. Оно многократно делится (период дробления). Между возникающими клетками (бластомерами) постепенно образуется полость, и оплодотворенное яйцо превращается в многоклеточный шарик с полостью внутри — бластулу. В результате сложных перемещений клеток стенки бластулы формируется первичная кишка и зародыш становится двух-, а потом и трехслойным (период гаструляции). В дальнейшем возникают закладки важнейших систем органов — нервной, выделительной, мышечной, кровеносной (период органогенеза). Вскоре сердце начинает пульсировать, мышцы сокращаться, зародыш становится подвижным. Быстро растет хвостовой отдел, зародыш приобретает способность делать плавательные движения, которые сначала стеснены оболочками. Наконец, зародыш разрывает яйцевые оболочки и покидает их, превращаясь в предличинку.

Предличинка ведет свободный образ жизни, используя запасы питательных веществ, которые содержались в яйце. Затем она начинает активно захватывать пищу извне и становится личинкой, которая растет и постепенно преобразуется в малька, уже сходного по основным чертам строения со взрослой рыбой.

Зародышевое развитие осетровых так же, как и других рыб или амфибий, может быть подразделено на пять последовательных периодов: оплодотворение, дробление, гаструляция, развитие от конца гаструляции до начала пульсации сердца и от начала пульсации сердца до вылупления. Для удобства описания в зародышевом развитии осетровых рыб нами, кроме того, было выделено 36 стадий (Детлаф, Гинзбург, 1954; Гинзбург, Детлаф, 1955, 1969, 1975).

Развитие зародышей изученных нами видов осетровых рыб — белуги, русского осетра, севрюги и стерляди — очень сходно. Поэтому ниже оно будет описано в общей форме; мы будем упоминать об отдельных видах только в тех случаях, когда между ними обнаруживаются сколько-нибудь существенные различия.

Интересно, что строение зародышей веслоноса — вида, населяющего реки и озера Северной Америки и близкого к осет-

ровым, но относящегося к другому семейству отряда осетрообразных, почти во всех деталях совпадает со строением зародышей осетровых рыб (Ballard, Needham, 1964).

На приводимых в книге рисунках изображены зародыши и предличинки черноморско-азовского осетра, полученные в низовье Дона (за исключением лишь рис. 40, *А*, *В*, на которых представлены зародыши севрюги и стерляди). Все рисунки зародышей выполнены при одном и том же увеличении (масштаб дан под рис. 12).

Прежде чем перейти к описанию развития зародыша, рассмотрим строение зрелого яйца и сперматозоида (спермия).

2.1. Половые клетки

2.1.1. Яйцо

Число яиц, выметываемых самками осетровых рыб, очень велико. У стерляди, имеющей относительно небольшие размеры, в яичнике бывает от 8 до 119 тыс. икринок (Берг, 1948), у севрюги от 35 до 363 и у русского осетра от 84 до 837 тыс. икринок, а у крупных осетровых оно может достигать нескольких миллионов — до 2,8 млн. у белуги и 4,1 млн. у калуги (Державин, 1922). В редких случаях плодовитость осетровых может достигать еще больших величин: в 1924 г. в Северном Каспии была выловлена самка белуги весом 1228 кг, которая дала 245 кг икры; число икринок у нее было равно 7,7 млн. (Бабушкин, 1947).

Внешний вид и строение яйца. У осетровых рыб яйца имеют округлую или, чаще, несколько удлиненную форму (рис. 11). Их размер у разных видов варьирует в следующих пределах (см. Гинзбург, 1968):

Вид	Бо́льший диаметр неоплодотворенного яйца вместе с оболочками, мм	Вид	Бо́льший диаметр неоплодотворенного яйца вместе с оболочками, мм
Белуга	3,6—4,0	Русский осетр	3,0—3,5
Калуга	3,6—4,0	Севрюга	2,7—3,2
Черноморско-азовский осетр	3,2—3,8	Сибирский осетр	2,5—2,7
		Стерлядь	1,9—2,5

Цвет яиц коричневато-серый. Окраска разных областей яйца неодинаковая, она отражает полярность его внутреннего строения. Часть яйца, обращенная после оплодотворения вверх и называемая анимальной, обычно светлее нижней равномерно окрашенной вегетативной части; в центре ее имеется светлое полярное пятно, окруженное темными концентрическими кольцами. Типичный для осетра рисунок анимальной области представлен на рис. 12: полярное пятно охвачено темным пигментным кольцом, другое кольцо образовалось на границе с вегетативной областью. Между двумя такими кольцами у некоторых яиц (реже

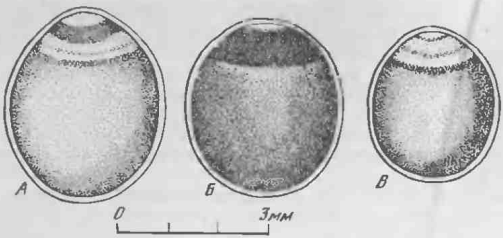


Рис. 11. Яйца белуги (*А*), черноморско-азовского осетра (*Б*) и севрюги (*В*), вид сбоку (Детлаф, Гинзбург, 1954)

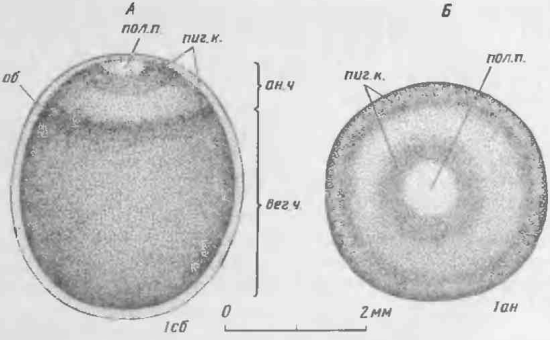


Рис. 12. Неоплодотворенное яйцо осетра (*ст. 1*); такой вид имеет яйцо и в первые минуты после осеменения

1 сб — вид сбоку, в оболочках; *1 ан* — вид сверху, со стороны анимальной области; *ан.ч.* — анимальная часть; *вег.ч.* — вегетативная часть яйца; *об.* — оболочки, отдельные слои неразличимы; *пиг.к* — пигментные кольца; *пол.п* — светлое полярное пятно

у осетра и чаще у белуги и севрюги) имеется еще одно, промежуточное пигментное кольцо. Диаметр полярного пятна, ширина и интенсивность пигментации концентрических колец и более светлых областей между ними варьирует в широких пределах в икре не только разных, но и одной самки. В яйцах черноморско-азовского осетра анимальная область иногда настолько сильно пигментируется, что становится темнее вегетативной; в этих случаях отдельные кольца бывают неразличимы, и только в центре сохраняется небольшое более светлое пятно. Проводившееся нами индивидуальное выращивание яиц с разным рисунком анимальной области показало, что все яйца с одним, двумя и тремя пиг-

ментными кольцами, а также с единообразной темной окраской анимальной области способны к оплодотворению и могут давать личинок нормального строения. Иногда, но очень редко, икра бывает совсем лишена темного пигмента и имеет бледно-желтую окраску (такую икру находили у рыб-альбиносов).

Зрелое яйцо по своему строению имеет много общего с ооцитом на стадии, когда он приступает к созреванию. В цитоплазме сохраняется полярное распределение желточных включений. Близко к поверхности лежит слой кортикальных гранул (рис. 13, 1, *Б*) и под ним располагаются многочисленные мелкие пигментные гранулы, большая или меньшая концентрация которых обусловливает характерную пигментацию яйца. Основное отличие зрелого яйца от ооцита заключается в том, что зародышевый пузырек отсутствует и, после разрушения ядерной оболочки в процессе созревания, кариоплазма распределилась в цитоплазме анимальной области, не смешиваясь с ней полностью: она образует разветвленную сеть лакун, заключающих остатки содержимого зародышевого пузырька. При определенных методах обработки яиц в лакунах можно видеть округлые образования — глобулы гидрофильного коллоида.

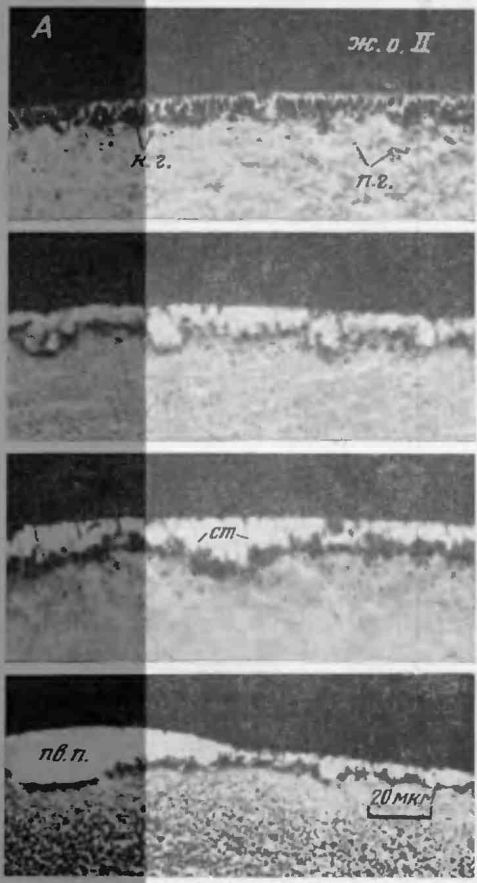
В зрелом яйце ядро находится на метафазе II. Веретено второго деления созревания лежит у поверхности яйца вблизи анимального полюса, по соседству с первым полярным тельцем (см. рис. 6, *Е*).

Снаружи яйцо, так же как и ооцит в яичнике, одето тремя яйцевыми оболочками — двумя желточными и поверхностной студенистой (см. рис. 3), имеющими характерное строение (Марков, 1975). У неоплодотворенного яйца они очень тонки и тесно прилегают одна к другой, так что их удается различить только под микроскопом, при большом увеличении. До оплодотворения оболочки не обладают сколько-нибудь значительной прочностью и яйцо может легко повреждаться. Об этом очень важно помнить при работе с икрой, в частности при получении икры от самки.

Оболочки против анимального полюса яйца несколько тоньше, чем в других местах. Здесь в них имеются микропилярные каналы, через которые при оплодотворении сперматозоид может проникнуть в цитоплазму яйца. Сами же оболочки настолько плотны, что сперматозоид не в состоянии пройти через них (как это происходит, например, при оплодотворении у лягушек). Обычно в оболочках яйца имеется 5—10 микропилярных каналов, но иногда их бывает значительно больше, у черноморско-азовского осетра до трех-четырех десятков (рис. 14; см. Гинзбург, 1968).

Размеры зрелых яиц осетровых рыб могут, как уже отмечалось, довольно существенно варьировать. Эти различия не оказывают сколько-нибудь значительного влияния на жизнеспособность личинок. В специальном исследовании, проведенном на крупной и мелкой икре волжского осетра и севрюги, взятой от самок разного размера и возраста (за исключением впервые

нерестующих), показано, что первоначальные различия в количестве запасных питательных веществ в икре при благоприятных условиях выращивания молоди постепенно сглаживаются. Вес, содержание белков, жиров, гликогена и интенсивность включения радиоактивного углерода в органические вещества у личи-



нок, развившихся из крупной и мелкой икры, через 10 сут после их перехода на активное питание оказываются одинаковыми (Богоявленская и др., 1972).

Способность яиц к оплодотворению. Способность зрелых овулировавших яиц к оплодотворению при задержке их в полости

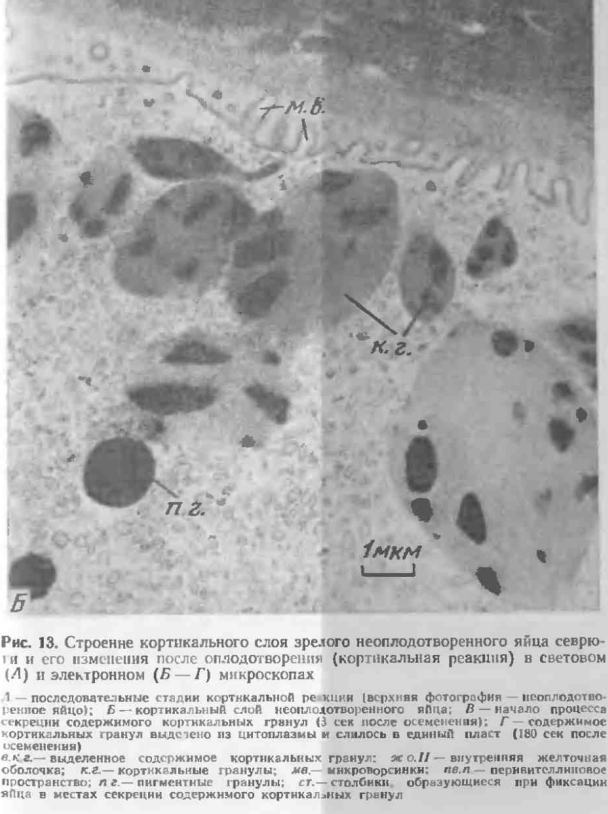
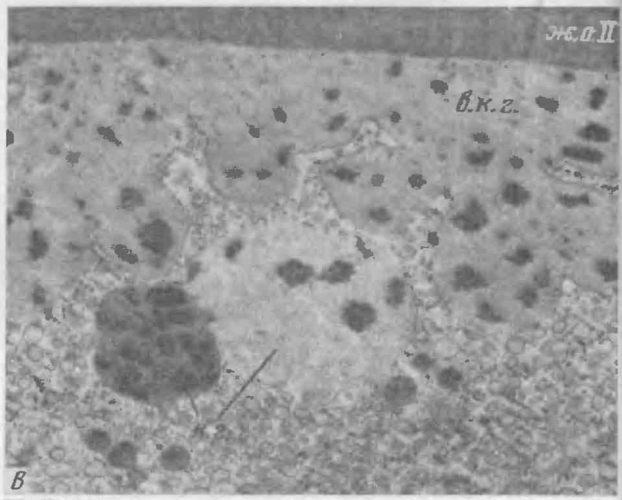


Рис. 13. Строение кортикального слоя зрелого неоплодотворенного яйца севрюги и его изменения после оплодотворения (кортикальная реакция) в световом (*А*) и электронном (*Б — Г*) микроскопах

А — последовательные стадии кортикальной реакции (верхняя фотография — неоплодотворенное яйцо); *Б* — кортикальный слой неоплодотворенного яйца; *В* — начало процесса секреции содержимого кортикальных гранул (3 сек после осеменения); *Г* — содержимое кортикальных гранул выделено из цитоплазмы и слилось в единый пласт (180 сек после осеменения)

в.к.г. — выделенное содержимое кортикальных гранул; *ж.о.II* — внутренняя желточная оболочка; *к.г.* — кортикальные гранулы; *мв.* — микроворсинки; *пв.п.* — перивителлиновое пространство; *п.г.* — пигментные гранулы; *ст.* — столбики, образующиеся при фиксации яйца в местах секреции содержимого кортикальных гранул



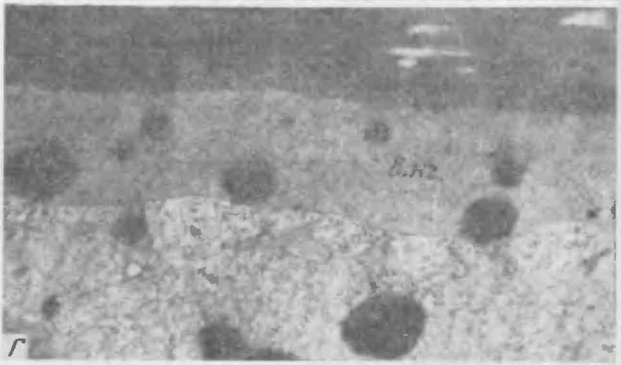
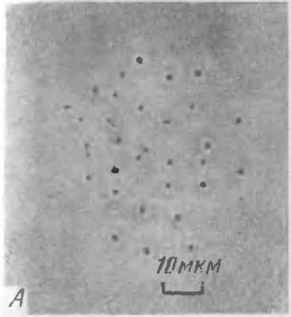
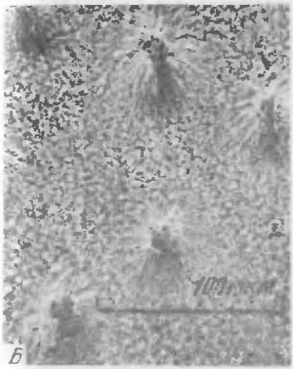


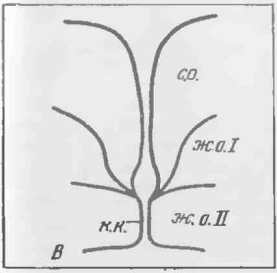
Рис. 13 (окончание)

Рис. 14. Входные отверстия микропилярных каналов в яйцах черноморско-азовского осетра (*А* — группа из 31 микропиле) и белуги (*Б*) и схематический рисунок строения микропиле у осетра (*В*) (Гинзбург, 1968)

ж.о.I — наружная желточная оболочка; *ж.о.II* — внутренняя желточная оболочка; *к.к.* — концевой каналец микропиле; *с.о.* — студенистая оболочка





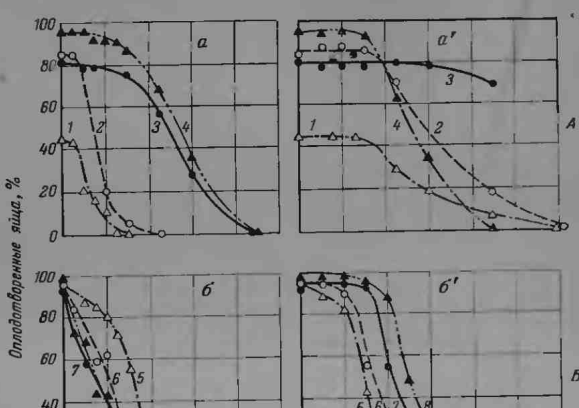


тела самки, а также при выдерживании вне тела самки, в полостной жидкости или в воде, постепенно снижается, а затем и полностью утрачивается. В воде у многих костистых рыб этот процесс протекает очень быстро: так, например, при помещении в воду яиц щуки или рыбца они через 1 мин и яйца кеты, чавычи, семги, ряпушки — через несколько минут оказываются полностью неспособными к оплодотворению. В отличие от этих рыб у осетра и севрюги часть яиц может быть оплодотворена после нескольких или даже многих часов выдерживания в воде. Однако снижение процента оплодотворения начинается гораздо раньше: у осетра нередко спустя 1 ч, а у севрюги — еще до истечения первого часа выдерживания (рис. 15, *А*, *Б*).

Значительно дольше, чем в воде, сохраняется оплодотворяемость яиц в физиологическом солевом растворе и, в особенности, в полостной жидкости. Икра осетровых рыб в полостной жидкости вне тела самки может сохранять высокую способность к оплодотворению на протяжении 4—6 ч (рис. 15, *А'*, *Б'*).

2.1.2. Сперматозоид

Если самка выметывает большое число яиц, то число сперматозоидов, или спермиев, выделяемых самцами, во много раз больше. Оно колоссально: самцы осетровых рыб выделяют единовременно несколько десятков или даже сотен кубических сантиметров спермы (у севрюги — до 200, у черномор-



ско-азовского осетра — до 500 и у калуги — до 1000 см³), причем в 1 см³ спермы содержится до 10 млрд. сперматозоидов, обычно от 1 до 4 млрд. (см. Гинзбург, 1968).

Сперматозоид (рис. 16) имеет узкую палочковидную головку, слегка расширяющуюся сзади, относительно короткую среднюю часть цилиндрической формы и длинный тонкий хвостовой отдел, или жгутик. По сравнению с яйцом, загруженным огромным запасом питательных веществ, сперматозоид имеет ничтожные размеры: общая его длина около 0,05 мм, длина головки — менее 0,01 мм, а ее ширина — 0,001—0,002 мм (т. е. в несколько тысяч раз меньше диаметра яйца).

Из-за столь малых размеров сперматозоида изучить его строение можно только с помощью электронного микроскопа (Гинзбург, 1968, 1977а). На переднем конце головки располагается акросома — особое тельце, присущее спермиям большинства животных, которое играет важную роль при проникновении сперматозоида в яйцо. На разрезах спермиев осетровых рыб акросома имеет вид сплющенного пузырька с неравномерно утолщенными стенками. Бо́льшая часть головки занята ядерным материалом. В ядерной части различимы три спирально извитых канала, в которых заключены плотные нити. Позади головки располагаются две центриоли, из которых одна примыкает к

Рис. 15. Сохранение яйцами осетра (*А*) и севрюги (*Б*) способности к оплодотворению при их выдерживании в воде (*а*, *б*) и в полостной жидкости (*а'*, *б'*) (Гинзбург, 1968)

Цифры на кривых обозначают номера самок

←

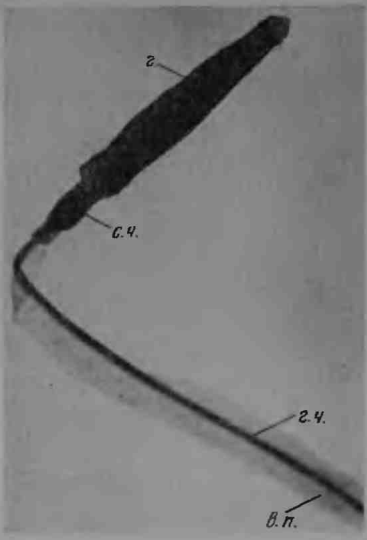


Рис. 16. Спермий черноморско-азовского осетра. Электронно-микроскопическая фотография

в.п. — вырост плазматической мембраны;
г. — головка;
г.ч. — главная часть хвоста;
с.ч. — средняя часть спермия

Рис. 17. Сохранение спермиями осетра оплодотворяющей способности в воде (Гинзбург, 1968)

Опыты со спермой пяти самцов. Разведение эякулята водой в отношении 1 : 9, температура 14,8—17,4°

ядерному материалу головки, а вторая лежит позади первой и служит базальным телом жгутика. Обе центриоли снаружи охвачены крупным митохондриальным телом (продуктом слияния многих митохондрий), которое генерирует энергию для движения жгутика; вместе они образуют среднюю часть спермия. Хвостовой отдел сперматозоида содержит осевой комплекс фибрилл типичного строения: две центральные одиночные фибриллы окружены кольцом из девяти периферических двойных фибрилл. Такое строение имеет фибриллярный комплекс хвоста спермиев

огромного числа животных, а также жгутики и реснички одноклеточных простейших животных и соматических клеток многоклеточных. Вдоль жгутика по бокам от осевого комплекса фибрилл располагаются два складчатых выроста.

Головка спермия заключает в себе половинное (гаплоидное) число хромосом.

Подвижность спермиев и их оплодотворяющая способность. Если взять капельку свежеэякулированной спермы на предметное стекло и поместить ее под микроскоп, то при большом увеличении мы увидим, что сперматозоиды неподвижны. Но стоит только добавить немного воды, как спермии начинают быстро плавать, действуя своим хвостом, как бичом. Сначала они совершают быстрые поступательные движения; в это время спермий белуги проплывает 0,1 мм в секунду. Затем поступательное движение спермиев постепенно замедляется, переходит в колебательное и, наконец, полностью прекращается. Сперматозоид обладает оплодотворяющей способностью только в то время, пока он способен к поступательному движению и может, подплыв к микропиле яйца, проникнуть в него. Колебательное движение спермия на месте не обеспечивает оплодотворения.

Спермии осетровых рыб могут сохранять в воде подвижность разное время, от нескольких минут до многих часов. При этом имеются очень большие различия не только между спермиями, происходящими из эякулята разных самцов каждого вида, но и в пределах одной капли спермы. Наблюдения, проведенные на сперме 20 самцов черноморско-азовского осетра, показали, что поступательные движения большинства сперматозоидов в суспензии прекращаются, как правило, спустя 5—10 мин после добавления воды. Однако небольшая часть спермиев продолжает активно плавать еще долгое время, до 20—60 мин и даже нескольких часов (Гинзбург, 1968). В соответствии с этим оплодотворяющая способность спермы осетра и севрюги во многих случаях резко снижается в первые 10 мин после ее разведения водой, однако не утрачивается полностью. В виде исключения оплодотворяющая способность разведенной спермы сохраняется на высоком уровне на протяжении многих часов (рис. 17).

Таким образом, сперматозоиды осетровых рыб сохраняют в воде подвижность значительно дольше, чем у большинства костистых рыб, нерестящихся в пресных водоемах (так, например, спермии горбуши, лосося, форели, сига, воблы, леща, карася, карпа и многих других видов плавают в воде только 1—3 мин).

Свойства половых продуктов осетровых рыб (пребывание яиц и спермиев в воде в течение значительного времени без утраты способности к оплодотворению) способствуют большей эффективности естественного нереста, который происходит на участках реки с сильным течением, быстро рассеивающим икру и сперму.

Без добавления воды, оставаясь неподвижными, спермии сохраняют жизнеспособность очень долго, особенно при низких температурах (1—4°). Поэтому сперму для хранения собирают

в сухой сосуд и помещают на лед. При осеменении икры спермой, выдержанной в таких условиях в течение пяти-шести суток, в ряде случаев удавалось получить такой же процент оплодотворения икры и выхода личинок, как и при осеменении только что полученной спермой. Показано, что в виде исключения сперматозоиды при таком способе хранения могут оставаться жизнеспособными до 21 суток (Шмидтов, 1936; Персов, 1941а, Гинзбург, 1968).

Хранение в одном сосуде спермы, полученной от нескольких самцов, укорачивает срок, на протяжении которого спермии остаются жизнеспособными (Шмидтов, 1936). Попытки сохранять на холоде куски семенников не увенчались успехом: уже в первые сутки все спермии погибали (Персов, 1947).

Для целого ряда животных прекрасные результаты по длительному хранению спермиев получены с помощью метода глубокого замораживания (в твердой углекислоте при —79° и в жидком азоте при —196°). Этот метод интенсивно разрабатывается применительно к сперме сельскохозяйственных животных и в настоящее время уже широко применяется во всем мире.

Попытки применить метод глубокого замораживания к сперме костистых рыб дали обнадеживающие результаты на целом ряде видов; в частности, высокие проценты оплодотворения были получены при осеменении икры замороженной спермой горбуши, кижуча, нерки, стальноголового лосося, радужной форели, харпуса (см. Horton, Ott, 1976).

В первой работе по замораживанию спермы осетровых рыб в жидком азоте (Бурцев, Серебрякова, 1969) при использовании разбавителя, содержавшего сахарозу или лактозу, яичный желток и глицерин, в отдельных опытах до 80% спермиев белуги и до 100% спермиев калуги сохраняли способность активироваться водой (после хранения в течение 34 и 16 сут соответственно). Однако результаты замораживания спермы были непостоянными. Для осеменения икры была использована сперма, содержавшая после оттаивания 20—40% подвижных спермиев; процент оплодотворения оказался очень низким (около 1%).

Более высокий процент оплодотворения был получен при замораживании спермы осетра и севрюги при —55° и применении разбавителя, содержавшего глицерин, экстракт яичного желтка, хлоралгидрат и мочевину; после 2-часового выдерживания спермы при такой температуре оплодотворилось около 35% яиц (Касимов и др., 1974).

В последние годы Н. С. Пушкарь, Ю. А. Иткин, Е. Ф. Копейка, Е. А. Гордиенко, В. Л. Бронштейн и Т. А. Глушко (1978) разработали метод глубокого замораживания спермы осетровых рыб, который уже дает удовлетворительные и достаточно стабильные результаты. Сперму замораживают в парах жидкого азота до —196°, разбавитель содержит трис-HCl буфер, диметилсульфоксид и яичный желток.

В сперме севрюги и черноморско-азовского осетра, замороженной этим методом и хранившейся при —196° в течение нескольких суток, как правило, 50—60% спермиев сохраняли способность к поступательному движению. При осеменении икры севрюги спермой 4 самцов после 7—23 сут хранения при —196° оплодотворилось в среднем 63% яиц. Значительный процент оплодотворения икры был получен также при длительном хранении спермы, замороженной по этому методу: икру трех самок севрюги осеменили спермой, хранившейся при —196° в течение 1 года, и получили 49, 58 и 70% оплодотворения при 88, 83 и 98% оплодотворения в контроле (Пушкарь и др., 1979; Е. Ф. Копейка, личное сообщение).

Таким образом, мы сейчас уже располагаем методом низкотемпературной консервации спермы осетровых рыб, который может быть использован в осетроводстве.

Качество спермы. Сперма разных самцов и даже порции спермы одного и того же самца, полученные в разное время, сильно отличаются по своим свойствам. Прежде всего значительно варьирует концентрация спермиев в единице объема эякулята, что можно установить уже по внешнему виду спермы: водянистая сперма цвета сыворотки содержит менее 1 млрд., сперма цвета снятого молока — 1—2 млрд. и сперма цвета цельного молока, с желтоватым оттенком,— более 2 млрд. спермиев в 1 см³. Низкая концентрация спермиев в эякуляте еще не свидетельствует о его непригодности для осеменения: нередко сперматозоиды такого эякулята хорошо активируются водой. При использовании достаточных количеств жидкой спермы для искусственного осеменения яиц в лабораторных условиях мы получали высокий процент оплодотворения. Однако в «Инструкции по искусственному осеменению икры осетровых рыб» (Гинзбург, 1963) для производственного осеменения икры не рекомендуется без крайней необходимости брать водянистую сперму: при одновременном использовании более густой спермы других самцов ее добавление приведет к трудно учитываемому снижению концентрации спермиев в смеси эякулятов нескольких самцов и тем самым затруднит правильную дозировку спермы, что может дать отрицательный эффект.

Сперма различается по своей способности активироваться водой. После добавления воды движение спермиев может быть энергичным и длительным или же слабым и кратковременным. Нередко большая или меньшая часть спермиев совсем не активируется, а в отдельных случаях все спермии остаются неподвижными. Такие вариации наблюдались при испытании не только жидкой, но и густой, хорошей на вид спермы.

Для оценки качества спермы осетровых рыб по ее способности активироваться водой была предложена (Персов, 1941б) следующая пятибалльная шкала.

Балл 5. Быстрое поступательное движение всех спермиев.

Балл 4. Быстрое поступательное движение большинства сперм-

миев, но в поле зрения микроскопа встречаются также спермии с замедленным, зигзагообразным, и с колебательным движением.

Балл 3. Быстрое поступательное движение части спермиев, преобладает зигзагообразное и колебательное. Имеются неподвижные спермии.

Балл 2. Поступательное движение редко, у части спермиев колебательное. Около 75% неподвижных спермиев.

Балл 1. Все спермии неподвижны.

Эта шкала может быть полезна для сравнительной оценки спермы разных самцов в исследовательской работе. Для практических целей — при искусственном осеменении икры осетровых рыб — рекомендуется, учитывая большую вариабельность качества спермы, пользоваться смесью спермы нескольких самцов. В этом случае можно обойтись без индивидуальной оценки под микроскопом качества спермы каждого из них (см. Приложение 7).

В зависимости от качества спермы сроки сохранения спермиями жизнеспособности при ее выдерживании весьма различны. Так, в «сухой» сперме при низких температурах в некоторых случаях, как мы уже говорили, оплодотворяющая способность сохраняется на высоком уровне на протяжении пяти-шести суток, а в других эта способность полностью утрачивается уже в первые или вторые сутки.

2.2. Искусственное осеменение икры

При разведении осетровых рыб встречу яиц со спермиями обеспечивает рыбовод. С этой целью разработаны способы взятия икры и спермы и методы искусственного осеменения.

Созревшую самку оглушают ударом колотушки по голове, перерезают жаберные сосуды (чтобы стекла кровь и при взятии икры место разреза меньше кровоточило) и вскрывают брюшную стенку от полового отверстия до уровня грудных плавников, предварительно подставив таз. Вся овулировавшая икра вместе с полостной жидкостью стекает в него. Если часть яиц к моменту вскрытия самки еще заключена в фолликулы, по подготовлена к овуляции и легко сползает с яичника, рыбовод отделяет их руками, пропуская дольки яичника между пальцами. При полной овуляции икры в первой ее порции иногда попадаются комки слипшихся икринок; эти комки следует удалить до осеменения.

Наилучшие результаты дает осеменение, произведенное сразу же после получения икры. Перед добавлением спермы с икры нужно слить избыток полостной жидкости, так как он мешает оплодотворению. Если возникает необходимость выжидать некоторое время (например, при недостатке самцов, когда приходится сразу получать икру от многих самок), икру следует держать под слоем полостной жидкости (в среде, наиболее благоприятной для сохранения ее оплодотворяемости) и сливать избыток полостной жидкости только непосредственно перед осеменением.

Соприкасаясь с воздухом и подсыхая, икра довольно быстро утрачивает способность к оплодотворению. Такое же действие могут оказывать прямые солнечные лучи и высокая температура (выше 20°). Поэтому сохранять икру до осеменения и производить самое осеменение нужно в тени, под навесом, или в закрытом помещении, а в жаркую погоду избегать какой-либо задержки с осеменением.

Сперму собирают в сухие сосуды, от каждого самца отдельно. Осеменять икру следует смесью спермы нескольких, желательно трех — пяти самцов; таким образом удается избежать неудачи осеменения из-за плохого качества спермы.

Когда икра и сперма получены, приступают к осеменению. В осетроводстве издавна применялись разные способы осеменения — сухой, полусухой и мокрый. При полусухом способе осеменения (разработанном В. П. Врасским на икре лососевых рыб еще в 1856 г.) икру и сперму собирают в сухие сосуды, но непосредственно перед добавлением к икре сперму разводят водой. При сухом способе (видоизмененном способе Врасского) сперму приливают непосредственно к икре, смоченной полостной жидкостью, тщательно их перемешивают и лишь после этого добавляют воду. При мокром способе, для осетровых рыб применяемом впервые в начале нашего столетия А. Н. Державиным (см. также Маслов, 1919; Касимов и др., 1964), икру до осеменения тщательно промывают водой и таким образом удаляют всю полостную жидкость; после этого в воду приливают сперму.

Сравнение эффективности этих трех способов осеменения, проведенное на икре белуги, осетра и севрюги в производственных условиях, показало, что лучшие и наиболее постоянные результаты дает полусухой способ (рис. 18) (см. Гинзбург и др., 1963; Гинзбург, 1968). Этот способ в 1963 г. был рекомендован Главрыбводом Государственного комитета по рыбному хозяйству при СНХ СССР (см. Гинзбург, 1963) и с успехом применяется на осетровых рыбоводных заводах (Романов, 1979).

Меньшая пригодность для осетровых рыб сухого способа осеменения обусловлена тем, что в этом случае сперму перемешивают сначала с полостной жидкостью и лишь после этого с водой. Между тем спермин осетровых в отличие от спермиев многих костистых рыб не только не активируются полостной жидкостью, но в смеси с нею значительно хуже активируются водой. Неблагоприятное влияние полостной жидкости особенно сильно сказывается при осеменении сухим способом икры осетра (у которого полостная жидкость имеет более вязкую консистенцию), а также икры всех видов осетровых рыб при малом количестве или недостаточно высоком качестве спермы.

Полусухой способ имеет преимущества не только перед сухим, но также и перед мокрым способом. Основным недостатком мокрого способа является то, что при его применении нередко часть яиц активируется еще до осеменения — под влиянием воды и механических воздействий при перемешивании икры; такие

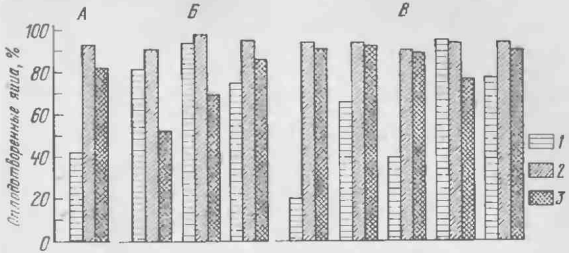


Рис. 18. Результаты осеменения икры белуги (*А*), севрюги (*Б*) и осетра (*В*) разными способами (Гинзбург, 1963)

1 — сухой, *2* — полусухой и *3* — мокрый способы осеменения

яйца утрачивают способность к оплодотворению. Особенно значительное снижение процента оплодотворения было отмечено при осеменении мокрым способом икры севрюги. Помимо указанного недостатка, имеется еще и другой: при помещении неоплодотворенной икры в воду яйца, которые активировались еще в теле самки, приобретают клейкость. Если партию икры, имеющую значительный процент таких яиц, осеменить мокрым способом, то в ней может образоваться множество комков, и это сделает икру непригодной для рыбоводных целей. При полусухом способе активированные яйца, попадая в воду, также приобретают клейкость, но комки не успевают образоваться, так как эти яйца обесклеиваются одновременно с оплодотворенными.

При проведении осеменения очень важно, чтобы сперму разбавляли водой непосредственно перед ее добавлением к икре, так как даже кратковременное пребывание спермиев в воде может сопровождаться снижением их подвижности и соответственно оплодотворяющей способности.

Существенное значение для результатов осеменения имеет дозировка спермы. Если взять недостаточное количество спермы, то часть яиц остается неоплодотворенной (см., например, Персов, 1953). По-видимому, в мало концентрированной суспензии спермиев лишь немногие из них оказываются в непосредственной близости от микропилярных каналов яиц, тогда как остальные не успевают преодолеть отделяющее их расстояние за те несколько минут, в течение которых длится процесс осеменения.

Если же взять слишком много спермы, то процент оплодотворения будет высоким, но некоторая часть яиц (те, в которые проникает по нескольку спермиев — полиспермные яйца) окажется нежизнеспособной (см. 2.4); отход за счет таких яиц может достигать 15—20%.

Конкретные рекомендации по технике осеменения даны в Приложении 7.

2.3. Оплодотворение

Как уже говорилось, зародышевое развитие начинается с оплодотворения или слияния женской и мужской половых клеток. Пройдя через микропилярный канал, сперматозоид достигает поверхности яйца, проникает в него, и, после сложных преобразований, отцовский гаплоидный набор хромосом, содержавшийся в головке спермия, объединяется с материнским. В результате оплодотворенное яйцо (зигота) приобретает нормальное, диплоидное число хромосом. Это число у осетровых очень велико — у разных видов оно варьирует от 60 до 240; белуга, осетры (русский, балтийский, сибирский, амурский) и стерлядь имеют около 120 хромосом (см. Васильев, 1980).

Начальный период зародышевого развития — период оплодотворения — охватывает время от первого соприкосновения сперматозоида с яйцом до соединения мужского и женского ядер в единое ядро зиготы. Глубокие преобразования спермия и яйца в этот период удается изучить только на разрезах гамет с помощью светового и электронного микроскопов; мы остановимся сначала на этих процессах, а позднее рассмотрим изменения яйцевых оболочек в описываемый период.

Преобразования спермия при контакте с яйцом (*акросомная реакция*). Изучение преобразований спермия, наступающих в результате его контакта с яйцом, методом электронной микроскопии (Детлаф, Гинзбург, 1963; Гинзбург, 1968, 1977а) показало, что в первые же секунды происходят глубокие изменения его структуры, носящие название акросомной реакции. Эта реакция у большого процента спермиев наступает также, если в воде имеется избыток ионов кальция, что значительно облегчило ее изучение. При осуществлении акросомной реакции плотные нити, заключенные во внутриядерных каналах головки спермия, выбрасываются вперед, растягивают акросомную мембрану, и в результате на конце головки образуется длинный и узкий акросомный вырост (рис. 19, *А*). Осевым стержнем акросомного выроста являются три упругие нити, которые как чехлом одеты тончайшей прозрачной мембраной. Нередко мембрана на большем или меньшем протяжении разрушается, обнажая нити (рис. 19, *Б*), которые могут при этом отходить одна от другой. Акросомный вырост имеет обычно длину, близкую к длине палочковидной головки спермия (4—6 мкм у севрюги и 5—8 мкм у осетра), но иногда бывает значительно длиннее, достигая у осетра 14 мкм. Одновременно с образованием акросомного выроста митохондриальное тело средней части теряет тесную связь с осевым комплексом жгутика и либо приобретает шаровидную форму, отходя от этого комплекса вбок (рис. 19, *А*), либо полностью отделяется от него и утрачивается (рис. 19, *Б*). Биологический смысл этих изменений структуры спермия очевиден: с помощью акросомного выроста оплодотворяющий сперматозоид прочно прикрепляется к поверхности цитоплазмы яйца, одновременно

активируя его. С этого момента спермий уже не совершает поступательных движений и соответственно не нуждается в сохранении тесной связи между митохондриальным телом (генератор энергии для движения жгутика) и осевым комплексом хвостового отдела спермия.

Акросомная реакция спермиев осетровых рыб принципиально сходна с хорошо изученными аналогичными изменениями спермиев многих морских беспозвоночных, а также миноги (см. Гинзбург, 1977б). У этих животных акросомная реакция является тем механизмом, посредством которого спермий преодолевает барьер, отделяющий его от цитоплазмы яйца,— яйцевые оболочки, а акросомный вырост служит местом приложения сил, вовлекающих спермий в цитоплазму. Осетровые рыбы сохранили этот древний механизм соединения гамет, несмотря на то, что у них оболочки не представляют препятствия для проникновения спермия, который свободно достигает цитоплазмы по микропилярному каналу. В случае более специализированных костистых рыб, у которых яйцевые оболочки также снабжены микропиле, в процессе эволюции произошла полная редукция акросомы.

Кортикальная реакция яйца и защита его от проникновения сверхчисленных спермиев. Контакт оплодотворяющего спермия с плазматической мембраной яйца приводит к возникновению волны возбуждения, распространяющейся в кортикальном слое цитоплазмы (импульс активации), которая, в свою очередь, вызывает секрецию содержимого кортикальных гранул (кортикальная реакция) и стимулирует завершение второго деления созревания, блокированного в зрелом яйце на стадии метафазы.

Уже через несколько секунд после осеменения, сразу после того как спермий в глубине микропилярного канала с помощью акросомного выроста вступает в контакт с цитоплазмой яйца, кортикальные гранулы в области микропиле раскрываются и их содержимое выделяется под оболочку (рис. 13, *А*, *В*). Этот процесс волнообразно распространяется во все стороны и за 2—5 мин и более (в зависимости от температуры) охватывает всю поверхность яйца.

Кортикальная реакция выполняет очень важные биологические функции — в процессе этой реакции из цитоплазмы выделяются вещества, которые вызывают изменения свойств яйцевых оболочек и дают начало образованию перивителлинового пространства, а также защищают яйцо от проникновения сверхчисленных спермиев (см. Гинзбург, 1968, 1977б).

Как мы уже говорили, спермий проникает в яйцо через микропиле. Диаметр концевого канальца микропиле (рис. 14, *В*) не намного превосходит ширину палочковидной головки спермия, поэтому через него в яйцо может проникнуть только один спермий. Однако у осетровых рыб имеется несколько, иногда даже много микропиле, через которые могли бы проникнуть несколько спермиев. Это предотвращается следующим образом. После того как первый спермий, войдя в микропилярный канал, активирует

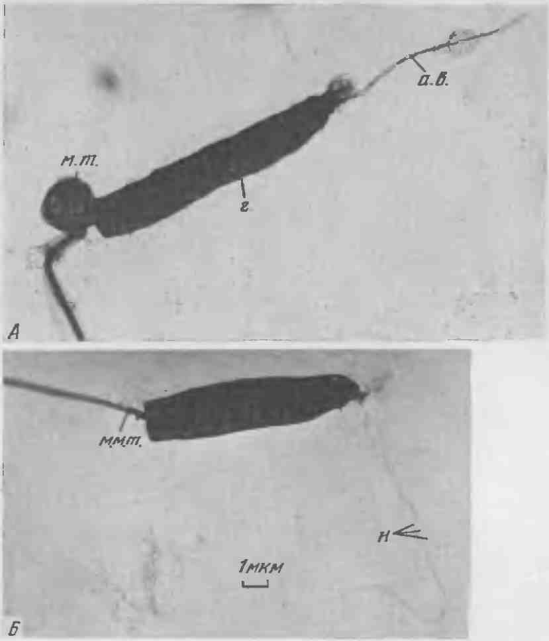


Рис. 19. Спермии черноморско-азовского осетра после осуществления акросомной реакции (электронно-микроскопические фотографии)

А — образовался акросомный вырост, митохондриальное тело средней части спермия смещено; Б — мембрана акросомного выроста разрушена, митохондриальное тело утрачено; *а в.* — акросомный вырост; *г.* — головка; *м.м.т.* — место, на котором находилось митохондриальное тело; *м.т.* — митохондриальное тело средней части спермия; *н.* — нити, составляющие осевой стержень акросомного выроста

яйцо, кортикальная реакция очень быстро охватывает всю область расположения микропиле. С этого момента спермиям, заходящим в любое микропиле, выделенное содержимое кортикальных гранул преграждает путь к цитоплазме (рис. 13, *Г*). Как было показано экспериментально, при контакте с этим материалом спермии агглютинируют — их поверхность становится клейкой, хвосты слипаются, образуя петли, и они теряют способность к поступательному движению. В результате существования такого механизма оплодотворение бывает полиспермным только

в редких случаях, когда в цитоплазму проникает одновременно несколько сперматозоидов, и кортикальная реакция не успевает осуществить свою защитную функцию.

Процент полиспермных яиц возрастает при осеменении икры суспензией сперматозоидов высокой концентрации; он может быть значительным также, если распространение кортикальной реакции замедлено, что наблюдается при плохом физиологическом состоянии яиц, т. е. в икре низкого качества. Полиспермное оплодотворение, как мы увидим дальше, приводит к атипичному развитию зародышей, которые оказываются нежизнеспособными.

Ядерные преобразования в период оплодотворения. Одновременно с кортикальной реакцией начинаются преобразования ядра яйца и сперматозоида (рис. 20). Сперматозоид у осетровых погружается в цитоплазму яйца целиком, вместе с хвостом. Затем его головка отделяется, совершает поворот на 180° и набухает. Компактное ядро головки сперматозоида преобразуется в светлый пузыревидный мужской пронуклеус (рис. 20, *Б, 2, 3*). Рядом с ним возникает семенная звезда, формирующаяся вокруг центриоли сперматозоида. Вслед за этим мужской пронуклеус, постепенно увеличиваясь в размере, вместе с семенной звездой перемещается по направлению к центру анимальной области яйца, заполненной мелкозернистым желтком, где должна произойти его встреча с женским пронуклеусом (рис. 20, *Б, 4, 6*). Параллельно с этими изменениями мужского ядра завершается второе деление созревания, происходит отделение II полярного тельца, а оставшаяся в цитоплазме группа хромосом (гаплоидный набор) преобразуется в женский пронуклеус (рис. 20, *А*). Последний также имеет строение светлого пузыревидного ядра. Женский пронуклеус погружается в глубь цитоплазмы анимальной области (рис. 20, *Б*, 7), и в центре ее происходит его встреча с мужским пронуклеусом (рис. 20, *Б, 8*).

На протяжении некоторого времени оба пронуклеуса остаются в тесном контакте без растворения ядерных оболочек. Центриоль семенной звезды, по-видимому, делится на две; возникают две звезды (рис. 20, *Б, 5*), которые своей лучистостью охватывают оба пронуклеуса. Затем пронуклеусы утрачивают правильные очертания, в них становятся четко различимы хромосомы, располагающиеся двумя отдельными группами. Наконец, завершается формирование веретена первого деления дробления, и в его экваториальной плоскости располагаются хромосомы отцовского и материнского происхождения. На этой стадии происходит восстановление нормальной для вида генетической структуры ядра, и мы можем считать процесс оплодотворения завершенным.

Поворот яйца в оболочках, образование перивителлинового пространства и изменение пигментного рисунка анимальной области. В результате кортикальной реакции между поверхностью цитоплазмы и оболочками возникает тонкая прослойка выделенного материала кортикальных гранул (ее толщина всего не-

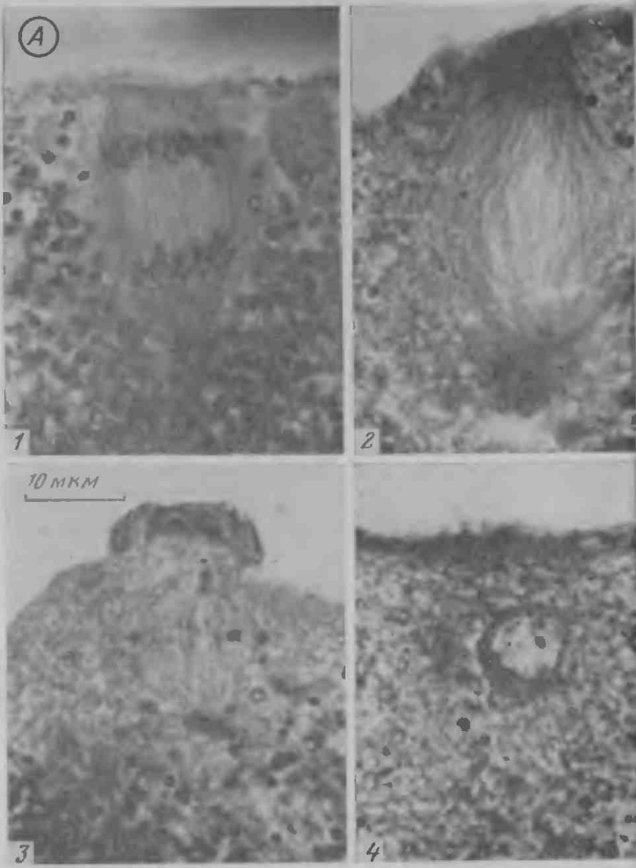
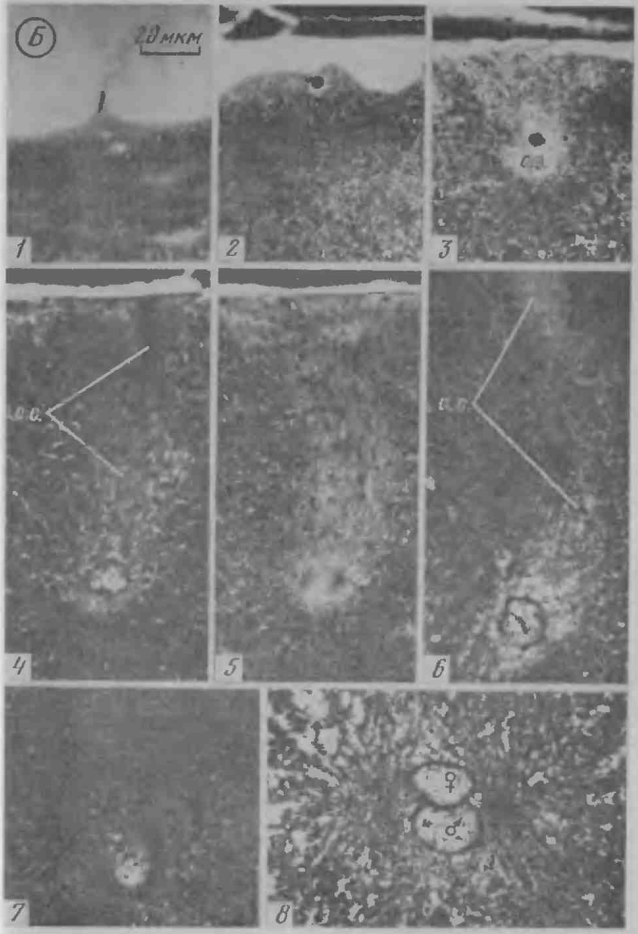


Рис. 20. Ядерные преобразования в процессе оплодотворения

А — завершение II деления созревания и формирование женского пронуклеуса в яйце осетра (*1* — анафаза, *2* — телофаза II деления созревания; *3* — отделение второго полярного тельца; *4* — сформированный женский пронуклеус близко к поверхности яйца); *Б* — ядерные преобразования при оплодотворении у белуги (Гинзбург, 1960): *1* — сперматозоид в цитоплазму (его головка находится в воспринимающем бугорке); *2* — мужской пронуклеус начал набухать, образовалось семенное ложе; *3* — мужской пронуклеус увеличился в размерах и погрузился глубже в цитоплазму; *4* — мужской пронуклеус увеличился в размерах и погрузился глубже в цитоплазму.



5 — семенная звезда около того разделилась на две звезды; 6, 7 — набухание мужской (6) и женский (7) пронуклеусы; 8 — пронуклеусы в тесном контакте; с.з — семенная звезда; с.с — сперматический след, оставляемый погружающимся в глубь цитоплазмы семенной звездой и мужским пронуклеусом

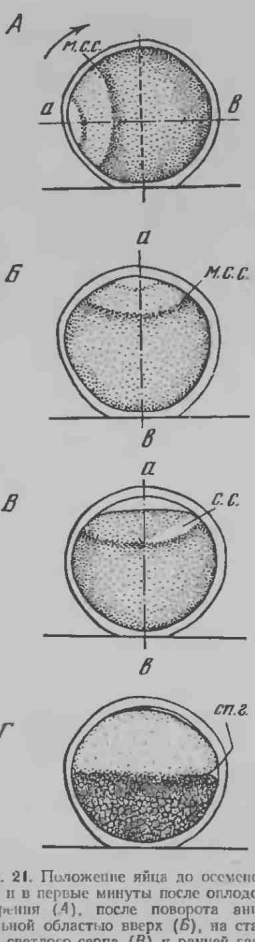


Рис. 21. Положение яйца до оосеменения и в первые минуты после оплодотворения (*А*), после поворота анимальной областью вверх (*Б*), на стадии светлого серпа (*В*) и ранней гаструлы (*Г*) (Детлаф, Гинзбург, 1954)

Стрелка указывает направление поворота. *а — в* — анимально-вегетативная ось яйца; *м.с.с.* — место, где позднее образуется светлый серп; *сп.г.* — спинная губа бластопора; *с.с.* — светлый серп

сколько микрон — рис. 13, *Г*), яйцо высвобождается внутри оболочек и начинает поворачиваться в соответствии с положением своего центра тяжести богатым желтком вегетативным полушарием вниз и анимальной областью вверх. Поворот яйца начинается через несколько минут после осеменения, осуществляется медленно и постепенно и обычно заканчивается спустя 15—20 мин (рис. 21, *Б*).

Ко времени завершения поворота в верхней части икринки, между яйцом и оболочкой, становится различимой (если смотреть на яйцо сбоку) узкая щель, которая затем постепенно расширяется. В это время из цитоплазмы под оболочку выделяется осмотически активный коллоид (ранее содержавшийся в сети лакун анимальной области), который набухает, привлекая воду из окружающей среды; поверхность анимальной области яйца уплощается и между нею и оболочками образуется довольно значительное пространство, называемое перивителлиновым (рис. 22, 2*сб*).

Своеобразный рисунок анимальной области яйца — светлое полярное пятно в центре и темные пигментные кольца вокруг него — после оплодотворения изменяется. Пигмент постепенно стягивается к центру анимальной области, образуя здесь темное скопление (рис. 22, *2 ан*); светлое полярное пятно исчезает или, если оно было очень большим (что часто наблюдается у белуги), сильно уменьшается в размере.

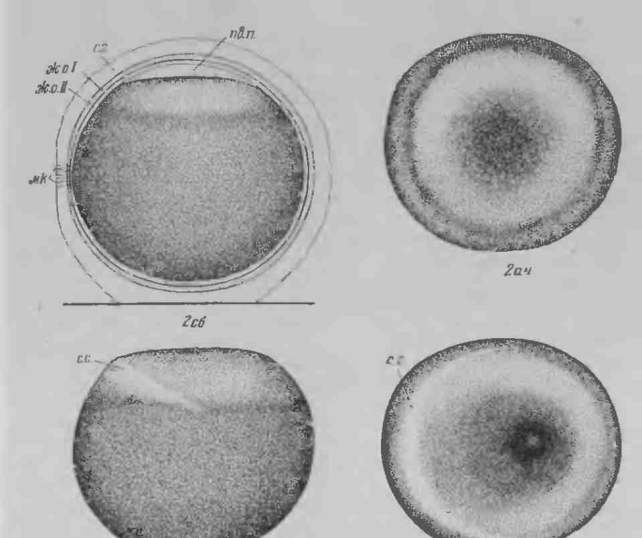


Рис. 22. Яйцо после поворота и выделения гидрофильного коллоида (*ст. 2*) и на стадии светлого серпа (*ст. 3*)

Цифры под рисунками здесь и в дальнейшем соответствуют номерам стадий.

ан — вид со стороны анимального полюса; *сб* — вид сбоку; *ж.о.I* — наружная желточная оболочка; *ж.о.II* — внутренняя желточная оболочка; *м.к.* — микропилярные каналы; *п.п.* — перивителлиновое пространство; *с.о.* — студенистая оболочка; *с.с.* — светлый серп.

Некоторое время спустя (у севрюги при 20° через 1 ч после осеменения, у осетра при 11° через 3,5 ч) на краю анимальной области появляется очень светлая, иногда совершенно белая полоска протяженностью около половины окружности, которая постепенно расширяется и превращается в светлый серп. Иногда серп бывает ярким, с четкими границами (как на рис. 22, *3 сб* и *3 ан*), в других случаях границы менее определенны, в некоторых партиях его совсем не удается различить.

Специально проведенные наблюдения и опыты (Детлаф и Гинзбург, 1954) показали, что сторона яйца со светлым серпом становится затем спинной стороной зародыша, причем воображаемая плоскость, проведенная через середину серпа и центры анимальной и вегетативной областей, соответствует будущей среднеспинной плоскости зародыша. Таким образом, зародыш

приобретает двусторонне-симметричное строение[1] в самом начале развития, еще до того как яйцо приступит к дроблению. Интересно, что плоскость симметрии устанавливается в соответствии с плоскостью поворота, совершаемого яйцом внутри оболочек в первые минуты после осеменения; при этом серп возникает на той стороне яйца, которая до поворота была обращена вверх (рис. 21, *В*, *с.с.*).

Изменения яйцевых оболочек. В период оплодотворения яйцевые оболочки становятся клейкими, набухают и приобретают значительную прочность, необходимую при развитии яиц на нерестилище. Рыбоводу очень важно знать, когда и как это происходит, поскольку именно в этот период приходится яйца обеззараживать, подготавливая их для инкубации.

За изменениями яйцевых оболочек легко проследить как невооруженным глазом, так и используя небольшие увеличения микроскопа. Возьмем немного зрелой икры белуги, осетра или севрюги в стеклянную чашечку и добавим к ней разведенную в воде сперму. Яйца осетровых имеют обычно несколько удлиненную форму и поэтому, попадая в воду, ложатся, как правило, на бок (рис. 21, *А*). Их оболочки мутноваты, отдельные слои неразличимы (рис. 12, *1 сб*). Яйца свободно лежат на дне чашечки и уже при легком толчке сдвигаются с места.

Через несколько минут после осеменения (от 2 до 13 мин в разных случаях) наружная оболочка яиц становится клейкой, и икринки начинают прилипать ко дну чашечки и друг к другу. Вначале клейкость оболочек слабая: если потрясти чашечку, яйца отклеиваются. Постепенно оболочки становятся все более клейкими, яйца прочно прилипают ко дну и встряхиванием их не удается отделить. Было показано (Марков, 1978), что клейкость наружной поверхности студенистой оболочки обусловлена особыми ее свойствами, а не выделением какого-то клейкого вещества, как это предполагали А. И. Садов и Е. М. Кохаиская (1961).

С появлением клейкости оболочки начинают набухать. Процесс этот продолжается довольно долго, примерно до стадии первого деления дробления, когда оболочки становятся в три раза толще, чем до осеменения. По мере набухания мутноватые оболочки светлеют и делаются совершенно прозрачными. Теперь уже при небольшом увеличении четко выступает их слоистое строение: мы видим (рис. 22, *2 сб*) плотно прилегающую к яйцу тонкую внутреннюю желточную оболочку, охватывающую ее наружную желточную оболочку и поверхностную более толстую

---

[1] При двусторонне-симметричном строении правая и левая половины тела животного имеют одинаковое строение и одна представляет как бы зеркальное отображение другой. У таких животных имеется только одна плоскость, относительно которой части симметричны. Эта плоскость (плоскость симметрии) проходит по срединной линии зародыша, через середину мозга, хорды и т. д.

студенистую оболочку. Вследствие клейкости последней к ее поверхности пристают частички ила и песчинки, попавшие в чашку с водой.

Если потрогать набухшие оболочки иглой или стеклянной палочкой, то можно почувствовать, что они стали упругими, прочными. Измерения при помощи специального прибора показывают, что после оплодотворения прочность оболочек быстро возрастает (Зотин, 1961 — рис. 27, *В*, с. 97). Например, неоплодотворенное яйцо севрюги выдерживает нагрузку не выше 15—20 г (при большей нагрузке оно раздавливается); через 15 мин после осеменения оно уже выдерживает груз в два раза, а через час — в три-четыре раза больше. Это, как мы уже говорили, следует учитывать при отмывке икры: пока прочность оболочек еще невелика, следует очень бережно обращаться с икрой, чтобы не повредить ее.

Быстрое увеличение прочности оболочек после появления клейкости и начала набухания имеет большое значение при естественном размножении. Выметываемая самкой икра увлекается и рассеивается течением, и отдельные икринки, будучи немного тяжелее воды, медленно оседают на дно. Оболочки их в это время еще мягкие, нежные, но яйца не повреждаются, так как они плывут, взвешенные в воде. С появлением клейкости икринки прикрепляются к камням или гальке, и здесь (если только икринка не попала в какую-нибудь расщелину) на них обрушиваются удары песчинок, камешков, всего того, что увлекает за собой мощное течение реки; только благодаря возросшей прочности оболочек икринки могут противостоять толчкам и ударам.

Указанное свойство оболочек позволяет икринкам безболезненно выдерживать небольшие толчки друг о друга и о стенки рыбоводного аппарата, которые неизбежны при инкубации обесклеенной икры.

Что же касается другой особенности — клейкости оболочек, то в природе она играет важную роль: благодаря ей зародыши до самого вылупления предличинок удерживаются на нерестилище, где вследствие силы течения и особенностей грунта они предохранены от заиливания и им обеспечены благоприятные условия развития. При разведении осетровых необходимые для развития икры условия обеспечиваются рыбоводом, поэтому клейкость оболочек утрачивает то значение, которое она имеет при естественном размножении. Соответственно, в практике современного осетроводства икру инкубируют в свободном состоянии, для чего ее предварительно обесклеивают.

Вопрос о допустимости инкубации обесклеенной икры был поставлен еще в конце прошлого века (см. Детлаф, Гинзбург, 1954, с. 13) и вновь поднят группой исследователей в 1950-х годах. Эти исследователи полагали, что прикрепление яиц является необходимым условием нормального развития зародышей и должно быть обязательно сохранено при инкубации икры для рыбоводных целей (Матвеев, 1951; Садов, 1951; Емельянов, 1953,

1961; Садов, Коханская, 1961). В настоящее время этот вопрос, в свое время вызвавший оживленную дискуссию, снят с повестки дня. Уже 10—15 лет тому назад было очевидно, что при инкубации обесклеенной икры хорошего качества получают личинок нормального строения и высокой жизнеспособности (см. Гинзбург, Детлаф, 1969). Особенно демонстративен следующий пример: в реки начинают приходить для нереста половозрелые особи белуги, выросшие из молоди, которая была выпущена осетровыми рыбоводными заводами уже после зарегулирования их стока и прекращения естественного нереста этого вида; следовательно, эти производители развились из обесклеенной икры. Таким образом, биологическая полноценность обесклеенной икры не вызывает никаких сомнений.

В этой связи нельзя не выразить недоумения по поводу того, что Е. М. Коханская и сейчас продолжает настаивать на преимуществах метода инкубации икры осетровых рыб в приклеенном состоянии (Коханская, 1980).

Для инкубации икры осетровых рыб за последние 30 лет было предложено более десятка разных типов инкубационных аппаратов (см. 5.1).

Обесклеивание икры. Важным элементом биотехники является подготовка осемененной икры к инкубации путем ее обесклеивания. Ручной способ обесклеивания икры, применявшийся на осетровых рыбоводных заводах еще 10—15 лет тому назад, теперь полностью вышел из употребления. Этот способ был очень трудоемким и тяжелым для рыбовода: икру каждой самки приходилось длительное время (лишь с небольшими перерывами) перемешивать во взвеси ила рукой, часто в холодной воде.

В настоящее время обесклеивание производят механизированным способом. Для этой цели были сконструированы аппараты Р. К. Латыпова — Ю. И. Лыткина и Э. В. Орлова. Первый из них представляет собой барабан, в котором перемешивание икры в процессе обесклеивания осуществляется четырехлопастными резиновыми мешалками (см. Мильштейн, 1972). Аппарат Орлова, получивший наибольшее распространение, представляет собой металлический сосуд с двойным дном, обычно конической формы, который снизу присоединен к системе подачи воздуха, получаемого от компрессора (см. Мильштейн, 1972). Аппарат заполняют специально приготовленной взвесью тонкого минерального ила или инфузорной муки, помещают в него осемененную икру и перемешивают ее, пропуская через суспензию пузырьки сжатого воздуха на протяжении 40—60 мин. Обесклеенную икру промывают чистой водой и размещают в инкубационные аппараты. Существует ряд модификаций аппарата Орлова (см., например, Мещеряков, Бикбаев, 1973).

В качестве обесклеивающего материала для икры осетровых рыб было предложено также использовать суспензию мела (Энгельгардт и др., 1957). Для обесклеивания икры карпа с успехом применяют тальк и молоко; при испытании талька для обес-

клеивания икры осетровых были получены хорошие результаты (Сонн, 1977). Эти способы не применяются в практике осетроводства, но могут представить интерес для исследовательских работ. В частности, на икре, обесклеенной мелом и тальком, в меньшей степени развивается сапролегния; при обесклеивании икры карпа коровьим молоком, разведенным в 10 раз, яйцевые оболочки остаются прозрачными.

Поведение неоплодотворенных яиц. Все описанные изменения происходят в результате оплодотворения яйца. Но, как правило, в каждой партии икры часть яиц остается неоплодотворенной. Чтобы научиться их отличать, возьмем немного зрелой неосемененной икры, поместим ее в воду и будем сравнивать изменения неоплодотворенных яиц с тем, что мы наблюдали у оплодотворенных. В отличие от оплодотворенных эти яйца остаются лежать на боку и не изменяют своей формы: анимальная область у них остается выпуклой и плотно прилегает к оболочке. Оболочки либо совсем не приобретают клейкости, либо начинают клеиться, но слабо. Они медленно набухают, преимущественно в вегетативной области, но при этом остаются мутноватыми; слои в них неразличимы.

Однако наряду с подобными яйцами в неосемененной икре мы встречаем и другие, которые ведут себя так же, как оплодотворенные. Оболочки их приобретают клейкость, набухают, в них становятся различимыми отдельные слои. Яйца поворачиваются анимальной областью вверх, у них образуется перивителлиновое пространство. Изменяется также пигментный рисунок, хотя и менее закономерно, чем у оплодотворенных яиц. Эти яйца активировались, т. е. приступили к развитию, хотя они и не были оплодотворены. Здесь мы встречаемся с так называемым девственным, или партеногенетическим, развитием. В начальном периоде оно имеет много общего с развитием оплодотворенных яиц. Активированные яйца могут приступать к дроблению, но оно протекает резко атипично, вскоре приостанавливается, и яйца постепенно отмирают (см. 2.4).

Теперь посмотрим, что происходит с той порцией икры, которую мы осеменили сразу после ее получения от самки. В ней наряду с оплодотворившимися яйцами может быть большее или меньшее число неоплодотворившихся активированных и неактивированных яиц. Почему же эти яйца не оплодотворились? При осеменении икры хорошей спермой причины этого надо искать в самих яйцах: к моменту встречи со сперминями они или еще не приобрели способности оплодотворяться (не дозрели) или, что встречается гораздо чаще, по тем или иным причинам утеряли эту способность. Здесь мы вплотную сталкиваемся с вопросом первостепенной важности — о рыбоводном качестве икры.

Рыбоводное качество икры. Икра бывает разного качества, и это отражается не только на ее способности к оплодотворению, но и на последующем развитии оплодотворенных яиц. В хорошей икре при осеменении оплодотворяется свыше 80—90% яиц; если

эту икру инкубировать в благоприятных условиях, то отхода почти не бывает, и личинки имеют нормальное строение.

Однако такую икру удается получить далеко не всегда. В икре плохого качества процент оплодотворения ниже, а среди оплодотворившихся яиц часть развивается уродливо и погибает в период инкубации или дает нежизнеспособных личинок; иногда массовые нарушения развития наблюдаются в партиях икры с еще высоким процентом оплодотворения.

Икра плохого качества представляет собой сборную группу, в которую входят случаи повреждения яиц по разным причинам. В некоторых случаях она четко отличается от хорошей по своему внешнему виду и свойствам. Это, в первую очередь, «перебитая икра»: икринки в ней мятые, часть яиц лопнула и из них изливается молочно-белое содержимое. Такую икру для осеменения не берут. В других случаях икринки легко мнутся и раздавливаются между пальцами, но сами по себе не лопаются — это «слабая икра». Ее иногда осеменяют и инкубируют, однако хорошего результата от инкубации такой икры ожидать нельзя. Слабая икра легко повреждается при отмывке и дает много зародышей уродливого строения; в ней нередко наблюдается высокий отход еще до вылупления личинок. Кроме того, встречается икра, о которой уже по внешнему виду (в первую очередь по характеру пигментного рисунка) можно сказать, что в ней идут процессы дегенерации; такая икра обычно развивается уродливо или совсем неспособна к развитию.

Но бывает и так, что икра по внешнему виду не отличается от нормальной, однако после осеменения оказывается, что в ней оплодотворилась лишь часть яиц. Среди неоплодотворившихся яиц мы встречаем те же две группы, что и в неосемененной порции икры — активированные и неактивированные яйца.

Активация яиц, как мы видели, может происходить еще в теле самки. Особенно часто это происходит в тех случаях, когда в садке с производителями к концу периода их созревания происходит внезапное изменение температуры воды. При резком снижении температуры овуляция тормозится, а достигшие зрелого состояния яйца, находящиеся в фолликулах, активируются; активацию созревших яиц может вызывать также кратковременное воздействие высокой температуры (см. Гинзбург, 1968, с. 93). Кроме того, яйца могут активироваться в результате повреждения при взятии икры или подсыхании, если икра стояла на воздухе, не покрытая слоем полостной жидкости. Они могут активироваться и в том случае, когда зрелую икру до осеменения помещают в воду; при этом в партиях более зрелой икры активация происходит за более короткое время и у большего процента яиц, чем в менее зрелой икре. Именно поэтому отмывка полостной жидкости до добавления спермы (при использовании мокрого способа осеменения) может привести к значительному снижению процента оплодотворения. Во всех приведенных случаях актива-

ция яиц до осеменения является причиной их неоплодотворяемости.

Вторую группу неоплодотворившихся яиц составляют неактивированные яйца, внешне не отличающиеся от доброкачественной зрелой икры. Обычно причиной утраты ими способности к оплодотворению является задержка после овуляции в полости тела самки. При более длительной задержке (или более высоких температурах воды) яйца начинают повреждаться. В редких случаях неоплодотворяемость яиц этой группы может быть следствием их недостаточной зрелости (как правило, недозревшие яйца не овулируют).

Для того чтобы не загружать в инкубационные аппараты плохую икру, неоднократно делались попытки (см. Детлаф, Гинзбург, 1954) разработать способы оценки качества икры еще до ее осеменения (для тех партий, в которых яйца не обнаруживают дегенеративных изменений пигментного рисунка или явного снижения тургора). До сих пор эти попытки не дали удовлетворительных результатов — не удалось выработать надежных критериев для такой оценки.

Однако большую важность для рыбоводства представляет не столько ранняя выбраковка плохих партий, сколько улучшение рыбоводного качества получаемой икры. Известный прогресс в этом направлении достигнут в последние годы: выяснены оптимальные температуры выдерживания производителей осетра, севрюги и белуги и оптимальные сроки получения икры при разных температурах, что позволяет значительно снизить потери икры за счет неоплодотворяющихся яиц.

2.4. Дробление

В течение периода дробления яйцо осетровых рыб так же, как и других животных, в результате ряда последовательных митотических делений разделяется на все более мелкие клетки, называемые бластомерами. В результате дробления образуется многоклеточный шарик с полостью внутри—бластула. В процессе дробления ядро каждого бластомера разделяется на два и между расходящимися ядрами возникает область разрежения цитоплазмы — закладка будущей борозды. Разделение дочерних клеток начинается с поверхности; обозначившись на поверхности бластомера, борозда постепенно прорезает толщу цитоплазмы. Поскольку в яйцах осетровых рыб содержится очень много желточных включений, борозды дробления распространяются медленно, и разделение цитоплазмы отстает от деления ядер. Неравномерное распределение желточных включений обусловливает неравномерность дробления осетровых: в анимальной части яйца, содержащей только мелкозернистый желток, образуются мелкие бластомеры, а в вегетативной, заключающей крупнозернистый желток и жировые включения, — бластомеры гораздо большего размера. В соответствии с обилием желточных

включений полное разделение бластомеров в вегетативной части яйца происходит намного позднее, чем в анимальной области, но к концу периода дробления оно завершается и здесь. Таким образом, дробление яиц осетровых рыб относится к типу полного неравномерного дробления.

Благодаря крупным размерам яиц осетровых рыб деления дробления у них можно наблюдать невооруженным глазом. Удобно наблюдать дробление на приклеенной икре. С этой целью можно использовать икру, которую мы осеменили в чашке для изучения процесса оплодотворения. Чтобы икра развивалась нормально, яйца не должны лежать слишком тесно, нужно менять в чашке воду и держать икру при благоприятной температуре.

Первая борозда дробления появляется в центре анимальной области. Вначале она имеет вид короткой и узкой белой полоски, затем борозда постепенно углубляется и распространяется по поверхности яйца, разделяя сначала анимальную область (рис. 23, *4 ан*) и потом переходя ниже, на вегетативную его часть. В последней борозда продвигается очень медленно.

Еще не успевает борозда I деления достигнуть экватора яйца, как в центре анимальной области перпендикулярно ей, также в виде коротких белых полосок, закладываются борозды II деления, и затем постепенно анимальная область зародыша разделяется на четыре части сходной величины (рис. 23, *5 ан*).

При III делении начинается разделение яйца на восемь бластомеров. В это время борозда I деления смыкается в области вегетативного полюса, а борозды II деления спускаются значительно ниже экватора. Расположение закладывающихся борозд III деления бывает различным. В яйцах удлиненной формы борозды закладываются почти параллельно первой борозде или под небольшим углом к ней, образуя характерную фигуру в виде буквы Ж (рис. 23, *6 ан*; рис. 24, *А*, *Б*); в яйцах округлой формы они обычно располагаются по радиусам (рис. 24, *В*). Рисунок, образуемый бороздами дробления, как правило, не бывает геометрически правильным, бластомеры имеют разные форму и величину (рис. 24. *Г*, *Д*, *Е*). Иногда уже при III делении выщепляются маленькие бластомеры удлиненной или округлой формы (рис. 24. *Ж*, *З*, *И*).

Еще большее разнообразие в картине дробления наблюдается при IV делении, когда в более узких бластомерах борозды располагаются латитудинально, отделяя к центру анимальной области клетки относительно небольшой величины, а в более широких — косо или радиально (см. рис. 23, *7 ан*).

Борозды каждого из этих делений появляются в анимальных частях разных бластомеров практически одновременно, что является следствием синхронного деления их ядер. Были определены промежутки времени между моментом появления борозд первого и второго, второго и третьего делений дробления. При постоянной температуре инкубации они оказались одинаковыми и

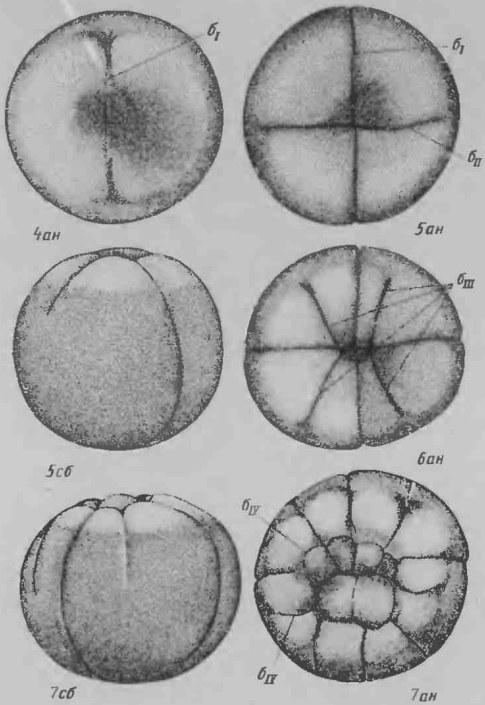


Рис. 23. Стадии первого (*ст. 4*), второго (*ст. 5*), третьего (*ст. 6*) и четвертого (*ст. 7*) делений

ан — вид со стороны анимального полюса: *сб* — вид сбоку; $б_I$, $б_{II}$, $б_{III}$, $б_{IV}$ — борозды первого, второго, третьего и четвертого делений дробления, соответственно

равными продолжительности одного цикла деления ядер дробления, т. е. интервалу времени между возникновением одноименных фаз митоза двух последовательных делений дробления, например от возникновения метафазы одного деления до метафазы следующего деления, или от начала расхождения сестринских хромосом к полюсам веретена (т. е. ранней анафазы) до такой же стадии следующего митотического цикла. На рис. 23 представлены разрезы через анимальную область яиц осетра на

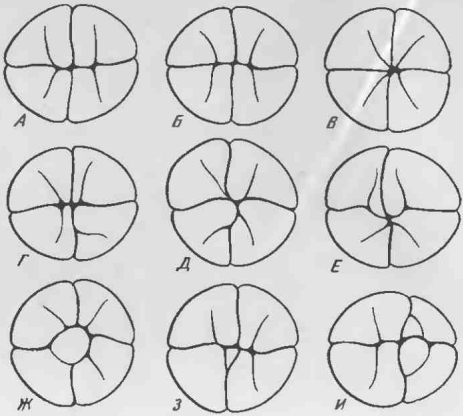


Рис. 24. Расположение борозд на стадии третьего деления (Гинзбург, Детлаф, 1955)

А, Б — яйца удлиненной формы, рисунок в виде буквы Ж; *В* — яйцо округлое, рисунок радиальный; *Г, Д, Е* — значительные различия в форме и размерах отдельных бластомеров; *Ж, З* — в центре анимальной области выщепился бластомер; *И* — выщепилось два небольших бластомера

последовательных фазах II деления дробления. Строгое соответствие интервала между появлением на поверхности яйца борозд I и II делений дробления и продолжительностью митотического цикла позволило определять длительность последнего при разных температурах по времени закладки борозд.

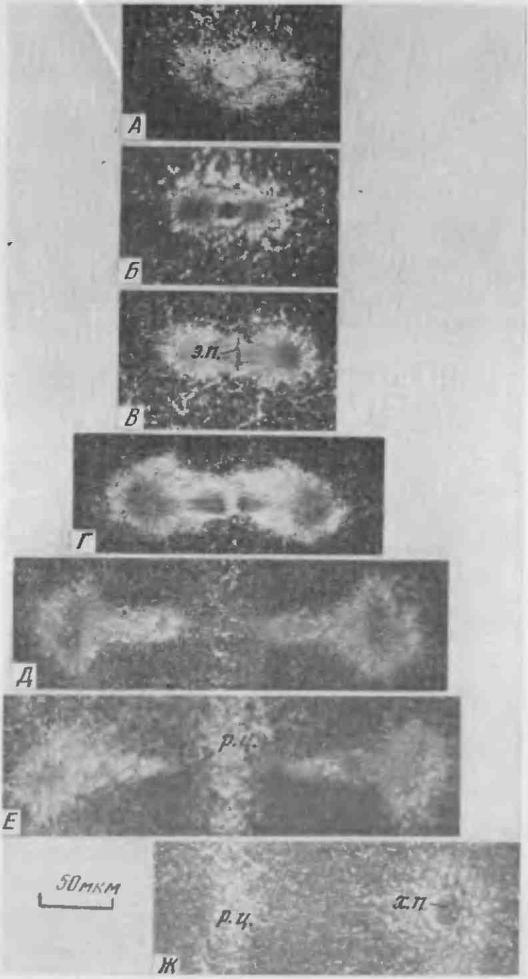
Продолжительность митотического цикла в период синхронных делений дробления — τ_0 —, как мы уже говорили, может быть использована в качестве единицы измерения продолжительности разных периодов развития (Детлаф, Детлаф, 1960; Детлаф, 1977б). На рис. 26 представлены значения τ_0 при разных температурах у зародышей осетра, севрюги и белуги, которыми мы пользовались при описании хронологии процессов созревания ооцитов, а также при определении сроков получения икры от самок осетровых рыб после инъекции им суспензии гипофизов и времени наступления разных стадий развития при разных температурах (см. Приложения 6 и 9).

→

Рис. 25. Фазы митоза второго деления дробления у осетра (Детлаф, 1962)

А — профаза, *Б* — прометафаза, *В* — метафаза, *Г* — анафаза, *Д* — ранняя телофаза, *Е, Ж* — поздняя телофаза

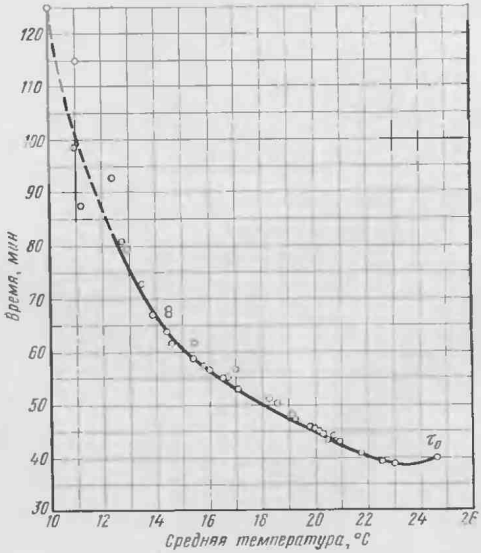
р.ц. — разрежение цитоплазмы в области будущей борозды; *х.п.* — хромосомные пузырьки; *э.п.* — экваториальная пластинка


А
Б
э.п.
В
Г
Д
р.ц.
Е
50мкм
р.ц.
х.п.
Ж

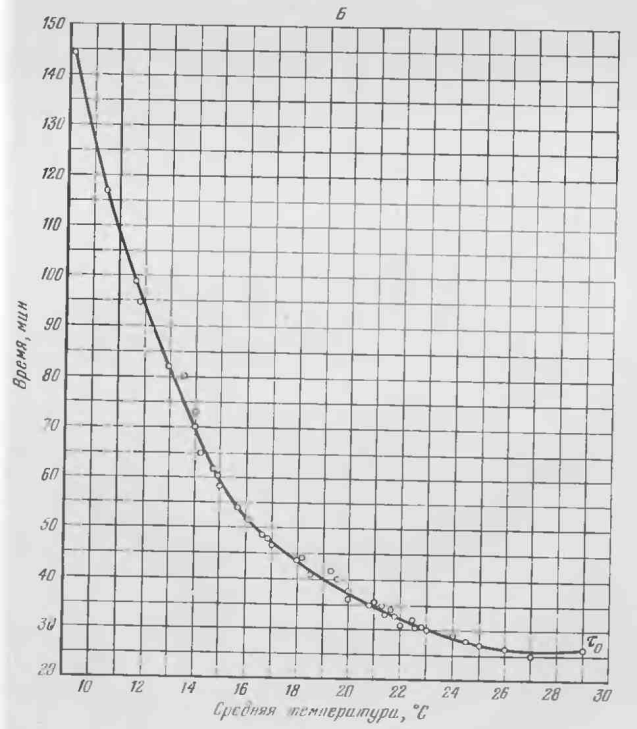
Ядра в анимальных бластомерах делятся синхронно с постоянным ритмом, равным одному τ_0, вплоть до стадии ранней бластулы (стадия 11 — см. рис. 28, *11 сб*, *11 ан*). В это время ядра в разных бластомерах анимальной части зародыша в каждый момент находятся на одной и той же фазе митоза. После 11-й стадии синхронность деления ядер в анимальных бластомерах нарушается, а позднее, незадолго до начала гаструляции, ядра начинают делиться с бо́льшим интервалом (Чулицкая, 1967). В вегетативных бластомерах десинхронизация деления ядер и удлинение клеточного цикла наступают раньше, чем в анимальных.

Неравномерность дробления, свойственная осетровым, четко выступает на стадиях 8—11 (рис. 27, *9 ан*, *9 сб*; рис. 28, *11 сб*): бластомеры, обособляющиеся в верхней, анимальной части зародыша, на всех стадиях имеют значительно меньшие размеры, чем вегетативные бластомеры.

Рис. 26. Величина τ_0 (продолжительность одного деления яйца в период синхронных делений дробления) у осетра (*А*), севрюги (*Б*) и белуги (*В*) при разных температурах (*А*, *Б* — Dettlaff, Dettlaff, 1961; *В* — Игумнова, 1975а)



Уже на стадиях 16—32 бластомеров (стадии 7 и 8) между бластомерами начинает накапливаться жидкость, раздвигающая их, и образуются небольшие полости неправильной формы. Позднее в результате слияния этих полостей образуется единая полость, и зародыш приобретает строение, характерное для стадии бластулы (разрезы зародышей на этих стадиях см. Детлаф, Гинзбург, 1954). В соответствии с неравномерным распределением желтка в яйце, а затем и зародыше осетровых рыб полость бластулы (бластоцель, или полость дробления) располагается у них не центрально, а ближе к анимальному полюсу, на границе с бластомерами, заключающими большое количество крупно-



зернистого желтка. Постепенно объем этой полости увеличивается, а крыша ее утончается.

На стадии ранней бластулы клетки анимальной области еще довольно велики и их можно различить при небольшом увеличении (рис. 28, *11 сб* и *11 ан*). Немного позднее, на стадии поздней бластулы (рис. 28, *12 сб* и *12 ан*), они уже столь мелки, что увидеть их можно только под микроскопом. Бластомеры в вегетативной области также сильно уменьшаются в размерах, но они все еще значительно крупнее анимальных. Между мелкими ани-

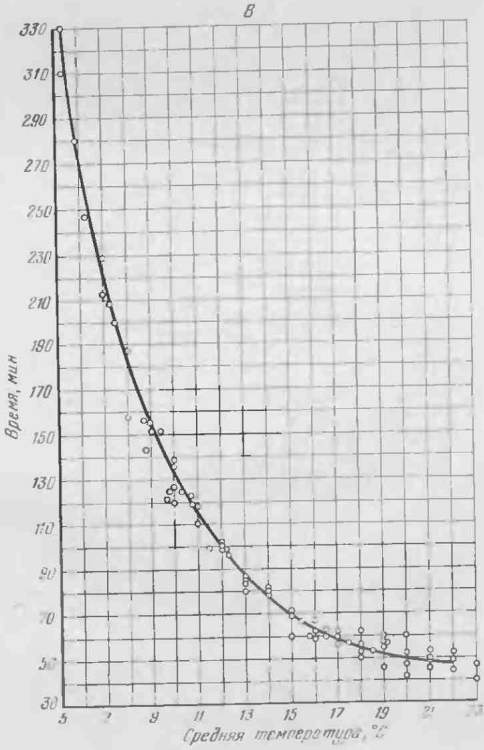


Рис. 26 (окончание)

мальными и относительно крупными вегетативными бластомерами имеется зона бластомеров промежуточного размера, носящая название краевой зоны (рис. 28, *12 сб*). Именно здесь, в той части краевой зоны, которая соответствует области светлого серпа недробившегося яйца, начинаются изменения, приводящие к наступлению нового периода в развитии — периода гаструляции.

Рисунок дробления как критерий типичности развития зародышей. Вариабельность рисунка дробления пытались использовать для выработки критериев оценки качества икры (Садов, Коханская, 1953, 1961); если икру на стадии 8 бластомеров по этим критериям оценивали как биологически неполноценную, то ее предлагалось выбраковывать.

Первоначально (Садов, Коханская, 1953) типичным рисунком дробления, свойственным биологически полноценным зародышам, считали только симметричный Ж-образный (рис. 24, *А*, *Б*). Зародышей с радиальным расположением борозд (рис. 24, *В*) и смешанным рисунком (часть борозд располагается в соответствии с Ж-образным рисунком и часть — радиально) расценивали как менее полноценных, а зародышей с асимметричным расположением борозд и с различными по форме и размерам бластомерами (рис. 24, *Г—И*) — как дробящихся атипично. Последние, по данным цитированных авторов, в большом проценте случаев гибнут еще в период инкубации. Позднее (Садов, Коханская, 1961) как Ж-образный, так и радиальный и смешанный рисунки были объединены в группу типичного деления, тогда как зародыши, имеющие 8 бластомеров неправильной формы, по-прежнему признавались неполноценными, источником образования всевозможных отклонений и гибели на всех стадиях развития.

О необоснованности такого взгляда свидетельствуют прямые опыты индивидуального выращивания зародышей осетра и севрюги с разным рисунком дробления (Гинзбург, 1954; Детлаф, Гинзбург, 1954). На стадии 8 бластомеров были отобраны зародыши с крайним уклонением от правильного расположения борозд, имевшие обособившиеся в центре анимальной области бластомеры (рис. 24, *Ж—И*), а также зародыши с правильным Ж-образным расположением борозд (рис. 24, *А*, *Б*). Эти зародыши были проинкубированы, и вылупившиеся личинки выращены до начала активного питания. Оказалось, что между зародышами обеих групп отсутствуют какие-либо закономерные различия в строении, темпе роста или жизнеспособности.

Асимметричность в расположении борозд на стадии 8 бластомеров, различия в форме и размерах между отдельными бластомерами встречаются в любой партии икры. Они являются выражением естественной вариабельности рисунка дробления и отнюдь не свидетельствуют о неполноценности этих яиц. Эта вариабельность имеет своей основой различия в форме яиц: показано, что небольшая деформация яиц до начала дробления приводит к изменению расположения борозд (Детлаф, Гинзбург, 1954).

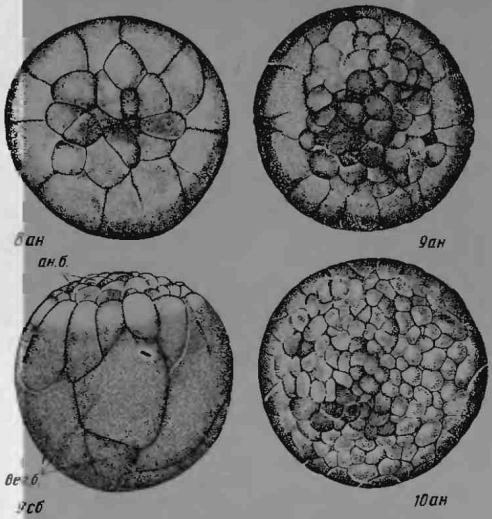


Рис. 27. Стадии пятого (*ст. 8*) и седьмого (*ст. 9*) делений; стадия позднего дробления (*ст. 10*)

ан — вид со стороны анимального полюса; *сб* — вид сбоку.
ан.б. — мелкие бластомеры анимальной области; *вег.б.* — крупные бластомеры вегетативной области

К сожалению, несмотря на эти факты, Е. М. Коханская (1980) вновь без всяких корректив и дополнительного обоснования повторяет старые рекомендации по оценке качества икры на основании рисунка дробления на стадии 8 бластомеров. При этом она даже не различает яйца с характерными признаками партеногенетического дробления, полиспермные яйца с избыточным числом бластомеров (и те и другие действительно развиваются атипично и рано погибают) и яйца, проявляющие естественную вариабельность рисунка дробления, обусловленную различиями в их форме.

Нарушение процесса дробления оплодотворенных яиц. От вариации формы и расположения борозд в дробящемся зародыше следует отличать истинные нарушения дробления, среди которых чаще всего встречаются нарушения, обусловленные полиспермным оплодотворением (их можно найти почти в любой партии икры с большей или меньшей частотой). Как уже было ска-

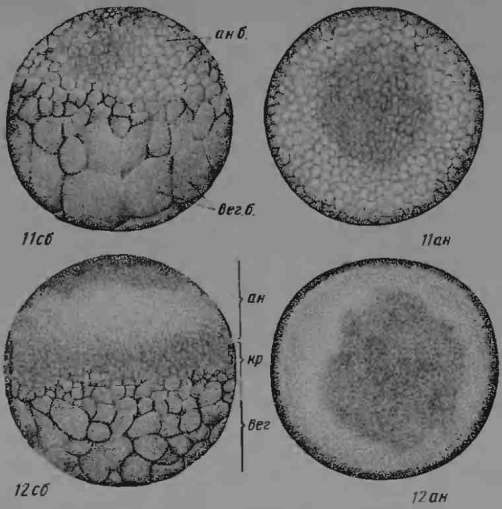


Рис. 28. Стадии ранней (*ст. 11*) и поздней (*ст. 12*) бластулы

ан — вид со стороны анимального полюса; *сб* — вид сбоку;
ан — мелкоклеточная анимальная область; *ан.б.* — бластомеры анимальной области; *вег* — вегетативная область; *вег.б.* — бластомеры вегетативной области; *кр* — краевая зона

зано выше, нормально в яйцо осетровых рыб проникает только один спермий, однако иногда через разные микропиле может проникнуть и несколько спермиев. При полиспермном оплодотворении все погрузившиеся в цитоплазму спермии включаются в развитие, и при I делении дробления сразу возникает 3, 4 и больше бластомеров (рис. 29, *в—д*). Только диспермные яйца в это время еще ничем не отличаются от нормальных моноспермных — у них в анимальной области закладывается одна борозда; однако при II делении в каждом из первых двух бластомеров возникает по две борозды, и анимальная область разделяется на 6 бластомеров (рис. 29, *б* и *б'*). В дальнейшем полиспермные яйца делятся одновременно с нормальными, от которых все они неизменно (начиная со стадии II деления) отличаются наличием сверхчисленных бластомеров (ср. рис. 29, *а'* и *б'—д'*).

Полиспермные яйца развиваются атипично и погибают по большей части еще до завершения инкубации; лишь немногие из них превращаются в нежизнеспособных личинок уродливого

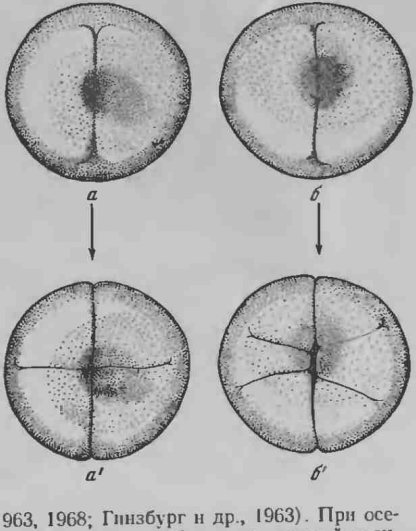


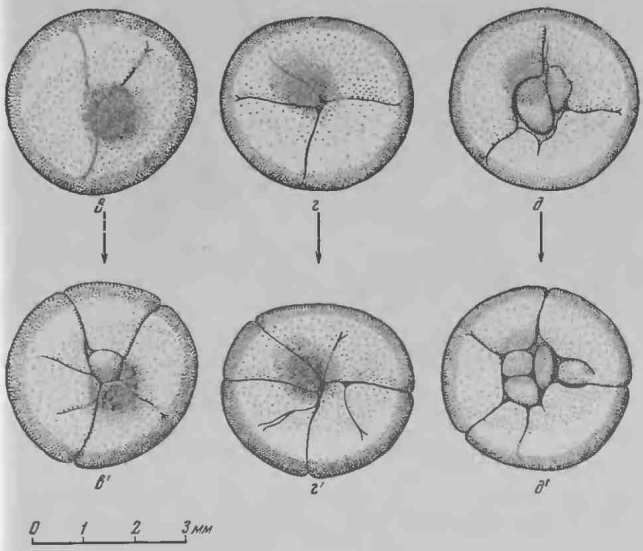
Рис. 29. Нарушения дробления, связанные с условиями осеменения (Гинзбург, 1968)

Яйца на стадиях первого (*а* — *д*) и второго (*а'* — *д'*) делений; *а* и *а'* — нормальные моноспермные яйца, остальные — полиспермные

строения (Гинзбург, 1963, 1968; Гинзбург и др., 1963). При осеменении хорошей икры полусухим способом и правильной дозировке спермы такие яйца составляют, как правило, не более 4—6%; при передозировке спермы полиспермия наблюдается значительно чаще — бывает до 20% яиц со сверхчисленными бластомерами. В партиях икры низкого качества яйца с характерными для полиспермии нарушениями дробления встречаются много чаще, чем в хорошей икре.

Глубокие нарушения дробления происходят при температурных повреждениях цитоплазмы ооцитов: большой разнобой во времени закладки отдельных борозд, искажения рисунка дробления. Иногда большая или меньшая часть яйца остается неразделенной (мозаичное дробление). При инкубации такой икры получается высокий процент резко уродливых зародышей. Неразделившаяся часть яйца не только сама не участвует в развитии зародыша, но является механическим препятствием для нормального перемещения клеточных пластов в процессе гаструляции. Подобные нарушения развития особенно часто встречаются в случаях, когда при высокой температуре воды самку поздно вскрыли и произошла задержка овулировавшей икры в полости тела.

Партеногенетическое дробление. Яйца, активированные без оплодотворения, как правило, дробятся. Дробление обычно начинается со значительным запозданием по сравнению с дроблени-



ем оплодотворенных яиц и в дальнейшем также сильно отстает. Однако иногда, если активация произошла еще в теле самки, дробление активированных яиц может начаться раньше, чем оплодотворенных, в некоторых случаях еще до получения икры, в яичнике или полости тела самки (Детлаф, Гинзбург, 1954).

Партеногенетическое дробление протекает беспорядочно (рис. 30), борозды закладываются неодновременно, нередко большая область в яйце совсем не дробится. В одних случаях дробление рано останавливается, после закладки всего нескольких борозд, в других продолжается до стадии нескольких десятков бластомеров (рис. 30, *В*). Эта стадия — предельная, дальше партеногенетическое развитие не идет, зародыши никогда не переходят к гаструляции и медленно отмирают. Границы клеток постепенно исчезают, и зародыш приобретает белесую с разводами окраску (рис. 30, *Г*). Отмирание неоплодотворенных яиц (как активированных и дробившихся, так и оставшихся неактивированными) происходит в то время, когда оплодотворенные яйца из той же партии икры гаструлируют.

Процент оплодотворения. Определение процента оплодотворения имеет в рыбоводстве большое значение, оно проводится для каждой инкубирующейся партии икры.

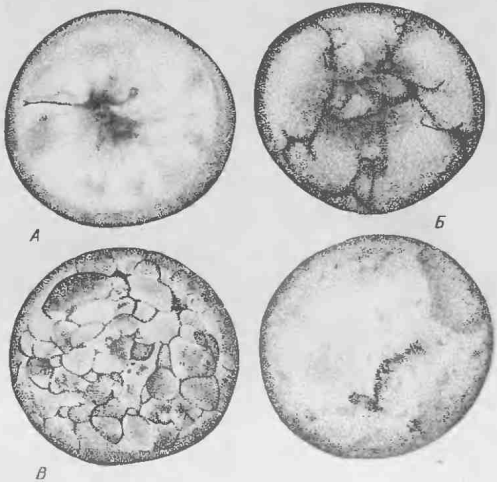


Рис. 30. Партеногенетическое дробление: начинающееся (*А*) и недалеко зашедшее (*Б*); предельная стадия дробления неоплодотворенных яиц (*В*) и отмирающее неоплодотворенное яйцо (*Г*) (Гинзбург, Детлаф, 1969)

Выяснив процент оплодотворения, решают, целесообразно ли дальше инкубировать данную партию или же, если этот процент очень низок, лучше ее выбраковать. Далее, процент оплодотворения позволяет сделать предварительные подсчеты размеров предстоящего отхода и числа личинок, которое может быть получено в данной партии икры, так как в хорошей икре при нормальных условиях осеменения и инкубации основной источник отхода составляют неоплодотворенные яйца.

Начиная со стадии I деления можно уже точно различать оплодотворенные и неоплодотворенные яйца, но определять процент оплодотворения лучше на стадии II деления. Прежде всего при этом надежно обеспечивается выявление всех оплодотворенных яиц, тогда как при фиксации пробы на стадии I деления те яйца, которые делятся с некоторым запозданием, могут остаться неучтенными. Далее, на стадии II деления можно определить число нежизнеспособных полиспермных зародышей, которые полностью выявляются не ранее этой стадии. Проводить определение процента оплодотворения на более поздних стадиях дробления нежелательно, так как начиная со стадии 8 бластомеров активированные неоплодотворенные яйца обычно приступают к дроблению, и их становится труднее отличить от оплодотворен-

ных; для этого требуется некоторый навык (партеногенетически развивающиеся яйца характеризуются атипичным расположением борозд дробления и сильным отставанием в развитии — см. выше). Если почему-либо не было возможности определить процент оплодотворения на стадии II деления, то легче это сделать не на более поздних стадиях дробления, а еще позднее, в период гаструляции, когда все неоплодотворившиеся яйца (как неактивированные, так и активированные) дегенерируют и четко отличаются от гаструлирующих зародышей.

При разборе пробы, фиксированной на стадии II деления, важно обратить внимание на зародышей, имеющих больше четырех бластомеров; это, как мы уже сказали, нежизнеспособные полиспермные зародыши. При нормальном качестве икры и соблюдении правильной биотехники искусственного осеменения (см. Приложение 7) число таких зародышей не должно превышать 4—6%. Если их оказывается значительно больше, то это должно привлечь внимание рыбоводов к условиям содержания производителей в период созревания, так как у яиц в плохом физиологическом состоянии (в икре плохого качества) кортикальная реакция распространяется медленнее, чем в норме, в результате чего они оказываются менее защищенными от проникновения сверхчисленных сперматозоидов.

Как определить время, когда следует взять пробу на процент оплодотворения, и как ее разбирать, сказано в Приложении 8.

2.5. Гаструляция

После того как оплодотворенное яйцо, благодаря непрерывному ряду делений, превратилось в бластулу, в нем начинаются сложные перемещения: материал краевой зоны вворачивается внутрь, а светлый материал анимальной области разрастается и покрывает снаружи темные вегетативные клетки, так что зародыш становится двухслойным. Затем из внутреннего слоя вычленяется материал краевой зоны, который оказывается лежащим между наружным пластом клеток — эктодермой — и внутренним — энтодермой, образуя средний зародышевый листок, мезодерму. Эти процессы называют гаструляцией, а зародыш в описываемый период — гаструлой.

Гаструляция начинается с того, что на будущей спинной стороне зародыша в краевой зоне, приблизительно на уровне экватора, появляется интенсивно пигментированная полоска (рис. 31, *13 сп*). На этой стадии можно уже определить положение материала разных органов зародыша, зачатки которых будут сформированы в последующий период развития. Для этого на поверхность зародыша накладывают маленькие кусочки агара или желатины, пропитанные красителем, и таким образом окрашивают большие или меньшие клеточные территории. Затем прослеживают перемещение окрашенного материала в процессе гаструляции и определяют, в какие зачатки этот материал вклю-

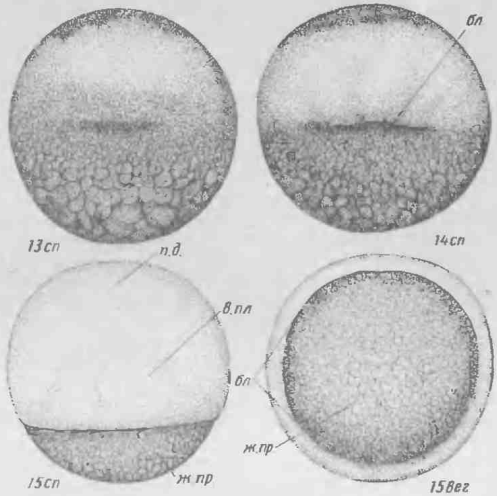


Рис. 31. Начало гаструляции (*ст. 13*), ранняя гаструла (*ст. 14*); средняя гаструла (*ст. 15*)

Цифры под рисунками соответствуют номерам стадий; *вег* — вид со стороны вегетативного полюса, *сп* — вид со спинной стороны.
бл. — бластопор, *в.пл.* — вывернувшийся клеточный пласт, просвечивающий на спинной стороне, *ж.пр.* — желтеющая пробка, *п.д.* — полость дробления, просвечивающая через наружный клеточный слой

чился на более поздних стадиях. Таким образом, с помощью метода прижизненной маркировки была составлена карта расположения материала различных зачатков у зародыша осетра, представленная на рис. 32.

Можно видеть, что выше экватора, занимая пояс шириной в 30—40°, располагаются клетки краевой зоны, которые образуют позднее хорду и сомиты, а также материал самого переднего отдела крыши первичной кишки; в дальнейшем они, вместе с клетками краевой зоны брюшной половины зародыша, образуют скелет, мускулатуру, кровеносную, выделительную и половую системы. Выше пояса, занимаемого клетками краевой зоны, расположена территория будущей эктодермы, в состав которой входят материал нервной пластинки, образующий в дальнейшем органы центральной нервной системы, и материал покровного эпителия (большая часть которого находится на брюшной стороне зародыша). Клетки вегетативного полушария (лежащие ниже экватора) представляют собой материал энтодермы; они

образуют в дальнейшем систему органов пищеварения и ее производные.

В месте, где образовалась темная полоска, клетки краевой зоны начинают погружаться внутрь, и образуется узкая щель, носящая название первичного рта, или бластопора. За углублением клеток в области темной полоски следует вворачивание примыкающего к ней сверху клеточного пласта (клеток краевой зоны). Этот пласт начинает смещаться вниз; достигнув щели, он перегибается и вворачивается внутрь. Край подворачивания в этом месте носит название спинной губы бластопора. Постепенно к месту перегиба подходит все новый клеточный материал, уходит внутрь и там продвигается вверх, подстилая изнутри наружную стенку зародыша. Сначала щель бластопора короткая (рис. 31, *14 сп*). Мало-помалу она распространяется в стороны (образуются боковые губы бластопора) и охватывает все боль-

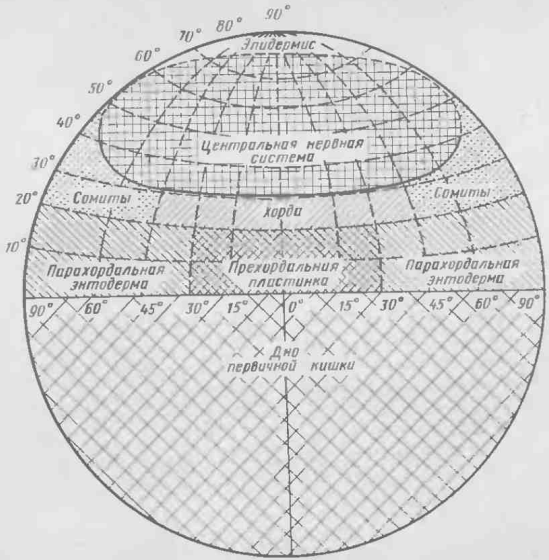


Рис. 32. Карта расположения материала различных зачатков у осетра и сперги на стадии 12 (Ballard, Ginsburg, 1980)

Спинная губа бластопора появится позднее вдоль параллели 0°, от 15° слева до 15° справа от нулевого меридиана

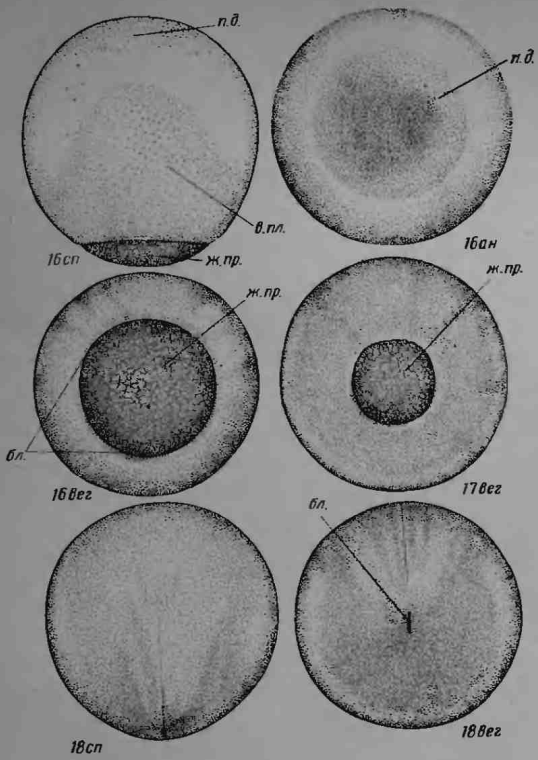


Рис. 33. Стадия большой (*ст. 16*) и маленькой (*ст. 17*) желточной пробки; стадия щелевидного бластопора (*ст. 18*)

Обозначения см. рис. 27, 31

шую часть окружности зародыша, пока, наконец, с образованием брюшной губы бластопора, не замкнется в кольцо (рис. 31, *15 сп*, *15 вег*).

Если сравнить несколько зародышей, взятых на последовательных стадиях гаструляции, или проследить за изменениями определенных зародышей, просматривая их каждые 3—4 ч, то

можно увидеть, что одновременно с удлинением щели бластопора граница между светлыми и темными клетками смещается вниз. Верхняя светлая часть поверхности зародыша постепенно увеличивается, более темная нижняя сокращается (ср. рис. 31, *14 сп*, *15 сп*, рис. 33, *16 сп*). Это происходит потому, что одновременно с вворачиванием клеток краевой зоны внутрь зародыша светлый мелкоклеточный материал анимальной области сильно растягивается и обрастает темное вегетативное полушарие.

Когда щель бластопора замыкается в кольцо, окружая темные клетки нижней части зародыша, эта область приобретает вид темной пробки в светлом круглом пузырьке, отчего она и получила название желточной пробки. Размеры желточной пробки постепенно уменьшаются (рис. 31, *15 вег*; рис. 33, *16 вег*, *17 вег*), пока, наконец, она вся не обрастает снаружи светлыми клетками (рис. 33, *18 сп*, *18 вег*). Весь материал промежуточной краевой зоны и вегетативной области бластулы оказывается теперь внутри зародыша. Этот момент можно считать концом гаструляции.

Если зародышей на последовательных стадиях гаструляции бросить в раствор формалина или кипяток, а затем лезвием безопасной бритвы разрезать перпендикулярно щели бластопора, приблизительно по ее середине, то с помощью простой лупы можно рассмотреть, как изменяется внутреннее строение зародыша в резуль-

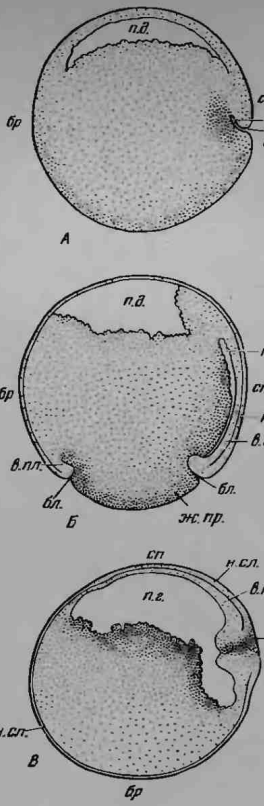


Рис. 34. Разрезы через зародышей на стадиях ранней гаструлы (*А*), большой желточной пробки (*Б*) и щелевидного бластопора (*В*) (Гинзбург, Детлаф, 1955)

бр — брюшная сторона зародыша; *н.сл.* — наружный слой гаструлы; *п.г.* — полость гаструлы; *сп* — спинная сторона зародыша. Остальные обозначения см. рис. 31

тате всех описанных перемещений. На рис. 34 схематично изображены в разрезе зародыши на трех последовательных стадиях гаструляции.

Рассматривая разрез через зародыша на стадии ранней гаструлы (рис. 34, *А*), можно убедиться, что видимая снаружи темная щель (рис. 31, *14 сп*) действительно представляет собой отверстие, у верхнего края которого происходит вворачивание. Отверстие бластопора ведет в узкую полость гаструлы (*п. г.*). В верхней части зародыша можно видеть большую замкнутую полость дробления (*п. д.*).

Позднее, на стадии большой желточной пробки (рис. 33, *16 сп*), на разрезе (рис. 34, *Б*) можно видеть, что подворачивание происходит уже по всей окружности. В том месте (соответствующем спинной стороне зародыша), где оно началось раньше, ввернувшийся клеточный пласт продвинулся значительно дальше, чем на брюшной стороне зародыша. Видна желточная пробка, ограниченная щелью бластопора (*бл.*) и представляющая собой часть крупноклеточного материала нижней половины бластулы, оставшуюся на поверхности. Бо́льшая часть его находится уже внутри зародыша. Полость гаструлы стала больше. Крыша ее состоит из двух пластов: внутреннего (ввернувшиеся внутрь клетки краевой зоны) и наружного (светлые клетки верхней половины зародыша). Полость дробления начинает сокращаться, ее вытесняют клетки, богатые желтком.

В конце гаструляции, когда бластопор приобрел вид короткой вертикальной щели (рис. 33, *18 вег*), мы видим на разрезе (рис. 34, *В*), что желточная пробка погрузилась внутрь зародыша. К этому времени полость гаструлы стала значительно больше, а полость дробления исчезла. В результате этих изменений центр тяжести сместился, и зародыш повернулся внутри оболочек. Теперь массивная, богатая желтком стенка гаструлы, ранее обращенная вбок, опустилась вниз, а относительно тонкая крыша гастральной полости оказалась расположенной сверху. Таким образом, в конце гаструляции зародыш поворачивается внутри оболочек спинной стороной вверх.

У зародыша, завершившего гаструляцию, материал будущих зачатков разных органов уже занимает окончательное положение друг относительно друга. Так, на спинной стороне снаружи лежит материал нервной системы, в центре его подстилает материал хорды и по бокам — материал сомитов, а под ними находится зачаток кишечной трубки.

Очень важной особенностью периода гаструляции является то, что в это время между частями зародыша осуществляются взаимодействия, которые определяют направление их дальнейшего развития. Вворачивающийся через спинную губу бластопора материал хорды и сомитов подстилает расположенную над ним эктодерму и оказывает на нее индуцирующее действие, в результате которого эта область эктодермы приобретает способность образовать нервную пластинку — зачаток центральной

нервной системы. Существование такого действия может быть показано следующим опытом: если на стадии ранней гаструлы вырезать материал спинной губы бластопора и пересадить его на брюшную сторону другого зародыша, то в месте пересадки из эктодермы зародыша-хозяина разовьется дополнительная нервная пластинка (Гинзбург, Детлаф, 1944; см. Детлаф, Гинзбург, 1954).

Для нормального развития зародышей необходимо, чтобы строго согласованные во времени и пространстве морфогенетические движения и индукционные взаимодействия, осуществляющиеся в процессе гаструляции, не были нарушены (см. Игнатьева, 1979).

Нарушения гаструляции. Большая часть уродств, которые мы встречаем у зародышей осетровых, возникает в результате нарушения клеточных перемещений в процессе гаструляции.

Если обрастание темных вегетативных клеток задерживается и зародыш переходит к следующему периоду развития, сохраняя желточную пробку значительного размера, то в дальнейшем у него будут наблюдаться те или иные нарушения строения. В случаях, когда такая задержка обрастания произошла на начальных стадиях гаструляции, зародыш, как правило, вскоре погибает.

Существуют нарушения гаструляции и другого рода, затрагивающие не обрастание вегетативных бластомеров, а процесс вворачивания клеточного материала. Особенно резкие нарушения этого типа возникают у зародышей с неполным дроблением (следствие неблагоприятных условий созревания). В зависимости от того, насколько велика нераздробившаяся часть яйца и в какой части зародыша она оказывается, из них развиваются уроды разного строения — с разной степенью недоразвития передних отделов тела или с раздвоением осевых органов (см. 2.7).

Нарушения гаструляции наблюдаются также при неблагоприятных условиях инкубации — слишком высокой или низкой температуре, недостатке кислорода (результат перегрузки аппарата, недостаточного омывания икры водой, заиливания или, реже, низкого содержания кислорода в воде). Такие же нарушения могут быть вызваны и повышенной соленостью, с чем, однако, практически в осетроводстве не приходится сталкиваться. Если вследствие плохой отмывки икра склеена в комки, то у зародышей, находящихся в центре комка, желточные пробки бывают значительно большего размера, чем у икринок на поверхности комка. То же относится к икре, занесенной илом или песком.

В икре хорошего качества при благоприятных условиях гаструляция идет дружно, в конце ее могут встречаться лишь единичные зародыши с большими желточными пробками неправильной формы (такие зародыши обычно развиваются из полиспермных яиц). Если же при развитии икры хорошего качества наблюдается разнобой в размерах желточной пробки у зародышей, то это свидетельствует о недостаточно благоприятных условиях инкубации, что должно сразу привлечь внимание рыбовода.

2.6. Развитие зародышей от конца гаструляции до начала пульсации сердца

По окончании гаструляции у зародыша постепенно формируются зачатки основных систем органов: нервной, пищеварительной, выделительной, кровеносной, а также мускулатуры и хорды. Зародыш в этот период развития по-прежнему неподвижен, питается за счет желтка и дышит всей поверхностью тела.

Многие из тех изменений, которые происходят с зародышем, можно проследить, наблюдая за развитием при помощи простой лупы. Покровы зародыша очень тонки и полупрозрачны, поэтому внутренние органы просвечивают через них.

Образование основных систем органов. Первое, что привлекает внимание вскоре после замыкания бластопора, это образование на спинной стороне зародыша, в светлом наружном слое гаструлы, утолщенной пластинки, называемой нервной пластинкой, так как из нее развивается центральная нервная система (рис. 35, *19 сп* и *20 сп*). По краям этой пластинки приподнимаются в виде подковы невысокие валики — нервные валики. Остальная часть наружного слоя зародыша образует покровный эпителий. Более широкая передняя часть нервной пластинки представляет собой зачаток головного мозга, а более узкая часть — будущий спинной мозг. В центре нервной пластинки проходит продольный желобок, называемый нервной бороздкой, который возникает в результате срастания наружного пласта клеток с подстилающим нервную пластинку зачатком хорды.

Постепенно срединная часть нервной пластинки углубляется, а края, окаймленные валиками, сближаются (рис. 35, *21 сп* и *22 сп*). Пластинка делается все уже и уже. Наконец, правый и левый валики смыкаются, и нервная пластинка превращается в трубку. По мере погружения нервной пластинки внутрь зародыша края примыкающего к ней покровного эпителия сближаются, а затем срастаются. В месте их срастания в течение некоторого времени остается хорошо различимый шов (рис. 36, *23 гол*). В этой области над нервной трубкой клетки нервных валиков образуют скопления (ганглионарные пластинки), из которых позднее возникают нервные ганглии, пигментные клетки и скелет жаберного и ротового аппарата.

Когда края нервной пластинки начинают сближаться, по бокам от нее становятся различимы неширокие светлые полоски (рис. 35, *21 сп* и *22 сп*). Постепенно полоски удлиняются (рис. 36, *23 сп*). Это — зачатки выделительной системы зародыша, которые просвечивают через покровы.

Однако изменения в строении зародыша не ограничиваются теми, которые можно наблюдать снаружи. Чтобы ознакомиться с ними полнее, рассмотрим поперечный разрез через зародыш, сделанный вскоре после смыкания краев нервной пластинки (рис. 36, *А*). Кроме того, с зародыша можно снять покровный эпителий, и тогда те зачатки, которые слабо просвечивали через

них, будут видны совершенно отчетливо (рис. 36, *Б*). Для этого двумя пинцетами с остро отточенными концами снимают с зародыша наружные оболочки и помещают его в подкисленную уксусной кислотой воду. После этого под лупой легко снять пинцетами внутреннюю желточную оболочку, которая от пребывания в растворе уксусной кислоты становится совершенно мягкой. Покровы зародыша, наоборот, несколько уплотняются, их отделяют при помощи тонкой иглы или острого хирургического ножичка.

Внутреннее строение зародыша на стадии замкнувшейся нервной трубки. На разрезе (рис. 36, *А*) мы видим тонкий слой покровного эпителия, одевающий зародыш снаружи, и на спинной стороне под ним перерезанную поперек нервную трубку. По бокам от нервной трубки с каждой стороны находятся сомиты и зачаток выделительной системы, а под нервной трубкой — хорда. Ниже хорды расположена кишечная трубка, имеющая тонкую крышу и массивное дно, которое образовано богатыми желтком клетками нижней части внутреннего слоя гаструлы (рис. 34, *В*). Когда полость гаструлы оказывается полностью окруженной энтодермальными клетками, она превращается в полость кишечной трубки.

Если с зародыша снять покровы, а затем удалить нервную трубку, то перед нами предстанет средний зародышевый листок и те зачатки, на которые он расчленяется (рис. 36, *Б*). По срединной линии выделяется продольный тяж клеток, представляющий собой зачаток спинной струны или хорды. Он имеет вид тонкого стержня с округлым сечением (см. также рис. 36, *А*). Зачаток хорды очень быстро становится плотным и упругим; он является единственным скелетным образованием зародыша.

По бокам от зачатка хорды вычленяются сомиты, имеющие вид небольших узких прямоугольничков (рис. 36, *Б*). Это зачатки мышечных сегментов и хрящевого скелета личинки. Ряды сомитов с каждой стороны ограничены зачатками выделительной системы, которые просвечивали сквозь покровы, когда мы рассматривали зародыш снаружи (рис. 36, *23 сп*). На поперечном разрезе (рис. 36, *А*) можно видеть, что зачатки выделительной системы, представляющие собой длинные тяжи клеток, еще не имеют полости внутри. По сторонам от них расположены нерасчленяющиеся на сегменты части среднего зародышевого листка, носящие название боковых пластинок (рис. 36, *А, Б*).

Изменения зародыша после образования нервной трубки. На стадии замкнувшейся нервной трубки (стадия 23) зародыш имеет эллипсоидную форму. Последующие изменения его внешней формы характеризуются рядом особенностей, связанных с большим количеством желтка в клетках стенки кишки и, соответственно, относительно большими размерами брюшного отдела тела, сближающими зародышей осетровых по внешнему виду с зародышами костистых рыб. По аналогии с последними брюшной отдел зародышей осетровых мы называем желточным меш-

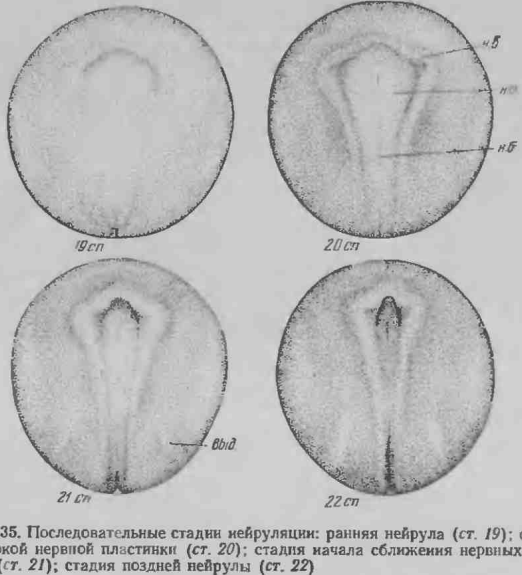


Рис. 35. Последовательные стадии нейруляции: ранняя нейрула (*ст. 19*); стадия широкой нервной пластинки (*ст. 20*); стадия начала сближения нервных валиков (*ст. 21*); стадия поздней нейрулы (*ст. 22*)

сп — вид со спинной стороны; *выд.* — зачаток выделительной системы; *н.б.* — нервная бороздка; *н.в.* — нервный валик; *н п.* — нервная пластинка

ком, хотя, в отличие от костистых рыб, желток у них находится не в полости желточного мешка, а заключен в энтодермальных клетках зачатка кишечной трубки.

Вскоре на заднем конце тела возникает выступ, который представляет собой первый зачаток заднеспинного и хвостового отделов (рис. 37, *25 сб*); постепенно этот выступ удлиняется (рис. 38, *26 сб — 28 сб*). Зачаток заднеспинного отдела на этих стадиях загнут вниз; он повторяет изгиб брюшной стенки, к которой прижат оболочками, и не может распрямиться, даже если снять оболочки (рис. 38, *27 сб*, *28 сб*).

Головной отдел долгое время остается необособленным — он распластан на поверхности брюшного отдела, постепенно отделяясь от него в самом конце описываемого периода путем образования кожной складки. Одновременно закладки головных органов стягиваются к среднеспинной линии (рис. 38, *27 гол*, *28 гол*), и голова приподнимается. На протяжении этого периода в головном отделе происходят очень существенные изменения.

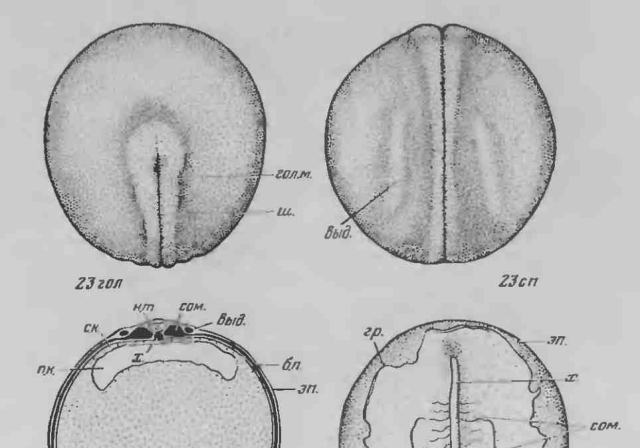


Рис. 36. Стадия замкнувшейся нервной трубки (*ст. 23*)

А — поперечный разрез (схема); *Б* — вид со спинной стороны после удаления покровного эпителия и нервной трубки (Гинзбург, Детлаф, 1955)

гол — вид со стороны головного отдела; *сп* — вид со спинной стороны.

б.л. — боковая пластинка; *выд.* — зачаток выделительной системы; *гол.м.* — зачаток головного мозга; *гр.* — граница обкаженной области (после удаления эпителия и нервной трубки); *н.т.* — нервная трубка; *п.к.* — полость кишки; *с.к.* — стенка кишки; *сом.* — сомиты; *х.* — хорда; *ш.* — шов в месте смыкания нервных валиков; *эп.* — покровный эпителий

Головной мозг увеличивается в размерах и подразделяется на три мозговых пузыря (рис. 37, *24 гол*), — передний, средний и задний. В переднем мозговом пузыре в свою очередь образуются два боковых выроста — зачатки глаз (рис. 37, *24 гол*, *25 гол*; рис. 38, *26 гол*). В заднем мозговом пузыре расширяется полость, хорошо видимая снаружи (рис. 38, *26 гол*), и по бокам от заднего мозгового пузыря образуются карманообразные впячивания покровного эпителия — зачатки слуховых пузырьков. Снаружи их можно увидеть только на более поздних стадиях. Спереди к головному мозгу примыкает светлое образование полулунной формы — зачаток железы вылупления

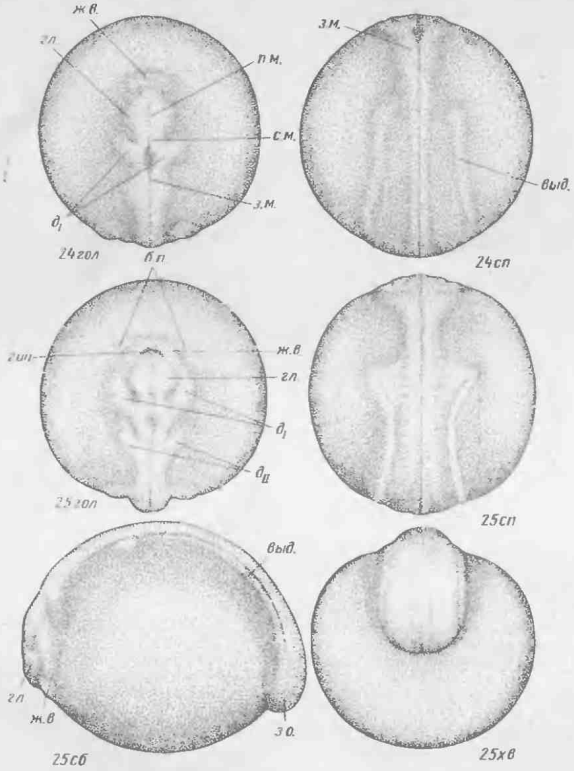


Рис. 37. Стадия появления глазных выростов и утолщения переднего конца зачатков выделительной системы (*ст. 24*); стадия сближения боковых пластинок и образования утолщения в области зачатка заднетуловищного отдела и хвоста (*ст. 25*)

гол — вид со стороны головного отдела; *сб* — вид сбоку (с зародыша при жизни были сняты оболочки); *сп* — вид со спинной стороны; *хв* — вид со стороны хвостового отдела; *б.п* — боковые пластинки, смыкающиеся впереди головы; *выд* — зачаток выделительной системы; *гип.* —углубление в месте образования зачатка гипофиза; *гл.* — зачаток глаза; *д I* — зачатки первой пары висцеральных дуг; *д II* — зачатки второй пары висцеральных дуг; *ж.в.* — зачаток железы вылупления; *з.м* — задний мозговой пузырь; *з.о.* — общий зачаток заднетуловищного и хвостового отделов; *п.м* — передний мозговой пузырь; *с.м.* — средний мозговой пузырь

(рис. 37, *24 гол*, *25 гол*). Справа и слева по бокам от головного мозга различимы светлые дуги, которые загибаются вперед. Две первые пары дуг ($д_I$ и $д_{II}$) хорошо видны снаружи (рис. 37, *24 гол*, *25 гол*; рис. 38, *26 гол*), это зачатки скелета челюстного аппарата. Задние дуги еще четко не обособлены друг от друга (рис. 38, 26 гол, $д_{III}$). Они представляют собой зачатки жаберных дуг.

Одновременно продолжается расчленение среднего зародышевого листка. Число сомитов непрерывно увеличивается, и сегментация распространяется от передиетуловищного отдела назад, к хвосту; новые сомиты вычленяются позади ранее возникших. В переднетуловищном отделе идет дифференцировка мышечных волокон, но они еще неспособны реагировать на раздражение сокращением.

Быстро идет развитие выделительной системы. Передняя часть каждого из зачатков утолщается (рис. 37, *24 сп*) и вскоре подразделяется, образуя почечные канальцы (рис. 38, *26 сп*). Затем в зачатке на всем протяжении появляется просвет и компактный клеточный тяж преобразуется в трубочку. К концу описываемого периода, т. е. к моменту, когда начинает пульсировать сердце, выделительная система в основных чертах уже сформирована. Впереди имеется шесть небольших почечных канальцев, открывающихся одним концом в полость тела, а другим в общий собирательный канал (рис. 38, *26 сп*), который переходит в выводной проток, образуя характерный изгиб. Этот проток постепенно растет назад (ср. рис. 37, *25 сб*, рис. 38, *26 сб*, *27 сб*, *28 сб*).

Боковые пластинки медленно растут и продвигаются вниз, на брюшную сторону зародыша, и вперед, где их крыловидные выросты окружают голову и смыкаются впереди нее (рис. 37, *25 гол*). На 25 и 26 стадиях в головном отделе боковые пластинки разделяются на два листка, наружный и внутренний, между которыми видна небольшая полость — вторичная полость тела, или целóм. В месте срастания боковых пластинок (рис. 38, *26 гол*) образуется коротенькая трубочка — зачаток сердца (рис. 38, *27 гол*), которая затем удлиняется (рис. 38, *28 гол*). Одновременно с развитием сердца в стенке тела на желточном мешке возникает сеть кровеносных сосудов.

Нарушения развития. Наиболее частое нарушение типичного развития в этот период заключается в том, что образование нервной пластинки начинается при наличии желточной пробки большего или меньшего размера (рис. 39). Если желточная пробка очень велика, то зародыш развивается резко атипично. Закладывается укороченная и искривленная нервная пластинка (рис. 39, *А*), или же она с самого начала оказывается разделенной на две половины, развивающиеся независимо одна от другой. Такое раздвоение может затрагивать часть нервной пластинки. Зародыши с огромной обнаженной желточной пробкой обычно вскоре погибают.

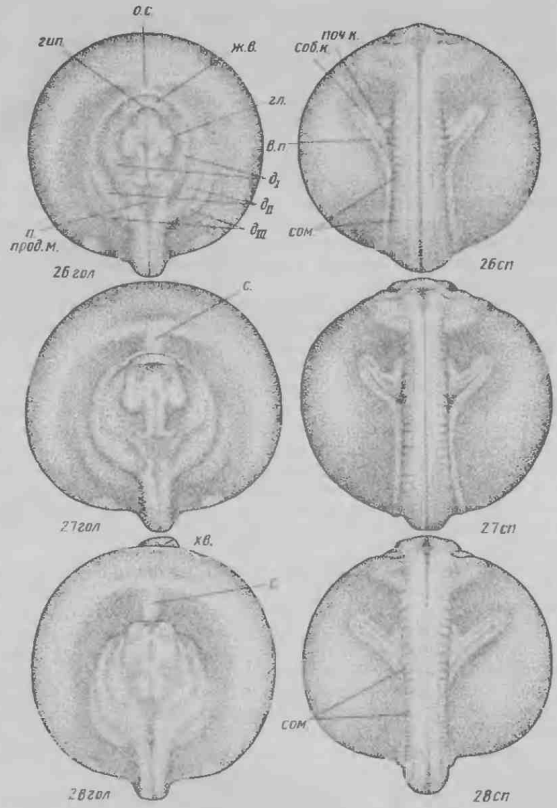
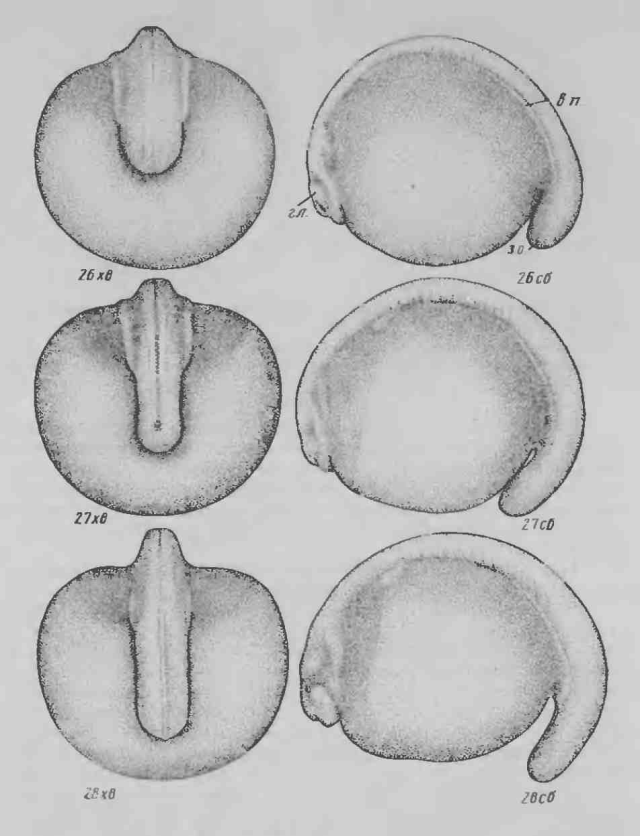


Рис. 38. Стадия слияния боковых пластинок и начала обособления зачатка заднеутловищного и хвостового отделов зародыша (*ст. 26*); стадии короткой сердечной трубки (*ст. 27*) и прямой удлиненной сердечной трубки (*ст. 28*)

в.п.— выводной почечный проток; $д_{III}$— зачатки жаберных дуг; *о.с.*— область слияния боковых пластинок, где образуется зачаток сердца; *поч.к.*— почечные канальцы; *п.прод.м*— полость продолговатого мозга; *с.*— сердце; *соб.к.*— собирающий почечный канал; *сом.*— сомиты; остальные обозначения см. рис. 37



При меньших размерах желточной пробки (рис. 39, *Б*) развитие может продолжаться долгое время, до стадии вылупления, но хвост у такого зародыша оказывается укороченным и нередко искривленным.

Если к моменту образования нервной пластинки имеется совсем маленькая желточная пробка, то она постепенно втягивается или же отпадает, и развитие продолжается без заметных уклонений от нормы.

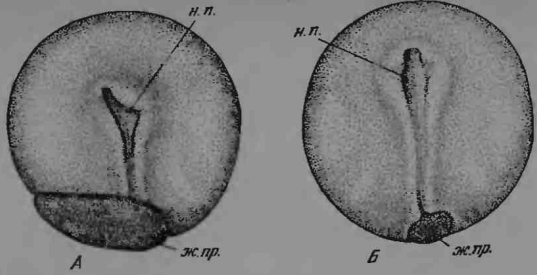


Рис. 39. Образование нервной пластинки при наличии желточной пробки разного размера (Гинзбург, Детлаф, 1955)

А — большая желточная пробка, нервная пластинка, укороченная и искривленная; *Б* — желточная пробка меньшего размера; *ж. пр.* — желточная пробка; *н. п.* — нервная пластинка

При другом типе нарушений гаструляции, затрагивающем процесс вворачивания, развиваются зародыши с недоразвитыми передними отделами тела. У них закладывается укороченная нервная пластинка, а позже отсутствуют передние отделы головы (рис. 40, *А*), вся голова или даже голова и часть туловища (рис. 40, *Б*). Подробнее на описании таких уродов мы остановимся ниже (см. 2.7).

Иногда (очень редко) наблюдаются случаи удвоения, когда у зародыша бывает две головы или раздвоенный хвост.

Нередко приходится встречаться со своеобразным сложным уродством, при котором сочетаются одновременно нарушения в развитии головы, туловища и сердца. Голова у таких зародышей совсем не обособляется от желточного мешка или обособляется в гораздо меньшей степени, чем при нормальном развитии; задпетуловищный отдел резко укорочен. Сердце раздвоено, иногда образуется два сердца (рис. 40, *В*); в некоторых случаях сердце отсутствует (рис. 40, *Г*). Ненормальности в развитии сердца вызваны нарушением срастания боковых пластинок. Как мы видели, при типичном развитии правая и левая боковые пластинки сближаются впереди головы и, сливаясь, образуют единый зачаток сердечной трубки. Если происходит неполное слияние, то образуется двураздельное сердце, если же слияния не происходит, то возникают две самостоятельные сердечные трубочки, или же сердце совсем не образуется.

Описанное сложное уродство появляется в тех случаях, когда зародыши в конце гаструляции и в период образования нервной пластинки или же непосредственно перед возникновением зачатка сердца подвергаются неблагоприятным внешним воздействиям.

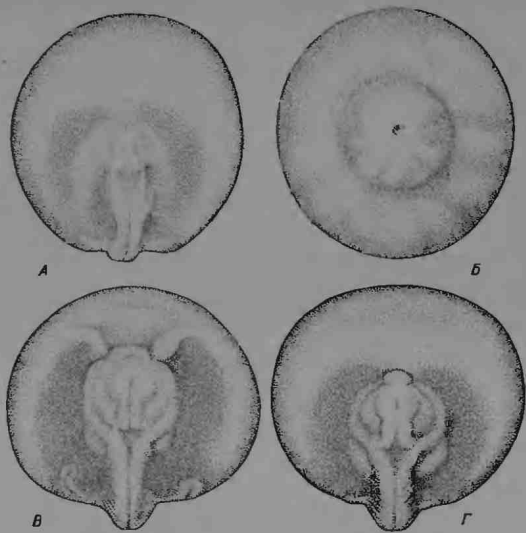


Рис. 40. Зародыши атипичного строения на стадиях 26 и 28 (Гинзбург, Детлаф, 1975)

А и *Б* — уроды на стадии 26 с недоразвитыми передними отделами тела (*А* — передний мозговой пузырь отсутствует, *Б* — отсутствуют головной и переднестуловищный отделы осевых органов, развился только зачаток заднестуловищного и хвостового отделов); *В* и *Г* — уроды на стадии 28 с нарушениями закладки сердца (*В* — развилось два зачатка сердца, *Г* — зачаток сердца отсутствует)

2.7. Развитие зародышей от начала пульсации сердца до вылупления

Уловить первые сокращения сердца трудно, так как они очень слабы и от одного сокращения до другого проходит много времени. Но довольно скоро сокращения становятся сильнее, и сердце начинает пульсировать с определенным ритмом. Чтобы наблюдать сердцебиения, нужно зародыш положить на часовое стекло или в чашечку и в течение нескольких минут под лупой внимательно следить за сердцем.

Первые едва уловимые сокращения сердца у севрюги появляются еще в самом конце предыдущего периода, на стадии 28, когда оно имеет вид удлиненной прямой трубочки. У донского осетра, нерестящегося весной, сердце начинает пульсировать позднее, на стадии 29, когда сердечная трубочка уже образова-

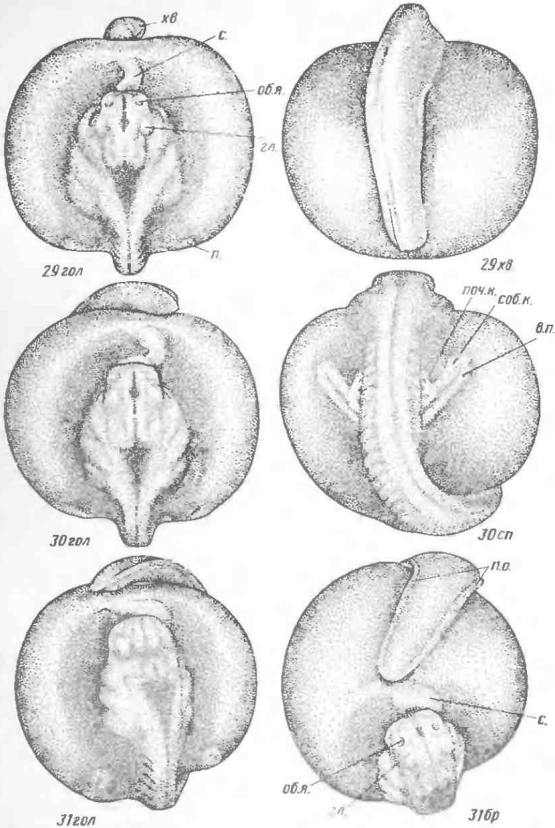
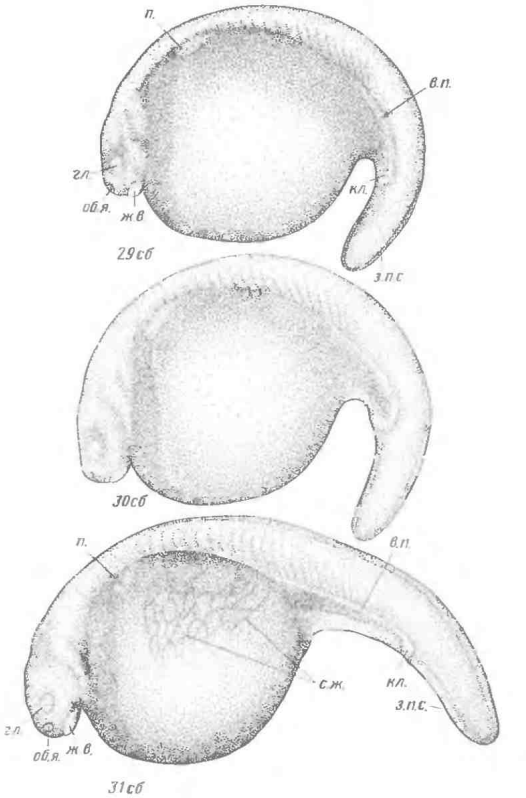


Рис. 41. Стадия образования изгиба сердечной трубки (*ст. 29*); стадии, на которых конец хвоста приближается к сердцу (*ст. 30*) и достигает сердца (*ст. 31*)

бр — вид с брюшной стороны; *гол* — вид со стороны головы; *сб* — вид сбоку (с зародыша при жизни были сняты оболочки); *сп* — вид со спинной стороны; *хв* — вид со стороны хвоста

гл. — глаз; *ж.в.* — железа выпупления; *з.п.с.* — зачаток плавниковой складки; *кл.* — зачаток клоаки; *об.я.* — обонятельная ямка; *п.* — петля, образуемая собирающим и выводным почечными каналами; *с.ок.* — сеть кровеносных сосудов желточного мешка; *хв.* — хвост; остальные обозначения, как на рис. 38



ла небольшой изгиб; на этой стадии его сокращения происходят еще редко и нерегулярно. У белуги и стерляди первые сокращения сердца обнаруживаются немного позднее, чем у осетра, когда сердце имеет четко выраженный изгиб, а хвост уплощен и лежит на боку.

Вместе с началом пульсации сердца начинается кровообращение в сети кровеносных сосудов желточного мешка.

Некоторые видовые различия в стадии начала пульсации

сердца и кровообращения обусловлены, вероятно, различиями в температурах, при которых происходит развитие зародышей разных видов. Зародыши севрюги развиваются при наиболее высоких температурах, что должно сочетаться с большей потребностью в кислороде. По-видимому, для удовлетворения этой потребности зародыши севрюги переходят к более интенсивным формам газообмена немного раньше, чем зародыши трех остальных видов. У зародышей белуги и стерляди, развивающихся при наиболее низких температурах, кровообращение начинается немного позже, чем у осетра.

В период от начала кровообращеиня и до вылупления значительно изменяется внешняя форма зародыша (сравните рис. 41, *29 сб — 31 сб*, рис. 42, *32 сб — 34 сб*, рис. 43, *35 Б'* и рис. 47). Голова обособляется и немного увеличивается; при этом зачаток железы вылупления, располагавшийся впереди головного мозга (рис. 37, *25 гол*, *25 сб*), смещается на ее нижнюю поверхность (рис. 41, *29—31 сб*), а сердце, ранее расположенное впереди головы, оказывается под нею. Заднетуловищный отдел и хвост сильно вырастают в длину, распрямляются и превращаются в мощный орган движения личинки. Только брюшной отдел (желточный мешок) изменяется мало; благодаря обилию желтка он сохраняет большие размеры.

Продолжается развитие головного мозга и органов чувств (см. Детлаф, Гинзбург, 1954). По бокам от переднего мозга становятся различимы два углубления — обонятельные ямки (рис. 41, *29 гол*), которые представляют собой полости зачатков обонятельных мешков. В том месте, где зачаток глаза (глазной пузырь) соприкасается с покровным эпителием, образуется зачаток хрусталика. Слуховые пузырьки увеличиваются, стенка их становится тоньше, и они начинают просвечивать через покровный эпителий по бокам от продолговатого мозга (рис. 42, *32 гол*).

Очень заметны изменения заднетуловищного и хвостового отделов. В предыдущем периоде развития общий зачаток этих отделов имел палочковидную форму и был сильно изогнут. На протяжении рассматриваемого периода эти отделы значительно удлиняются, распрямляются и уплощаются. По мере удлинения заднетуловищного отдела удлиняется и выводной почечный проток, который открывается в клоаку (рис. 41, *29 сб*) — карманообразное углубление покровного эпителия. Здесь же позднее (уже после вылупления) произойдет прорыв анального отверстия; таким образом, место расположения клоаки соответствует будущей границе между заднеспинным и хвостовым отделами тела.

На спинной и брюшной сторонах заднетуловищного отдела и хвоста образуется кожная складочка — плавниковая оторочка, которая является зачатком всех непарных плавников; только та часть ее, которая расположена на брюшной стороне заднетуловищного отдела впереди клоаки, впоследствии редуцируется. На

протяжении описываемого периода плавниковая оторочка быстро расширяется (рис. 41, *29 сб — 31 сб*; рис. 42, *32 сб — 34 сб*; рис. 43, *35, Б, сб*; рис. 47).

По мере уплощения заднетуловищного и хвостового отделов они ложатся на бок и, будучи прижаты оболочками к желточному мешку, загибаются на брюшную сторону зародыша. При этом конец хвоста постепенно достигает сердца (рис. 41, *31 бр*), головы (рис. 42, *32 гол*) и заходит на голову (рис. 42, *33 гол. 34 гол*; рис. 43, *35, Б, сп*).

Положение кончика хвоста является удобным критерием для определения стадии развития в описываемый период; нужно только иметь в виду, что между зародышами разных видов осетровых рыб по этому признаку имеются некоторые различия: у стерляди заднетуловищный отдел вместе с хвостовым относительно длиннее, чем у белуги, осетра и, особенно у севрюги; поэтому следует всегда отмечать, о каком виде идет речь.

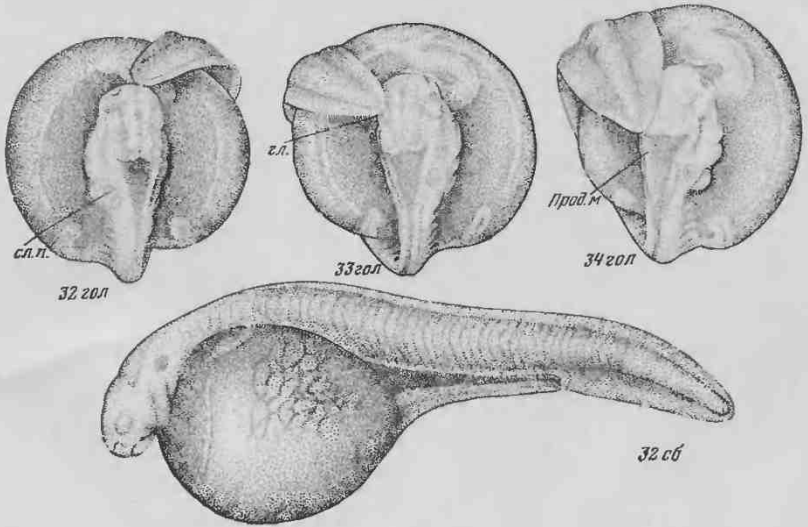
Чтобы определить, какого уровня достигает конец хвоста, достаточно положить зародышей под лупу и осмотреть их. При этом легко увидеть, доходит ли конец хвоста до середины брюха, до сердца, начала головы или заходит на голову (в последнем случае — на уровне какого отдела головы он находится).

Точное определение положения хвоста на поздних стадиях зародышевого развития может представить определенный практический интерес, так как по этому признаку можно судить о том, насколько зародыши близки к вылуплению.

Вылупление у севрюги начинается, когда конец хвоста достигает задней границы слуховых пузырьков или заходит немного дальше (рис. 43, *35, А, сп*), у осетра и белуги — когда он достигает петли, образованной собирающим и выносящим почечными каналами (рис. 43, *35, Б, сп*), у стерляди — когда конец хвоста заходит еще дальше, доходя до начала собирающего почечного канала (рис. 43, *35, В, сп*).

Следует, однако, иметь в виду, что непосредственно перед вылуплением оболочки сильно растягиваются, и зародыш в них немного распрямляется, после чего положение конца его хвоста уже не может служить для определения стадии развития. В некоторых случаях растягивание оболочек начинается задолго до начала вылупления (это особенно часто наблюдается у осетра).

Вторым общим критерием для определения стадии развития зародыша в описываемый период может служить степень распрямления заднетуловищного отдела и хвоста. Поскольку для его применения приходится вынуть зародыш из оболочек, этим критерием будут, вероятно, пользоваться преимущественно для исследовательских целей, в случаях, когда необходимо совершенно точное определение стадии. Освободить зародыш от оболочек на этих поздних стадиях зародышевого развития несложно; это надо делать под лупой с помощью двух пинцетов с острозаточенными концами.


сл.п.
32 гол
г.л.
33 гол
Прод.м
34 гол
32 сб

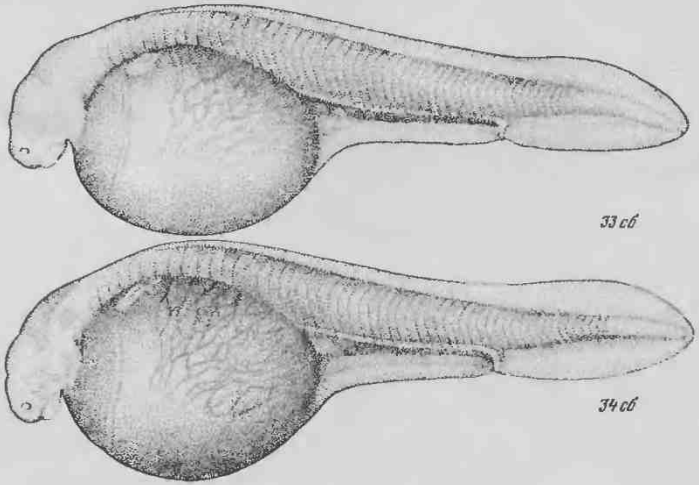


Рис. 42. Стадии, на которых конец хвоста касается головы (*ст. 32*), немного заходит за голову (*ст. 33*) и достигает (у осетра) начала продолговатого мозга (*ст. 34*)

гол — вид со стороны головы; *сб* — вид сбоку (с зародыша при жизни были сняты оболочки), *гл.* — глаз; *сл.п.* — слуховой пузырек; *прод.м.* — продолговатый мозг

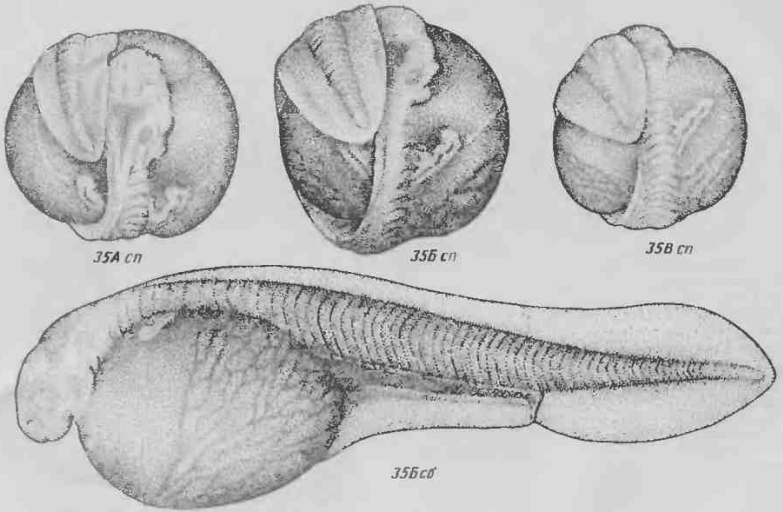


Рис. 43. Стадии вылупления единичных предличинок (*ст. 35*) у севрюги (*А*), осетра (*Б*) и стерляди (*В*)

сб — вид сбоку; *сп* — вид со спинной стороны

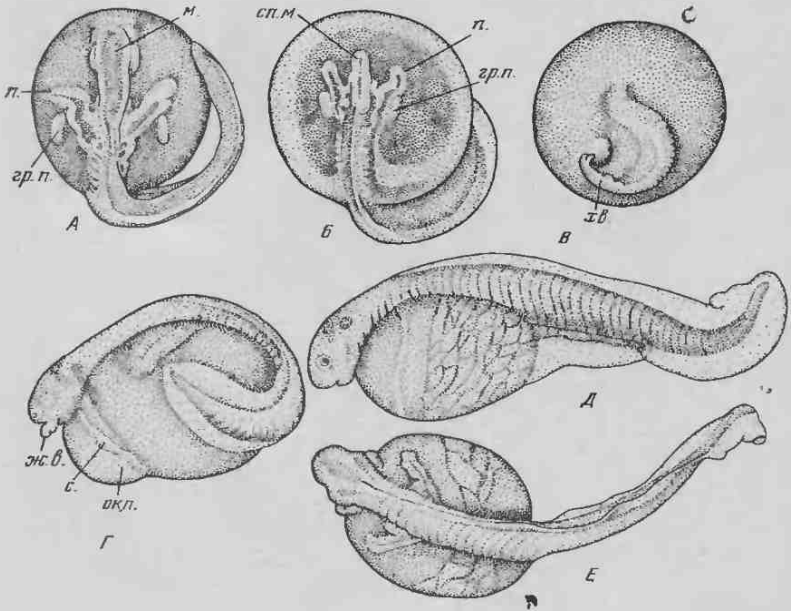


Рис. 44. Уродливые зародыши осетра на стадии 35 (Гинзбург, Детлаф, 1955)

А — отсутствуют передний и промежуточный мозг; *Б* — безголовый зародыш; *В* — развились только дефектные заднетуловищный и хвостовой отделы; *Г* — урод с не полностью отделившейся головой, искривленным укороченным заднетуловищным и хвостовым отделами; *Д, Е* — укороченные зародыши с искривленными хвостами

гр.п. — зачаток грудного плавника; *ж.в.* — железа вылупления; *м.* — дефектные задние отделы головного мозга; *ок.п.* — околосердечная полость; *п.* — петля, образуемая собирающим и выводным почечными каналами; *с.* — сердце; *сп.м.* — спинной мозг; *хв.* — хвост

Параллельно с развитием нервной и мышечной систем зародыша его подвижность увеличивается. Если уколоть зародыш иглой, то сначала наблюдаются только мышечные подергивания, потом в ответ на раздражение зародыш изгибается и притягивает хвост к желточному мешку, далее он начинает двигать хвостом вправо и влево и изгибает также головной конец. Если в это время вынуть его из оболочек, то он «плавает на месте» — изгибает голову вправо и влево, делает маятникообразные движения хвостом, но не перемещается, так как тяжелый желточный мешок удерживает его на месте. Немного позже движения становятся более энергичными: зародыш, освобожденный от оболочек, переваливается с боку на бок, но все еще не может двинуться вперед. Только незадолго до вылупления зародыш способен уже по-настоящему плавать.

Двигаясь внутри оболочек, зародыш перемешивает находящуюся там жидкость, что улучшает условия дыхания. Движения зародыша в период вылупления содействуют его выходу из оболочек. Если икра оказывается в неблагоприятных условиях (при слишком высокой или слишком низкой температуре или недостатке кислорода), подвижность зародышей резко снижается.

Строение атипичных зародышей в конце инкубации. Уродливые зародыши часто не могут сами освободиться из оболочек; менее дефектные вылупляются, но, как правило, с некоторым опозданием по сравнению с зародышами нормального строения. Поэтому к концу периода вылупления на дне инкубационного аппарата, наряду с дегенерирующими неоплодотворенными яйцами (а иногда и погибающими зародышами), в оболочках остаются зародыши уродливого строения.

Если условия инкубации благоприятны, то в хорошей икре попадаются лишь единичные уроды, в икре плохого качества их бывает больше (до 20—25%). Если икра подвергается неблагоприятным воздействиям, процент уродливых зародышей сильно возрастает. Так, когда мы инкубировали икру куринского осетра при высокой температуре, временами выше 26°, более 90% зародышей имели четко выраженные дефекты строения.

Чтобы познакомиться с разными типами уродств, нужно в конце периода вылупления взять зародышей, оставшихся в оболочках, и рассмотреть их, сняв предварительно оболочки. Мы увидим уродов различного строения. Порой приходится удивляться тому, что зародыши с глубочайшими нарушениями не погибают до конца инкубации; между тем, если вынуть таких уродов из оболочек и поместить в воду, то многие из них продолжают жить еще долгое время — до тех пор, пока в кишечнике сохраняются запасы желтка. Оставленные в оболочках на дне аппарата вместе с погибшей икрой, они вскоре задыхаются и погибают.

Обычным типом нарушения развития, о котором мы уже упоминали раньше, является недоразвитие передних отделов тела. Можно подобрать полный ряд зародышей со всеми градациями

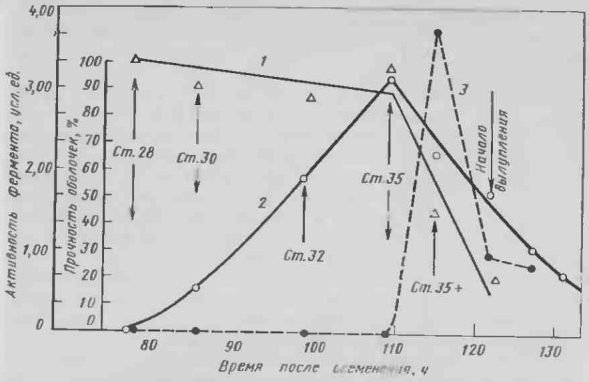


Рис. 45. Соотношение между изменением прочности оболочек, накоплением фермента в железе вылупления и его выделением в перивителлиновую жидкость при развитии зародышей осетра (А. И. Зотин, 1953)

1 — прочность оболочек на последовательных стадиях развития, выраженная в процентах к их прочности на стадии 28, начиная с которой проводилось исследование; *2* — ферментативная активность железы вылупления в условных единицах; *3* — ферментативная активность перивителлиновой жидкости в тех же единицах

этого уродства. У наименее дефектных из них передние отделы головного мозга бывают только уменьшены. При значительном недоразвитии этих отделов мозга вместо двух обонятельных мешков и двух глаз может развиться только по одному органу, располагающемуся центрально. Далее следуют зародыши, у которых передний отдел головы уже полностью отсутствует (рис. 44, *А*): нет ни переднего, ни промежуточного мозга, нет также обонятельных мешков и глаз; голова у них начинается со среднего или непосредственно с продолговатого мозга, по бокам от которого лежат слуховые пузырьки. У других зародышей нет и продолговатого мозга (рис. 44, *Б*), т. е. отсутствует вся голова. В этом случае в передней части зародыша, по бокам от спинного мозга и рядов мышечных сегментов, мы находим петли почечных протоков. Иногда у зародышей отсутствует и переднетуловищный отдел: от желточного мешка отходят только дефектные заднетуловищный отдел и хвост (рис. 44, *В*). У большинства уродов такого типа хвост бывает укорочен и искривлен, у многих отсутствует сердце.

Зародыши с недоразвитыми передними отделами тела делают судорожные движения хвостом, но, как правило, нормально плавать не могут. Зародыши без переднего отдела головы и еще более дефектные неподвижны, даже на укол иглой они не реагируют.

Иногда можно встретить зародышей с более или менее полным удвоением осевых органов; такие зародыши могут иметь две головы или две головы и два туловищных отдела на одном желточном мешке.

Распространенный тип уродства — нарушения строения сердца, часто сопровождающиеся укорочением хвоста и неполным обособлением головы. У некоторых зародышей сердце имеет вид длинной и узкой трубочки, а околосердечная полость сильно раздута (следствие патологического накопления жидкости, называемого водянкой) (рис. 45, *Г*). У других сердце раздвоено или же имеется два сердца, у третьих сердце полностью отсутствует. Такие зародыши на более ранних стадиях развития были представлены на рис. 40, *В*, *Г*.

Встречаются зародыши с менее значительными нарушениями — укороченные, искривленные, с водянкой околосердечной полости, выраженной в разной степени, а также зародыши с различными изъянами в плавниковой оторочке.

Причина большинства уродств — нарушения, возникающие на самых ранних стадиях, в период созревания ооцитов и оплодотворения. Эти нарушения, в свою очередь, обусловливают атипичное течение процессов дробления, гаструляции, а затем и всего последующего развития. Исключениями являются разного рода искривления, которые могут появляться и на более поздних стадиях, по-видимому, во многих случаях в результате мышечных параличей (наступающих при неблагоприятных условиях, в первую очередь при слишком высокой температуре в конце периода инкубации).

2.8. Продолжительность периода вылупления и способ освобождения зародышей из оболочек

У разных видов осетровых рыб (белуги, осетра, севрюги и стерляди) зародыши освобождаются из оболочек на сходных стадиях развития. Эти стадии одинаковы для партий икры, инкубирующихся при разных температурах в пределах нерестовых (Детлаф, Гинзбург, 1954; Игнатьева, 1957б). Зародыши, покидающие оболочки первыми (стадия 35, рис. 43), нередко не имеют еще пигментного пятна в глазах, зачатки грудных плавников у них бывают едва различимы или вовсе не заметны, а кровь бесцветна или окрашена в желтоватый цвет. Вылупившиеся позднее, на стадии массового вылупления (стадия 36, рис. 45) всегда имеют пигментное пятно в глазах, четко выраженные зачатки грудных плавников и кровь розовой или даже красноватой окраски. В результате движений зародышей внутри оболочки форма брюшного отдела у них изменяется, становится более удлиненной.

В период вылупления зародыши продолжают расти в оболочках, поэтому на протяжении этого периода наблюдается прогрессивное увеличение размера вылупляющихся предличинок.

Сначала вылупляются единичные предличинки (стадия вылупления единичных предличинок), затем число плавающих в инкубационном аппарате предличинок постепенно увеличивается; момент, когда в нем уже имеется несколько десятков предличинок, можно считать началом периода вылупления. Обычно после этого число предличинок быстро увеличивается, и наступает массовое вылупление предличинок. Концом периода вылупления следует считать время, когда на дне инкубационного аппарата, кроме погибшей икры, остаются только зародыши уродливого строения.

Продолжительность периода вылупления в разных партиях икры и в одной партии при разной загрузке инкубационных аппаратов может сильно различаться. Так, у белуги (Игумнова, 1979) период от вылупления единичных предличинок до конца вылупления составляет от 15 до 30% интервала времени от осеменения до начала этого периода. Растянутость вылупления представляет большие неудобства для рыбоводства, поэтому важно знать, как происходит процесс освобождения зародышей из оболочек и какие условия способствуют дружному вылуплению предличинок.

Освобождение зародышей от оболочек происходит следующим образом (Зотин, 1953; Игнатьева, 1957а). В железе вылупления, расположенной на нижней поверхности головы, образуется особое вещество, фермент вылупления. Оно появляется в железе после начала пульсации сердца, затем количество его быстро возрастает вплоть до стадии, непосредственно предшествующей вылуплению (рис. 45, *2*). На этой стадии фермент выделяется из железы в перивителлиновую жидкость, ферментативная активность которой резко возрастает (рис. 45, *3*), а активность железы снижается. Прочность яйцевых оболочек с появлением фермента в перивителлиновой жидкости быстро падает (рис. 45, *1*).

Двигаясь в ослабленных оболочках, зародыш разрывает их. Сначала вылезает его голова или хвост, а затем уже весь зародыш. Если вначале высвобождается хвост, то зародыш энергично двигает им из стороны в сторону и постепенно вылезает из оболочек. Иногда ему не удается сделать это сразу, и тогда он в течение некоторого времени плавает с оболочками, охватывающими голову и желточный мешок. Если вылупление происходит головой вперед, зародыш упирается изогнутым хвостом в оболочку и выталкивает через отверстие сначала голову, а затем и туловищный отдел. При этом в тех случаях, когда отверстие в оболочках мало, желточный мешок сильно деформируется: он перетягивается наподобие восьмерки, а затем приобретает грушевидную форму. Однако, когда зародыш выскользнет наружу, нормальный вид желточного мешка быстро восстанавливается.

Выделение фермента вылупления и мышечная активность, имеющие первостепенное значение для освобождения зародыша из оболочек, в большой степени зависят от внешних условий.

Они стимулируются улучшением условий аэрации, движением воды, толчками, испытываемыми зародышами (Игнатьева, 1958). Очень существенно, что действие стимулирующих агентов не приводит к преждевременному вылуплению, и зародыши всегда выходят из оболочек не раньше стадии, характерной для начала периода вылупления. По-видимому, железа вылупления у зародышей осетровых приобретает способность выбрасывать накопленный фермент только на строго определенной стадии развития, чем и обусловлено постоянство стадии вылупления у этих рыб.

При отсутствии условий, благоприятствующих выбросу фермента, он выделяется медленно, оболочки растягиваются, и зародыш частично разгибается, причем давление, оказываемое на оболочки его свернутым как пружина телом, снижается. В таких случаях зародыши могут на многие часы задерживаться внутри оболочек. Увеличение продолжительности вылупления вызывают и другие причины — низкое качество икры и неблагоприятные внешние условия в период инкубации, которые приводят к большому разнобою в стадиях развития зародышей.

Говоря об условиях дружного вылупления, следует подчеркнуть, что режим, обеспечивающий нормальное развитие икры в течение почти всей инкубации, может оказаться недостаточно благоприятным в период вылупления, когда необходимы сильная прочность и энергичное перемешивание икринок в инкубационном аппарате.

В частности, применяемые в настоящее время для инкубации обесклеенной икры аппараты системы П. С. Ющенко не обеспечивают достаточно дружного вылупления, которое может растягиваться на много часов. По-видимому, следует применить какие-то дополнительные приспособления для более интенсивного перемешивания икры в период, предшествующий вылуплению.

Еще менее благоприятны для вылупления условия в лоточных инкубаторах системы И. А. Садова и Е. М. Коханской (Садов, Коханская, 1961; Емельянов, Сытина, 1967). Вылупление в них во многих случаях начинается с очень большим запозданием — стадия вылупления куринского осетра при оптимальных температурах (17—18°) характеризуется началом образования перемычки наружного обонятельного отверстия, пигментированными глазами и присутствием жаберных лепестков на жаберных дугах (Садов, Коханская, 1961), т. е. признаками, нормально возникающими не ранее чем на 39 стадии развития предличинки. При инкубации в лотках вполне доброкачественной икры вылупление нередко растягивается на длительное время — до двух-трех суток (Емельянов, Сытина, 1967).

2.9. Хронология зародышевого развития

В настоящем разделе приводятся данные, полученные на черноморско-азовском осетре, о продолжительности периодов от осеменения до наступления большинства стадий, выделенных нами

Таблица 1

Хронология зародышевого развития осетра

Стадия	Время от осеменения		Отличительные признаки стадии
	часы и минуты при температуре 18°	число τ°	
1	0	0	Яйцо в момент оплодотворения
2	~0.50	~1	Светлое полярное пятно исчезло; образовалось перивителлиновое пространство
3	~1.40	~2	Пигментное скопление в анимальной области располагается эксцентрически; образовался светлый серп
4	2.55	3,5	Анимальная область разделена первой бороздой
5	3.45	4,5	Анимальная область разделена на 4 бластомера
6	4.35	5,5	Анимальная область разделена на 8 бластомеров
7	5.25	6,5	В анимальной области легли борозды IV деления
8	6.15	7,5	В анимальной области легли борозды V деления
9	7.30	9,0	VII деление; борозды полностью разделяют вегетативную область
10	8.20	10,0	Начинается образование полости дробления; ядерные деления в анимальной области еще синхронные
11	10.00	12,0	Ранняя бластула; бластомеры в анимальной области хорошо различимы при небольшом увеличении; десинхронизация ядерных делений в анимальной области
12	12.30	15,0	Поздняя бластула; в анимальной области отдельные клетки при небольшом увеличении неразличимы
12+	14.10	17,0	Перестройка клеточного цикла в бластомерах анимальной области; падение митотического индекса
13	16.15	19,5	Начало гаструляции; выше экватора в области будущей спинной губы бластопора образовалась сильно пигментированная полоска
14	17.05	20,5	Ранняя гаструла; спинная губа бластопора в виде щели на небольшом протяжении
15	22.55	27,5	Средняя гаструла; анимальный материал покрывает 2/3 поверхности зародыша; бластопор замкнулся в кольцо
16	25.00	30,0	Желточная пробка значительного размера
17	27.50	32,5	Маленькая желточная пробка
18	31.40	38,0	Гаструляция закончена, бластопор щелевидный
19	32.30	39,0	Ранняя нейрула; начинают обозначаться нервные валики вокруг головного отдела нервной пластинки

Таблица 1 (продолжение)

Стадия	Время от осеменения		Отличительные признаки стадии
	часы и минуты при температуре 18°	число t°	
20	33.45	40,5	Широкая нервная пластинка; нервные валики вокруг головного отдела нервной пластинки четко обозначены
21	34.45	41,7	Начало сближения нервных валиков; впервые обозначаются зачатки выделительной системы
22	36.40	44,0	Поздняя нейрула; нервные валики в туловищном отделе сближены, зачатки выделительной системы удлинились
23	37.30	45,0	Нервная трубка замкнулась; шов в области слияния нервных валиков хорошо различим
24	—	—	В переднем мозговом пузыре образовались глазные выросты; в передней части закладок выделительной системы возникло утолщение
25	—	—	Боковые пластинки достигли переднего конца головы, их суженные концы сближаются впереди зачатка железы вылупления; образовалось утолщение в области общего зачатка заднетуловищного отдела и хвоста
26	50.00	60,0	Боковые пластинки сливаются, и в месте их слияния образуется зачаток сердца; начинается обособление зачатка заднетуловищного и хвостового отделов
27	53.20	64,0	Сформировался зачаток сердца, имеющий вид короткой трубочки
28	57.30	69,0	Зачаток сердца имеет строение прямой удлиненной трубочки; туловищные мышцы еще не отвечают на раздражение сокращением
29	60.00	72,0	Сердечная трубка приобрела *S*-образный изгиб, начинает пульсировать; туловищные мышцы на укол отвечают подергиваниями
30	62.05	74,5	У зародыша в оболочках конец хвоста приближается к голове; заднетуловищный отдел и хвост начали распрямляться
31	—	—	У зародыша в оболочках конец хвоста приближается к сердцу; зародыш может двигать головой и хвостом
32	78.00	93,5	У зародыша в оболочках конец хвоста касается головы
33	—	—	После удаления оболочек заднетуловищный отдел и хвост полностью распрямляются
34	—	—	Зародыш, вынутый из оболочек, способен к медленному поступательному движению
35	104—106.40	125—128	Вылупление единичных предличинок; после удаления оболочек зародыш способен к быстрому поступательному движению.
36	—	—	Массовое вылупление; предличинка еще не имеет жаберных щелей и ротового отверстия; в глазу четкое пигментное пятно; кровь розовая

в зародышевом развитии осетровых рыб. Эти данные выражены в часах и минутах при температуре инкубации 18°, а также в числе τ_0 (табл. 1). Поскольку в зоне среднинерестовых температур продолжительность разных периодов развития, в том числе и величина τ_0 (продолжительность митотического цикла в период синхронных делений дробления — см. 2.4), изменяется пропорционально (Детлаф, Детлаф, 1960; Детлаф, 1977б), эти данные позволяют прогнозировать время наступления последовательных стадий развития при разных температурах. Для этого надо число τ_0, соответствующее продолжительности интересующего нас периода, умножить на величину τ_0 при нужной температуре. Значение величины τ_0 следует определить по кривой зависимости ее от температуры у осетра, которая приведена на рис. 26, *А*.

Следует отметить, что относительная (выраженная в числе τ_0) продолжительность периодов от осеменения до наступления последовательных стадий развития у севрюги совпадает с соответствующими величинами для осетра на протяжении всего зародышевого развития, а у белуги — только до середины этого периода. Это позволяет данные об относительной продолжительности разных периодов развития у осетра использовать для прогнозирования продолжительности соответствующих периодов в зародышевом развитии севрюги и в первой половине зародышевого развития белуги. Для этого надо число τ_0, характеризующее продолжительность того или иного периода развития у осетра, умножить на величину τ_0 у севрюги и белуги (рис. 26, *Б*, *В*) при нужной температуре.

Необходимо иметь в виду, что разные зародыши в одной и той же партии икры развиваются не вполне синхронно: сроки перехода разных зародышей от одной стадии к следующей варьируют в пределах до 10% общей продолжительности периода развития от осеменения до этой стадии;соответственно, в одной пробе можно одновременно встретить зародышей на двух последовательных стадиях развития. Приведенные ниже данные были получены для «передовых» зародышей — десятка зародышей, наиболее продвинутых в своем развитии (в пробе из 100—200 икринок). Синхронность развития в разных партиях икры варьирует: в дружно развивающихся партиях на следующую стадию переходит одновременно значительный процент зародышей.

Некоторые отклонения от сроков, прогнозируемых по приводимым в настоящем разделе данным, могут быть обусловлены тем, что на скорость развития помимо температуры влияют и другие условия развития, такие, например, как загрузка аппарата и проточность.

3. РАЗВИТИЕ ПРЕДЛИЧИНОК

3.1. Особенности предличиночного периода развития

Период от вылупления зародыша до начала активного (экзогенного) питания особи имеет не меньшую продолжительность, чем зародышевое развитие. Своеобразие этого периода заключается в смене зародышевых приспособлений и функций на дефинитивные. В процессе такой смены изменяются отношения развивающегося организма со средой, что сказывается на его поведении (отношении к свету, субстрату, течению и др.). На протяжении этого периода формируется ряд признаков, имеющих систематическое значение и характеризующих взрослых рыб разных видов: образуется (или не образуется) подгорловая складка, возникают различия в длине и расположении усиков, положении спинного плавника, строении рта, нижней губы и некоторых других органов. Своеобразие этого периода явилось причиной выделения в развитии осетровых, так же, как это было сделано для костистых рыб (Расс, 1941, 1946), особого предличиночного периода, который начинается с момента выхода зародыша из оболочек и завершается переходом предличинки на активное питание. Однако до сих пор некоторые исследователи продолжают называть предличинку свободным эмбрионом или просто личинкой, игнорируя тем самым принципиальные отличия этого периода развития как от зародышевого, так и от личиночного периодов.

В предличиночный период развития интенсивно идут процессы формообразования и дифференцировки, что обусловливает не только существование специфических для этого периода жизни закономерностей развития, но и возникновение в неблагоприятных условиях особых нарушений строения, характерных для предличинок. Для совершенствования биотехники подращивания предличинок очень важно уметь отличать эти нарушения от тех, которые возникают в зародышевый период, и выяснить факторы внешней среды, которые могут вызывать образование уродов, т. е. оказывать тератогенное действие на предличинок, или даже приводить к их гибели. Эти вопросы остро стоят в настоящее время, поскольку подращивание предличинок до перехода их на активное питание является одним из наименее разработанных звеньев рыбоводного процесса. Именно в это время, особенно в конце периода предличиночного развития, нередко наблюдается значительный отход молоди.

Непонимание специфики предличиночного периода развития, как периода незавершенного органогенеза, на протяжении которого зачатки многих органов обладают высокой чувствитель-

ностью к неблагоприятным воздействиям, привело некоторых исследователей к ошибочным представлениям. Нарушения развития предличинок они относят, без сколько-нибудь серьезных доказательств, за счет неблагоприятных внешних воздействий на икру в период ее созревания и на зародышей в период инкубации (Садов, 1941, 1948а, б, 1950, 1951; Садов, Коханская, 1961; Емельянов, 1951, 1953, 1961; Коханская, 1980). На этом основании была подвергнута сомнению правомочность применения прогрессивных методов современного осетроводства — гипофизарных инъекций и обесклеивания икры (см. Детлаф, Гинзбург, 1954).

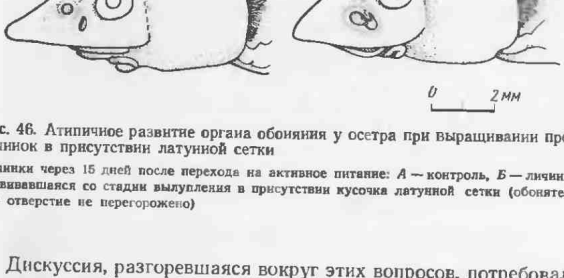


Рис. 46. Атипичное развитие органа обоняния у осетра при выращивании предличинок в присутствии латунной сетки

Личинки через 15 дней после перехода на активное питание: *А* — контроль, *Б* — личинка, развивавшаяся со стадии вылупления в присутствии кусочка латунной сетки (обонятельное отверстие не перегорожено)

Дискуссия, разгоревшаяся вокруг этих вопросов, потребовала экспериментальных исследований для выяснения возможности возникновения уродств в результате неблагоприятных воздействий на предличинок. Такое исследование было проведено на примере аномалий органа обоняния (Шмальгаузен, 1957, 1962) — того типа уродств, который был предметом изучения сторонников изложенных выше представлений. Было показано, что возникновение отклонений в развитии этого органа (рис. 46) связано не с условиями инкубации, а с неблагоприятными воздействиями на предличинок; одновременно выяснилось, что такие воздействия нарушают развитие и других органов.

Таким образом, было установлено, что в ряде случаев дефектное развитие предличинок может быть результатом неблагоприятных воздействий в период их подращивания. В связи с этим возникла необходимость детального изучения нормального развития предличинок разных видов осетровых рыб и выяснения причин нарушений их строения, а также постановки опытов для анализа действия загрязнений воды и различных материалов, используемых в выростных сооружениях. Ниже приводятся основные результаты этих исследований.

3.2. Стадии развития предличинок

Описание стадий и хронологии нормального развития предличинок осетровых рыб имеет большое практическое значение, так как позволяет сравнить предличинок из разных партий при разных условиях их выращивания, оценить их качество и пригодность для дальнейшего разведения. Оно нужно также для проведения экспериментальных исследований. Без такого описания невозможно и сопоставление особенностей развития предличинок разных видов осетровых рыб.

Однако следует иметь в виду, что даже у предличинок, полученных из икры одной самки, всегда наблюдается неодновременность перехода разных особей на каждую данную стадию. Такой разброс может быть обусловлен различиями как в исходных свойствах яиц, так и в условиях подращивания; причем в разных партиях предличинок он выражен в разной степени. Кроме того, у одновозрастных предличинок, развившихся из икры низкого качества или подращиваемых в неблагоприятных условиях, наблюдается значительная изменчивость в развитии отдельных признаков, в крайних случаях приводящая к возникновению уродов. Об увеличении размаха индивидуальной изменчивости предличинок осетровых рыб при неблагоприятных условиях среды говорят также данные Л. В. Сытиной и О. Б. Тимофеева (Сытина, 1971а, б; 1979; Сытина, Тимофеев, 1973). Вопрос о причинах наблюдаемых уклонений в каждом случае требует специального анализа.

Для того чтобы отличить изменения признаков, лежащие в пределах нормы их реагирования, от патологических изменений, необходимо прежде всего дать достаточно полное и точное описание стадий нормального развития предличинок.

Предличиночное развитие осетровых рыб может быть подразделено на два периода — от вылупления до начала активных дыхательных движений и от начала этих движений до перехода на активное (экзогенное) питание (Шмальгаузен, 1955в). Для удобства описания и изучения предличинок выделено 10 стадий — стадии 36—45 (Шмальгаузен, 1968, 1975), которые являются продолжением ряда стадий, выделенных в зародышевом развитии осетровых (см. 2. Зародышевое развитие). Часть этих стадий совпадает со стадиями развития предличинок волго-каспийского осетра, описанными Н. И. Драгомировым (1957).

Развитие всех изученных осетровых — белуги, осетра, севрюги — очень сходно, что позволило при выделении отдельных стадий развития предличинок взять за основу признаки, общие для всех этих видов; поэтому описание стадий, данное ниже на примере черноморско-азовского осетра (Шмальгаузен, 1975), может быть использовано и для других видов. Соответствующие стадии развития предличинок белуги были описаны ранее (Шмальгаузен, 1968).

Различия между предличинками разных видов на стадии вылупления относительно невелики (Алявдина, 1951б; Драгомиров, 1953а, 1961б); различия становятся более выраженными к стадии перехода на активное питание. Этим различиям будет посвящен специальный раздел.

Каждую стадию развития характеризовали по морфологическим признакам, различимым при наружном осмотре предличинки, а также по некоторым функциональным показателям. При этом интервал между последовательными стадиями был избран достаточно большим для того, чтобы в характеристику каждой из них вошел хотя бы один новый признак, а не одни только количественные изменения признаков, возникших на предыдущих стадиях.

Данные об изменениях внутреннего строения предличинок были получены с помощью препаровки и обычных методов гистологической обработки материала; были изучены предличинки не только черноморско-азовского осетра, но также волго-каспийского осетра, белуги и севрюги.

Временем наступления каждой стадии мы считали момент фиксации пробы, в которой у предличинок впервые были обнаружены признаки, характерные для данной стадии развития.

Материал для описания развития предличинок был собран на Дону, на Рогожкинском осетровом рыбоводном заводе. Предличинок брали на стадии массового вылупления из аппаратов Ющенко, в которых инкубировалась обесклеенная икра для производственных целей, и подращивали в стеклянных сосудах в лаборатории при оптимальных температурах. В частности, предличинок черноморско-азовского осетра, послуживших материалом для рисунков стадий нормального развития, содержали в кристаллизаторах с невысоким слоем воды (около 2 см); воду меняли ежедневно. Средняя температура воды за время подращивания этой партии предличинок была 18,6°.

Перейдем теперь к описанию последовательных стадий развития предличинок.

Стадия 36 по Детлаф и Гинзбург (1954) — предличинки во время массового вылупления; ротовое отверстие и жаберные щели не образовались, железа вылупления еще различима (рис. 47—49).

Предличинки имеют длину 9—10,5 мм (здесь и далее указаны размеры по измерениям личинок, фиксированных жидкостью Буэна). Они довольно темные, так как в клетках эпидермиса имеется еще большое количество меланина. Голова у них мала относительно туловища и пригнута к массивному брюшному отделу (так называемый желточный мешок) удлиненно-яйцевидной формы. Ротовое отверстие отсутствует. На нижней поверхности головы впереди ротового углубления еще видна железа вылупления. Зачатки усиков не выражены. Туловище и хвост окаймлены плавниковой складкой. Верхняя и нижняя лопасти хвостовой плавниковой складки равной ширины, т. е. хвост пред-

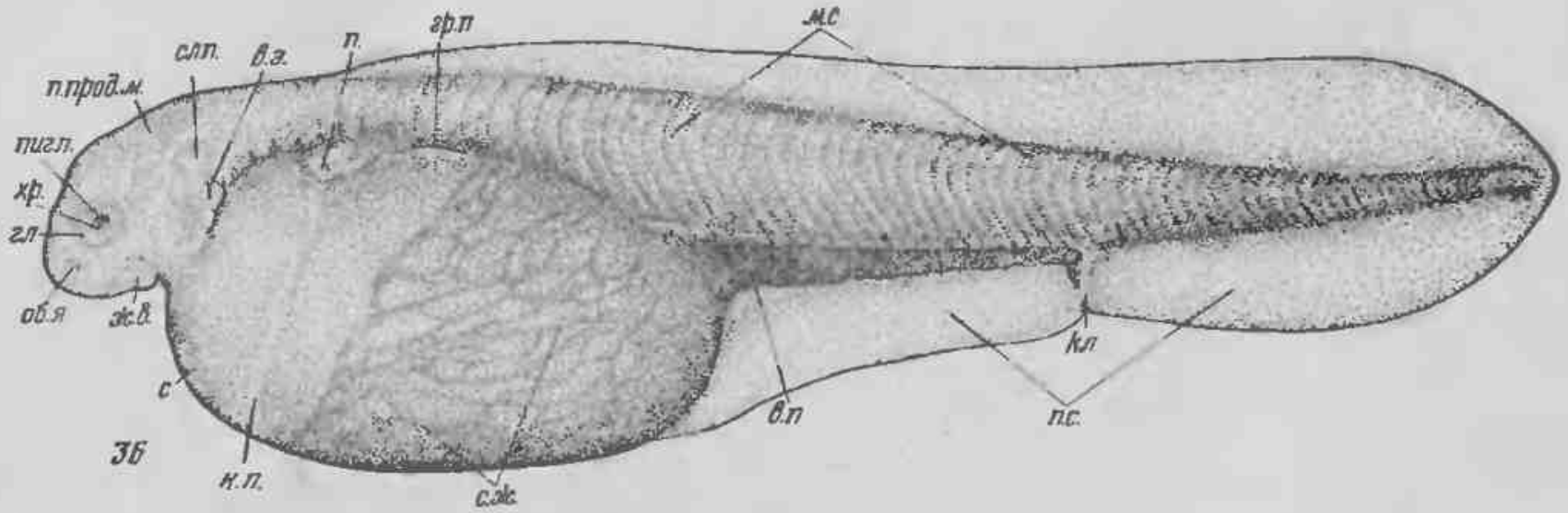


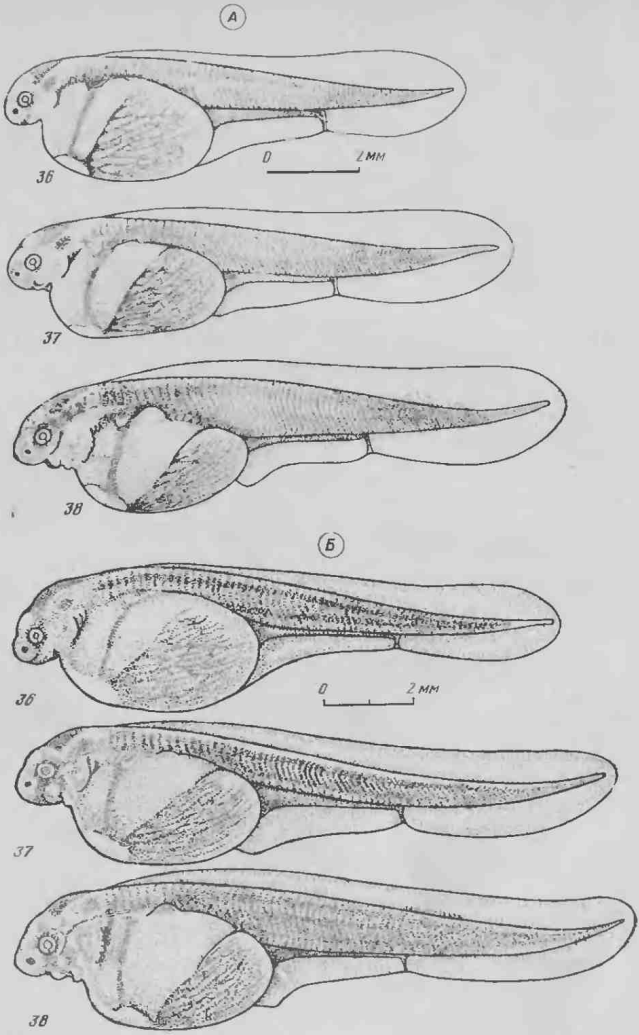
Рис. 47. Предличинка осетра после выхода из оболочек в период массового вылупления (*ст. 36*)

в.п.— выводной почечный проток; *в.з.*— впячивания покровного эпителия на месте будущих жаберных щелей; *гр.п.*— зачаток грудного плавника; *к.п* — кювьеров проток; *м.с.*— мышечные сегменты; *пиг.п.*— пигментное пятно в глазу; *п.прод.м.*— полость продолговатого мозга; *п.с.*— плавниковая складка; *хр.*— хрусталик; остальные обозначения, как на рис. 41, 42

личинки на этой стадии еще протоцеркальный. Между преанальной и постанальной частями плавниковой складки, которые отделены друг от друга небольшой выемкой, находится зачаток клоаки, в который впадают выводные протоки предпочек. Кишечник еще замкнут. Преанальная плавниковая складка начинается на задней поверхности желточного мешка; этот передний участок складки значительно расширен, но еще не образует характерного для последующих стадий выступа (киля). Спинная плавниковая складка по направлению к голове сужается и сходит на нет на уровне передних мышечных сегментов. Зачатки грудных плавников отсутствуют или имеют вид едва заметных утолщений кожи, расположенных непосредственно позади предпочек и верхней части кювьеровых протоков. Зачатков брюшных плавников еще нет.

К этой стадии завершена сегментация туловищной мускулатуры: имеется около 40 мышечных сегментов. Передние сегменты образуют брюшные отростки; тем самым первично-симметричная форма миотомов (Рындзюнский, 1939) начинает нарушаться уже на стадии вылупления. Сегментация хвостовой мускулатуры неполная (задняя часть мезодермы еще не сегментирована). Задний конец хорды слегка загибается кверху. Имеются парные зачатки челюстной, подъязычной и первой жаберной дуг. Жаберных щелей еще нет. На месте первых двух пар жаберных щелей видны бороздки. Дыхание осуществляется поверхностью тела и посредством сети сосудов, расположенных в задней части желточного мешка. Эти сосуды получают кровь из хвостовой и подкишечной вен, из сегментальных сосудов туловища и формирующихся частей задних кардинальных вен. Впереди они сливаются в парные желточные вены, впадающие в сердце рядом с кювьеровыми протоками. Кровь желтоватая.

Органы чувств развиты слабо. Зачатки обонятельных органов округлые, с одним наружным отверстием; глаза не пигментированы, за исключением небольших областей высокой светочувствительности в их донной части (Бабурина, 1972). По данным Е. А. Бабуриной предличинки черноморско-азовского осетра, только что вышедшие из оболочек, относятся к свету безразлично; эту реакцию они сохраняют в течение всего предличиночного периода. По бокам от продолговатого мозга, хорошо различимого благодаря прозрачности покровов, лежат слуховые пузырьки (зачатки лабиринтов); последние не обнаруживают каких-либо признаков разделения на отделы. Сейсмосенсорная (латеральная) система головы представлена парными зачатками надглазничных, подглазничных и височных линий, а также парными зачатками гиомандибулярного комплекса органов (Дислер, 1949; Драгомиров, 1961а). Подглазничные зачатки начинаются под слуховыми пузырьками, огибают глаза сзади и оканчиваются на уровне нижнего края глаз. Более короткие надглазничные зачатки расположены над глазами.

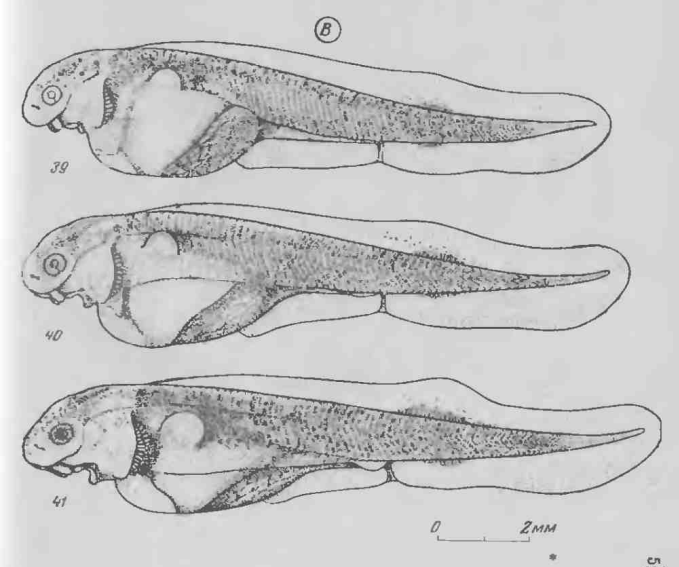

А
0
1 мм
36
37
38
Б
36
0
2 мм
37
38

Стадия 37 — стадия, на которой начинают открываться ротовое отверстие и первая пара жаберных щелей; имеются четкие зачатки грудных плавников (рис. 48).

Предличинки имеют длину 10,5—11,5 мм. В покровах местами еще сохраняется эмбриональный пигмент. Голова начинает выпрямляться. Рот прорывается в средней части. На нижней стороне головы впереди рта намечаются четыре округлых бугорка — зачатки усиков, расположенные у передней границы рта; форма желточного мешка изменяется: он удлиняется, и его брюшная поверхность становится менее выпуклой. На обеих сторонах брюшного отдела просвечивают короткие складки, образовавшиеся в стенке зачатка пищеварительного тракта, которые подразделяют широкую его часть на два отдела. Эти складки направлены косо (сверху вниз и вперед) и совпадают с передней границей сосудистой сети, расположенной на желточном мешке. Увеличилось расстояние между этой сетью и кювьеровыми протоками. Это расстояние продолжает увеличиваться и далее в течение всего времени существования желточного дыхания. Зачат-

Рис. 48. Предличинки осетра (*А, В, Д, Ж* — Шмальгаузен, 1975) и белуги (*Б, Г, Е, З*) на последовательных стадиях развития

Вид сбоку. Цифры под рисунками соответствуют порядковым номерам стадий



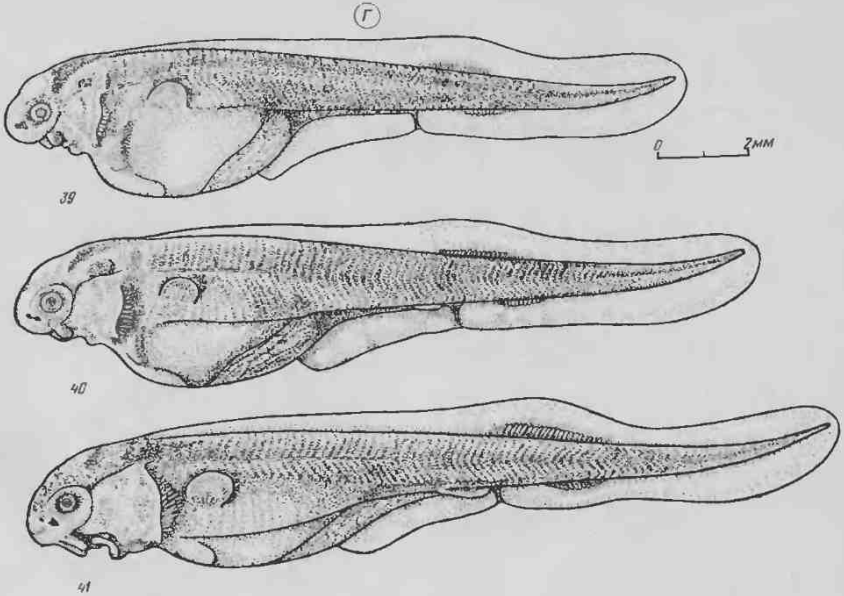


Рис. 48. (продолжение)

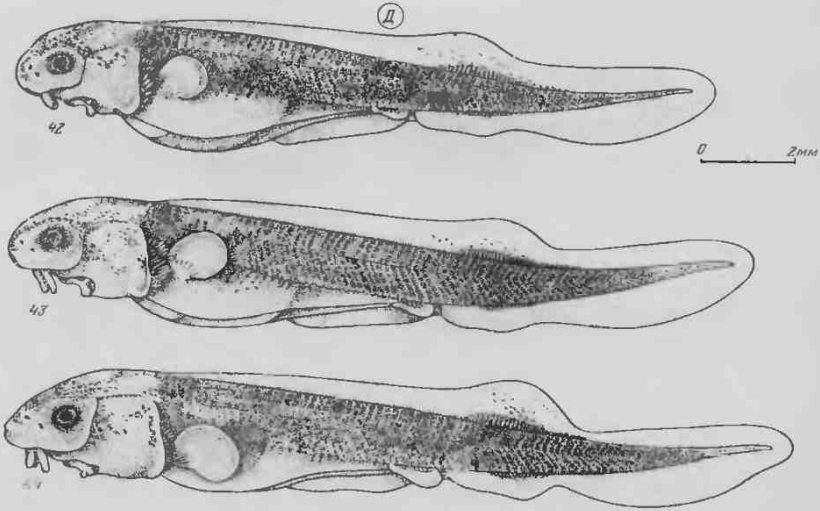


Рис. 48. (продолжение)

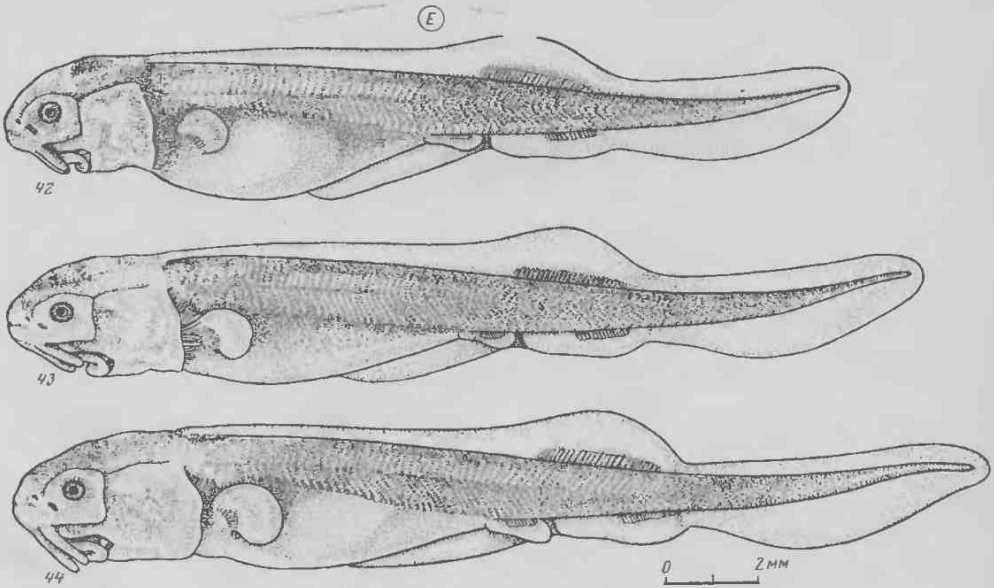


Рис. 48. (продолжение)

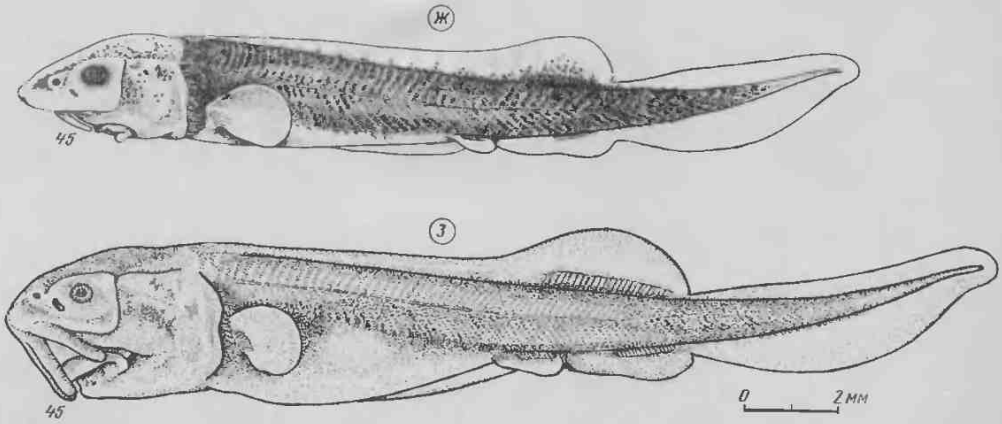


Рис. 48. (окончание)

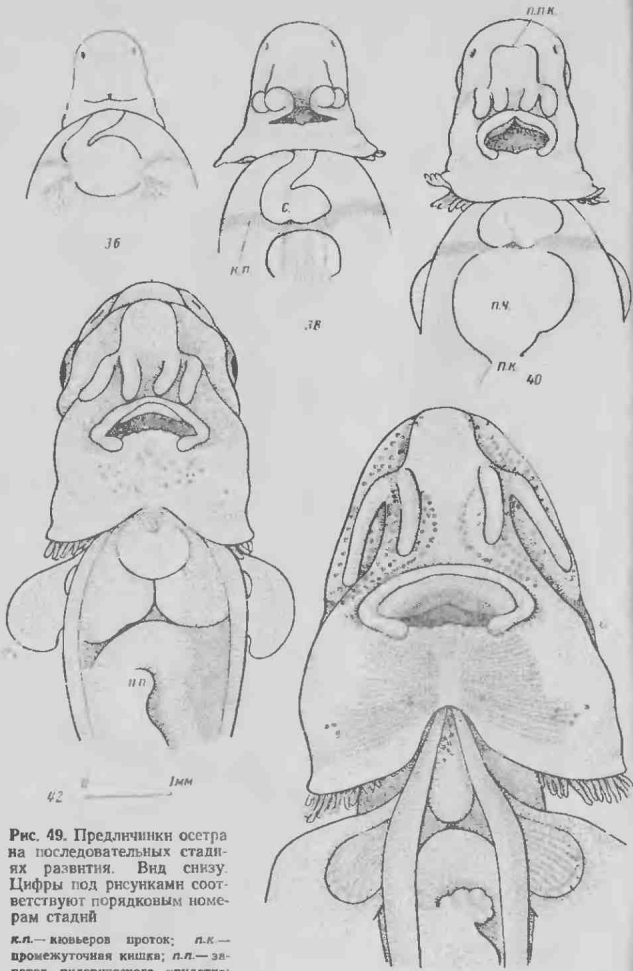


Рис. 49. Предличинки осетра на последовательных стадиях развития. Вид снизу. Цифры под рисунками соответствуют порядковым номерам стадий

к.п. — кювьеров проток; *п.к.* — промежуточная кишка; *п.п.* — зачаток пилорического придатка; *п.п.к.* — передняя поперечная комиссура; *пч.* — печень; *с.* — сердце

ки грудных плавников имеют вид отчетливо выраженных складочек. Хвост по сравнению с задней частью туловища растет быстрее и на этой и последующих стадиях развития становится относительно все длиннее. Передний конец преанальной части плавниковой складки начинает образовывать выступ — киль. В задней части туловища мышечные сегменты начинают разрастаться вперед и книзу; в передних сегментах это разрастание хорошо выражено. Открыта первая жаберная щель. В слуховом пузырьке намечается разделение на отделы. Становятся различимыми короткие зачатки боковой линии сейсмосенсорной системы туловища.

Стадия 38 — стадия появления зачатков жаберных лепестков оперкулярной жабры и лепестков на первой жаберной дуге (рис. 48, 49).

Предличинки имеют длину 11,5—12 мм. На верхней поверхности головы можно увидеть просвечивающие сквозь покровный эпителий единичные мелкие еще довольно бледные меланоциты. Такие же меланоциты обнаруживаются на спинной стороне первых туловищных мышечных сегментов, а также на мышечных сегментах и плавниковой складке в области будущего спинного плавника. Брюшной отдел уплощен с боков и снизу. Складка, подразделяющая зачаток пищеварительной системы на желудочный и кишечный отделы, достигает середины боковой поверхности предличинки. Хвост слегка изогнут кверху. Увеличилась высота мышечных сегментов. Их спинные отростки в области спинного плавника образуют хорошо различимые зачатки мускульных почек. Брюшные отростки передних туловищных мышечных сегментов еще не достигают нижнего края зачаточной жаберной крышки. В области грудного плавника они распространяются до его основания. На уровне будущего анального плавника от брюшных отростков мышечных сегментов отходят едва различимые зачатки мускульных почек. На зачаточной жаберной крышке и первой жаберной дуге имеется по одному ряду еще коротких зачатков жаберных лепестков. В результате изменения направления тока крови в жаберных сосудах начинается жаберное дыхание предличинок. Обонятельные ямки слегка удлиняются. Начинается пигментация радужины. Надглазничная линия сейсмосенсорной системы увеличивается в длину и заканчивается над обонятельной ямкой. Подглазничная линия проходит снаружи от бокового усика и заканчивается у переднего края его основания. Боковая линия туловища достигает 4—6-го мышечных сегментов.

Стадия 39 — стадия, на которой складка стенки зачатка пищеварительной системы разделяет его на два отдела, желудочный и кишечный (рис. 48).

Предличинки имеют длину 12,0—13,2 мм. Пигментация их значительно усилилась. Меланоциты более темные и распространены по всей поверхности туловищных и хвостовых мышечных сегментов. В углах рта образуются еще мало выраженные вали-

ки — начало дифференцировки губ. Зачаток верхней губы двураздельный. Появляются зачатки зубов. Расширенная часть зачатка пищеварительной системы подразделена на два отдела — желудочный и кишечный. Сосудистая сеть желточного мешка сокращается, левая желточная вена запустевает. С правой стороны предличинки становится видимым короткий соединительнотканный тяж, направленный кверху от кишечника и переднего конца спинного зачатка поджелудочной железы; он пересекает самую заднюю часть поверхности желудка и уходит под брюшными отростками мышечных сегментов к спинному мезентерию. Брюшные отростки передних мышечных сегментов почти достигают нижнего края жаберной крышки. Грудные плавники увеличиваются и несколько смещаются книзу. Плавниковая складка уже расширена в месте, где формируется спинной плавник, и начинает расширяться в области анального плавника и нижней лопасти хвостового плавника. При этом хвостовой плавник отделяется от анального и спинного плавников неглубокими выемками. В местах, соответствующих будущим брюшным плавникам, появились утолщения кожи.

Вторая жаберная щель открыта. Зачатки жаберных лепестков оперкулярной полужабры (сидящих на зачаточной жаберной крышке) и первого ряда первой жабры слегка удлинены, а во втором ряду первой жабры они еще короткие. Закладывается первый ряд лепестков второй жабры. Обонятельные ямки трапециевидные. Пигментация радужины становится более заметной. Передние концы подглазничных линий сейсмосенсорной системы продвигаются вперед до уровня обонятельных органов и изгибаются навстречу друг другу, образуя зачатки предчелюстных линий. Зачатки боковой линии туловища достигают уровня заднего края грудных плавников. Появляются зачатки добавочного ряда боковой линии.

Стадия 40 — стадия появления зачатков брюшных плавников и начала движений нижней челюсти (рис. 48, 49).

Предличинки имеют длину около 13,0 мм. Пигментация их усиливается. Меланоциты образуют рыхлые скопления по бокам от среднего и передней части продолговатого мозга, на спинной стороне передних мышечных сегментов, на границе между осевой и брюшной мускулатурой (около грудных плавников), на спинном плавнике и по всей боковой стороне задней части туловища и хвоста. Зачатки усиков удлинились. Начинает сглаживаться срединное углубление верхней губы. Соединительнотканный тяж, поддерживающий кишечник, перемещается вперед, но лежит еще на задней части желудка. До этого уровня вытягивается и спинной зачаток поджелудочной железы, лежащий параллельно кишечнику.

Основания грудных плавников еще не достигают середины боковой поверхности желудка. В них дифференцируются мускульные почки. Появляются первые признаки редукции переднего килевидного выступа преанальной плавниковой складки, од-

нако он еще хорошо выражен. Зачатки брюшных плавников имеют вид узких продольных складочек. Нижняя лопасть хвостового плавника продолжает расширяться. Брюшные отростки мышечных сегментов обрастают боковую поверхность желудка до половины и спускаются ниже оснований грудных плавников.

Третья жаберная щель еще неполная. Жаберные лепестки оперкулярной полужабры и первого ряда первой жабры достигают до уровня кювьерова протока. Зачатки жаберных лепестков второго ряда первой жабры удлинены. Хорошо различимы зачатки жаберных лепестков первого ряда второй жабры. На этой стадии начинаются первые дыхательные движения нижней челюсти.

Обонятельные ямки еще более удлиняются. От их краев начинают расти две лопасти, перегораживающие отверстие обонятельного органа; верхняя лопасть развита сильнее. Радужина глаз хорошо выделяется своей светло-коричневой окраской. Через прозрачные покровы просвечивают еще не полностью обособленные полукружные каналы лабиринтов. Передние концы правой и левой предчелюстных линий сейсмосенсорной системы на нижней поверхности головы соединились и образовали переднюю поперечную комиссуру. Она расположена на уровне зачатков обонятельных органов (рис. 49, *40*). Боковые линии сейсмосенсорной системы туловища немного не достигают задней границы желудка, парные зачатки добавочного ряда заканчиваются над грудными плавниками.

Стадия 41 — стадия смыкания лопастей, перегораживающих обонятельное отверстие, и начала ритмичных дыхательных движений (рис. 48).

Предличинки имеют длину 13—14 мм. На концах усиков выступают первые вкусовые почки. Верхняя губа в средней части сужена. Короткие боковые лопасти нижней губы хорошо выражены. Край печени, прилежащий к кишечнику, подразделен на две части. В правой из них просвечивает зачаток желчного пузыря.

Соединительнотканный тяж, идущий от кишечника к спинному мезентерию, переместился кпереди и лежит теперь поперек желудка, на середине расстояния между его концом и задним краем грудного плавника. Основания грудных плавников располагаются косо по отношению к продольной оси тела и начинают сужаться. Килевидный выступ преанальной плавниковой складки заметно редуцирован. Задняя часть брюшных плавников расширяется. Хвост плавно изогнут кверху. Брюшные отростки мышечных сегментов обросли более половины боковой поверхности тела. Жаберная щель между второй и третьей жаброй прорвана. Образовался второй ряд зачатков жаберных лепестков на второй жабре и начинается их образование в первом ряду третьей жабры. Движения висцерального аппарата становятся более сильными и ритмичными. Лопасти, перегораживающие наружное обонятельное отверстие, соприкасаются, но еще не сращены. Радужина глаз стала темнее. На верхнюю обонятельную лопасть за-

ходит передний конец надглазничных зачатков сейсмосенсорной системы головы. На нижней стороне рострума четко выражено соединение предчелюстных каналов, образующих переднюю поперечную комиссуру. По мере выпрямления рострума эта комиссура перемещается кпереди и почти достигает уровня переднего края обонятельных органов. На жаберной крышке видны дифференцирующиеся чувствующие ямки (нейроэпителиальные фолликулы) оперкулярной группы. Боковая линия доходит до уровня спиральной кишки. Добавочный ряд латеральной системы заходит за вертикаль задней границы грудных плавников. Появляются парные зачатки спинного ряда.

Стадия 42 — стадия срастания лопастей, перегораживающих обонятельное отверстие, и появления зачатка пилорического придатка кишечника (рис. 48, 49).

Предличинки имеют длину 14—15 мм. Появляются меланоциты на нижней поверхности жаберных крышек и передней части брюшного отдела. Рострум продолжает выпрямляться. На губах появляются вкусовые почки. Печень разделена на две доли. От переднего конца промежуточной кишки с левой ее стороны отчленяется небольшой бугорок — зачаток пилорического придатка, хорошо различимый сквозь еще прозрачные покровы брюшного отдела. Соединительнотканный тяж, лежащий поверх желудка с правой стороны, достигает заднего края грудного плавника. Здесь же расположен передний конец спинного зачатка поджелудочной железы. Грудной плавник спустился до середины боковой поверхности предличинки и переместился кпереди. Его передний край касается жаберных лепестков оперкулярной полужабры и первой жабры. Килевидный выступ преанальной складки продолжает сглаживаться. Брюшные плавники меняют свою форму, в их задней части образуется лопасть, которая еще не достигает края преанальной плавниковой складки. У основания брюшных плавников дифференцируются мускульные почки. В анальном плавнике расширяется его каудальная часть. Брюшные отростки мышечных сегментов обрастают всю боковую поверхность тела. Кювьеровы протоки, расположенные впереди грудных плавников, становятся неразличимы снаружи (они прикрыты сверху слоем мышц и жаберными лепестками). На третьей жаберной дуге хорошо выражены зачатки жаберных нитей первого ряда. Движения висцерального аппарата ритмичны.

Лопасти, перегораживающие наружные обонятельные отверстия, срастаются. Передняя поперечная комиссура сейсмосенсорной системы лежит впереди обонятельных органов. На нижней стороне рострума начинают просвечивать зачатки нейроэпителиальных фолликулов. Боковая линия туловища доходит до уровня передней границы брюшного плавника. Добавочный ряд органов боковой линии простирается до конца желудка. Зачаток спинного ряда органов боковой линии пересекает передние мышечные сегменты наискось спереди назад и начинает загибаться кзади. На этой стадии предличинки оседают на дно.

Стадия 43 — стадия появления зачатков вторичных лепестков в первой жабре; брюшные плавники достигают края преанальной плавниковой складки (рис. 48).

Предличинки имеют длину 15—16 мм. Рострум принимает горизонтальное положение. Пилорический зачаток начинает подразделяться на доли. Открывается анальное отверстие. Соединительнотканный тяж, прикрепляющий промежуточную кишку к спинному мезентерию, снаружи уже не виден, так как прикрыт слоем мышц и смещен под грудной плавник. Лопасти грудных плавников расширяются.

Брюшные плавники достигают края преанальной плавниковой складки. Киль этой складки полностью редуцирован. В первой жабре появляются зачатки вторичных жаберных лепестков; во втором ряду они менее выражены, чем в первом. В третьей жабре появляются зачатки второго ряда жаберных лепестков. Прорывается четвертая жаберная щель. Жаберные крышки прикрывают передний край грудных плавников.

Радужина глаз темная. Передняя поперечная комиссура сейсмосенсорной системы переместилась на передний конец рострума, но еще видна с брюшной стороны. Боковая линия сейсмосенсорной системы туловища достигает уровня заднего края брюшного плавника, добавочный ряд заканчивается над спиральной кишкой; спинной ряд на этой стадии уже изогнут и его задний отрезок параллелен боковой линии. Конец этого ряда находится над грудным плавником.

Стадия 44 — стадия, на которой края брюшных плавников выходят за границу преанальной плавниковой складки; появляется общий зачаток спинных жучек (рис. 48).

Предличинки имеют длину 16,2—17,0 мм. Значительно усилилась пигментация предличинок. Меланоциты распространяются книзу и покрывают почти весь бок предличинок. В области спины над грудными плавниками меланоциты расположены пятнами. На верхней поверхности головы появляются зачатки костных чешуй. Относительный размер головы увеличивается вследствие значительного удлинения рострума. При этом основания усиков выносятся вперед, а концы усиков не достигают передней границы рта; более короткие средние усики заканчиваются на бо́льшем расстоянии от рта, чем более длинные боковые.

Пилорический придаток продолжает подразделяться на доли; чаще всего в нем различимы три доли. Происходит массовый выброс пигментных пробок. В спинной плавниковой складке появляется узкий мезенхимный тяж, просвечивающий сквозь покровный эпителий — общий зачаток спинных жучек. Значительно увеличивается высота спинного плавника. Передний край преанальной плавниковой складки резко сужен. Концы брюшных плавников опускаются ниже края преанальной плавниковой складки. Конец хвоста утончается и начинает изгибаться книзу. Сегментальная мускулатура туловища обрастает часть брюшной поверхности предличинки.

В обоих рядах жаберных лепестков второй жабры появляются зачатки вторичных лепестков. Передняя поперечная комиссура сейсмосенсорной линии переместилась дорсально и не видна с брюшной стороны. Боковая линия сейсмосенсорной системы туловища заходит за уровень заднего края брюшного плавника, а дополнительный ряд не доходит до уровня их передней границы. Конец зачатка спинного ряда достигает вертикали заднего края грудного плавника.

Стадия 45 — стадия перехода на активное питание. Предличинка способна к хватательным движениям рта, имеет раздельные зачатки спинных жучек (у осетра и севрюги) (рис. 48, 49).

Предличинки имеют длину 17—18 мм. Это стадия перехода предличинок на активное (экзогенное) питание. После этой стадии предличинок следует называть личинками. Предличинки интенсивно пигментированы. Рострум еще более удлиняется, и теперь средние усики отодвинуты от рта на значительное расстояние. Боковые усики немного не доходят до переднего края рта. Начинают прорезаться челюстные и нижнеглоточные зубы. Грудные плавники смещены на брюшную сторону, преанальная плавниковая складка еще имеется, но теперь ее ширина меньше ширины анального плавника и спинной части плавниковой складки. В последней уже различимы мезенхимные зачатки отдельных спинных жучек. Спинной и анальный плавники не полностью отделены от хвостового. Конец хвоста утончен и загнут книзу. Брюшная лопасть хвостового плавника, начавшая расширяться еще на 39-й стадии, теперь уже много шире спинной его лопасти. Завершается выброс пигментных пробок. Сегментальная мускулатура правой и левой сторон предличинок еще не сомкнулась на брюшной поверхности туловища.

Брызгальце у некоторых предличинок прорвано. Начинается образование спиракулярной жабры. Первые две жабры гребенчатые. Появляются зачатки вторичных жаберных лепестков в первом ряду третьей жабры. На четвертой жабре образовались зачатки жаберных бугорков первого ряда. Радужина глаз полностью пигментирована. На этой стадии, по Е. А. Бабуриной (1972), появляется предметное зрение и начинают функционировать глазодвигательные мышцы. Большинство нейроэпителиальных фолликулов головы открыто. Конец боковой линии заходит за уровень средней части спинного плавника. Добавочный ряд сейсмосенсорной системы почти достигает уровня переднего края брюшного плавника, а спинной ряд заходит за уровень заднего края грудного плавника.

3.3. Хронология развития предличинок

Для определения времени наступления охарактеризованных выше стадий развития предличинок была использована партия предличинок черноморско-азовского осетра, которая развивалась в лаборатории при температурах, колебавшихся в пределах от

16,8 до 19,9° (средняя температура за весь период предличиночного развития была 18,6°).

Чтобы дать безразмерную характеристику времени наступления последовательных стадий развития, вычисляли среднюю температуру для каждого интервала между фиксациями (продолжительностью около суток), определяли величину τ_0 для этой температуры по кривой на рис. 26, *А* и делили продолжительность развития на величину τ_0. Кроме того, высчитывали, какой была бы продолжительность каждого интервала между фиксациями при постоянной температуре 18,0°. Полученные данные представлены в табл. 2.

Для того чтобы использовать приведенные данные с целью прогнозирования времени наступления тех же стадий при других температурах, важно знать, изменяются ли продолжительность развития предличинок и величина τ_0 при разных температурах пропорционально. Для выяснения этого вопроса предличинок, полученных из икры пяти самок белуги, выращивали, начиная со стадии массового вылупления, при разных температурах до перехода их на экзогенное питание. Определяли время наступления стадий 40 (начало дыхательных движений) и 45 (переход на активное питание), вычисляли продолжительность интервалов времени между указанными стадиями и пересчитывали ее в числе τ_0. Результаты приведены в табл. 3.

Можно видеть, что относительная продолжительность этих интервалов очень сходна, тогда как абсолютная, выраженная в единицах астрономического времени, при разных температурах существенно различается. Из этого следует, что продолжительность развития с изменением температуры меняется пропорционально не только в периоды созревания и зародышевого развития, но и в период предличиночного развития. Поэтому зная, чему равна в числе τ_0 продолжительность интервалов от стадии массового вылупления до наступления последовательных стадий развития предличинок осетра, можно, пользуясь кривой зависимости величины τ_0 от температуры у зародышей осетра (см. 2.4.), рассчитать время наступления этих стадий при других температурах в пределах нерестовых.

3.4. Развитие предличинок в период от вылупления до начала ритмичных дыхательных движений

Выше были охарактеризованы отдельные стадии развития предличинок и приведены данные по хронологии наступления этих стадий. Теперь мы рассмотрим изменения предличинок на протяжении двух качественно различных периодов их развития в целом, используя сведения об их внутренней организации.

Основной особенностью первого из этих периодов — от вылупления до начала ритмичных дыхательных движений — является подготовка к дефинитивному способу дыхания. В это время происходят очень существенные изменения в жаберной

Таблица 2

Хронология развития предличинок осетра

Номер стадии	Время от вылупления		Диагностические признаки стадии
	сутки, часы при 18,0°	число °°	
36	0	0	Предличинка на стадии массового вылупления. Ротовое отверстие и жаберные щели отсутствуют. Еще видна железа вылупления
37	23 ч	28	Появляются зачатки усиков. Прорывается ротовое отверстие. Начинается разделение желточного мешка на желудочный и кишечный отделы. Четко выражены зачатки грудных плавников в виде небольших складочек кожи. Зачатки жаберных лепестков отсутствуют. Появляется зачаток боковой линии сейсмосенсорной системы
38	2 сут 3 ч	63	Становятся различимы первые меланоциты. Энтодермальная складка, отделяющая желудок от кишечника, неполная. Формируются первые мускульные почки в области спинного и анального плавников. Появляются зачатки жаберных лепестков на жаберной крышке и I-й жаберной дуге. Боковая линия сейсмосенсорной системы достигает уровня кювьерова протока
39	3 сут 3 ч	93	Желудок отделен от кишечника. Обособились спинной и анальный плавники. Боковая линия сейсмосенсорной системы достигает уровня заднего края грудного плавника; появляется добавочный ряд сейсмосенсорной системы
40	4 сут 4 ч	123	Различим зачаток брюшного плавника в виде узенькой складочки кожи. Брюшные отростки мышечных сегментов в области грудного плавника спускаются ниже его основания. Можно наблюдать первые нерегулярные движения нижней челюсти. Боковая линия сейсмосенсорной системы не достигает уровня конца желудка, добавочный ряд заканчивается над грудным плавником
41	5 сут 4 ч	153	Края обонятельных лопастей смыкаются, но еще не сращены. Движения нижней челюсти частые. Боковая линия сейсмосенсорной системы заканчивается над спиральной кишкой, ее добавочный ряд заходит за заднюю границу грудного плавника; образуется короткий зачаток спинного ряда
42	6 сут 3 ч	181	Появляется зачаток пилорического придатка. Лопасти обонятельного органа сращены. Боковая линия сейсмосенсорной системы достигает уровня переднего края брюшного плавника; спинной ряд начинает изгибаться

Таблица 2 (продолжение)

Номер стадии	Время от вылупления		Диагностические признаки стадии
	сутки, часы при 18,0°	число τ°	
43	7 сут 5 ч	213	Рострум принимает горизонтальное положение. Брюшной плавник достигает края преанальной складки. Появляются зачатки вторичных лепестков в 1-й жабре. Боковая линия сейсмосенсорной системы достигает уровня заднего края брюшного плавника, добавочный ряд заканчивается над спиральной кишкой; спинной ряд изогнут и начинает расти параллельно боковой линии
44	8 сут 2 ч	238	Основания усиков выносятся вперед, и концы их не достигают передней границы рта. Массовый выброс пигментных пробок. Лопасти брюшных плавников опускаются ниже края преанальной складки. В спинной плавниковой складке появляется мезенхимная полоска (общий зачаток спинных жучек) Передняя поперечная комиссура сейсмосенсорной системы переместилась дорсально и не видна с брюшной стороны; боковая линия заходит за уровень заднего края брюшного плавника, дополнительный ряд не доходит до передней границы брюшного плавника
45	9 сут 1 ч	266	Стадия перехода на активное питание. Видны раздельные зачатки жучек в спинной плавниковой складке. Боковая линия сейсмосенсорной системы заходит за уровень средней части спинного плавника, добавочный ряд почти достигает уровня переднего края брюшного плавника, спинной ряд заходит за уровень заднего края грудного плавника

Таблица 3

Продолжительность развития предличинок белуги от стадии массового вылупления до начала дыхательных движений (ст. 40) и перехода на активное питание (ст. 45)

Номер самки	Средняя температура за период подращивания предличинок, °С	Продолжительность развития			
		до ст. 40		до ст. 45	
		сутки, часы	число τ_e	сутки, часы	число τ_e
1	18,8	—	—	8 сут 0 ч	221,5
2	16,0	4 сут 18 ч	100,5	10 0	225,2
3	16,7	5 6	106,8	9 6	222,0
4	17,3	4 18	105,2	9 18	237,0
5	18,5	4 12	106,0	8 0	217,0

области (Северцов, 1948; Крыжановский, 1933; Kryzanovsky, 1934; Шмальгаузен, 1952, 1955а, б, в; Тимофеев, 1971).

Висцеральный аппарат у предличинок на протяжении рассматриваемого периода еще зачаточен. Его мускулатура закладывается раньше скелета. Она развивается сначала в передних жаберных дугах, а затем в поджаберной области (подъязычная мускулатура). Источником материала, из которого образуются мышечные элементы подъязычной мускулатуры, являются несколько передних пар мышечных сегментов, тогда как остальная мускулатура развивается из мезенхимы висцеральной области.

Хрящевые элементы челюстной дуги закладываются на 38-й стадии, одновременно в верхней и нижней челюсти; охрящевение подъязычной дуги начинается на 40-й стадии. На нижней челюсти, а вскоре и на верхней, закладываются зачатки зубов. Жабры в начале периода еще отсутствуют, и дыхание продолжает осуществляться при помощи сети кровеносных сосудов желточного мешка, которая развивается и начинает функционировать задолго до вылупления зародышей из оболочек. В момент вылупления не происходит никаких морфологических изменений, которые указывали бы на перестройку дыхательного аппарата, однако интенсивность дыхания резко возрастает (Коржуев, 1941), по-видимому, вследствие подвижности предличинок, а также большего содержания кислорода в воде по сравнению с перивителлиновой жидкостью, окружавшей зародыш.

В начале периода бо́льшая часть венозной крови из хвостовой и подкишечной вен, сегментальных сосудов туловища и формирующихся частей задних кардинальных вен попадает в сеть кровеносных сосудов желточного мешка, где она окисляется. Венозная кровь из головы и передней части туловища поступает в кювьеровы протоки и оттуда прямо в сердце. Таким образом, в кровяном русле предличинки в это время циркулирует смешанная кровь.

После вылупления предличинки происходит перестройка кровеносных сосудов висцерального аппарата. Уже через несколько часов в первых двух парах жаберных перегородок начинается дифференцировка дуг аорты на приносящие и выносящие сосуды и образуются петли сосудов, впоследствии врастающие в зачатки жаберных лепестков. При этом изменяется направление тока крови в коммиссуре, связывающей челюстную и подъязычную дуги аорты (рис. 50); в результате этого челюстной сосуд ниже коммиссуры запустевает. Голова, раньше снабжавшаяся смешанной кровью из сердца по брюшной аорте, начинает получать окисленную кровь из сосудов жаберных лепестков, и предличинки переходят к пассивному жаберному дыханию. Постепенно процесс образования жаберных сосудов распространяется на остальные дуги жаберного аппарата и, наконец, устанавливается дефинитивное жаберное кровообращение (Шмальгаузен, 1952, 1955б).

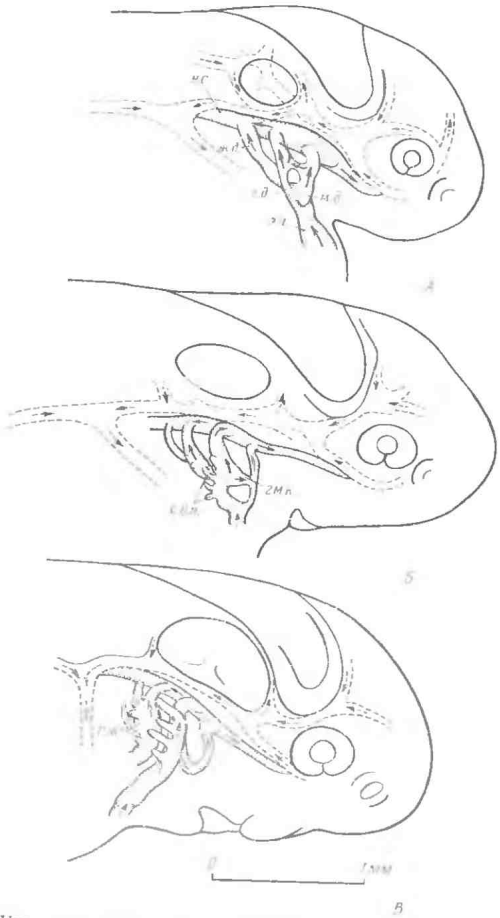


Рис. 50. Направление тока крови (показано стрелками) в жаберных сосудах [illegible]ичинок севрюги на стадиях 36+ (*А*), 38 (*Б*) и 40 (*В*)

[illegible]рюшная аорта; *г.д.* — гиоидная (подъязычная) дуга аорты; *гм к.* — гиомандибуляр[illegible]инесура; *ж.д.* — жаберная дуга аорты; *м.д* — мандибулярная дуга аорты; *м.с* — [illegible]бер ный сосуд; *с.ж* — [illegible] сосудов жаберных лепестков; *с.о.п.* — [illegible] [illegible]ярной полужабры

По мере развития жаберного кровообращения резко падает значение сети кровеносных сосудов желточного мешка для дыхания предличинки. Это происходит вследствие изменения направления тока крови в задней кардинальной вене, причем все большая и большая часть венозной крови попадает непосредственно в кювьеровы протоки и, соответственно, все меньшая — в сосудистую сеть желточного мешка, которая начинает сокращаться.

Изменение направления тока крови в задних кардинальных венах происходит постепенно, так что в подкишечную вену собирается кровь от все меньшего числа сегментальных сосудов и, наконец, она совсем перестает течь в эту вену. Вся кровь из хвостовой вены поступает прямо в задние кардинальные вены и оттуда в кювьеровы протоки, минуя подкишечную вену. Подкишечная вена запустевает. Таким образом, бо́льшая часть венозной крови личинки попадает в сердце, и жабры получают неокисленную кровь (Шмальгаузен, 1955в).

В начале описываемого периода зачатки жабер малы и неподвижны, рот открыт. К концу его, на 40-й стадии, наблюдаются первые редкие движения нижней челюсти, и рот приобретает способность закрываться.

Все описанные изменения висцерального аппарата и кровеносной системы создают предпосылки для перехода предличинок к активному жаберному дыханию, который осуществляется в начале следующего периода развития.

Рассмотрим изменения, происходящие в пищеварительной системе предличинки (Шмальгаузен, 1968). На стадии вылупления она состоит из пищеварительной трубки и зачатков двух пищеварительных желез — печени и поджелудочной железы. Пищеварительная трубка подразделена на две части — расширенную переднюю, желточный мешок, и узкую заднюю. Он замкнута: рот еще отсутствует и полость глотки отделена от полости кишечной трубки массивной перегородкой, так что даже после образования ротового отверстия на 37-й стадии сообщение пищеварительной трубки с внешней средой здесь не устанавливается; узкая задняя часть пищеварительной трубки еще лишена полости.

В течение описываемого периода происходит разделение желточного мешка на два отдела, передний — желудок и задний—промежуточную кишку. Разделение осуществляется путем врастания косо направленной складки стенки пищеварительной трубки вглубь; передняя стенка этой складки становится нижней стенкой желудка, а задняя — верхней стенкой промежуточной кишки. При этом разделении сеть кровеносных сосудов отходит в область промежуточной кишки и часть ее вворачивается внутрь. В дальнейшем некоторые сосуды редуцируются, другие становятся сосудами кишечника.

Обособляется и формируется спиральная кишка со спиральным клапаном. Слизистая всего кишечника приобретает склад-

чатое строение и дифференцируется: на поверхности цилиндрических клеток, обращенной к полости, образуется исчерченный абсорбирующий край; в спиральной кишке между этими клетками появляются реснитчатые и бокаловидные клетки. Поджелудочная железа в этот период состоит из трех отдельных зачатков. К концу периода начинает функционировать ее спинной зачаток. Печень становится двухлопастной. Формируется желчный проток; в части, прилежащей к печени, он расширяется, давая начало желчному пузырю.

Процесс внутриклеточного переваривания желтка осетровых рыб начинается очень рано, еще в период зародышевого развития; так, уже на стадии поздней нейрулы клетки зачатков нервной системы и органов чувств почти полностью лишены желтка. По мере использования желтка содержащиеся в нем пигментные гранулы выбрасываются из клеток. В полости пищеварительной трубки скопление гранул зародышевого пигмента образует меланиновую пробку.

Бо́льшая часть желтка потребляется уже после вылупления. Наряду с внутриклеточным перевариванием желтка, которое продолжается и после выхода зародышей из оболочек, расщепление желтка у предличинки происходит также в полости пищеварительной системы. Эта полость заполнена перегруженными желтком энтодермальными клетками, не вошедшими в состав стенки зачатка пищеварительной системы. Переваривание желтка осуществляется с помощью веществ, секретируемых клетками стенки пищеварительной трубки. Накопление и выделение секрета наблюдается еще до образования желез желудка и до дифференцировки исчерченного края цилиндрических клеток кишечника. На гистологических препаратах можно проследить расщепление желточных пластинок в местах их контакта со стенкой пищеварительной трубки и образование гомогенного слоя желтка. Некоторые исследователи (Верниду б и др., 1971) также наблюдали это явление и при описании его использовали термин пристеночное пищеварение, предложенный А. М. Уголевым (1963). Необходимо, однако, отметить, что у предличинок эти изменения начинаются еще до образования в энтодермальных клетках щеточной каемки, с которой Уголев связывает этот процесс. Согласно Уголеву, пристеночное пищеварение существует в тех отделах пищеварительного тракта, где имеются частично гидролизованные продукты; следовательно, ему должно предшествовать полостное пищеварение. По данным П. А. Коржуева и Л. Б. Шарковой (1967), протеолитические ферменты у предличинок осетра появляются в первые сутки после выхода предличинок из оболочек, т. е. уже на этой стадии у них имеется полостное пищеварение. В расщеплении фосфопротеидов желтка (составляющих его основную массу) участвуют, по-видимому, также ферменты, заключенные в самих желточных пластинках — подобно тому, как это происходит у других позвоночных животных, в том числе амфибий (Harris, 1946; Gross, 1952; Deuchar, 1958).

Органы чувств у только что вылупившейся предличинки также еще совсем мало дифференцированы. Зачаток обонятельного органа на этой стадии представляет собой мешок округлой формы, у которого донная часть образована утолщенным внутренним слоем эпителия (поверхностный слой эпителия здесь уже атрофирован); в краевой зоне сохранились оба слоя эпителия. Дно обонятельного мешка гладкое; в обонятельном эпителии дифференцированы чувствующие и опорные клетки. Обонятельный мешок связан с передним мозгом короткой ветвью обонятельного нерва. Полость мешка (обонятельная ямка) сообщается с наружной средой округлым первичным обонятельным отверстием. С ростом головы в длину обонятельный зачаток приобретает удлиненную форму, его наружное отверстие становится овальным. К концу периода появляется короткий зачаток первой продольной складки, разделяющей дно обонятельного мешка на два отдела.

От краевой зоны обонятельного органа на спинной и брюшной его сторонах возникают две лопасти, которые растут навстречу друг другу — начало перегораживания первичного обонятельного отверстия (Шмальгаузен, 1962).

В глазу дифференцируются дефинитивные рецепторные клетки и формируются слои сетчатки; одновременно происходит дегенерация провизорных фоторецепторных клеток в области высокой светочувствительности. В конце периода уже различимы все основные слои сетчатки (наружный ядерный, наружный сетчатый, внутренний ядерный, внутренний сетчатый, слой ганглиозных клеток, слой нервных волокон — см. рис. 55, *А*) и начинается пигментация радужины. В глазах появляется гуанин (Бабурина, 1972).

Линии сейсмосенсорной системы, как и у всех рыб, закладываются в виде утолщений внутреннего слоя покровного эпителия. Они растут вместе с зачатками соответствующих нервов. Основные линии головы осетровых представлены парными надглазничными, подглазничными, височными линиями, передней и затылочной поперечными комиссурами и рядом парных линий гиомандибулярного комплекса. Кроме того, сейсмосенсорная система головы включает в себя отдельные группы рецепторов и единичные рецепторы, а также чувствующие ямки (нейроэпителиальные фолликулы) вторичных дополнительных органов латеральной системы (Драгомиров, 1961а).

В первый период развития предличинок появляются зачатки всех перечисленных каналов головы, а также парные зачатки боковой линии и добавочного ряда сейсмосенсорной системы туловища. Зачатки нейроэпителиальных фолликулов в этот период снаружи не определяются.

Слуховые пузырьки дифференцируются и к концу первого периода имеют уже не полностью сформированные полукружные каналы.

Начинается пигментация поверхности тела предличинок.

3.5. Развитие предличинок в период от начала ритмичных дыхательных движений до перехода на активное питание

Второй период развития предличинок характеризуется рядом изменений, обеспечивающих их переход к дефинитивному способу питания. Эти изменения затрагивают не только пищеварительную систему, но также висцеральный аппарат, преобразования которого создают возможность захвата добычи, и органы чувств, дифференцировка которых позволяет предличинке отыскивать пищу; изменяются также дыхательная и кровеносная системы, что приводит к лучшему снабжению органов предличинки кислородом.

В этот период желточный мешок утрачивает свое первоначальное значение для дыхания предличинки. Относительное значение оперкулярной полужабры также снижается. Устанавливаются ритмичные дыхательные движения висцерального аппарата, согласованные с движениями жаберной крышки. На лепестках первых двух жабер появляются зачатки вторичных лепестков, и они становятся перистыми. На остальных дугах также развиваются жаберные лепестки. После установления ритмичных дыхательных движений предличинки переходят к движению у дна.

У осетровых рыб разрежающий насос жаберного аппарата развит слабо (Воскобойников, 1928; Woskoboinikoff, 1932; Татарко, 1936; Балабай, 1939). Дыхательные движения осетровых происходят по принципу нагнетательного насоса. Основой его работы являются приспособления к сжиманию висцеральной полости и выталкиванию воды из-под жаберных крышек наружу. Соответственно, главную роль в работе нагнетательного насоса играют мышцы, сжимающие висцеральную полость, и ротовые клапаны, препятствующие обратному выходу воды через рот. У осетровых нет ротовых клапанов такого типа, как у костистых рыб. Их заменяет плотно прижимающаяся ко дну черепа хрящевая пластинка, к которой прикреплены нижние концы подъязычной и жаберных дуг. Дыхание по принципу нагнетательного насоса не может осуществляться при закрытом рте. Жаберная крышка у осетровых рыб, по сравнению с костистыми рыбами, значительно редуцирована, и ее развитие идет медленнее, чем развитие жаберных лепестков. Это явление в наибольшей степени выражено у севрюги. Соответственно жаберные лепестки долгое время остаются неприкрытыми, особенно в верхней части жаберных дуг, что способствует непрерывной смене воды у их поверхности. Таким образом, во время захватывания корма дыхание не нарушается, хотя ритмичные движения висцерального аппарата и прекращаются.

Специфической особенностью висцерального аппарата осетровых является выдвижной рот, развившийся у них в связи с питанием донными организмами. В отличие от костистых рыб,

у осетровых выдвигается не вторичная верхняя челюсть (развившаяся из покровных костей), а первичная челюстная дуга, состоящая из небноквадратного и меккелева хрящей. Челюстная дуга не связана непосредственно с черепом, как у костистых рыб, а висит на подвеске, соединяясь с ним через отдельный хрящевой элемент. Подвесок в месте сочленения со слуховой капсулой утончен, что позволяет ему производить движения не только вбок, но и спереди — назад, что необходимо для выдвижения челюстей.

Сочленение между верхней и нижней челюстью и подъязычной дугой развивается во втором периоде предличиночной жизни. Тогда же подвесок сочленяется со слуховой капсулой и донная часть жаберного аппарата охрящевевает. Мускулатура и соединительнотканные связки прикрепляются к соответствующим частям скелета.

Развиваются мускулатура и скелет задних жаберных дуг. На первой жаберной дуге закладываются зачатки нижнеглоточных зубов. Наконец, прорезаются зубы на нижней челюсти и висцеральный аппарат становится способным к выполнению своей второй важной функции — захвату внешней пищи.

Способность к выдвижению рта у разных видов осетровых выражена в разной степени; у осетра она меньше, чем у севрюги, у предличинок белуги рот неспособен выдвигаться.

Дальнейшая дифференцировка пищеварительной системы состоит в подготовке к дефинитивному пищеваренню (Шмальгаузен, 1968). В кардиальной части желудка появляются зачатки трубчатых желез в виде почек, состоящих из немногих клеток. Вскоре в этих зачатках возникает просвет, и образуются альвеолы, открывающиеся в полость желудка. Зачатки желез быстро увеличиваются в числе и размерах. В желудке дифференцируется пилорический отдел. Отчленяется зачаток пилорических придатков. К концу периода этот зачаток состоит уже из нескольких долей.

В цилиндрических клетках кишки, снабженных исчерченным краем, начиная с 41-й стадии постепенно накапливается жир, появившийся в полости кишки в результате расщепления желтка; эти клетки сильно увеличиваются в размерах. Накапливается жир и в печени. Накопление жира продолжается на протяжении всего описываемого периода вплоть до перехода предличинок на активное питание (после чего жир начинает постепенно исчезать, сначала из клеток кишки, а затем и из клеток печени). Запасы жира обеспечивают энергетические затраты молоди при поисках корма в условиях недостаточной обеспеченности пищей.

Клетки, снабженные ресничками, встречаются во всех отделах пищеварительного тракта. Мерцательный эпителий выстилает пищевод и заднюю кишку. В желудке, особенно в его пилорической части, респитчатые клетки претерпевают слизистое перерождение: в них накапливается слизь, которая сбрасывается

в полость желудка вместе с ресничками. Типичные бокаловидные клетки имеются в большом числе в пищеводе и в меньшем — в средней и задней кишках.

Локализация реснитчатых и бокаловидных клеток преимущественно в пищеводе и задней кишке связана с функцией этих отделов — проведением пищи и дефекацией. Соответственно дифференцировка этих клеток происходит позднее, чем цилиндрических клеток с исчерченным краем, которые участвуют в переваривании желтка.

К концу второго периода меланиновая пробка из полости спиральной кишки перемещается в заднюю кишку. Между задней кишкой и наружной средой устанавливается сообщение — прорывается анальное отверстие. Вслед за этим начинается выброс пигментных пробок.

По выталкиванию пигментных пробок часто судят о времени перехода предличинок на активное питание. Действительно, в норме процесс выбрасывания пигментных пробок почти совпадает по времени с переходом предличинок к активному питанию и может служить хорошим ориентиром. Однако необходимо иметь в виду, что при неблагоприятных условиях развития предличинок выброс пигментных пробок может происходить преждевременно.

Поздняя дифференцировка пищевода и задней кишки, а также поздняя резорбция перегородки между пищеводом и глоткой (сохраняющейся почти до самого конца желточного питания) подтверждают вывод, сделанный Н. И. Драгомировым (1953б, 1961б) и Н. Л. Гербильским (1957), согласно которому нет необходимости кормить предличинок микропланктоном и микробентосом до конца описываемого периода (после начала движений нижней челюсти), как это было предложено Б. С. Матвеевым (1953). Переход личинок на захватывание пищи извне может осуществиться лишь после достижения ими 45-й стадии развития, когда их пищеварительная система готова к усвоению этой пищи.

Функционирование всех отделов пищеварительной системы начинается до полной резорбции желтка в клетках стенок ее отделов и их полостях.

Строение висцерального аппарата и пищеварительной системы ко времени перехода предличинки на активное питание таково, что оно позволяет ей сразу заглатывать довольно крупную добычу. Это относится в наибольшей степени к предличинкам белуги; в условиях лаборатории они способны сразу заглатывать мелких личинок хирономид, предличинок судака и даже только что вылупившихся предличинок осетра и севрюги.

В органах чувств на протяжении описываемого периода происходят следующие изменения. Лопасти, перегораживающие наружное обонятельное отверстие, сближаются и затем срастаются. Шов на месте срастания вскоре резорбируется. В результате образуются входное и выходное отверстия обонятельного орга-

на — передняя и задняя ноздря. На дне обонятельного мешка развивается розетка складок. На вершинах этих складок дифференцируется такой же мерцательный эпителий, как и в краевой зоне обонятельной ямки. Остальную поверхность обонятельного органа выстилает чувствующий обонятельный эпителий.

Нижний край задней ноздри лежит ниже уровня соответствующего края передней ноздри. Край межноздревой перемычки, который граничит с передней ноздрей, утолщен и закруглен, а край, граничащий с задней ноздрей, утончен и приподнят в виде экрана. Ток воды через обонятельный орган такого строения осуществляется как пассивно при движении предличинки, так и активно, с помощью ресничек.

К началу активного питания вся радужина глаза интенсивно пигментирована; полностью пигментировано и глазное дно. Основные слои сетчатки и дефинитивные фоторецепторные клетки развиты по всей поверхности глазного дна. Функционируют глазные мышцы. Глаз приобретает дефинитивное строение (Бабурина, 1972).

Продолжается дифференцировка сейсмосенсорной системы (Дислер, 1949, 1960; Драгомиров, 1954, 1961а, 1968, 1971). В туловище появляются парные зачатки третьей линии, (спинной). На протяжении второго периода происходит развитие нейроэпителиальных фолликулов. На 41-й стадии на жаберной крышке дифференцируются чувствующие ямки оперкулярной группы, а на 42-й и другие чувствующие ямки головы, в том числе и те, которые расположены на нижней стороне рострума; на 45-й стадии большинство фолликулов открывается наружу порами. На усиках и губах предличинок развиваются вкусовые почки.

Таким образом, к концу описываемого периода органы захватывания и переваривания пищи, а также органы чувств предличинки вполне готовы к питанию пищей извне; в это время у нее еще сохранилось некоторое количество желтка и имеются большие запасы жира.

Некоторые исследователи выделяют еще один период предличиночного развития — период смешанного питания: от начала экзогенного питания до полной резорбции желтка. Однако, следует отметить, что предличинки осетровых рыб обладают способностью к довольно длительному голоданию (Богданова, 1967, 1969, 1972б) и могут переходить на экзогенное питание после резорбции своих эндогенных запасов (см., например, Чусовитина, 1963). Следовательно, смешанное питание не является обязательным этапом в развитии осетровых рыб.

3.6. Видовые различия между предличинками осетра, севрюги и белуги

Различия между предличинками осетра, севрюги и белуги хорошо заметны уже на стадии вылупления (Алявдина, 1951б; Драгомиров, 1953а и др.), хотя они не настолько велики, чтобы

затруднить их общую характеристику. Прежде всего предличинки разных видов различаются по размерам, а также по длине и форме желточного мешка (рис. 51). Предличинки осетра намного темнее предличинок белуги и севрюги за счет большего количества эмбрионального пигмента в их покровах. Зачатки глаз у них крупнее и относительно длины тела больше, чем у севрюги, а по абсолютным размерам — больше, чем у белуги. При этом у осетра зачатки глаз больше зачатков обонятельных органов, у севрюги эти зачатки примерно равной величины, а у белуги зачатки глаз намного меньше крупных обонятельных зачатков. Все эти отличия сохраняются и на последующих стадиях развития.

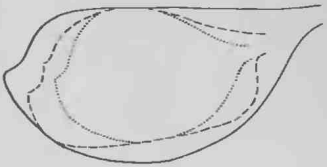


Рис. 51. Контур желточного мешка у предличинок разных видов осетровых на стадии 36

Вид сбоку. Сплошная линия — белуга, пунктир — осетр, точки — севрюга

Описаны видовые различия в тонком строении глаз: у предличинок разных видов они различаются по форме и интенсивности пигментации пигментного пятна, по структуре сетчатки (у предличинок севрюги, в отличие от предличинок других видов осетровых, имеется лишь один тип фоторецепторов — колбочки) и по ряду других признаков. Различия в строении органов чувств тесно связаны с различиями в экологии развития разных видов осетровых и сказываются на поведении предличинок. Например, у севрюги положительная реакция на свет выражена сильнее, чем у белуги; у разных видов осетра реакция на свет либо очень слабая, либо отсутствует, либо отрицательна. Соответственно этим различиям у предличинок осетра такая особенность поведения, как оседание на дно, выражена значительно отчетливее, чем у других видов (Бабурина, 1972).

По мере развития предличинок голова у белуги становится все более высокой и широкой по сравнению с головой осетра и, в особенности, севрюги; больше всего она расширяется в жаберной области. Рот у белуги очень широкий, значительно шире, чем у осетра и севрюги. Зачатки зубов на нижней челюсти у белуги появляются раньше, чем у других видов.

Во втором периоде развития предличинок нижняя челюсть у белуги образует все более заметный угол, направленный вершиной вперед. В этом периоде предличинки разных видов различаются по таким признакам, как длина и положение усиков, размеры жаберной крышки, размеры и положение плавников. Так, длина боковых и средних усиков у севрюги почти одинакова, а их основания расположены на одном уровне, тогда как у осет-

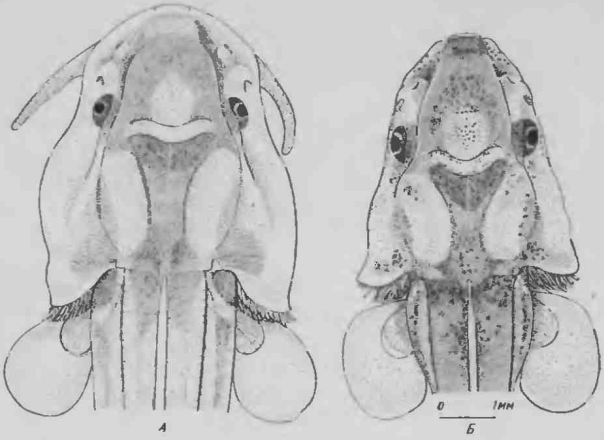


Рис. 52. Строение головы у предличинок белуги (*А*) и осетра (*Б*) на стадии перехода к активному питанию. Вид сверху

ра боковые усики длиннее средних, причем их основания расположены позади оснований средних усиков (Алявдина, 1951б). У предличинок севрюги жаберная крышка достигает плечевого пояса уже на 42-й стадии, а у осетра и севрюги и на 44-й стадии она еще не доходит до этого уровня. На 43-й стадии развития край межжаберной перепонки у белуги становится свободным. Этого не происходит у осетра и севрюги. Спинной плавник у белуги расположен более краниально, чем у севрюги и осетра (Драгомиров, 1961б). На 44-й стадии основания усиков у осетра и севрюги располагаются ближе к концу рострума, тогда как у белуги — почти по середине между ртом и концом рострума.

На стадии перехода к активному питанию рострум у севрюги длиннее, чем у осетра, а у последнего длиннее, чем у белуги (рис. 49, 52 и 53). Усики у белуги длиннее, чем у двух других видов, и снабжены очень крупными зачатками вкусовых почек (рис. 49, 52 и 53). У предличинок белуги рот не выдвижной, у осетра он немного выдвигается, а у севрюги способность к выдвижению рта хорошо выражена.

Чувствующие ямки нижней стороны рострума у осетра и севрюги крупные, большинство из них уже открыто. Их число и степень развития намного превосходят таковые у белуги (Драгомиров, Шмальгаузен, 1952).

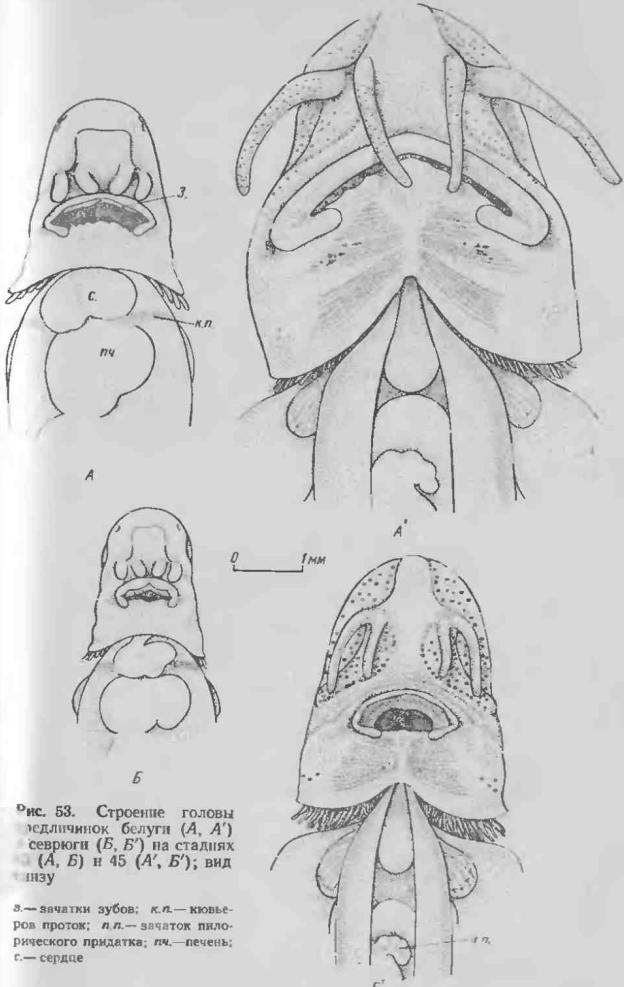


Рис. 53. Строение головы ...едличинок белуги (*А*, *А'*) ...севрюги (*Б*, *Б'*) на стадиях ... (*А*, *Б*) и 45 (*А'*, *Б'*); вид ...низу

з. — зачатки зубов; *к.п.* — кювьеров проток; *п.п.* — зачаток пилорического придатка; *пч.* — печень; *с.* — сердце

Спинная плавниковая складка у осетра широкая и в ней видны раздельные зачатки жучек, а у белуги они представлены либо едным зачатком, либо зачатки жучек едва намечаются. Грудные плавники у осетра значительно больше, чем у белуги.

Дополнительные подробности о видовых особенностях предличинок осетровых можно найти в работах Н. И. Драгомирова (1953а, 1961а, б).

По внешнему виду предличинок белуги на всех стадиях развития легко отличить от предличинок осетра и севрюги, тогда как различить последних между собой значительно труднее. Прежде всего, такие пластические признаки, хорошо различимые у взрослых особей, как положение оснований усиков относительно конца рыла и верхней губы, относительная длина головы и рыла, у предличинок меняются в зависимости от стадии развития и не могут служить критерием для определения видовой принадлежности. Кроме того, как показал Я. И. Гинзбург (1939), по этим количественным показателям различия между предличинками и личинками осетра и севрюги статистически недостоверны.

Такие меристические признаки, как число мускульных почек в плавниках, еще не выражены в полной мере и потому непригодны для определения (Гинзбург Я. И., 1939). По данным Гинзбурга, надежным признаком, отличающим осетра от севрюги в любом возрасте, является отношение ширины рта к расстоянию между основанием крайнего усика и противоположным краем нижней поверхности головы по линии, идущей через основания усиков. У предличинок осетра рот шире этого отрезка, а у севрюги, как правило, равен ему. Вариационные ряды показателей этого признака у осетра и севрюги не соприкасаются. При этом отношение $\frac{M_1 - M_2}{\pm\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} = 39$, т. е. различия высоко достоверны.

Помимо видовых различий в строении предличинок белуги, осетра и севрюги, можно ожидать найти различия и в скорости их развития. Для того чтобы судить об этом, нужно сравнить относительную продолжительность времени наступления последовательных стадий развития у предличинок разных видов. Данные, которыми мы располагаем, немногочисленны и позволяют сделать лишь предварительные выводы. Ниже приводится сопоставление времени наступления 39—45-й стадий развития предличинок у осетра и белуги в числе τ_0:

	39	40	41	42	43	44	45
Осетр	93	123	153	181	213	238	266
Белуга	87	106	131	155	180	205	225

Из этих данных следует, что белуга достигает одинаковых с осетром стадий развития за меньшее относительное (в числе τ_0) время. Это согласуется с данными Е. В. Игумновой (1979), по-

казавшей, что во второй половине зародышевого периода у белуги относительная продолжительность интервалов между одноименными стадиями развития меньше, чем у осетра.

3.7. Нарушения развития предличинок

Вредное влияние на развитие рыб оказывают промышленные сточные воды и другие загрязнения рек: нефть, ароматические соединения, пестициды, соли тяжелых металлов и др. (Петру, 1965; Лукьяненко, 1965, 1967б; Метелев и др., 1971; Миронов, 1973; Даниьченко, 1977). Среди них фенольные загрязнения занимают одно из первых мест по распространенности и вредному воздействию на водоемы (Флеров, 1973).

Действие фенола. Одним из наиболее часто встречающихся органических загрязнений являются фенольные соединения. Данные по влиянию фенола на развитие рыб немногочисленны (для костистых рыб — Володин и др., 1965, 1966; Володин, 1973; для осетровых — Шмальгаузен, 1962, 1971, 1972, 1973).

Предличинки осетровых рыб относительно мало чувствительны к общему отравляющему действию фенола, хотя по мере развития предличинок его токсичность быстро возрастает. Концентрация фенола 40 мг/л, сублетальная для предличинок, убивает перешедших на активное питание личинок за несколько минут. Процесс отравления при этом протекает в те же три фазы, которые были описаны как симптомы нервного поражения для взрослых осетровых (Флеров, 1965; Лукьяненко, 1967а). По-видимому, на личинок фенол действует иначе, чем на предличинок, а именно как яд, специфически поражающий центральную нервную систему.

Относительная устойчивость предличинок к токсическому действию фенола приводит к тому, что они продолжают развиваться в воде с примесью фенола, но развитие при этом протекает атипично. Присутствие фенола, как и других изученных тератогенных агентов, нарушает течение некоторых обменных процессов, необходимых не только для поддержания жизнедеятельности предличинок, но и для осуществления нормального морфогенеза.

Концентрации фенола 10 и 40 мг/л значительно тормозят процессы пигментации предличинок (рис. 54). Показано (Шмальгаузен, 1973), что фенол обратимо тормозит пигментацию покровов и образование пигмента в глазах путем подавления синтеза меланина в меланобластах и повреждения уже сформированных меланоцитов. При перенесении лишенных пигмента предличинок в чистую воду через некоторое время (1—2 суток) в коже появляются меланоциты и усиливается пигментация глаз. Этот факт говорит о временном торможении синтеза меланина фенолом. Однако депигментированные предличинки все же не достигали степени пигментированности контрольных одновозрастных предличинок.

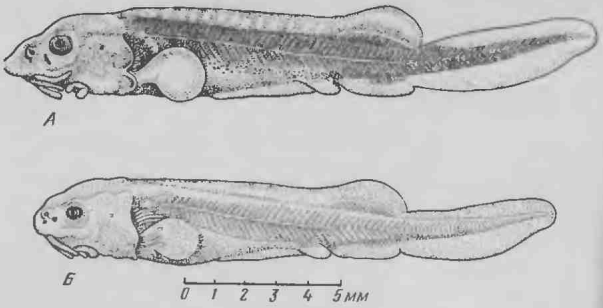


Рис. 54. Влияние фенола на развитие предличинок осетра (Шмальгаузен, 1971)

Внешний вид предличинок на стадии перехода на активное питание: *А* — контрольной, *Б* — развивавшейся со стадии вылупления в присутствии фенола (40 мг/л)

Фенол в концентрации 40 мг/л, помимо угнетения пигментообразования в глазах подопытных предличинок, вызывает лизис части клеток сетчатки (рис. 55, *Б*) и в ряде случаев нарушения кровообращения и кровоизлияния в глазу (Шмальгаузен, 1973). По-видимому, вредное влияние фенола осуществляется путем подавления окислительных процессов, о чем можно судить по свойствам фенолов (Уотерс, 1966) и изменению некоторых физиологических показателей (Solmann, 1949; Андреев и др., 1979). На торможение процессов окисления должна особенно сильно реагировать сетчатка, характеризующаяся высоким уровнем дыхания (Пири, Ван Гейнинген, 1968).

Кроме подавления синтеза меланина фенол тормозит у предличинок жировой обмен. В первое время после перемещения предличинок в воду с фенолом (в концентрациях 10—40 мг/л) у них наступает период повышенной двигательной активности, требующий усиленного расходования жира для возмещения энергетических затрат. В дальнейшем фенол вызывает задержку резорбции желтка, и часть жира остается в связанном с белками состоянии. Подавляется также и процесс всасывания жира в кишечник. В результате предличинки оказываются почти лишенными запасов жира, необходимого в случае возможного голодания в период ската. Печень таких предличинок невелика и компактна (рис. 56), в ее клетках очень мало жировых включений, мало их и в стенках средней кишки (Шмальгаузен, 1972), что, вероятно, обусловлено тем, что фенол, как и многие другие органические соединения, угнетает действие ряда ферментов жирового обмена (Холден, 1934).

Пилорические придатки (рис. 56) и складки слизистой кишечника у таких предличинок недоразвиты, у них задерживает-

ся резорбция перегородки, разделяющей полость глотки и пищевода. Выброс пигментных пробок, напротив, происходит преждевременно.

У предличинок, развивающихся в воде с примесью фенола, были обнаружены также повреждения хрящей висцерального аппарата. Больше всего поражаются хрящи нижней челюсти, что приводит к характерному уродству рта (рис. 57, *А'*). Эта аномалия хорошо различима уже при наружном осмотре предличинок. Нижняя челюсть у них западает внутрь ротовой полости, в результате чего внутренняя поверхность свода верхней челюсти становится видимой снаружи.

Изучение висцерального аппарата, выделенного путем препаровки из голов подопытных и контрольных предличинок на

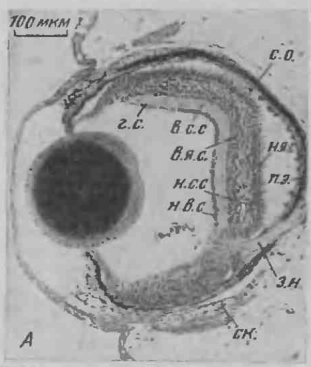
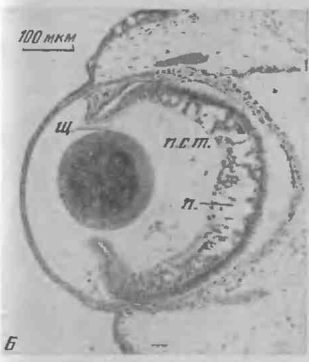


Рис. 55. Строение глаз предличинок, развивавшихся со стадии вылупления в присутствии фенола, 40 мг/л (*Б*) и кусочка латунной сетки (*В*); *А* — одновозрастный контроль на стадии 45 (*А*, *Б* — Шмальгаузен, 1973)

в.с.с. — внутренний сетчатый слой; *в.я.с.* — внутренний ядерный слой; *г.с.* — слой ганглиозных клеток; *з.н.* — зрительный нерв; *н.в.с.* — нервные волокна сетчатки; *н.с.с.* — наружный сетчатый слой; *н.я.с.* — наружный ядерный слой; *п* — полости на месте лизированных клеток; *п.с.т.* — полость стекловидного тела; *п.э.* — пигментный эпителий; *с.о.* — сосудистая оболочка; *ск.* — склера; *щ.* — щель между радужиной и хрусталиком



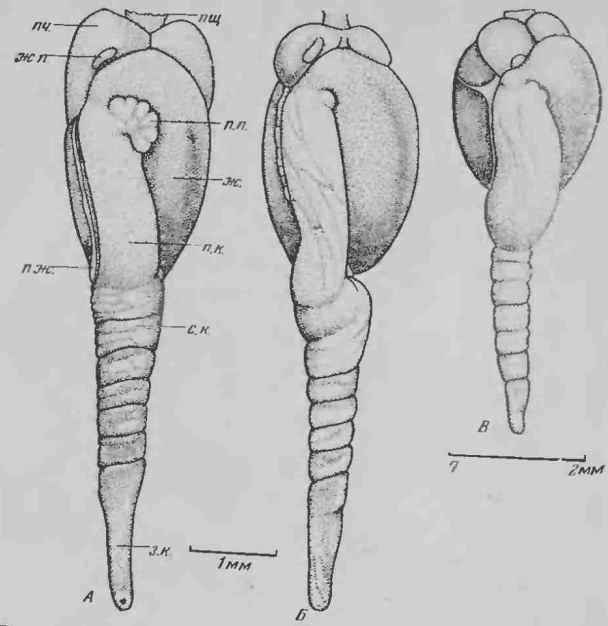


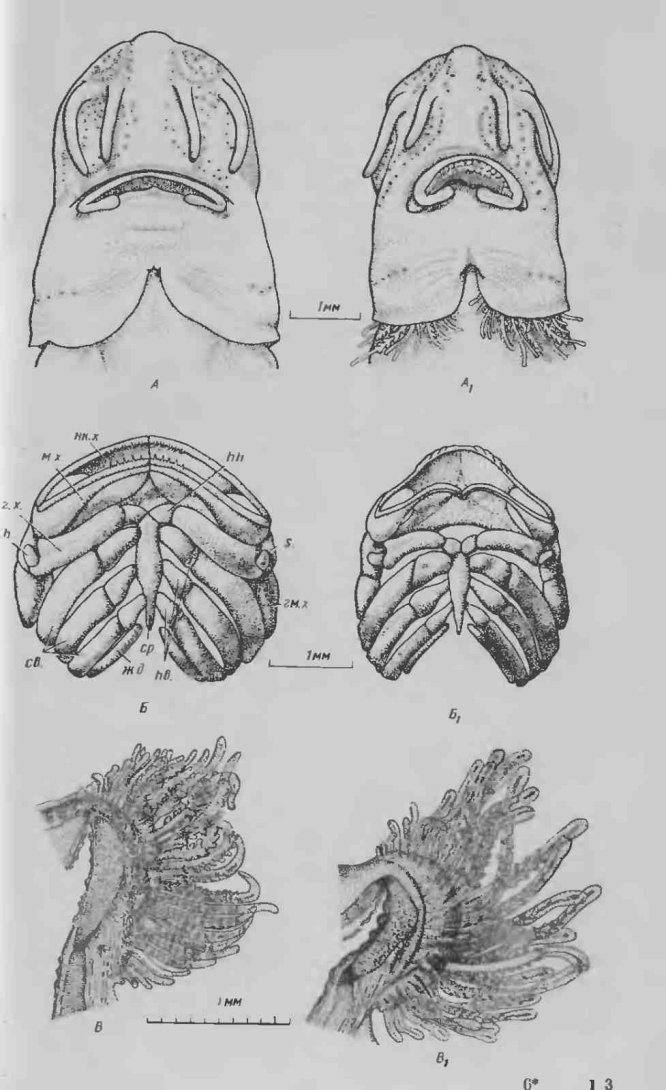
Рис. 56. Пищеварительная система предличинок осетра, развивавшихся со стадии вылупления в присутствии фенола (40 мг/л, *Б*) или кусочка латунной сетки (*В*), и одновозрастная контрольная предличинка на стадии 45 (*А*) (*А*, *Б* — Шмальгаузен, 1972)

ж. — желудок; *ж.п.* — желчный пузырь; *з.к.* — задняя кишка; *п.ж.* — поджелудочная железа; *п.к* — промежуточная кишка; *п.п.* — зачаток пилорического придатка; *пч* — печень; *пщ* — пищевод; *с.к* — спиральная кишка

Рис. 57. Влияние фенола (40 мг/л) на развитие висцерального аппарата предличинок осетра →

А, *Б*, *В* — контрольные предличинки на ст. 45; *А'*, *Б'*, *В'* — одновозрастные предличинки, развивавшиеся со стадии вылупления в присутствии фенола (40 мг/л). *А* и *А'* — вид головы снизу; *Б* и *Б'* — отпрепарованный висцеральный аппарат, вид снизу; *В* и *В'* — первая жабра, вид сбоку

гм.х. — гиомандибулярный хрящ; *г.х.* — гиоидный хрящ; *ж.4.* — 4-я жаберная дуга; *м.х.* — меккелев хрящ; *нк.х.* — небноквадратный хрящ; cb. — ceratobranchialia 1—3-й жаберных дуг; ср. — copula; hb. — hypobranchialia 1—3-й жаберных дуг; *hh.* — hypohyale; *ih* — interhyale; *s.* — symplecticum


1мм
А
А1
нк.х
м.г
hh
г.х.
h
s
гм.х
ср
св.
жд
hв.
1мм
Б
Б1
1мм
В
В1

стадии перехода последних к активному питанию, показало, что у части подопытных предличинок все хрящевые элементы недоразвиты, причем разные хрящи в разной степени; в результате соотношение между ними нарушается. Наиболее резко подавлено развитие первых двух хрящевых дуг, челюстной и подъязычной (рис. 57, *Б'*; *м. х.*, *нк. х.* — части челюстной дуги, *гм. х.*, *г. х.*, *hh.*, *ih.*, *s.* — части подъязычной дуги). Нарушение корреляций между элементами этих дуг препятствует образованию характерного для осетра и севрюги выдвижного рта. У предличинок с таким дефектом челюсти не только не выдвигаются, но неспособны даже к простому хватательному движению. Поэтому такие предличинки после использования запасов желтка погибают.

Сходные уродства висцерального аппарата были описаны для форелей, выращиваемых в условиях искусственного разведения (Teichmann, 1957).

Известно, что в основе разного рода хондродистрофий лежат нарушения углеводного обмена. Такие аномалии получали и экспериментально у ряда позвоночных животных (Ancel, 1945; Landauer, 1947, и др.).

Дегенеративные изменения обнаруживаются также в скелетной поперечнополосатой мускулатуре. Ориентация мышечных волокон может нарушаться; в волокнах между миофибриллами появляются вакуоли, а также полости в тех местах, где мышечная ткань дегенерировала.

Недоразвиты также соединительнотканные и мышечные оболочки органов. Сравнение последовательных стадий развития жабер показало, что жаберные лепестки подопытных предличинок продолжают расти в длину дольше, чем у контрольных, а дифференцировка вторичных жаберных лепестков по сравнению с контролем у них запаздывает. В результате у предличинок, развивавшихся в воде с примесью фенола, жабры становятся длиннее, чем в норме (рис. 57, *В* и *В'*), и не прикрываются жаберной крышкой.

При содержании предличинок севрюги в условиях недостаточной аэрации воды длина жаберных лепестков также увеличивается (Шмальгаузен, 1955а).

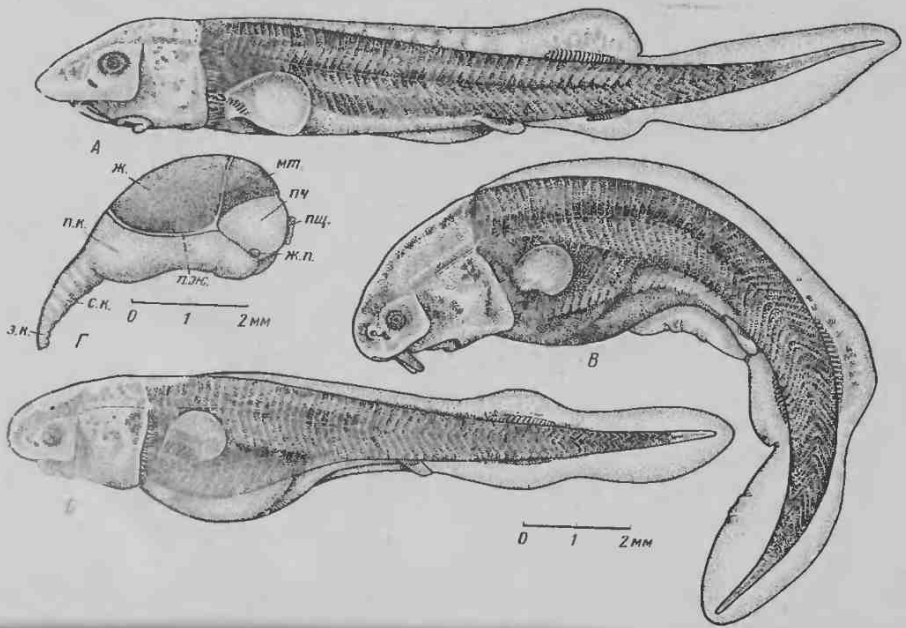
Кроме описанных выше наиболее характерных нарушений развития предличинок осетра и севрюги, развивавшихся в воде с примесью фенола, и различимых уже при их наружном осмотре — резкое ослабление пигментации, нарушения строения висцерального аппарата, пищеварительной системы и глаз — наблюдаются аномалии в строении обонятельного органа, уменьшение размеров тела и нарушения кровообращения.

Поведение предличинок также изменяется. Первая реакция на присутствие фенола в воде выражается в резком повышении двигательной активности. Нормальные реакции предличинок на свет, течение и сотрясение при этом подавляются. Возбужденное состояние предличинок постепенно переходит в депрессивное.

Если вернуть предличинок в чистую воду в период возбуждения, оно сразу прекращается, а иногда даже сменяется угнетением двигательной активности.

Действие тяжелых металлов. Хорошо известно, что соли тяжелых металлов могут быть токсичными для рыб уже в чрезвычайно малых концентрациях (сотые и тысячные доли мг/л). При этом обратимость отравления рыб очень невелика (Лукьяненко, 1967а). Помещение в сосуды с предличинками осетровых кусочка латунной сетки закономерно вызывает угнетение их роста и торможение дифференцировки, сопровождаемое снижением жизнеспособности (Шмальгаузен, 1957, 1962). При выращивании предличинок в сосудах в присутствии кусочка латунной сетки токсическое действие ионов тяжелых металлов не проявлялось до перехода предличинок на жаберное дыхание. На этих стадиях начиналась их гибель. Однако угнетение роста становилось заметным вскоре после вылупления предличинок. При этом замедление роста больше всего сказывается на длине тех частей тела предличинки, для которых характерен наиболее интенсивный рост в этот период; в результате у предличинок нарушаются пропорции тела, развиваются искривления, недоразвивается межноздревая перегородка, укорачиваются усики, жаберные крышки, жаберные лепестки, недоразвиваются плавники (рис. 58). Препаровка таких предличинок выявила дефекты пищеварительной системы. Пищевод и спиральная кишка у них значительно укорочены, а промежуточная кишка уплощена и вытянута вдоль вздутого желудка, зачаток пилорического придатка отсутствует или мало развит (рис. 56). Исследование показало, что слизистая оболочка кишечника тоньше и ее складки выражены слабее, чем в норме, железы желудка отсутствуют, расщепление желточных пластинок в полости желудка идет много медленнее, чем у одновозрастных нормальных предличинок. Когда контрольные предличинки переходят на активное питание, подопытные предличинки обладают еще желудком большого объема, заполненным желтком. Нерасщепленный желток представляет собой механическое препятствие для образования складки, отделяющей кишечник от желудка, и поэтому формирование кишечника происходит атипично (рис. 56, 58, *Г* и 59). Данные биохимических работ позволяют думать, что одной из причин нарушений развития, вызванных присутствием ионов тяжелых металлов, служит инактивация ферментов, участвующих в расщеплении желтка (Gross, 1954; Flickinger. 1956; Hewitt, Nicholas, 1963). В результате уменьшается количество продуктов этого расщепления, необходимых для роста и дифференцировки предличинок. Впоследствии происходит лизис желточных пластинок и самой стенки желудка, и вся масса лизированного желтка вываливается в полость тела. Такие предличинки нежизнеспособны.

У предличинок, развивавшихся в присутствии латунной сетки, наблюдались дегенеративные изменения поперечнополосатой


А
ж.
мт.
пч
п.к.
пщ.
ж.п.
п.зк.
с.к.
з.к.
0 1 2мм
Г
В
0 1 2мм

мускулатуры, подобные тем, которые были описаны для предличинок, отравленных фенолом.

У таких предличинок нарушен морфогенез глаз. В них не происходит нормального растяжения и утоньшения сетчатки. В глазах, обычно меньшего размера, полость стекловидного тела ничтожно мала и хрусталик почти вплотную прилежит к сетчатке, которая значительно толще сетчатки глаз контрольных предличинок. Передняя камера глаза также сильно редуцирована. Таким образом нарушаются нормальные соотношения размеров глаза и хрусталика (рис. 55).

Во многих случаях на теле предличинок имеются участки, в которых эпителий некротизируется или образует неорганизованные разрастания эпителиальных клеток. Остается невыясненным, возникают ли эти разрастания в результате химического повреждения покровов или это какое-то вирусное заболевание ослабленных предличинок.

Помещение предличинок в воду с кусочком латунной сетки на разных стадиях развития показало, что с возрастом токсичность ионов тяжелых металлов для них уменьшается.

Поведение подопытных предличинок отличается от поведения как контрольных, так и тех предличинок, которые развивались в воде с примесью фенола. Вскоре после помещения в сосуд, содержащий латунную сетку, они становятся малоподвижными, а затем подолгу лежат совсем неподвижно на дне. На свет, токи воды и сотрясения они реагируют слабо, а затем и совсем перестают реагировать. Угнетение роста и снижение выживаемости при выращивании предличинок в садках с латунной сеткой наблюдалось и другими исследователями (Семенов, 1958; Колодкова, Шевченко, 1976).

Действие веществ, содержащихся в свежей древесине. Воздействие веществ, экстрагируемых из свежей древесины, тоже приводило к дефектному органогенезу. Однако токсичность этих веществ была настолько велика, что предличинки вскоре погибали. На теле таких предличинок обнаружены многочисленные белесые бугорки, такие же, как и у предличинок, развивавшихся в присутствии ионов тяжелых металлов (разрастания эпителиальных клеток). Типичным дефектом предличинок, развивающихся в присутствии свежей древесины, была водянка.

Необходимо учитывать, что действие различных вредных веществ, попадающих в реки, существенно зависит не только от их концентраций, но и от экологических факторов среды, таких как температура, концентрация кислорода, pH, концентрация

Рис. 58. Развитие предличинок осетра в присутствии латунной сетки

А — контрольная предличинка на стадии 45, *Б* — одновозрастная предличинка, со стадии вылупления развивавшаяся в присутствии кусочка латунной сетки, *В* — одновозрастная предличинка, развивавшаяся в аппарате Чаликова в реке, *Г* — отпрепарованная пищеварительная система искривленной предличинки из аппарата Чаликова; *мт* — тяж мезентерия; остальные обозначения как на рис. 56

углекислоты, жесткость воды, скорость течения и др. (Doudoroff, Katz, 1953, Lloyd, 1961; Лукьяненко, 1967а, б, и др.).

Например, существует обратная зависимость токсического действия солей тяжелых металлов на рыб от степени жесткости воды. Это объясняется тем, что соли кальция снижают растворимость солей тяжелых металлов, образуя с ними нерастворимые

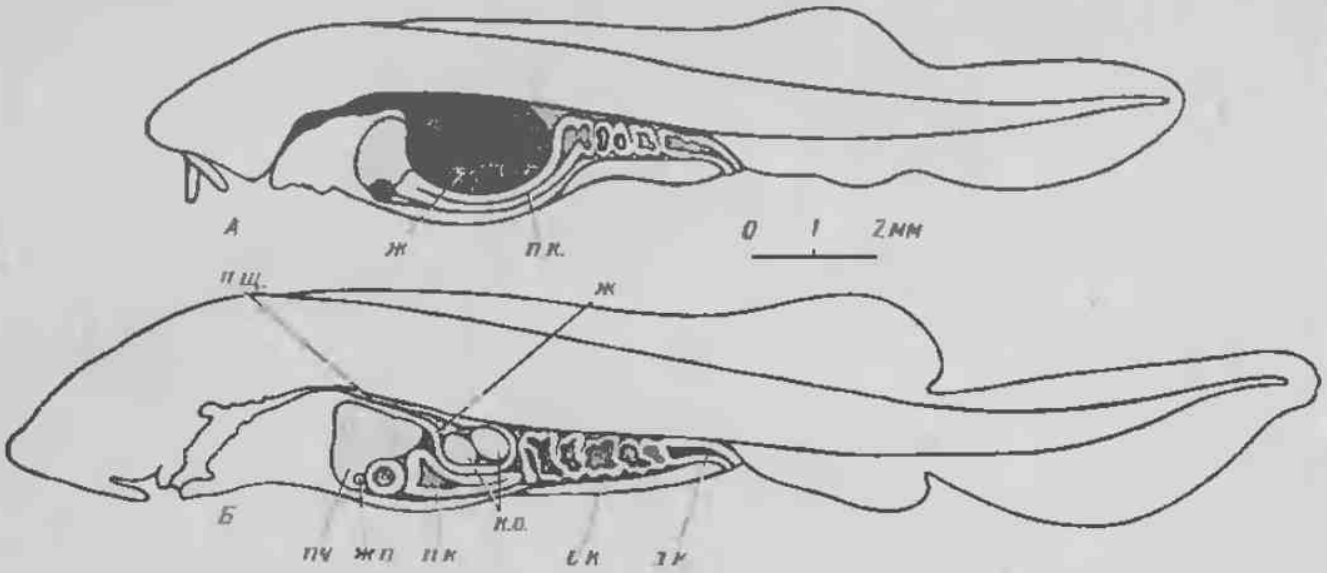


Рис. 59. Строение предличинки осетра, развивавшейся со стадии вылупления в присутствии кусочка латунной сетки (*А*) и одновозрастной контрольной личинки вскоре после перехода на активное питание (*Б*)

к.о. — кормовые объекты. Остальные обозначения, как на рис. 56

осадки; кроме того, ионы кальция влияют на клеточную проницаемость, уменьшая степень проникновения отравляющего вещества в клетки (Jones, 1938, 1939; Лукьяненко, 1967а, б). На токсичность большинства органических соединений жесткость воды почти не влияет (Метелев и др., 1971).

С другой стороны, токсичность этих веществ различна для разных видов рыб. Она зависит от возрастных особенностей рыб, их способности адаптироваться к вредной среде, наконец, от возможности проникновения вредных веществ внутрь организма и других факторов (Флеров, 1965; Лукьяненко, Флеров, 1965; Лукьяненко, 1967а).

Изложенные в этом разделе данные свидетельствуют о том, что дефекты развития предличинок обусловлены, главным образом, неблагоприятными воздействиями на них в период подращивания. При устранении вредных факторов внешней среды развитие предличинок идет нормально и переход к личиночному периоду совершается без существенных потерь. К такому же выводу приходят и другие исследователи (Афонич и др., 1971).

4. ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ

4.1. Общие положения

Понятие о порогах. Животные и растения находятся в непрерывном взаимодействии с окружающей средой. Между тем она не бывает абсолютно постоянной в течение хоть сколько-нибудь длительного времени; все пойкилотермные животные живут и развиваются при колеблющихся температурах, освещенности, содержании кислорода и т. д. Однако каждый вид животных, в соответствии с его экологией, размножается и развивается нормально только в том случае, если имеются необходимые для этого факторы внешней среды и если они изменяются в определенных границах. Если происходят более сильные изменения, то животные перестают размножаться, зародыши повреждаются, а затем и гибнут.

Величины, характеризующие те или иные условия, при которых наступает повреждение и гибель, называются пороговыми. Различают верхний и нижний пороги и между ними зону оптимальных и субоптимальных условий.

Комплекс условий, при которых обычно происходит нерест, называется нерестовым. Пределы их колебаний обычно немного у́же пороговых условий.

Нерестовые условия. Большая часть животных активно находит благоприятные условия существования. Это происходит в силу выработавшегося в длительной истории вида врожденного, или инстинктивного поведения. Точно так же с помощью инстинкта родители обеспечивают нормальные условия жизни для потомства. Эти условия для разных видов рыб сильно различаются. Рыбы выметывают икру в воде разной солености — в океанах и морях, солоноватых водах или пресноводных водоемах. Они размножаются в разное время года; так например, карповые и окуневые рыбы нерестятся в весенне-летние месяцы, а многие лососевые — в осенне-зимние. Икра одних рыб развивается во взвешенном состоянии в толще воды, у других — в прикрепленном состоянии, приклеенная к грунту нерестилища или к подводным растениям; некоторые рыбы откладывают икру в гнезда, инкубируют ее в ротовой полости или проявляют другие формы заботы о потомстве.

Осетровые размножаются в реках и почти все относятся к рыбам, нерестящимся в весенние и летние месяцы. Они поднимаются вверх по течению реки, иногда на многие сотни километров, пока не встретят подходящих для нереста условий. Самки выметывают икру на перекатах, где имеется сильное течение и плот-

ный, обычно галечный грунт; здесь икринки приклеиваются к гальке или инкрустируются песчинками и забиваются в щели между камнями (Хорошко, 1968).

Достигнув района нерестилищ, самки выходят на нерест только тогда, когда температура воды благоприятна для дозревания ооцитов и развития зародышей. Если температура в период нереста внезапно поднимается выше оптимальной, нерест прекращается; самки уходят с нерестилищ и залегают в ямы (см. Детлаф, 1970а). Описаны случаи прекращения нереста при сохранении нерестовых температур, но резком снижении уровня воды на нерестилищах (Дорошин, Троицкий, 1949; Хорошко и др., 1974). Таким образом, в комплексе нерестовых условий лимитирующими могут в разных случаях быть разные факторы.

Известно, что самки, остановленные на пути к нерестилищам плотинами (Волгоградской, Цимлянской и др.), не найдя нерестовых условий, вообще не выметывают икры; у таких самок происходит атрезия фолликулов (Фалеева, 1965, 1979; Барашикова, 1968).

Нерестовые условия у разных видов осетровых рыб сходные (хотя и не совсем одинаковые), поэтому их представители иногда встречаются на одних и тех же нерестилищах, и это в редких случаях приводит к возникновению межвидовых гибридов. У осетровых такие гибриды вполне жизнеспособны (Николюкин, 1952). Они изредка попадаются в уловах и хорошо известны рыбакам и рыбоводам. Размах гибридизации в естественных условиях, однако, ограничен тем, что время нереста и нерестовые температуры у разных видов совпадают лишь в узкой зоне. Однако, в последние годы, после зарегулирования стока рек, в результате смещения сроков захода производителей разных видов и разных биологических групп и увеличения их концентрации на сохранившихся нерестилищах, вероятность перекрестных скрещиваний повысилась. Серьезную угрозу для сохранения чистых видов осетровых приобрел бестер, который теперь в большом числе обитает в открытых водоемах. Особенно много его в бассейне Азовского моря, где он нагуливается и уже на 7-й год достигает половозрелости (Бурцев, 1969). Несмотря на активное противодействие многих ученых вселению бестера в осетровые водоемы (см. Барашикова и др., 1979), эта ошибка уже совершена; сколь серьезными окажутся ее последствия, покажет будущее.

Отношение развивающегося зародыша со средой на разных стадиях развития. В процессе развития отношения зародыша со средой непрерывно изменяются. Особенно значительны эти изменения у тех животных и растений, у которых зародышевое развитие продолжается долгое время, и, начинаясь в одно время года, заканчивается в другое. В этих случаях комплекс благоприятных условий для разных стадий может быть совершенно различным.

У осетровых этого не наблюдается, так как все зародышевое развитие протекает у них за короткий срок (от 2—3 до 10 суток, в зависимости от температуры). Колебания внешних условий за такой короткий период носят случайный характер, не могут иметь определенного направления, и фактически все развитие протекает в сходных условиях. Однако, отношения зародышей со средой изменяются и в том случае, когда сама среда мало меняется: в ходе развития изменяются потребности зародыша, его чувствительность к неблагоприятным воздействиям; одни и тот же фактор внешней среды может играть различную роль на разных стадиях созревания и развития. Поясним это несколькими примерами.

На протяжении зародышевого развития происходит неуклонное нарастание потребления кислорода (Коржуев и др., 1960; Татарская и др., 1958). За период от оплодотворения до вылупления поглощение кислорода одним зародышем возрастает в 20 раз у осетра, в 27 раз у севрюги и в 50 раз у шипа, а при пересчете на 1 г веса — в 15 раз у севрюги, в 25 раз у осетра и в 39 раз у шипа (Коржуев и др., 1960).

Изменяется и чувствительность зародыша к одним и тем же неблагоприятным внешним воздействиям. Так, высокая температура (около 30°) в период оплодотворения и в начале дробления убивает яйцо, в конце гаструляции вызывает резкие нарушения развития (возникают уроды с ненормальным строением головы, сердца и хвоста), после начала пульсации сердца не вызывает заметных изменений строения, а в период перед вылуплением вызывает параличи.

С другой стороны, одни и те же воздействия на разных стадиях развития могут иметь различное значение. Например, быстрое течение на нерестилищах в период нереста влечет за собой сильное рассеивание икры, в период развития зародышей препятствует оседанию ила и обеспечивает лучшие условия дыхания, а в период вылупления способствует более быстрому выделению фермента вылупления и повышает подвижность зародышей в оболочках, содействуя более дружному вылуплению.

Наконец, потребляя кислород из воды и выделяя в нее углекислоту и продукты обмена, зародыши могут сами изменять свою среду обитания. Так, если в соседних аппаратах, снабжающихся водой из общего источника, с одинаковой скоростью течения и температурой, инкубировать различные количества икры, то условия развития зародышей в них оказываются различными. С этим явлением рыбоводы хорошо знакомы. Перегрузка аппарата икрой влечет за собой отставание в развитии, повышает процент уродов и увеличивает отход. Следовательно, оптимальная загрузка аппарата икрой также является одним из условий, необходимых для нормального развития зародышей.

Нормальное развитие особи может происходить только в том случае, если условия, в которых оно протекает, благоприятны для зародыша на всех стадиях его развития, включая и наиболее

чувствительные. Таким образом, границы нерестовых условий определяются более чувствительными стадиями, а в пределах нерестовых условий в хорошей икре зародыши на всех стадиях развиваются типично.

В комплекс нерестовых условий, помимо присутствия самцов, входят определенные качества грунта и воды, температурный, кислородный, световой режимы, уровень воды и скорость течения. Большинство из этих условий сохраняют свое значение при получении икры и ее инкубации на осетровых рыбоводных заводах.

Знание условий, необходимых для размножения и нормального развития разных видов осетровых рыб, важно для правильной организации работы с ними во всех звеньях рыбоводных мероприятий. Наиболее полное представление об этих условиях могут дать наблюдения на нерестилищах в период естественного нереста. К сожалению, таких данных мало и в современных условиях их вряд ли удастся существенно дополнить. Тем большее значение имеют такого рода наблюдения там, где еще сохранился естественный нерест.

Дополнительные сведения о границах благоприятных условий могут быть получены при изучении влияния разных факторов внешней среды и в разных дозах на созревание и развитие осетровых рыб, как в специальных опытах, так и в производственных условиях. Помимо таких условий, как температура, течение, кислород и др., к которым в границах нерестовых рыбы исторически приспособлены, имеются еще условия, не входящи в комплекс нерестовых, которые оказывают повреждающее действие (загрязнение воды фенолами, солями тяжелых металло и др.). Для них важно выяснить максимально допустимые дозы, еще не оказывающие тератогенного действия.

4.2. Температурные границы

Начнем с вопроса о температурах, благоприятных для созревания и развития разных видов осетровых рыб. О них можно судить по тому, при каких температурах начинается и прекращается естественный нерест, а также по границам температур, в пределах которых возможно нормальное развитие зародышей и предличинок при их выращивании в заводских и лабораторных условиях (при условии соблюдения прочих оптимальных условий — проточности, содержания O_2 и др.). О верхней границе оптимальных температур можно судить также и по кривой зависимости τ_0 от температуры (рис. 26). Температура, при которой, несмотря на ее увеличение, τ_0 перестает укорачиваться или даже удлиняется, является повреждающей.

Стерлядь. Икру стерляди получали при температурах от 10,0 до 13,9° (Персов, 1957). Границы температур, при которых возможно получение икры, точно не установлены.

Нерест стерляди в Волге и Каме наблюдался при температурах от 10,3—10,4 до 15—16° (Арнольд, 1915; Лукин, 1947; Я. И. Гинзбург, 1967), в низовье Волги при 8,9—17,0° (П. Н. Хорошко, личное сообщение). Имеется указание (Шмидтов, 1939), что оптимальные температуры, при которых происходит массовый нерест стерляди, это 13,5—17°. Максимальные температуры, при которых еще наблюдался нерест, это 20,6° (Бабаскин, 1930) и 20,7° (Шмидтов, 1939). При повышении температуры до 21° нерест прекращался. При падении температуры до 9,4° он также приостанавливался (Лукин, 1947).

Белуга. Температурные условия, благоприятные для созревания самок белуги и инкубации икры лежат в интервале 7—17° (Игумнова, 1974, 1975б). При этих температурах икру успешно получают на Рогожкинском, Волгоградском и Куринском экспериментальном заводах. Выше 17—18° яйца хуже оплодотворяются и снижается качество икры. При еще более высоких температурах (20—22°) наблюдается большой разброс точек, выражающих величину τ_0, что свидетельствует о различной повреждаемости яиц разных самок при этих температурах.

Относительно нерестовых температур известны только неопубликованные данные Б. Г. Чаликова (см. Гордиенко, 1953), согласно которым нерест белуги происходит при 8—15°.

Севрюга. Благоприятные для инкубации икры севрюги температуры лежат в пределах от 14—15 до 25—26° (Гербильский, 1949; Никифоров, 1949; Детлаф, Гинзбург, 1954). При 29° наступает торможение развития (Никифоров, 1949; Детлаф, Гинзбург, 1954). Те же отношения к температуре установлены для молоди севрюги (Державин, 1947). При 12° наблюдается большой отход икры и возникает много уродов (Никифоров, 1949). Эту температуру считают (Верпидуб, 1952) для волжской и донской севрюги пороговой. Созревание икры при этой температуре происходит ненормально (Детлаф, 1970а). Естественный нерест севрюги в нижнем течении Волги наблюдался при 16—25° (Хорошко, 1968), на Кубани при 15—25,4° (Куличенко, 1939; Дорошин, Троицкий, 1949). По данным Дойникова (1936), минимальная температура, при которой была поймана текучая самка в Кубани, была равна 13,8°, а максимальная — 27°. На Дону первые текучие самки севрюги появляются при 15°, а массовый их вылов наблюдается при 17—24° (Дойников, 1936; Державин, 1947). В Куре при 15—16° ловились уже покатные, отнерестившиеся самки, при 20—25° и выше происходил массовый нерест (Державин, 1922). Максимальная температура, при которой был отмечен нерест куринской севрюги, равнялась 29,6° (Державин, 1922); однако вряд ли эту температуру можно считать нормальной температурой нереста севрюги. Против этого говорит тот факт, что величина τ_0 для донской яровой севрюги (см. рис. 26) при изменении температуры от 27 до 29° не только перестает сокращаться, но имеет тенденцию немного увеличиваться. При температуре 29 и 30° яйца севрюги уже повреждаются. Таким

образом, температуры, благоприятные для созревания самок и зародышевого развития севрюги в Волге, Дону, Куре и Кубани одинаково лежат в интервале 15—25°.

Осетр. Поскольку в водоемах СССР живут и размножаются разные виды и разные биологические группы осетров, то следует рассмотреть и сопоставить имеющиеся для них данные.

Для зародышей русского ярового осетра на Дону температуры от 10 до 20—21° благоприятны, а 25° является повреждающей (Гербильский и др., 1951; Вернидуб, 1952; Детлаф, 1970а). Данных о температурах нереста этого осетра в Дону нет, а в Волге нерест его наблюдали при 9—15° (Алявдина, 1951а) и при 9—16° (Хорошко, 1968). Нерест русского озимого осетра летнего хода в Волге отмечен при 9—16° (см. Артюхин, 1979), а созревание резервированных самок озимого осетра после инъекции им суспензии гипофизов нормально проходило при 18—19° (Молодцов, 1979). По данным Молодцова, зародыши этого осетра хорошо развивались при 18—19°, а предличинки не повредились при быстром повышении температуры воды от 19 до 24°.

Зародыши персидского ярового осетра весеннего хода в Куре нормально развиваются при 10—22° (Вернидуб, 1952), а при 25° повреждаются (Гербильский и др., 1951). Данных о температурах его нереста в литературе мы не нашли.

Нерест персидского ярового осетра летнего хода в Волге наблюдают при 20—22° (Алявдина, 1951а; Баранникова, 1970). Персидский яровой осетр осеннего хода нерестится только в Куре при температурах 14—23° (см. Вернидуб, 1952), а при 25—26° нерест его прекращается (Державин, 1947; Детлаф, 1970а).

Ленский осетр идет на нерест при температурах не ниже 8—9°. При 14—18° хорошо реагирует на гипофизарную инъекцию. При 20° созревание его происходит дольше, чем при 18° (Бердичевский и др., 1979). По данным Н. Г. Никольской и Л. А. Сытиной (1978), развитие икры ленского осетра может проходить при температурах от 8 до 20°, но наиболее благоприятные температуры от 11 до 17°. Температуры выше 21° вызывали в их опытах гибель зародышей.

Следует отметить, что величина τ_0, определенная на яйцах русского ярового осетра весеннего хода в Дону (см. рис. 26), при температуре 22—23° почти не сокращается при увеличении температуры, а при температуре 24,5° имеет тенденцию даже немного удлиняться. То есть и по этому критерию температуры выше 22° являются для русского осетра субоптимальными, а температура 24—25° повреждает зародышей на самых чувствительных к действию неблагоприятных температур стадиях оплодотворения и первого деления дробления (Гинзбург, 1968; Игумнова, 1979). Представляет интерес также тот факт, что величина τ_0, определенная А. С. Гинзбург на яйцах персидского осетра летнего хода в Волге, при температуре 20—22°, точно легла на кривую зависимости τ_0 от температуры, построенную для черноморско-азовского ярового осетра.

Таким образом, температуры от 9—10 до 20—21°, по-видимому, являются благоприятными для созревания и развития зародышей всех видов осетров. При 25° повреждаются зародыши русского ярового и персидского ярового осетров. При 25—26° прекращается нерест персидского ярового осетра осеннего хода. Только для ленского осетра верхние повреждающие температуры, по-видимому, несколько ниже. Интересно, что по данным Л. Ф. Богдановой (1972а) и предличинки всех видов осетра способны переходить на экзогенное питание в том же интервале температур от 11,0 до 21,5°, причем строение пищеварительной системы у них при этих температурах одинаково.

Проведенное сопоставление температурных границ размножения для разных биологических групп осетров показывает, что, хотя в природе они размножаются в разное время и при несколько различающихся температурных условиях, однако изоляция их по этому признаку пока, по-видимому, не возникла. Тем не менее наличие такой дифференцировки популяции осетровых имеет большое значение, так как оно позволяет шире и полнее использовать условия в реке для размножения и питания личинок и молоди (Гербильский, 1962; Баранникова, 1979; Казанский, 1979).

Таким образом, можно предполагать, что границы температур, благоприятных для созревания и инкубации зародышей, у всех осетров сходны, а температурные условия, при которых реально удается получить от них на рыбоводных заводах хорошую икру, различаются в зависимости от того, при каких температурах начинается их нерест в реке и как долго они находились в реке или в садках при нерестовых температурах.

4.3. Кислород и газовый обмен у зародышей

При недостатке кислорода в воде сначала снижается интенсивность дыхания зародышей, а потом возникают различные нарушения строения (Привольнев, 1947). Данные о концентрациях кислорода, при которых такие нарушения наступают у зародышей осетровых рыб, очень немногочисленны.

Отмечалось, что снижение концентрации кислорода в воде ниже 80% насыщения (6 мг/л) вредно сказывается на зародышах осетра, севрюги и белуги (Верниду б, 1951).

Более детально влияние разного содержания кислорода в воде было изучено на зародышах куринского и волжского осетров (Юровицкий, Резниченко, 1961, 1963). Инкубацию проводили в проточной воде при температурах 16—20°, концентрации кислорода поддерживали продуванием через воду азота. При снижении концентрации кислорода до 5—6 мг/л наблюдалось отставание в развитии зародышей, растянутость вылупления и появление значительного процента уродов (главным образом с гипертрофированным сердцем и водянкой перикарда); вылуп-

ляющиеся личинки имели меньший вес и размеры по сравнению с теми, которые развивались при нормальном насыщении воды кислородом (7,5—9,5 мг/л). В воде, содержащей 3—4 мг кислорода на 1 л, развитие зародышей протекало резко атипично, и они погибали до завершения инкубации.

Отсутствие протока оказывало на зародышей осетра такое же действие, как и недостаток кислорода в проточной воде (Юровицкий, Резниченко, 1961). В условиях, когда вода у поверхности оболочек не сменяется, процессы диффузии кислорода и углекислоты не обеспечивают необходимой интенсивности газообмена, и зародыш испытывает дефицит кислорода, несмотря на нормальное насыщение им воды, в которой проходит инкубация.

Приведенные данные согласуются со сведениями о содержании кислорода в воде на нерестилищах. В период естественного нереста севрюги оно колеблется на Кубани в пределах от 9,0 до 6,6 мг/л и на Волге от 9,3 до 8,4 мг/л (Куличенко, 1939), а в период нереста осетра — на Волге от 10,1 до 8,2 мг/л (Алявдина, 1951а, 1953) и на Куре от 9,8 до 7,2 мг/л (Державин, 1947).

Соответственно, при разведении осетровых рыб инкубационные аппараты должны снабжаться водой с насыщением кислородом около 100%; необходима также достаточная проточность, обеспечивающая смену воды вокруг икринок.

Нельзя допускать склеивание икры в комки. В центре комков сначала происходит замедление развития зародышей, затем возникают различные аномалии, и зародыши обычно погибают еще до наступления стадии вылупления.

Очень существенно также для обеспечения нормального газообмена строгое соблюдение норм загрузки инкубационных аппаратов икрой; перегрузка аппарата создает дефицит кислорода, ухудшает условия обмена и влечет за собой, как мы уже говорили, отставание в развитии, а также повышение процента уродов.

4.4. Качество воды

Вода, в которой развиваются зародыши осетровых, не должна быть ни кислой, ни щелочной. В период размножения осетровых реакция воды на нерестилищах колеблется около нейтральной или слабощелочной: pH от 6,5 (Лукин, 1947) и 6,6 (Строганов, 1938; Куличенко, 1939) до 7,7, а иногда и до 8 (Алявдина, 1951а). Имеются данные (Бабаскин, 1930), что при pH ниже 6,4 и выше 7,5—8 зародыши стерляди уже повреждаются.

Вредное влияние на развитие зародышей и молоди осетровых рыб оказывают промышленные сточные воды, нефть и другие загрязнения речной воды. Для икры, развивающейся на нерестилищах, особенно опасна нефть, которая оседает на дно реки вместе с частицами речной взвеси. Вредное действие нефти в большой степени обусловлено токсичностью растворяющихся в воде нафтеновых кислот. В опытах на икре севрюги было пока-

зано, что концентрации нафтеновых кислот выше 20 мг/л безусловно губительны (Державин, Дигурова, 1951).

По другим данным, повреждающее действие нафтеновых кислот на икру белуги, шипа, осетра и севрюги сказывается уже при значительно меньших концентрациях: концентрации 0,5—1 мг/л приводят к остановке развития зародышей на стадиях поздней гаструлы — нейрулы; концентрации выше 1 мг/л при воздействии на зародышей в период от оплодотворения до вылупления вызывают их мгновенную гибель (Рустамова, 1974).

4.5. Освещенность

Данных о влиянии разной степени освещенности на развитие икры нет. Имеется указание, что при инкубации икры в полной темноте развитие несколько задерживается (Куличенко, 1939).

В опытах, проведенных на предличинках осетра в период от вылупления до перехода на активное питание (Семенов, 1957), воздействие прямого солнечного света приводило к угнетению их роста и дифференцировки; вместе с тем в большом проценте случаев наблюдались различные аномалии строения, и жизнеспособность предличинок была значительно снижена. При дневном свете невысокой интенсивности и полном затемнении развитие протекало в равной мере типично, а темп роста был одинаковым и более высоким, чем в серии с воздействием прямого солнечного света.

В естественных условиях икра развивается в более или менее мутной воде и на значительной глубине, т. е. при слабом освещении.

При искусственном разведении аппараты с икрой следует защищать от прямого солнечного света, так как он может вызвать повреждение зародышей и появление уродов.

5. РЕЖИМ ИНКУБАЦИИ

5.1. Общие положения

До 1950 г. икру осетровых рыб инкубировали в реке, в аппаратах Сес-Грина. При этом результаты инкубации зависели от скорости течения воды в реке, высоты наводка, сгонных и нагонных ветров и других факторов, а уход за икрой был чрезвычайно трудоемким. В 1950—1952 гг. П. С. Ющенко на Рогожкинской станции Аздонгосрыбвода сконструировал первую береговую установку для инкубации обесклеенной икры осетровых рыб с аппаратами типа сетчатых барабанов, а в 1953 г. им были созданы инкубационные аппараты с подвижной лопастью, которые получили широкое распространение. Именно такие аппараты (Ющенко, 1957) в настоящее время преимущественно применяются на всех осетровых рыбоводных заводах.

Каждый аппарат состоит из двух металлических ящиков; дно внутреннего ящика затянуто латунной сеткой. Аппараты смонтированы по четыре штуки на одном столе. Важнейшим элементом этих инкубационных аппаратов является подвижная рама с лопастями, расположенными под сетчатым дном внутренних ящиков. К лопастям припаяны на ребро зигзагообразные металлические полоски, при перемещении которых создаются вертикально направленные токи воды. Икринки, подхваченные этими токами, всплывают вверх, а затем постепенно оседают на дно аппарата; перемещение икринок в толще воды обеспечивает хорошие условия газообмена. Движение лопастей осуществляется следующим образом. Под столом находится закрепленный на конце рычага откидной ковш, в который поступает вода из аппаратов. При заполнении ковша водой он опускается, наклон рычага изменяется, и рама, вместе с прикрепленными к ней лопастями, перемещается в одну сторону. Затем, когда вода заполнит ковш, он опрокидывается, противовес возвращает рычаг в исходное положение, и рама перемещается в обратную сторону. Периодичность движения рамы регулируют тем, что увеличивают или уменьшают поступление воды в откидной ковш. В модификации этого аппарата откидной ковш заменен турбиной. Кроме таких аппаратов иногда используют одиночные аппараты П. С. Ющенко, которые можно передвигать с места на место.

В ближайшем будущем планируется внедрение на осетровых рыбоводных заводах аппаратов нового типа системы АзНИИРХ (авторы — В. М. Федченко и Л. Т. Горбачева). В этих аппаратах

ящик с сетчатым дном, в который помещают инкубируемую икру, закреплен наклонно и периодически перемещается в вертикальной плоскости (что обеспечивается переворачиванием шарнирно закрепленного ковша при заполнении его водой). Перемещение ящика в вертикальной плоскости создает интенсивное перемешивание икры по всей поверхности сетчатого дна. При этом мертвая икра, имеющая меньший удельный вес, чем живая, концентрируется на выходе из ящика и может быть легко удалена. Вылупившиеся предличинки выходят через отверстие в стенке ящика, поэтому не нужно отбирать их вручную, как это приходится делать при инкубации икры в аппаратах Ющенко.

Кроме описанных типов инкубационных аппаратов для инкубации обесклеенной икры иногда применяют водоструйный аппарат Б. Н. Казанского и некоторые другие.

Икру осетровых рыб в приклеенном состоянии в производственных масштабах не инкубируют, однако для некоторых специальных задач этот метод может оказаться полезным. Конструкция лоточного аппарата для инкубации икры осетровых рыб на субстрате была разработана И. А. Садовым и Е. М. Коханской (Садов, Коханская, 1961, 1963; Коханская, 1965, 1980).

Основанием для разработки режима инкубации в аппаратах разных конструкций должны служить приведенные выше показатели, характеризующие благоприятные для развития осетровых условия. Однако имеющиеся данные, как мы видели, далеко не полны и в ряде случаев требуют дальнейшего уточнения. Что касается вопросов о норме загрузки икры при том или ином объеме аппарата и о количестве воды, которое нужно через него пропускать в единицу времени, то их следует решать заново для каждого типа инкубационных аппаратов, применительно к конкретным условиям.

Выработка правильных режимов инкубации, при которых получалась бы нормальная жизнеспособная молодь, должна быть основана на понимании закономерностей развития. Для разработки их требуется умение оценить условия инкубации по характеру развития зародышей.

Нужно чтобы колебания условий внешней среды в период инкубации не выходили за рамки нерестовых условий и не достигали пороговых значений. Тогда в хорошей икре зародыши на всех стадиях развиваются нормально и нет никакой необходимости создавать для разных стадий особые условия. Если развитие протекает при условиях, близких к пороговым, надо учитывать чувствительность разных стадий и особенно беречь зародышей в первой половине инкубации и незадолго до вылупления. Однако правильнее вообще избегать таких условий и не начинать инкубацию до наступления нерестовых температур.

При получении икры, осеменении, отмывке и инкубации желательно не смешивать икру от разных самок, так как при разном качестве икры выход предличинок из икры лучшего

качества в этих условиях будет ниже из-за развития сапролегнии.

Кроме того, при определении количества икры, которое можно загружать в один аппарат для севрюги, осетра и белуги, необходимо вносить поправку на число зародышей в 1 грамме икры, так как потребление кислорода и интенсивность обменных процессов определяются не только навеской икры, но и числом особей. Последние годы неоднократно ставится вопрос о создании инкубационных цехов с регулируемой температурой и о том, что колебания температуры воды при инкубации икры могут быть причиной отходов и аномалий развития (см. например, Романов, 1979). Однако в специальных опытах на зародышах севрюги и белуги было показано (Игумнова, 1979), что резкое снижение, а затем повышение температуры в пределах нерестовых (на 3,6—6,6° для севрюги и на 7,0° для белуги) на изученных стадиях развития не вызывает ни повреждений, ни гибели зародышей. Более того, при снижении температуры ниже нижней границы нерестовых (до 3,9 и 5,4°) и последующем возвращении в нерестовые температуры зародыши повреждаются только в период оплодотворения и первых делений дробления. В то же время, в инкубационном цехе Волгоградского осетрового рыбоводного завода колебания температуры за 10 лет ни разу не превышали 3—4° в сутки и не сопровождались повышением отхода икры. Таким образом, говорить о вредном влиянии таких колебаний температуры в период инкубации нет никаких оснований. Создание постоянного температурного режима не является биологически необходимым условием типичного развития зародышей осетровых рыб. Однако это не исключает целесообразности терморегуляции инкубационного цеха в целях расширения сезона работы и увеличения пропускной способности цеха, особенно на тех заводах, где имеются терморегулируемые цеха Казанского для выдерживания производителей.

При разработке режимов инкубации для суждения о степени благоприятности данных условий можно рекомендовать следующие критерии: продолжительность развития и дружность вылупления, число и строение уродов, размеры и источники отхода в период инкубации и жизнеспособность молоди.

5.2. Продолжительность развития

При благоприятных условиях инкубации продолжительность развития зародышей зависит от температуры. С повышением температуры развитие ускоряется, причем неравномерно. В зоне низких температур, близких к нижнему температурному порогу (температурному минимуму), повышение температуры на один градус очень сильно ускоряет развитие (соответственно, понижение на один градус значительно замедляет его); в зоне средненерестовых температур изменение скорости развития с повышением температуры происходит более постепенно и плавно, а при

приближении к верхним пороговым температурам (температурному максимуму) скорость развития возрастает все меньше. При температурах, близких к верхнему порогу, на ранних стадиях дробления развитие, несмотря на повышение температуры, даже замедляется, а при еще большем повышении наступает гибель. Особенно хорошо это видно на рис. 26, *А*, *Б*, *В*, где кривые представляют зависимость от температуры продолжительности одного деления дробления (τ_0) зародышей осетра, севрюги и белуги.

У разных видов осетровых в связи с тем, что нерестовые температуры у них не вполне совпадают, соотношение скоростей развития при разных температурах разное. При низких температурах быстрее развиваются холодолюбивые виды, начинающие нереститься раньше; при более высоких, наоборот, быстрее развиваются виды, нерестящиеся позже (рис. 60). Например, при температурах ниже 15° осетр развивается быстрее севрюги, а при 18° и выше севрюга развивается быстрее осетра. Зародыши белуги при 13° развиваются с той же скоростью, что и зародыши осетра, а при 11 и 10°— быстрее зародышей осетра.

Для зародышей осетра, севрюги и белуги построены кривые, отражающие зависимость продолжительности разных периодов развития от температуры (рис. 65). На горизонтальной оси отложена средняя за данный период развития температура (в градусах), на вертикальной — время от осеменения до наступления той или иной стадии у передовых зародышей (в часах). Кривая I показывает время, когда начинается гаструляция (ст. 13, рис. 31); кривая II — время завершения гаструляции (ст. 18, рис. 33); кривая III — время наступления стадии слияния боковых пластинок и начала обособления зачатка заднетуловищного и хвостового отделов зародыша (ст. 26, рис. 38); кривая IV — время начала вылупления при разных температурах (ст. 35, рис. 43).

Кривые построены на основании учета времени наступления указанных стадий развития у передовых зародышей осетра и севрюги, которых инкубировали в аппаратах системы П. С. Ющенко в производственных условиях на Рогожкинском осетровом рыбоводном заводе, и дополнены данными, полученными для осетра и севрюги на Волге. Для волжской белуги такие же кривые построены Л. В. Игумновой (1979). Установлено, что осетр, севрюга и белуга из разных рек (при хорошем качестве икры и благоприятных условиях инкубации) при одинаковых температурах достигают одноименных стадий в одни и те же сроки. При неблагоприятных условиях, например при недостаточном течении или перегрузке инкубационного аппарата, развитие замедляется, вылупление начинается с опозданием и продолжается дольше. В этом легко убедиться, если в соседние аппараты, получающие воду из общего источника, поместить разное количество икры — в один небольшое, а в другой заведомо чрезмерное — и наблюдать за продолжитель-

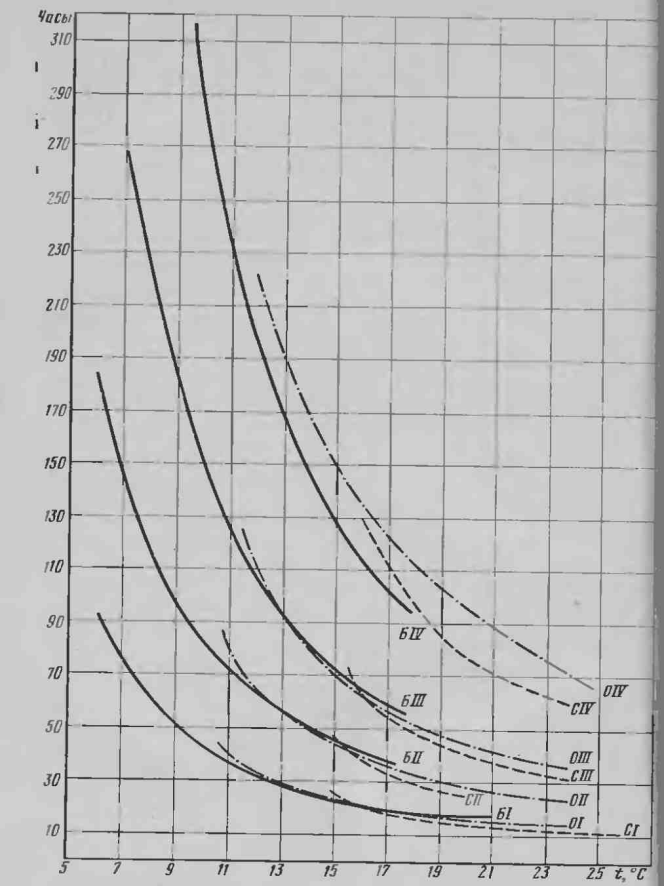


Рис. 60. Продолжительность зародышевого развития осетра (*О*), севрюги (*С*) и белуги (*Б*) от осеменения до стадий 13 (*I*), 18 (*II*), 26 (*III*) и 35 (*IV*) при разных температурах

Кривые для осетра и севрюги по Т. А. Детлаф (Detlaff, Detlaff, 1961), для белуги по Л. В. Игумновой (1975а)

ностью развития и вылуплением. Опыт можно видоизменить: при одинаковом и небольшом количестве икры в один аппарат дать нормальный ток воды, а в другой — ослабленный. В обоих случаях в аппарате, где условия хуже, развитие зародышей будет идти медленнее, вылупление начнется позже и будет менее дружным.

В опытах, поставленных совместно с П. С. Ющенко и Е. Я. Нестеровой для уточнения норм загрузки икры в аппараты Ющенко, мы наблюдали следующую картину. Икра после отмывки была размещена в нескольких аппаратах; в том аппарате, где было относительно немного икры и достаточно сильная циркуляция воды, вылупление личинок началось через 95 ч после осеменения, а через 110 ч вылупление полностью закончилось. В соседнем аппарате при той же температуре инкубации, но при большем количестве икры и при недостаточной циркуляции воды, первые личинки появились только через 129 ч, т. е. с опозданием на 34 ч, или более чем на треть периода инкубации.

Таким образом, если начало вылупления зародышей значительно задерживается по сравнению с его началом у контрольных зародышей, развивающихся в благоприятных условиях (или по сравнению со сроком, указанным на кривой), то следует обратить внимание на условия инкубации, в частности на условия газообмена — на количество инкубируемой в аппарате икры и омывание ее водой.

Продолжительность периода вылупления, т. е. времени, в течение которого заканчивается массовое вылупление и из оболочек освобождаются все нормальные зародыши, у осетра и севрюги обычно составляет от 15 до 20%, а у белуги (Игумнова, 1979) от 15 до 28% продолжительности всего периода зародышевого развития (времени от осеменения до вылупления первых личинок — см. рис. 65). Однако продолжительность его — величина непостоянная, так как она зависит не только от температуры, газообмена и других условий инкубации, но и от специфических условий (течения, толчков и др.), необходимых для осуществления выделения фермента вылупления и освобождения зародышей из оболочек. Чем хуже условия, тем дольше продолжается вылупление.

На рис. 65 приводится время наступления, при разных средних температурах, тех стадий, которые представляют интерес для рыбоводов. Так, кривые I (ст. 13) и II (ст. 18) ограничивают период гаструляции, в течение которого отмирают неоплодотворенные яйца, и удобно учитывать отход, обусловленный присутствием неоплодотворенных яиц. Кривые II (ст. 18), III (ст. 26) и IV (ст. 35) характеризуют время наступления стадий, на которых удобно проверять типичность строения зародышей (см. Приложение 8).

Кривая IV дает данные о времени начала вылупления и продолжительности инкубации при разных средних температурах. Эти данные нужны для учета пропускной способности инкуба-

торов; они позволяют прогнозировать время начала вылупления и дают возможность судить об условиях инкубации. Резкое замедление развития свидетельствует о плохих условиях инкубации или о низком качестве икры.

Для того чтобы пользоваться указанными кривыми, нужно точно вычислить среднюю температуру за интересующий нас период инкубации (см. Приложение 6) и знать время осеменения.

5.3. Типичность развития зародышей и предличинок

Ненормальное развитие зародышей может быть обусловлено не только плохими или недостаточно благоприятными условиями инкубации, но также низким качеством икры или неправильной биотехникой осеменения, при которой значительный процент яиц оплодотворяется полиспермно.

Слабая икра легко повреждается и дает много уродов. Внешние условия инкубации, близкие к пороговым, но еще благоприятные для нормальной икры, слабую икру уже повреждают. Таким образом, границы благоприятных условий для нее у́же, чем для хорошей икры. Для выяснения режима инкубации работать со слабой и недоброкачественной икрой не следует.

Что касается уродов, появляющихся в результате проникновения в яйца избыточного числа сперматозоидов, то на поздних стадиях их практически невозможно отличить от уродов, возникших по другой причине. Для того чтобы исключить этот источник возникновения уродств при оценке условий инкубации, нужно в изучаемой партии икры на стадии четырех бластомеров определить процент полиспермных яиц (см. Приложение 8) и вычесть его из процента оплодотворения.

Если при инкубации хорошей икры, осемененной полусухим способом с соблюдением рекомендуемых дозировок спермы, наблюдается значительный процент нарушений развития, то это свидетельствует о неблагоприятных условиях инкубации.

Контроль за типичностью развития можно проводить на разных стадиях, но удобнее для этой цели брать пробы в конце гаструляции или начале нейруляции (рис. 33, *18*; рис. 35, *19*, *20*), на стадиях формирования зачатка сердца (рис. 38, *26*, *27*) и на стадии начала вылупления (рис. 43, *35*, *А*, *Б*). Если условия хорошие и гаструляция идет дружно, то у большинства зародышей желточные пробки бывают приблизительно одинаковых размеров и нервная пластинка появляется тогда, когда желточная пробка уже исчезла и края бластопора сомкнулись. Если же в размерах желточных пробок наблюдается большой разнобой и нервная пластинка закладывается при наличии желточных пробок большей или меньшей величины (см. рис. 39), то это означает, что условия инкубации недостаточно благоприятны: температура воды слишком низкая, аппарат перегружен икрой

или мала скорость течения. Такое нарушение развития может наступать уже в результате кратковременного выключения подачи воды в аппарат в период гаструляции зародышей.

Легко выявляются уроды на стадиях 26—27 (рис. 38), в период закладки сердца и обособления зачатка заднепуповинного и хвостового отделов. На этой стадии легко выявляются зародыши с недоразвитием передних отделов тела (см. 2.7). Такого типа уроды характеризуют внешние условия не в период инкубации, а в период созревания производителей.

Проба, взятая на этих стадиях, является хорошим критерием для оценки качества икры, так как аномалии описанного типа в икре хорошего качества очень редки.

К стадии вылупления часть уродливо развивающихся зародышей обычно уже погибает и их трудно отличить от погибших неоплодотворенных яиц. В то же время на этих стадиях хорошо выявляются другие уроды: зародыши с водянкой перикарда, дефектами сердца, искривленные зародыши и другие. Менее заметные нарушения строения зародышей на стадии вылупления, четко выявляющиеся лишь в дальнейшем, а также нарушения, обусловленные условиями инкубации, но проявляющиеся только на личиночных стадиях, не могут быть учтены в это время. Казалось бы, что оценка строения и жизнеспособности предличинок в период их выращивания (в особенности при переходе на активное питание) может помочь выявить такие аномалии развития и тем самым может служить дополнительным критерием для суждения об условиях созревания производителей и инкубации икры. Однако в действительности пользоваться этим критерием можно только с большой осторожностью, так как условия, в которых предличинки живут после вылупления, оказывают очень сильное влияние на их рост и развитие (см. 3.7).

5.4. Отход в период инкубации, его размеры и источники

Основным источником отхода икры в период инкубации являются неоплодотворенные яйца (активированные и неактивированные), которые отмирают в то время, когда зародыши гаструлируют. Этот отход характеризует качество икры и спермы, но не зависит от условий инкубации. В отличие от этого гибель развивающихся зародышей в хорошей партии икры свидетельствует о плохих условиях развития. Для того чтобы по размерам отхода судить об условиях инкубации, нужно из общей величины отхода вычесть отход, обусловленный присутствием в данной партии неоплодотворенных яиц (а также процент полиспермных яиц, если их много).

Точно учесть общие размеры отхода за весь период инкубации в производственных условиях обычно очень сложно: дегенерирующие неоплодотворенные яйца, начиная с середины инкубации, поражаются грибком сапролегнией, и их удаляют, так как,

разрастаясь, сапролегния может поражать живых зародышей. Поэтому подсчет процента погибших зародышей в пробе икры, взятой в конце инкубации перед выклевом, дает заниженное представление о размерах отхода. При применении химических способов борьбы с сапролегнией (уничтожении ее путем обработки икры малахитовой зеленью или другими веществами) такие пробы могли бы отражать истинные размеры отхода, однако и в этих случаях развитие сапролегнии обычно не подавляется полностью, и поэтому практикуется отбор зараженных яиц.

Следует учитывать также и другой источник ошибки: при отборе зародышей, пораженных сапролегнией, при помощи сифона всегда вместе с пораженной икрой увлекается из аппарата некоторое не учитываемое число нормальных живых зародышей. При окончательном сопоставлении числа вылупившихся в аппарате предличинок и заложенных в него оплодотворенных яиц эти зародыши попадают в категорию отхода, причем отхода необъяснимого. Как раз в этих случаях возникают предположения о том, что отход обусловлен колебаниями температуры или другими неблагоприятными воздействиями. Поэтому представление о размерах отхода в данной партии икры, наиболее близкое к истинной его величине, дает проба, взятая из инкубационного аппарата перед массовым развитием сапролегнии.

Для анализа источника отхода одной такой пробы недостаточно. С этой целью лучше всего использовать те же пробы, что и для контроля за типичностью развития (см. Приложение 8).

Проба, взятая в конце гаструляции или в начале нейруляции (ст. 18—20), выявляет основной источник отхода — за счет неоплодотворившихся яиц, как неактивированных, так и активированных, дегенеративные изменения которых к этому времени заходят уже далеко. В хорошей икре и при благоприятных условиях развития к концу гаструляции размеры отхода должны быть того же порядка, что и число неоплодотворенных яиц в период дробления (именно поэтому иногда процент оплодотворения определяют не в период дробления, а во время гаструляции, подсчитывая число живых зародышей). Однако следует иметь в виду, что в партиях слабой икры и при плохих условиях инкубации к отмершим неоплодотворенным яйцам прибавляются поврежденные яйца и зародыши, погибающие в начале инкубации.

Если при инкубации хорошей икры процент отхода в конце гаструляции значительно выше процента неоплодотворенных и полиспермных яиц в данной партии, то это свидетельствует о явно неблагоприятных условиях развития.

Вторая проба, взятая на стадиях формирования сердца (ст. 26—27) должна показать, растет ли в процессе инкубации отход за счет гибели оплодотворенных развивающихся яиц. Об этом будет свидетельствовать не только больший процент мертвой икры по сравнению с первой пробой, но также и при-

сутствие поврежденных еще не успевших разложиться зародышей. Гибель их обычно начинается с разрыва стенки желточного мешка, причем из него вылезают белые богатые желтком клетки; голова зародыша и осевые органы туловищного отдела остаются различимыми еще долгое время.

Третья проба, взятая в начале периода вылупления, служит для того, чтобы проверить, происходит ли гибель зародышей во второй половине инкубации. В пробе следует отобрать десятка два-три мертвых икринок и снять с них пинцетами наружные оболочки (последние обычно сильно заплены и потому непрозрачны). Если среди них нет значительного числа погибших зародышей (у которых еще различимы голова, спинной отдел и хвост), то можно считать, что существенного возрастания отхода не происходит.

В хорошей икре и при благоприятных условиях развития в период инкубации погибают лишь единичные уродливые зародыши. В плохих условиях уроды начинают отмирать раньше, а при резком ухудшении условий погибают и нормальные зародыши.

ПРИЛОЖЕНИЯ

1. Экспресс-метод определения степени зрелости гонад у производителей осетровых

(по Б. Н. Казанскому, Ю. А. Феклову, С. Б. Подушке, А. Н. Молодцову, 1978).

Метод основан на том, что при завершении преднерестовой IV стадии зрелости гонад (переходе от незавершенной к завершенной IV стадии) в ооцитах старшей генерации усиливается поляризация, и зародышевый пузырек, смещаясь по направлению к анимальному полюсу, из зоны крупнозернистого желтка переходит в зону с мелкозернистыми желточными включениями. Показано, что только по достижении ооцитами этой стадии они приобретают способность реагировать созреванием на однократную инъекцию суспензии гипофизов. Метод определения степени поляризации ооцитов с целью отбора производителей осетра по щуповым пробам, предложенный В. З. Трусовым (1964б, 1967), усовершенствован Б. Н. Казанским и соавт. (1978).

Для определения степени поляризации ооцитов берут пробы из каудальной части яичника. Щуп вводят под углом в 30°. Извлеченные щупом фолликулы в течение 2 мин кипятят в пробирке с водой и разрезают острым лезвием безопасной бритвы точно по оси, проходящей через анимальный и вегетативный полюсы (по Детлаф и др., 1965). Затем под бинокулярной лупой измеряют расстояния 1) от верхней границы зародышевого пузырька до оболочек ооцита в области анимального полюса (рис. 61, *А*) и 2) от анимального полюса до вегетативного (рис. 61, *В*). Делят величину *А* на величину *В* и получают показатель поляризации ооцита $l=\frac{A}{B}$. Такие измерения надо провести на нескольких ооцитах каждой самки.

Чем меньше значение *l*, тем более поляризован ооцит и тем ближе к завершению IV стадия зрелости гонад. Экспериментально установлено, что нормальная реакция фолликулов осетра на гипофизарную инъекцию наступает в случае, если *l* меньше 1/14, или 0,07. Наибольшая поляризация ооцита обычно характеризуется $l=\frac{1}{30}-\frac{1}{40}$.

Для приблизительной ориентации можно использовать другой критерий — отношение величины *А* к диаметру зародышевого пузырька. Ооциты, в которых *А* равно или меньше 1/2 вертикального диаметра зародышевого пузырька, обычно уже

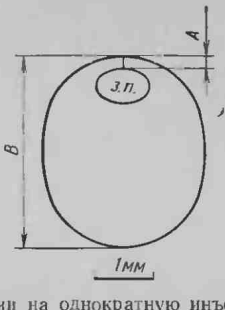


Рис. 61. Схематический рисунок разреза через ооцит из гонады IV стадии зрелости

з.п. — зародышевый пузырек; остальные обозначения — см. в тексте

достаточно подготовлены к реакции на однократную инъекцию гипофиза. Однако, поскольку форма зародышевого пузырька варьирует, этот критерий менее надежен.

Дополнительным критерием для оценки степени поляризации ооцита служит переход всего или почти всего зародышевого пузырька в зону мелкозернистого желтка.

К самкам, у которых *t* меньше указанных значений, авторы данного метода с успехом применяли градуальные инъекции.

2. Использование продолжительности созревания ооцитов осетровых рыб in vitro как критерия для отбора производителей

(Б. Ф. Гончаров)

В опытах на производителях севрюги, отловленных в низовьях Волги, было показано, что ооциты разных самок характеризуются разной продолжительностью созревания in vitro под влиянием прогестерона. Было установлено также, что в тех случаях, когда созревание ооцитов продолжается более 18 τ_0, самка после гипофизарной инъекции обычно дает икру низкого рыбоводного качества. Это наблюдение легло в основу метода прижизненного определения состояния гонад с целью выбраковки негодных для целей рыбоводства производителей (Гончаров, 1976).

Оценку производителей этим методом производят следующим образом.

Заранее готовят маточный спиртовой раствор прогестерона с таким расчетом, чтобы в 0,01 мл его содержалось столько гормона, сколько нужно для того, чтобы в чашке, куда будут помещены фолликулы, создать концентрацию прогестерона 5 мкг/мл. Например, 10 мг прогестерона растворяют в 2 мл 96° этилового спирта; 0,01 мл такого раствора содержит 50 мкг гормона, так что при добавлении в чашку 10 мл раствора Рингера будет получена нужная концентрация 5 мкг/мл. Маточный спиртовой

раствор прогестерона можно хранить при комнатной температуре в течение всего рыбоводного сезона. Надо только следить за тем, чтобы сосуд был хорошо закрыт (удобно для хранения маточного раствора гормона использовать пенициллиновый пузырек с резиновой пробкой).

Нужное количество маточного спиртового раствора прогестерона переносят микропипеткой на дно сухой чашки и дают спирту полностью испариться. Только после этого в чашки добавляют раствор Рингера для холоднокровных, модифицированный для осетровых рыб (см. Приложение 3).

Извлечение фолликулов из тела самки, условия инкубации и способ учета результатов описаны в Приложении 3.

По прохождении 18 τ_0 (см. 2.4) фолликулы фиксируют кипячением, разрезают вдоль анимально-вегетативной оси, регистрируют наличие или отсутствие в ооцитах зародышевого пузырька и определяют процент созревших ооцитов. Самок, у которых к этому сроку созрело 90—100% ооцитов, можно с большими шансами на успех использовать в рыбоводных целях. Благодаря однородности состояния ооцитов каждой самки достаточно брать щупом по 15—20 ооцитов. Срок фиксации, равный 18 τ_0, как уже упоминалось, был определен для севрюги. Для других видов осетровых он требует уточнения.

Следует отметить, что описанный метод отбора производителей не является универсальным, и с его помощью не выявляются те самки, у которых низкое рыбоводное качество половых продуктов определяется дегенеративными изменениями ооцитов. Поэтому эффективность этого метода будет тем выше, чем меньше в данной партии производителей будет самок со скрытыми дегенеративными изменениями ооцитов.

3. Сравнительное количественное определение гонадотропной активности в гипофизах осетровых рыб (по Б. Ф. Гончарову, 1972)

Метод сравнительной количественной оценки содержания гонадотропных гормонов в препаратах гипофизов осетровых рыб основывается на их способности в определенной среде вызывать созревание ооцитов.

Для инкубации фолликулов осетровых рыб применяется модифицированный раствор Рингера для холоднокровных, содержащий NaCl—6,5 г; KCl—250 мг; $CaCl_2$—300 мг и $NaHCO_3$—2 г на 1 л дистиллированной воды (Гончаров, 1978). Желательным, но не обязательным, является добавление антибиотиков: пенициллина—500 000 ед и стрептомицина—0,25 г на 1 л раствора.

Для тестирования ацетонированных гипофизов из них готовят возможно более тонко растертый порошок и возможно более точно взвешивают нужное количество препарата. Раствор Рингера в рассчитанном объеме добавляют одновременно ко

всем тестируемым препаратам. Суспензию порошка ацетонированных гипофизов исходной концентрации оставляют при комнатной температуре (20—22°) на 1 ч для экстракции гонадотропинов. После этого готовят последовательные разведения исходной суспензии с таким расчетом, чтобы они охватывали весь ряд концентраций, при которых созревает от 0 до 100% ооцитов.

Извлекать фолликулы из яичников осетровых рыб удобно металлическим щупом через прокол в теле самки. При этом фолликулы отделяются друг от друга. Для вымывания фолликулов из углубления щупа его опускают в широкую пробирку, заполненную раствором Рингера, и производят щупом кругообразные движения. После того как собрано нужное число фолликулов, их промывают несколькими порциями раствора Рингера до тех пор, пока он не станет совершенно прозрачным. Фолликулы переносят из пробирки в чашки с тестируемыми растворами при помощи стеклянной пипетки с резиновой грушей. Диаметр пипетки не должен намного превышать диаметр фолликулов. При этом условии фолликулы располагаются в пипетке в один ряд и их можно быстро пересчитать. В одинаковые объемы тестируемых растворов надо помещать равное число фолликулов (не более пяти-шести на 1 мл раствора). Вносить их в чашки следует с минимальным количеством раствора Рингера, ни в коем случае не прикасаясь пипеткой к поверхности раствора, содержащего гормональный препарат. Извлеченные из тела самки фолликулы со временем теряют чувствительность к гонадотропным гормонам, поэтому надо по возможности быстрее помещать их в тестируемые растворы.

При внесении фолликулов надо следить за тем, чтобы они были равномерно распределены по дну чашки и полностью погружены в раствор. На протяжении всего периода инкубации фолликулов температура растворов, в которых они находятся, не должна выходить за границы нерестовых температур. Через 24—36 ч после помещения фолликулов в тестируемые растворы их фиксируют кипячением. Затем под бинокулярной лупой их разрезают острым лезвием безопасной бритвы вдоль анимально-вегетативной оси, удерживая в поле зрения пинцетом, и регистрируют наличие или отсутствие в ооцитах зародышевого пузырька. Если на разрезе зародышевый пузырек не виден, то следует разрезать половинки ооцита, чтобы быть уверенным, что он не остался в стороне от плоскости разреза. В каждой пробе подсчитывается процент созревших ооцитов, то есть ооцитов, в которых произошло растворение зародышевого пузырька.

Для оценки достоверности различий в результатах, полученных для разных растворов, необходимо провести статистическую обработку данных. Рекомендуется использовать метод пробит-анализа (Беленький, 1963). При этом определяют эффективную дозу, вызывающую созревание 50% ооцитов (ED_{50}), и довери-

тельные интервалы для выбранного уровня достоверности. Отношение ED_{50} тестируемых препаратов характеризует относительное содержание в них гонадотропной активности.

Поскольку зависимость между величиной дозы гонадотропина и его действием на созревание ооцитов осетровых рыб в растворе обычно выражается довольно крутой кривой, то при использовании двукратных разведений удается получать две или даже одну значимую точку (процент созревших ооцитов, отличный от 0 и 100). Поэтому для повышения точности определения желательно использовать концентрации препарата, различающиеся менее чем в два раза. Ясно также, что точность тестирования будет тем выше, чем больше будет взято фолликулов для определения эффективности каждой концентрации препарата.

Описанный выше метод предназначается для сравнительной количественной оценки содержания гонадотропной активности в гипофизах осетровых рыб. Невозможность выражения активности в стандартных единицах связана с тем, что фолликулы разных самок различаются по чувствительности к гонадотропинам. Можно, однако, получать сопоставимые данные в опытах на фолликулах разных самок, если в течение одного экспериментального сезона использовать в качестве «стандарта» препарат, который будет храниться в максимально щадящих условиях — в герметически закрытой посуде в холодильнике.

Способность гонадотропина осетровых рыб вызывать созревание ооцитов амфибий (лягушек и жаб) дает возможность использовать и эти виды в качестве тест-объектов для проведения опытов по сравнительному тестированию.

4. Использование трийодтиронина для повышения эффективности гипофизарных инъекций

(по Т. А. Детлаф, С. И. Давыдовой, 1979)

Показано, что сколько-нибудь длительное выдерживание самок севрюги в садках при нерестовых температурах, так же как и резкое переохлаждение, подавляет их способность реагировать на инъекцию суспензии гипофизов созреванием ооцитов; это происходит вследствие изменения реактивности клеток фолликулярного эпителия к действию гонадотропных гормонов, хотя сами ооциты еще способны созревать под влиянием прогестерона. Инъекция трийодтиронина самкам севрюги, находящимся в таком состоянии, может восстановить реактивность клеток фолликулярного эпителия и тем самым позволяет в некоторых случаях получить от этих самок хорошую, пригодную для рыбоводства икру. Такая ситуация может наблюдаться на рыбоводных заводах в случаях, когда рыб, способных отвечать на действие гонадотропных гормонов, почему-либо нельзя инъецировать в первые сутки после отлова, или когда их предстоит транспортировать на значительное расстояние от тони на рыбоводный завод. Трийодтиронин может быть рекомендован также для испы-

тания в цехах Б. Н. Казанского при переводе производителей, после длительного их выдерживания при 4°, в нерестовые температуры. По инструкции этот перевод занимает около 10 дней. Можно ожидать, что введение охлажденным рыбам трийодтиронина позволит значительно сократить это время.

Для указанных целей можно использовать аптечный препарат трийодтиронина (лучше по 50 мг в одной таблетке). Таблетку следует растолочь в ступке, к требуемой дозе прибавить раствор Рингера с антибиотиками и инъецировать его внутримышечно. В наших опытах положительный результат был получен при введении переохлажденным самкам по 600—800 мг трийодтиронина на протяжении суток в три или четыре приема (по 200 мг в каждой инъекции) и после этого инъекции суспензии гипофизов. На самках, выдержанных при нерестовых температурах, хороший результат был получен при введении им по 200—300 мг трийодтиронина в сутки в течение двух — четырех суток их выдерживания. Однократная инъекция 300 мг трийодтиронина показана также в случае, если производители, после их доставки на завод, находятся в плохом состоянии — малоподвижны или перевертываются брюхом вверх.

Следует подчеркнуть, что инъекция трийодтиронина может восстановить воспроизводительную способность самок только в том случае, если реакция фолликулярных клеток на действие гонадотропных гормонов подавлена обратимо, а ооциты еще не повреждены. При более продолжительном или более интенсивном действии неблагоприятных условий наступают необратимые изменения, и в этих случаях инъекция трийодтиронина уже неэффективна.

5. Относительная характеристика продолжительности развития

В настоящей книге мы неоднократно используем относительную характеристику продолжительности разных периодов развития, так как она позволяет без дополнительных наблюдений рассчитать продолжительность этих периодов при разных температурах. Продолжительность периодов от начала действия гормонов до определенных стадий созревания, от осеменения до наступления последовательных стадий развития зародышей и от массового вылупления до разных стадий предличиночного развития в книге указана не только в единицах астрономического времени (в сутках, часах и минутах) при определенной температуре, но и в числе τ_0 (τ_0 равно продолжительности одного клеточного цикла в период синхронных делений дробления — см. 2.4). При определении продолжительности созревания в качестве меры времени была использована также продолжительность периода зародышевого развития от осеменения до начала вылупления (τ_{VII}, см. Приложение 8). Поскольку показано (Детлаф, Детлаф, 1960; Детлаф, 1978; Игнатьева, 1979), что в зоне среднене-

рестовых температур продолжительность разных периодов развития изменяется пропорционально, то можно, зная, скольким τ_0 равна продолжительность интересующего нас периода при одной температуре, рассчитать его продолжительность при другой. Для этого надо по кривой на рис. 26 найти величину τ_0 при интересующей нас температуре и умножить ее на число τ_0, соответствующее продолжительности данного периода.

Пример расчета: стадия 13 у зародышей осетра наступает через 19,5 τ_0 после осеменения; при температуре 18° это время равно 16 ч 15 м. Спрашивается, сколько времени пройдет от осеменения до данной стадии при температуре 12°? Чтобы получить ответ на этот вопрос нужно по кривой зависимости величины τ_0 от температуры у осетра (рис. 26, *А*) найти величину τ_0 при 12° — из точки на оси абсцисс, соответствующей 12°, провести перпендикуляр до пересечения его с кривой и из точки пересечения опустить перпендикуляр на ось ординат; получим, что величина τ_0 для осетра при 12° равна 85 мин. Умножив 85 на 19,5, узнаем, что продолжительность этого периода при 12° будет равна 27 ч 37 м.

6. Определение времени инъекции суспензии гипофизов и просмотра самок после гипофизарной инъекции для получения от них икры в оптимальные сроки при разных температурах

Определение времени инъекции суспензии гипофизов самкам белуги, осетра и севрюги для получения икры в начале рабочего дня

(по Т. А. Детлаф, С. Г. Васецкому, С. И. Давыдовой, 1965)

1. Определите среднюю температуру за сутки до дня инъекции.

2. На горизонтальной оси графика созревания яиц интересующего Вас вида (рис. 62, *А* — *В*) найдите точку, соответствующую этой температуре и восстановите из нее перпендикуляр до пересечения с кривой *I*. Из места их пересечения опустите перпендикуляр на вертикальную ось и определите на ней число часов, которое пройдет при данной температуре от инъекции до созревания первых самок.

3. Отнимите полученное число часов от времени начала рабочего дня. Найденная величина — это то время, когда надо инъецировать самок.

Определение времени просмотра самок и взятия икры

1. Определите среднюю температуру за период созревания, так как эта температура может отличаться от средней температуры до инъекции. Для этого в 19 ч накануне дня получения

икры и в 7 ч утра в день получения икры рассчитайте среднюю температуру, начиная с момента инъекции.

2. Найдите на горизонтальной оси точку, соответствующую средней температуре за период созревания, и восстановите из нее перпендикуляр до пересечения с кривыми.

3. Точка пересечения перпендикуляра с кривой *I* покажет, через сколько часов созревают первые самки. Найденное число часов прибавьте ко времени инъекции и получите время, когда надо начинать просматривать самок.

4. Точка пересечения с кривой *II* позволяет определить время, после которого самок, не обнаруживающих признаков созревания, можно сдавать.

5. Для определения момента вскрытия самок в пределах времени между кривыми *I* и *II* надо пользоваться принятыми в рыбоводстве признаками созревания: мягкое брюхо, икра бьет струей, при подъеме самки брюхо сильно западает.

Использование приводимых кривых сокращает число необходимых просмотров самок (раньше сроков, соответствующих кривой *I*, их можно не смотреть) и помогает более точно определить момент своевременного взятия икры и тем самым сокращает производственные потери икры вследствие ее недозревания и перезревания.

Пример расчета срока созревания и времени просмотра самок

Самки осетра были инъецированы 5 мая в 8 ч утра при температуре 14,3°. По рис. 62, *А* надо пока приблизительно определить время, в течение которого при этой температуре созревают первые самки. Для этого найдем на горизонтальной оси точку, соответствующую 14.3°, и восстановим из нее перпендикуляр до пересечения с нижней кривой (*I*). Точка пересечения соответствует 26 ч на вертикальной оси. Это значит, что если бы температура после инъекции была все время 14,3°, то надо было бы начинать смотреть самок через 26 ч после инъекции. Однако обычно температура меняется. Если после инъекции температура будет падать, то это время увеличится, если она будет подниматься, время сократится. Поэтому через 20—22 ч после инъекции надо рассчитать среднюю температуру за период созревания и уточнить по графику время просмотра самок.

Определить среднюю температуру за этот период, учитывая, что на рыбоводных заводах измеряют ее в 7, 13 и 19 ч, можно при помощи вычисления ее среднего арифметического значения, но для этого нужно выровнять протяженность интервалов измерений. Это следует сделать следующим образом: между измерениями в 19 ч и 7 ч утра следующего дня надо ввести среднюю точку (x), соответствующую 1 ч. Чтобы получить температуру

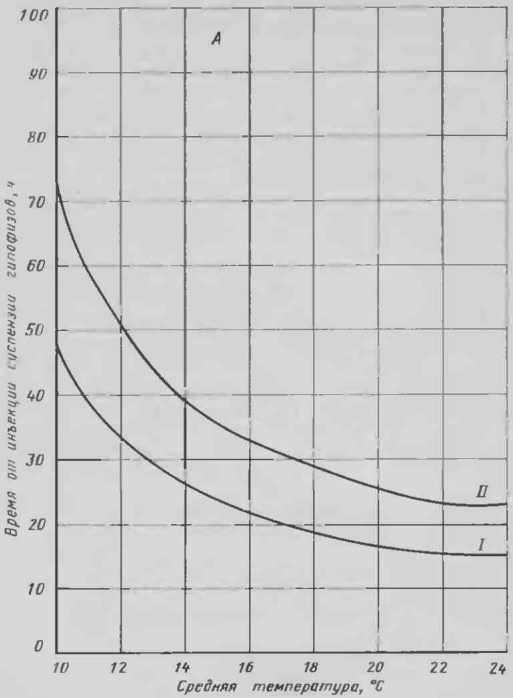
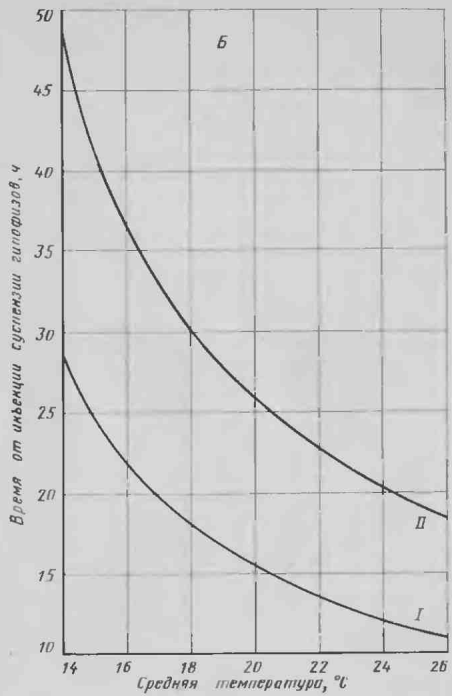


Рис. 62. Зависимость продолжительности созревания самок осетра (*А*), севрюги (*Б*) и белуги (*В*) от температуры (*В* — Игумнова, 1974)

По оси абсцисс отложены средние температуры за период созревания, по оси ординат время от момента инъекции гипофизов до созревания (в часах). Кривая *I* — время, к которому созревают первые самки; кривая *II* — время, после которого от самок, не обнаруживших признаков созревания, получение пригодной для рыбоводства икры уже маловероятно

в это время, надо сложить температуру в 19 и в 7 и разделить ее пополам. Кроме того, надо сложить температуру крайних сроков (самого первого и самого последнего дня данного периода измерений), разделить ее пополам и полученную величину поставить вместо температуры последнего срока, а первую не считать. Затем нужно просуммировать температуры и сумму разделить на число наблюдений.



Расчет можно записать следующим образом:

Дата	Время, ч	t, °С	Дата	Время, ч	t, °С	Дата	Время, ч	t, °С
5/V	7	14,3 (не складывать!)	6/V	7	14,6	7/V	7	15,4
	13	14,5		13	14,8		13	16,0
	19	15,6		19	16,0		19	(16.3) заменить на
	x	15,1		x	15,7			$\frac{14,3+16,3}{2}=15,3$

153,0:10=15,3

Средняя температура за рассматриваемый период равна 15,3°.

В случае если измерения температуры проводились через разные интервалы времени, этот метод нельзя использовать, особенно если температуры сильно различаются. Для того что-

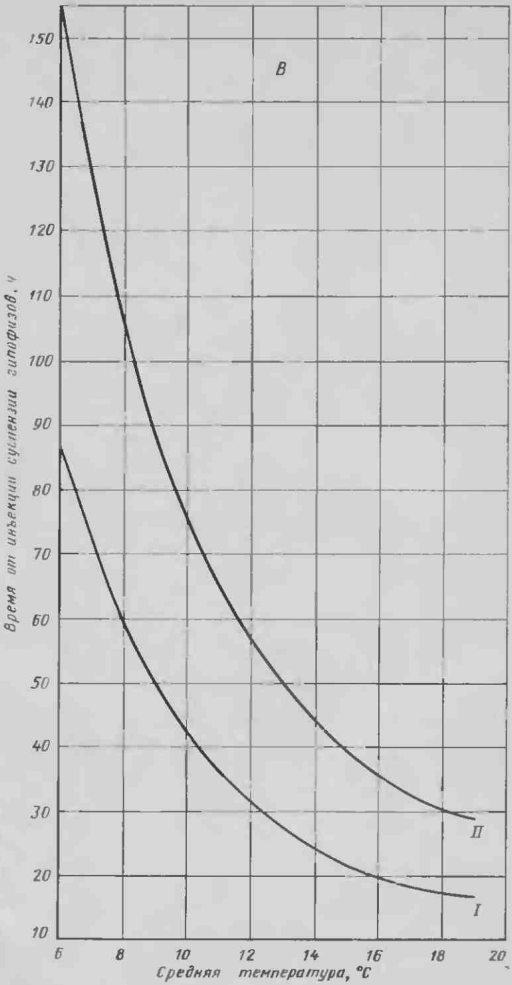


Рис. 62. (окончание)

бы определить среднюю температуру в этих условиях, надо вычислить сумму градусочасов и разделить ее на сумму часов. Схема расчета:

Дата	Время, ч	t, °С	Произведение средней за данный промежуток времени температуры на число часов между измерениями (градусочасы)
7/V	9	14,3	
	12	15,5	14,9×3=44,7
	20	15,7	15,6×8=124,8
8/V	7	14,3	15,0×11=165,0
			Всего 22 ч=334,5 градусочасов

Средняя температура будет равна 334,5 : 22=15,2°.

Предположим, что средняя температура за время, прошедшее после инъекции, равна 15,2°. Теперь на графике (рис. 62. *А*) найдем точки пересечения перпендикуляра, восстановленного из точки на горизонтальной оси, соответствующей 15,2°, с кривыми *I* и *II*. Точка пересечения с кривой *I* соответствует 24 ч, а с кривой *II* — 35 ч. Это значит, что самок надо начинать смотреть через 24 ч, а самок, не обнаруживающих признаков созревания к 35 ч, можно сдавать.

7. Техника осеменения икры осетровых рыб (по А. С. Гинзбург, 1963)

1. Для проведения осеменения нужны сухие тазы для икры, сухие сосуды для спермы (алюминиевые или, лучше, эмалированные ковши), эмалированное ведро, мерный цилиндр на 100 мл, микроскоп, несколько предметных стекол, стеклянная палочка и пипетка.

2. Икру собрать в сухие тазы, от каждой самки отдельно. Смешивать икру от разных самок нежелательно, так как качество икры не всегда можно определить на глаз, и хорошая икра может оказаться смешанной с плохой, дающей низкий процент оплодотворения; при этом ухудшаются условия инкубации хорошей икры и будет усложнен уход за икрой.

Икру следует поместить в прохладное место и оберегать от солнечного света. Чтобы обеспечить хорошие результаты осеменения, его надо проводить без длительной задержки, желательно не позднее чем через 10—20 мин после получения икры.

3. Сперму собрать в сухие сосуды, желательно от каждого самца отдельно. Для осеменения использовать сперму молочно-белого или желтоватого цвета.

В условиях дефицита самцов, когда для осеменения данной партии икры может быть использована сперма только одного или двух из них, проверка качества спермы под микроскопом совершенно необходима, так как даже хорошая на вид сперма иногда оказывается неактивной. Если икру осеменяют смесью густой спермы от трех — пяти самцов, то проверять ее качество под микроскопом необязательно.

При остром дефиците самцов, в виде исключения, допустимо хранение спермы на льду. При получении спермы с целью хранения особенно важно исключить попадание в нее воды. Сперму наливают в чистые сухие стеклянные сосуды — широкие пробирки или баночки (от каждого самца в отдельный сосуд), герметически закупоривают и ставят на лед. Сперма хорошего качества в течение двух-трех суток, как правило, остается пригодной для осеменения. Поскольку при хранении спермы ее качество постепенно снижается, перед использованием необходимо проверить под микроскопом способность сперматозоидов к активации при добавлении воды.

Проверка качества спермы. Сухой стеклянной палочкой взять маленькую каплю спермы, нанести ее на предметное стекло и поместить под микроскоп. Закрыть ирис-диафрагму конденсора таким образом, чтобы сперматозоиды были отчетливо видны. Прибавить к сперме пипеткой каплю воды, размешать палочкой и тут же проводить наблюдение. При хорошем качестве спермы все или почти все сперматозоиды приобретают в воде энергичное поступательное движение.

4. Взять смесь спермы трех — пяти самцов из расчета 10 мл спермы на 1 кг икры и развести ее в 200 раз водой. Практически, для осеменения любого количества икры, не превышающего 4 кг, можно брать 40 мл «сухой» спермы на ведро воды.

При недостаточно высоком качестве спермы (когда при разбавлении ее водой значительная часть сперматозоидов остается неподвижной) надо брать 100 мл «сухой» спермы на ведро воды. В тех случаях, когда в распоряжении рыбовода есть только совсем жидкая водянистая сперма, нужно взять максимальное ее количество и развести сперму в таком объеме воды, чтобы она покрыла икру.

Осеменение следует проводить следующим образом: из таза с икрой слить избыток полостной жидкости. Отмерив мерным цилиндром нужное количество спермы, вылить ее в ведро с водой, быстро размешать и тут же прилить к икре. Икру тщательно перемешивать с разведенной спермой в течение 3—5 мин, после чего воду со спермой слить и приступить к обесклеиванию икры.

8. Пробы для определения процента оплодотворения, размеров отхода и типичности развития

Определение процента оплодотворения

Чтобы определить процент оплодотворения, лучше всего брать пробу на стадии второго деления дробления (4 бластомера, ст. 7, см. рис. 63). Время взятия пробы можно определить по кривым на рис. 64, выражающим зависимость времени наступления второго и третьего делений дробления в яйцах черноморско-азовского осетра (*А*), севрюги (*Б*) и белуги (*В*) от температуры.

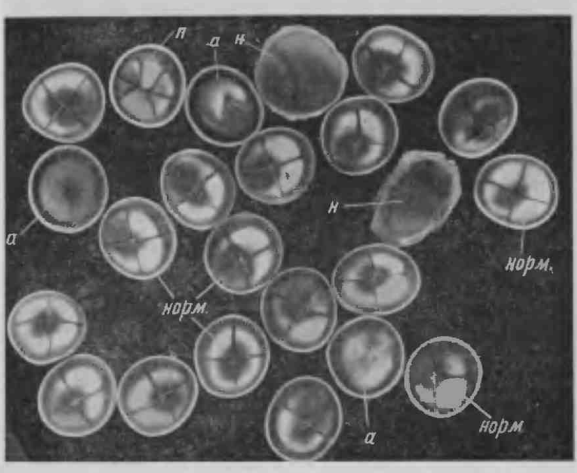


Рис. 63. Проба икры на стадии второго деления (Гинзбург, Детлаф, 1955)

а — активированное яйцо; *н* — неактивированное яйцо; *норм.* — нормальное яйцо; *п* — полиспермное яйцо (с числом бластомеров, превышающим нормальное для данной стадии)

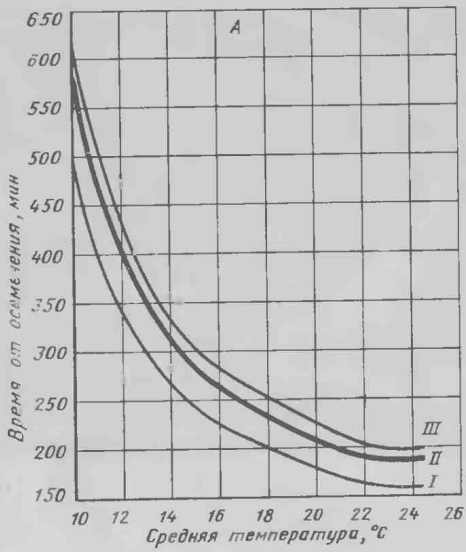
1. Определите среднюю температуру за период времени, прошедший с момента осеменения икры.

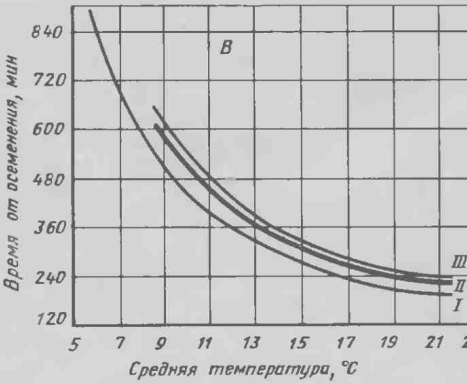
2. Найдите на горизонтальной оси графика (рис. 64) точку, соответствующую этой температуре, и восстановите из нее перпендикуляр до пересечения с кривыми. Брать пробу следует в интервале времени, ограниченном *I* и *III* кривыми, ближе к кривой *II*, т. е. на стадии завершенного второго деления.

При инкубации обесклеенной икры, прежде чем брать пробу, тщательно перемешайте икру в аппарате и возьмите из него 200—300 икринок.

3. Следует сначала разобрать пробу, разделив дробящиеся и недробящиеся яйца, затем пересчитать их и вычислить процент оплодотворения, который совпадает с процентом дробящихся яиц. Активированные неоплодотворенные яйца начинают дробиться с опозданием (см. 2.4) и в это время, как правило, еще не имеют борозд на своей поверхности.

4. Иногда возникает необходимость в определении процента полиспермных яиц, которые развиваются уродливо (см. 2.4) и являются одним из источников отхода в период инкубации. В этом случае пробу икры фиксируют в растворе формалина (одна часть 40%-ного формальдегида на девять частей воды).


A
650
600
550
500
450
400
350
300
250
200
150
Время от осеменения, мин
10 12 14 16 18 20 22 24 26
Средняя температура, °С
III
II
I


B
840
720
600
480
360
240
120
Время от осеменения, мин
5 7 9 11 13 15 17 19 21 23
Средняя температура, °С
III
II
I

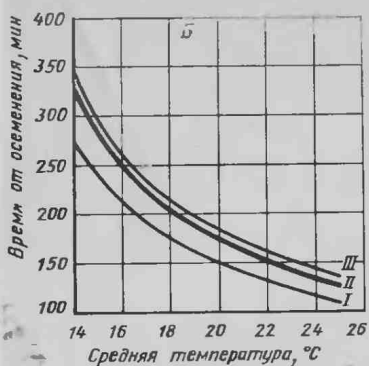


Рис. 64. Время взятия проб для определения процента оплодотворения яиц осетра (*А*), севрюги (*Б*) и белуги (*В*) в зависимости от температуры инкубации (*А*, *Б* — Детлаф, 1965а, *В* — Игумнова, 1975б)

Кривые показывают время от осеменения до появления борозд второго (*I*) и третьего (*III*) делений дробления. *II* — лучшее время для взятия пробы

В интервале времени, ограниченном *I* и *III* кривыми на рис. 64, нормальные моноспермные яйца имеют 4 бластомера, а полиспермные — 6 и больше бластомеров (см. рис. 29, *а'* — *д'*). При правильной биотехнике осеменения в хорошей икре бывает обычно не более 4—6% полиспермных яиц.

Определение размеров отхода и числа уродливо развивающихся зародышей

Рекомендуется брать несколько проб: 1) на стадиях конца гаструляции и начала нейруляции (ст. 18—19, рис. 33 и 35), 2) в период закладки сердца (ст. 26—27, рис. 38) и 3) перед началом вылупления (ст. 35, рис. 43).

Время взятия этих проб можно определить по кривым на рис. 65 (для проб 1 и 2-й — по *II* и *III* кривым, чуть выше их, а для 3-й — по *IV* кривой). Перед тем как брать пробы, икру нужно тщательно перемешать в аппаратах, так как погибшая икра обычно отмешивается. В пробах должно быть не меньше 200—300 икринок.

Проба 1 (ст. 18—19). К концу гаструляции погибают все неоплодотворившиеся яйца, а типично развивающиеся зародыши совсем не имеют желточных пробок или эти пробки очень маленькие.

Чтобы разобрать пробу, надо прежде всего отделить погибшие, обычно мраморного вида яйца и определить процент их от общего числа икринок в пробе (полученная цифра характеризует размер отхода за счет главным образом неоплодотворившихся яиц).

Затем среди развивающихся зародышей следует отделить уродливых зародышей с большой желточной пробкой неправиль-

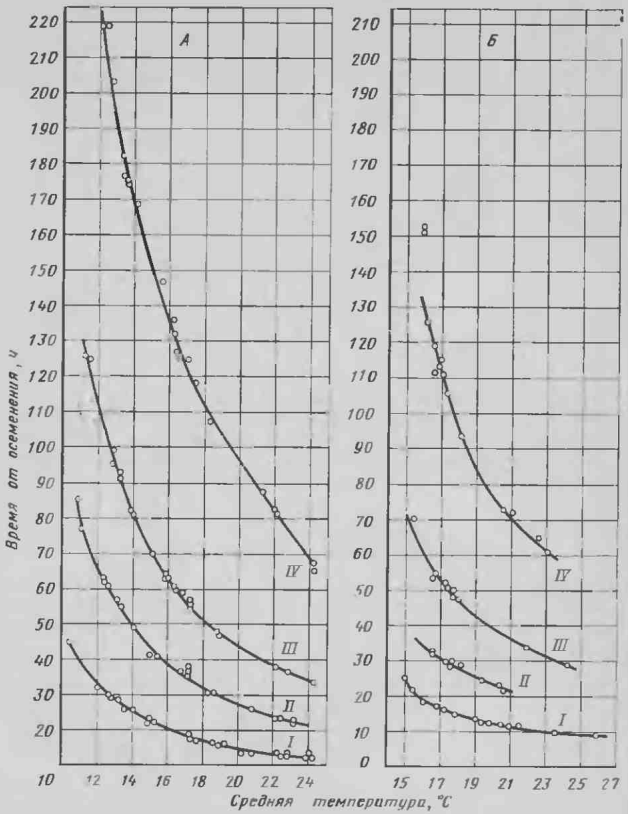


Рис. 65. Продолжительность зародышевого развития черноморско-азовского осетра (*А*), севрюги (*Б*) и белуги (*В*) и время взятия проб для определения типичности развития в зависимости от температуры инкубации (*А*, *Б* — Детлаф, 1965б, *В* — Игумнова, 1975б)

Время от осеменения до начала гаструляции (*ст. 13*) — *I*, конца гаструляции (*ст. 18*) — *II*, стадии слияния боковых пластинок перед образованием зачатка сердца (*ст. 26*) — *III* и стадии вылупления единичных предличинок (*ст. 35*) — *IV*

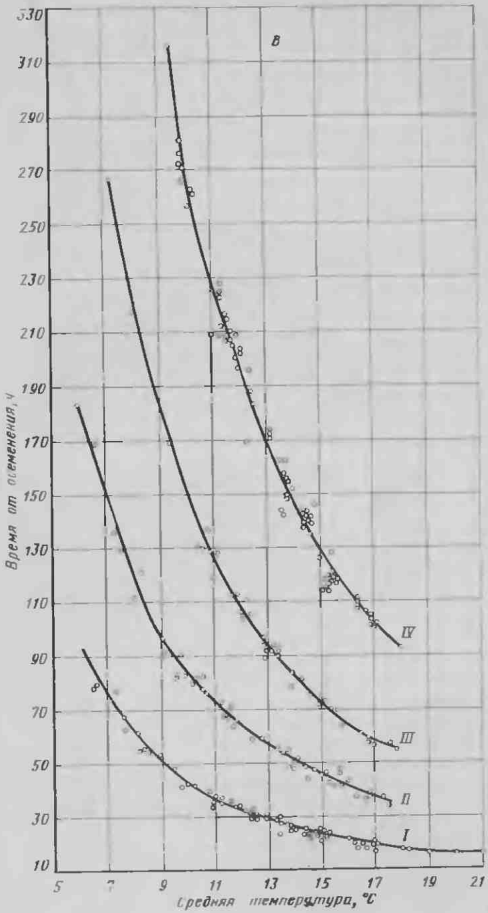


Рис. 65. (окончание)

ной формы. Число их зависит от качества икры и условий осеменения, но не от условий инкубации.

В остальной части пробы надо посмотреть, насколько сходно и типично строение разных зародышей. Если в пробе одновременно встречаются зародыши с желточными пробками разного размера, и нейруляция начинается до полного втягивания желточной пробки внутрь зародыша, то это свидетельствует о недостаточно благоприятных условиях развития (перегрузке аппарата икрой, плохой проточности, неблагоприятной температуре). При улучшении условий такие уклонения могут выровняться.

Проба 2 (ст. 26—27). Если до наступления этих стадий в аппаратах не выбирали сапролегнию (обычно этого не делают), то в пробе можно определить процент отхода. Для этого нужно отделить дегенерирующие яйца и погибших зародышей. Особое внимание следует обратить на последних (у них часто различимы голова и осевые структуры туловищного отдела среди светлых, богатых желтком клеток, образующих рыхлую массу). При хороших условиях инкубации обычно процент отхода во второй пробе равен или лишь немного выше, чем в первой.

У живых зародышей на этих стадиях легко определить нарушения в развитии головы (укорочение, недоразвитие и полное отсутствие передних отделов тела). Число зародышей с аномалиями такого типа характеризует не условия инкубации, а качество икры.

Проба 3 (ст. 35). Для учета числа зародышей с резкими аномалиями строения в конце периода инкубации следует, после тщательного перемешивания икры в аппарате, взять 300—500 зародышей и поместить их в кристаллизатор со свежей водой. В этих условиях вылупление длится, как правило, не менее суток, поэтому нужно сменять воду каждые несколько часов (предварительно отсаживая вылупившихся предличинок). Необходимо избегать перегрева воды, так как в этом случае могут возникнуть параличи и зародыши будут искривленными. Когда бо́льшая часть предличинок вылупится, их нужно отсадить и исследовать оставшуюся в кристаллизаторе икру. Среди нее всегда есть отмершие неоплодотворенные яйца, могут встречаться погибшие зародыши (обычно резко уродливого строения), а также живые зародыши, оставшиеся еще в оболочках. Если вылупление не закончилось, то часть из последних может иметь нормальное строение. Со всех невылупившихся зародышей надо снять оболочки при помощи остро отточенных пинцетов и внимательно их рассмотреть.

Сосчитав общее число живых предличинок и зародышей, оставшихся в оболочках, следует вычислить, какой процент от них составляют уроды. При хорошем исходном количестве икры и благоприятных условиях инкубации уродов бывает очень мало.

9. Определение продолжительности инкубации зародышей осетра, севрюги и белуги при разных температурах и оценка условий инкубации по скорости развития

1. Определите среднюю температуру за период инкубации.

2. Найдите на графике (рис. 65) на горизонтальной оси точку, соответствующую средней температуре за период инкубации, и восстановите из нее перпендикуляр до пересечения с кривой *IV*; из точки их пересечения опустите перпендикуляр на вертикальную ось и определите по ней число часов, которое пройдет при данной средней температуре от осеменения до начала вылупления единичных зародышей.

3. К полученной величине прибавьте время, равное 15—25% от найденного, и получите время от осеменения до конца массового вылупления. Продолжительность периода вылупления варьирует в разных партиях икры и не может быть точно предсказана. Она зависит не только от температуры, но и от качества икры, загрузки аппаратов и, особенно, от скорости течения и перемешивания икры в период, непосредственно предшествующий вылуплению.

Полученные данные позволяют прогнозировать время вылупления в партиях икры, развивающихся при разных температурах, и определить пропускную способность инкубатора, а также время перевода предличинок в выростные сооружения.

4. Загрузка аппаратов слишком большим количеством икры и недостаточный обмен воды создают дефицит кислорода; в результате зародыши развиваются медленнее, чем при нормальном режиме инкубации. Сравнение продолжительности развития (в данной партии икры) с нормальной продолжительностью развития при той же температуре, представленной на рис. 65, даст материал для оценки условий инкубации.

ЛИТЕРАТУРА

Алпатов В. В., Строганов Н. С. Новая единица измерения активности гипофиза у рыб.— Докл. АН СССР, 1950, **74**, № 2, с. 405—407.

Аляевдина Л. А. Состояние и распределение нерестилищ осетра и севрюги на участке р. Волги Саратов — Камышин.— Тр. Сарат. отд-ния Касп. фил. ВНИРО, 1951а, **1**, с. 14—32.

Аляевдина Л. А. К биологии и систематике осетровых рыб на ранних стадиях развития.— Тр. Сарат. отд-ния Касп. фил. ВНИРО, 1951б, **1**, с. 33—73.

Аляевдина Л. А. Об экологии размножения осетра р. Волги.— Тр. Сарат. отд-ния Касп. фил. ВНИРО, 1953, **2**, с. 3—27.

Андреев А. А., Колупаев Б. И., Карпович Т. А. Влияние фенола на напряжение кислорода в мышечной ткани сибирской плотвы Rutilus rutilus lacustris (Pallas).— Вопр. ихтиол., 1979, **19**, вып. 3, с. 564—565.

Арнольд И. Н. Опыты Казанского отдела Императорского российского общества рыбоводства и рыболовства по искусственному оплодотворению икры и выводу мальков стерляди в 1911—1914 гг.— Вести. рыбопром-сти, 1915, **30**, № 1, с. 2—19; № 2, с. 62—94.

Артюхин Е. Н. Персидский осетр в реках Северного Каспия и перспективы его использования в осетровом хозяйстве.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 105—115.

Афонич Р. В., Гордиенко О. Л., Солдатова Е. В. Рыбоводная оценка производителей осетра разного веса и возраста по икре, личинкам и ранней молоди.— Тр. ВНИРО, 1971, **81**, с. 92—111.

Бабаскин А. В. Влияние концентрации водородных ионов на выживаемость икры и мальков Acipenser ruthenus L.— Учен. зап. Казан. ун-та, 1930, **90**, кн. 3/4, с. 497—543.

Бабурина Е. А. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М.: Наука, 1972, 146 с.

Бабушкин Н. Я. Плодовитость каспийской белуги.—Зоол. журн., 1947, **26**, вып. 4, с. 339—345.

Баденко Л. В. Использование морфофизиологических показателей при отборе производителей донской севрюги для рыбоводных целей.— Тр. ЦНИОРХ, 1967, **1**, с. 222—228.

Баденко Л. В., Голованенко Л. Ф., Груданова С. Д. О влиянии физиологического состояния самок севрюги на качество икры и потомство.— Тр. ЦНИОРХ, 1972, **4**, с. 191—199.

Баденко Л. В., Голованенко Л. Ф., Федорова Л. С., Мелешко А. А., Андросюк Л. Я., Груданова С. Д. Временная инструкция по отбору производителей и половых продуктов донских осетровых рыб для заводского разведения. М: Главрыбвод М-ва рыб. хоз-ва СССР, АзНИИРХ, 1971.

Баденко Л. В., Корниенко Г. Г., Гащенко Л. А., Щигельская В. П. Состояние гонад кубанской севрюги Acipenser stellatus Pallas под плотиной Федоровского гидроузла и ее использование в рыбоводстве.— Вопр. ихтиол., 1976, **16**, вып. 4, с. 644—653.

Балабай П. П. Внвчения работи дишиого аппарату Acipenseridae.— Тр. Ін. зоол. та біол. АН УССР. Збірн. праць з морфології тварин, 1939, № 5, с. 111—145.

Баранникова И. А. Завершение процесса перехода в нерестное состояние самок и самцов озимого осетра осеннего хода после выключения речного периода нерестной миграции.— Докл. АН СССР, 1954, **99**, № 4, с. 641—644.

Баранникова И. А. Биологическая дифференциация стада волго-каспийского осетра (в связи с задачами промышленного осетроводства в дельте Волги).— Учен. зап. ЛГУ.

Сер. биол. наук, 1957, № 228, вып. 44, с. 54—71.
Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения проходных рыб: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, Л.: ЛГУ им. А. А. Жданова, 1968.
Баранникова И. А. Новые данные о реакции популяции осетровых на нарушение условий миграции и размножения.— Тр. ЦНИОРХ, 1970, 2, с. 12—19.
Баранникова И. А. Пути развития и функциональные основы внутрипопуляционной дифференциации у осетровых.— В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М.: Пищевая пром-сть, 1972а, с. 167—179.
Баранникова И. А. Функциональные основы миграции осетровых.— В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М.: Пищевая пром-сть, 1972б, с. 180—204.
Баранникова И. А. Функциональные основы миграции рыб. Л.: Наука, 1975, 210 с.
Баранникова И. А. Гистофизиологические основы применения повторных и однократных гипофизарных инъекций в осетроводстве.— Тр. ВНИРО, 1978, 130, с. 85—92.
Баранникова И. А. Состояние и основные задачи осетроводства в современный период.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 49—58.
Баранникова И. А., Бердичевский Л. С., Соколов Л. И. Научные основы осетрового хозяйства и направления его дальнейшего развития в водоемах СССР.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 5—22.
Баранникова И. А., Боев А. А. Методические указания по применению метода гипофизарных инъекций в рыбоводстве. М.: Главрыбвод М-ва рыб. хоз-ва СССР, 1977.
Баранникова И. А., Боев А. А., Зенкевич Г. А., Лаце З. М., Солтицкая Л. П. Результаты использования очищенного гонадотропина осетровых по сравнению с другими гипофизарными препаратами для стимуляции созревания самок осетра (Acipenser güldenstädti Brandt)— Вопр. ихтиол., 1981 (в печати).
Баранникова И. А., Буренин О. К. Опыт применения дробных гипофизарных инъекций при разведении кубанской севрюги.— В кн.: Материалы Объедин. науч. сессии ЦНИОРХ и АзНИИРХ. Астрахань, 1971, с. 9—11.
Беленький М. Л. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л.: Медгиз, 1963, 152 с.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1948, т. 1, 466 с.
Бердичевский Л. С., Соколов Л. И., Малютин В. С., Смольянов И. И. Сибирский осетр р. Лены как ценнейший объект товарного осетроводства и акклиматизации во внутренних водоемах СССР.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 74—81.
Богданова Л. С. Сравнительная характеристика процесса перехода на активное питание у личинок разных видов и экологических форм осетра.— Тр. ЦНИОРХ, 1967, 1, с. 196—201.
Богданова Л. С. Способность личинок русского и сибирского осетров к длительному голоданию.— В кн.: Материалы науч. сессии ЦНИОРХ, посвящ. 100-летию осетроводства. Астрахань, 1969, с. 24—26.
Богданова Л. С. Экологическая пластичность личинок и молоди осетровых.— В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М.: Пищевая пром-сть, 1972а, с. 244—250.
Богданова Л. С. Сравнение перехода на активное питание личинок русского и сибирского осетров при разной температуре.— Тр. ЦНИОРХ, 1972б, 4, с. 217—223.
Богоявленская М. П., Вельтищева И. Ф., Карзинкин Г. С. Особенности обмена веществ и включения C^{14} в органические соединения у осетровых, выращиваемых из крупной и мелкой икры.— Вопр. ихтиол., 1972, 12, вып. 1, с. 150—154.
Боев А. А., Артюхин Е. Н. Нахождение оптимальных доз тестированного препарата ацетонированных гипофизов для стимуляции созревания производителей осетра на Нижней Волге.— Тр. ВНИРО, 1978, 130, с. 93—97.
Браценюк Г. Н. О воспроизводстве стерляди в Саратовском водохранилище.— Рыб. хоз-во, 1974, № 8, с. 13—14.

Бурцев И. А. Вителлогенез в ооцитах гибрида белуги со стерлядью (Huso huso L.×Acipenser ruthenus L.).— Докл. АН СССР, 1967, 172, № 2, с. 464—467.

Бурцев И. А. Получение потомства от межродового гибрида белуги со стерлядью.— В кн.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М.: Наука, 1969, с. 232—242.

Бурцев И. А. Гаметогенез и воспроизводительная способность межвидовых гибридов осетровых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1971.

Бурцев И. А., Серебрякова Е. В. Первый опыт глубокого замораживания спермы осетровых рыб.— В кн.: Труды молодых ученых. М.: ВНИРО, 1969, вып. 1, с. 94—99.

Бурцев И. А., Серебрякова Е. В. Оценка производителей бестера (гибридов белуги Huso huso со стерлядью Acipenser ruthenus) по цитологическим показателям и жизнеспособности потомства.— В кн.: Кариологическая изменчивость, мутагенез и гипогенез у рыб. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1980, с. 63—70.

Быков Н. Е., Шилов В. И. Некоторые данные по биотехническим нормативам разведения стерляди.— В кн.: Тез. Отчет. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1974, с. 24—25.

Васецкий С. Г. Изменение термочувствительности яиц осетровых рыб в ходе созревания и раннего дробления.— Журн. общ. биол., 1966, 27, № 5, с. 583—595.

Васецкий С. Г. Динамика первого деления созревания в ооцитах на примере осетровых рыб.— Журн. общ. биол., 1970, 31, № 1, с. 84—93.

Васильев В. П. Хромосомные числа рыбообразных и рыб.— Вопр. ихтиол., 1980, 20, вып. 3, с. 387—422.

Вернидуб М. Ф. Морфофизиологические этапы в развитии яиц и личинок осетровых рыб и их значение для рыбоводства.— Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1951, № 142, вып. 29, с 75—106.

Вернидуб М. Ф. Инструкция по определению рыбоводного качества, сбору, оплодотворению, рационализации обесклеивания и инкубации икры и выдерживанию личинок осетровых (биологическое обоснование II цеха осетроводных заводов), 1952.

Вернидуб М. Ф. Биологическое обоснование методов получения личинок осетровых из обесклеиной икры в условиях производства.— В кн.: Труды совещания по рыбоводству, 1954. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 160—175.

Вернидуб М. Ф., Киселева Е. В. Влияние «перезревания» на характер начального дробления яиц осетровых рыб и на отход их на ранних стадиях развития.— Докл. АН СССР, 1953, 92, № 5, с. 1093—1095.

Вернидуб М. Ф., Кудряшова Е. Н., Нищаева Г. И., Ратникова Г. И. Возрастные изменения строения и функции пищеварительной системы осетра (Acipenser güldenstädti Brandt) и севрюги (Acipenser stellatus Pall.) в ранний период онтогенеза.— Тр. ЦНИОРХ, 1971, 3, с. 77—113.

Вещев П. Д. Биологическая характеристика производителей осетра и севрюги на нерестилищах Волги.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 115—122.

Володин В. М. Изучение влияния различных концентраций фенола на эмбриональное развитие Danio rerio.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, вып. 24, с. 67—71.

Володин В. М., Лукьяненко В. И., Флеров Б. А. Динамика изменений устойчивости рыб к фенолу на ранних этапах онтогенеза.— В кн.: Тез. докл. I съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1965, с. 82.

Володин В. М., Лукьяненко В. И., Флеров Б. А. Сравнительная характеристика устойчивости рыб к фенолу на ранних этапах онтогенеза.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 10, с. 300—310.

Воскобойников М. М. Аппарат жаберного дыхания у рыб (опыт синтеза в морфологии).— В кн.: Тр. III съезда русских зоологов, анатомов и гистологов, 1927. Л., 1928, с. 103—105.

Вотинов Н. П. Яичник севрюги в период нерестной миграции, нереста и поката.— Тр. Лаб. основ рыбоводства, 1947, 1, с. 139—154.

Вотинов Н. П. Биологические основы искусственного воспроизводства обского осетра.— Тр. Обь-Тазовского

отд-ния. ГосНИОРХ, 1963, 3, с. 5—102.
Вотинов Н. П., Касьянов В. П. Экология и эффективность размножения сибирского осетра Acipenser baeri Brandt в Оби в условиях гидростроительства.— Вопр. ихтиол., 1978, 18, вып. 1, с. 25—35.
Вотинов Н. П., Касьянов В. П. Современное состояние осетрового хозяйства в водоемах Сибири и перспективы его развития.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 59—67.
Гербильский Н. Л. Влияние гонадотропного фактора гипофиза на нерестное состояние у Acipenser stellatus.— Докл. АН СССР, 1938, 19, № 4, с. 333—336.
Гербильский Н. Л. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве.— В кн.: Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941, с. 5—35.
Гербильский Н. Л. Современное состояние и перспективы метода гипофизарных инъекций в рыбоводстве.— Тр. Лаб. основ рыбоводства, 1947, 1, с. 5—24.
Гербильский Н. Л. Экспериментальные и методические основы развития осетроводства в низовьях Куры.— Там же, 1949, 2, с. 5—28.
Гербильский Н. Л. Внутривидовые биологические группы осетровых и их воспроизводство в низовьях рек с зарегулированным стоком.— Рыб. хоз-во, 1951, 27, № 4, с. 24—27.
Гербильский Н. Л. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых и костистых рыб на раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве.— В кн.: Труды совещания по рыбоводству, 1954. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 89—94.
Гербильский Н. Л. Теории биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства.— Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1962, № 311, вып. 48, с. 5—18.
Гербильский Н. Л., Баранникова И. А., Казанский Б. Н. Посадочный материал для выращивания молоди осетровых.— Рыб. хоз-во, 1951, № 9, с. 46—49.
Гинзбург А. С. Изменчивость расположения борозд дробления у осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 1954, 95, № 5, с. 1117—1120.
Гинзбург А. С. Оплодотворение у осетровых рыб. I. Соединение гамет.— Цитология, 1959, 1, № 5, с. 510—526.
Гинзбург А. С. Инструкция по искусственному осеменению икры осетровых рыб. М.: Главрыбвод Госкомитета по рыбному хоз-ву при СНХ СССР, 1963.
Гинзбург А. С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М.: Наука, 1968, 358 с.
Гинзбург А. С. Ультраструктура спермия и акросомная реакция у севрюги.— В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977а, с. 246—256.
Гинзбург А. С. Закономерности оплодотворения у животных. М.: Знание, 1977б, 64 с.
Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Опыт пересадки и удаления зачатков органов на ранних стадиях развития у зародышей севрюги.— Докл. АН СССР, 1944, 44, № 5, с. 228—231.
Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Развитие зародышей осетровых рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1955, 88 с.
Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез. М.: Наука, 1969, 134 с.
Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Осетр Acipenser güldenstädti.— В кн.: Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975, с. 217—263.
Гинзбург А. С., Зубова С. Э., Филатова Л. А. Рациональный способ осеменения икры осетровых рыб.— В кн.: Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 47—55.
Гинзбург Я. И. Материалы по систематике молоди осетровых Южного Каспия и определитель их личинок и мальков.— Тр. Зоол. ин-та, Азерб. филиал АН СССР, 1939, 10, с. 77—108.
Гинзбург Я. И. Роль потребителей икринок в снижении эффективности нереста осетровых после зарегулирования стока Волги у Волгограда.— Вопр. ихтиол., 1967, 7, вып. 3, с. 480—490.
Гончаров Б. Ф. Зависимость величины гормонозависимого периода созревания фолликулов травяной лягушки от разведения суспензии гипофизов. Новый метод тестирова-

ния гипофизов.— Онтогенез, 1971а, 2, № 1, с. 64—70.

Гончаров Б. Ф. Изучение закономерностей перехода ооцитов амфибий и осетровых рыб от роста к созреванию: Автореф. дис ... канд. биол. наук. М.: Ин-т биологии развития АН СССР, 1971б.

Гончаров Б. Ф. Опыт определения гонадотропной активности гипофиза осетровых рыб по реакции созревания ооцитов in vitro.— В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М.: Пищевая пром-сть, 1972, с. 257—262.

Гончаров Б. Ф. Физиологическое состояние фолликулов старшей генерации у севрюги во время нерестовой миграции.— В кн.: Тез. докл. III Всесоюз. конф. по экологической физиологии рыб. Киев: Наук. думка, 1976, ч. 2, с. 139—140.

Гончаров Б. Ф. Гормональная регуляция вителлогенеза и созревания у рыб и амфибий.— В кн.: Современные проблемы оогенеза. М.: Наука, 1977, с. 173—199.

Гончаров Б. Ф. Влияние состава среды культивирования на способность фолликулов осетровых рыб реагировать созреванием на действие гонадотропных гормонов.— В кн.: Тез. докл. II Всесоюзн. конф. по вопросам раннего онтогенеза рыб. Киев: Наук. думка, 1978, с. 77—78.

Гончаров Б. Ф. Использование метода гипофизарных инъекций в рыбоводстве. Некоторые итоги и перспективы.— В кн.: Исследования размножения и развития рыб (Методическое пособие). М.: Наука, 1981, с. 16—48.

Гончаров Б. Ф., Бурзава-Жерар Э., Фонтен Н. А. Сравнительное изучение биологического действия очищенных гонадотропинов карпа и севрюги.— Онтогенез, 1976, 7, № 1, с. 85—89.

Гончаров Б. Ф., Кузнецов А. А., Бурзава-Жерар Э. Анализ гетерогенности гонадотропного гормона гипофиза севрюги.— Биохимия, 1980, 45, № 3, с. 455—462.

Гордиенко О. Л. Выращивание молоди белуги. М.: Гизлегпищепром, 1953, 83 с.

Давыдова С. Н. Влияние температуры и времени выдерживания самок на процесс созревания ооцитов осетровых рыб под действием гормонов in vitro.— Онтогенез, 1972, 3, № 4, с. 415—420.

Данильченко О. П. Чувствительность эмбрионов рыб к действию токсических веществ.— Вопр. ихтиол., 1977, 17, вып. 3, с. 518—526.

Державин А. Н. Севрюга (Acipenser stellatus Pallas). Биологический очерк.— Изв. Бакинской ихтиол. лаб., 1922, 1, с. 1—393.

Державин А. Н. Воспроизводство запасов осетровых рыб.— Баку: Изд-во АН АзССР, 1947. 248 с.

Державин А. Н., Дигурова Т. М. Токсическое действие нафтеновых кислот на яйца и молодь осетровых рыб.— Изв. АН АзССР, 1951, 17, № 7, с. 39—45.

Детлаф Т. А. Динамика митоза первых делений дробления в яйцах осетра и форели.— Журн. общ. биол., 1962, 23, № 6, с. 401—409.

Детлаф Т. А. Время взятия проб для определения процента оплодотворения икры севрюги и черноморско-азовского осетра в зависимости от температуры инкубации. Таблица. М.: Главрыбвод Гос. производств. комитета по рыби. хоз-ву СССР, 1965а.

Детлаф Т. А. Продолжительность зародышевого развития черноморско-азовского осетра и севрюги и время взятия проб для определения типичности развития в зависимости от температуры инкубации. Таблица. М.: Главрыбвод Гос. производств. комитета по рыби. хоз-ву СССР, 1965б.

Детлаф Т. А. Влияние температуры среды в период созревания ооцитов и овуляции на рыбоводное качество икры осетровых рыб (к вопросу о температурном режиме выдерживания производителей в период получения икры).— Тр. ЦНИОРХ, 1970а, 2, с. 112—126.

Детлаф Т. А. Межклеточные влияния в процессе созревания ооцитов осетровых рыб.— В кн.: Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте. М.: Наука, 1970б, с. 241—243.

Детлаф Т. А. Становление организации зрелого яйца у амфибий и рыб на заключительных стадиях оогенеза, в период созревания.— В кн.: Современные проблемы оогенеза. М.: Наука, 1977а, с. 99—144.

Детлаф Т. А. Некоторые температурно-временные закономерности эм-

брионального развития пойкилотермных животных.— В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977б, с. 269—287.
Детлаф Т. А., Васецкий С. Г., Давыдова С. И. Рекомендации по срокам получения икры у осетровых рыб после гипофизарной инъекции.— М.: Главрыбвод Гос. произв. комитета по рыбн. хоз-ву СССР, 1965.
Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М.: Изд-во АН СССР, 1954, 216 с.
Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Акросомная реакция у осетровых рыб и роль ионов кальция в соединении гамет.— Докл. АН СССР, 1963, 153, № 6, с. 1461—1464.
Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Смирнова Е. Н. Таблицы зародышевого развития черноморско-азовского осетра, с пояснением к ним. М.: Главрыбвод Гос. комитета по рыбн. хоз-ву при СНХ СССР, 1963.
Детлаф Т. А., Давыдова С. И. Влияние трийодтиронина на созревание ооцитов севрюги после действия низких температур и резерпина самок.— Онтогенез, 1974, 5, № 5, с. 454—461.
Детлаф Т. А., Давыдова С. И. Термочувствительность фолликулов севрюги на разных стадиях периода созревания.— Онтогенез, 1978, 9, № 3, с. 239—244.
Детлаф Т. А., Давыдова С. И. Влияние трийодтиронина на созревание ооцитов севрюги Acipenser stellatus Pallas под действием гонадотропных гормонов гипофиза в производственных условиях.— Вопр. ихтиол., 1979, 19, вып. 3, с. 503—508.
Детлаф Т. А., Давыдова С. И. Рекомендации по использованию гормона щитовидной железы трийодтиронина для повышения способности самок осетровых рыб реагировать на действие гонадотропных гормонов гипофиза.— В кн.: Тез. и реф. II Всесоюз. совещ. по бестеровому хозяйству внутренних водоемов СССР, 26 февраля — 2 марта 1979 г., Астрахань, 1979, с. 66—68.
Детлаф Т. А., Давыдова С. И. Дифференциальная чувствительность клеток фолликулярного эпителия и ооцитов у севрюги к действию неблагоприятных условий и корригирующее влияние трийодтиронина.— В кн.: Механизмы гормональных регуляций и роль обратных связей в явлениях развития и гомеостаза. М.: Наука, 1981, с. 322—330.
Детлаф Т. А., Детлаф А. А. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии.— Докл. АН СССР, 1960, 134, № 1, с. 199—202.
Детлаф Т. А., Зубова С. Э. Соотношение продолжительности периодов созревания и зародышевого развития у осетра и севрюги.— Докл. АН СССР, 1962, 143, № 3, с. 746—748.
Детлаф Т. А., Зуйченко С. И. Метафаза первого деления созревания в ооцитах осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 1963, 152, № 1, с. 246—248.
Детлаф Т. А., Скоблина М. Н., Давыдова С. И. Межклеточные влияния в процессе созревания ооцитов осетровых рыб.— В кн.: Симпоз. «Межклеточные взаимодействия в процессе дифференцировки»: Тез. докл. Тбилиси: АН СССР и АН ГССР, 1968, с. 5—6.
Дислер Н. Н. Развитие кожных органов чувств латеральной системы севрюги Acipenser stellatus.— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1949, вып. 1, с. 333—362.
Дислер Н. Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1960, 310 с.
Дойников К. Г. Материалы по биологии и оценке запасов осетровых рыб Азовского моря.— Работы Дону-Кубан. рыбхоз. станции, 1936, вып. 4, с. 1—213.
Дорошин Г. Я., Троицкий С. К. Характеристика условий размножения кубанской севрюги в 1944—1947 гг.— Тр. Рыб.-биол. лаб. Азчеррыбвода, 1949, вып. 1, с. 111—130.
Драгомиров Н. И. Видовые особенности личинок осетровых рыб на стадии вылупления.— Докл. АН СССР, 1953а, 93, № 3, с. 551—554.
Драгомиров Н. Н. Развитие личинок севрюги в период желточного питания.— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1953б, вып. 10, с. 244—263.
Драгомиров Н. Н. Развитие кожных рецепторов на нижней стороне головы у личинок осетра, переходящих к придонному образу жизни.—

Докл. АН СССР, 1954, 97, № 1, с. 173—176.

Драгомиров Н. И. Личиночное развитие волго-каспийского осетра *Acipenser güldenstädti* Brandt.— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1957, вып. 20, с. 187—231.

Драгомиров Н. И. Развитие латеральной системы органов у личинок белуги — Журн. общ. биол., 1961а, 22, № 4, с. 273—280.

Драгомиров Н. И. Эколого-морфологические особенности личиночного развития белуги Huso huso (L.).— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1961б, вып. 33, с. 72—93.

Драгомиров Н. И. Градиенты закладки височных фолликулов у осетра.— Докл. АН СССР, 1968, 181, № 3, 762—764.

Драгомиров Н. И. Пути и закономерности интеграции органогенеза в надглазничном отделе латеральной системы у личинок осетра.— Докл. АН СССР, 1971, 196, № 2, с. 478—481.

Драгомиров Н. И., Шмальгаузен О. И. Эколого-морфологические особенности личинок лопатоноса (Pseudoscaphirhynchus). — Докл. АН СССР, 1952, 85, № 6, с. 1399—1402.

Емельянов С. В. Влияние отмывания икры осетра и севрюги на выклев.— Докл. АН СССР, 1951, 78, № 2, с. 371—374.

Емельянов С. В. Влияние обесклеивания (отмывания) икры осетра и севрюги на ее развитие.— В кн.: Тр. Всесоюз. конф. по вопросам рыбного хозяйства, 1951 г. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 325—339.

Емельянов С. В. Влияние различного состояния оболочек икры (клейкие и обесклеенные) на ход эмбрионального развития осетра и севрюги.— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1961, вып. 37, с. 67—219.

Емельянов С. В., Сытина Л. А. Личинки осетровых рыб на выклеве, их строение и изменчивость.— Тр. ЦНИОРХ, 1967, 1, с. 152—162.

Зенкевич Г. А., Лаце З. М. Выделение и характеристика препарата гонадотропного гормона из гипофизов осетровых рыб *Acipenser stellatus* Pallas и *Acipenser güldenstädti* Brandt.— Вопр. ихтиол., 1979, 19, вып. 5, с. 883—890.

Зотин А. И. Фермент вылупления у зародышей осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 1953, 92, № 3, с. 685—687.

Зотин А. И. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М.: Изд-во АН СССР, 1961, 317 с.

Иванова А. Л. Щитовидная железа осетра и севрюги в период нерестной миграции и нереста.— Докл. АН СССР, 1954, 98, № 4, с. 693—696.

Игнатьева Г. М. Морфо-физиологическое исследование железы вылупления белуги — Huso huso (L.).— Докл. АН СССР, 1957а, 114, № 4, с. 908—911.

Игнатьева Г. М. Морфо-физиологическое исследование железы вылупления севрюги при разных температурах инкубации.—Докл. АН СССР, 1957б, 114, № 5, с. 1132—1135.

Игнатьева Г. М. Об условиях дружного выклева при инкубации икры осетровых.— Рыб. хоз-во, 1958, № 3, с. 20—25.

Игнатьева Г. М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий (Сравнительный анализ временных закономерностей развития). М.: Наука, 1979, 175 с.

Игумнова Л. В. Характеристика продолжительности созревания самок белуги Huso huso (L.) после гипофизарной инъекции при разных температурах.— Вопр. ихтиол., 1974, 14, вып. 6, с. 1029—1035.

Игумнова Л. В. Временные закономерности зародышевого развития белуги.— Онтогенез, 1975а, 6, № 1, с. 47—54.

Игумнова Л. В. Рекомендации по биотехнике заводского разведения белуги. М.: Главрыбвод М-ва рыб. хоз-ва СССР. 1975б.

Игумнова Л. В. Временные закономерности созревания и зародышевого развития белуги в связи с совершенствованием биотехники ее разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, 1979.

Казанский Б. Н. Новые данные о рыбоводном освоении куринских осетра и севрюги.— Рыб. хоз-во, 1951, № 1, с. 31—36.

Казанский Б. Н. Завершение овуляции вне организма у осетровых.— Докл. АН СССР, 1952, 83, № 6, с. 965—968.

Казанский Б. Н. О созревании и оплодотворении яйца осетра.— Докл. АН СССР, 1953а, 89, № 4, с. 757—760.

Казанский Б. Н. Размножение и разведение куринского осетра в осенний сезон — Докл. АН СССР, 1953б, 89, № 5, с. 957—960.

Казанский Б. Н. Овогенез и адаптации, связанные с размножением у рыб: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЛГУ им. А. А. Жданова, 1956.

Казанский Б. Н. Анализ явлений, происходящих в яйцеклетках осетровых при применении гипофизарных инъекций.— В кн.: Тр. совещания по рыбоводству, 1954. М.: Изд-во АН СССР, 1957а, с. 130—138.

Казанский Б. Н. Рационализация куринского осетроводства на основе анализа внутривидовых биологических групп.— Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1957б, № 228, вып. 44, с. 33—53.

Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ сезонности размножения осетровых Волги в связи с явлением внутривидовой биологической дифференциации.— Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1962, № 311, вып. 48, с. 19—45.

Казанский Б. Н. Получение разносезонного потомства рыб для обеспечения повторных циклов рыбоводных работ (на примере осетровых).— В кн.: Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 56—64.

Казанский Б. Н. Закономерности гаметогенеза и экологическая пластичность размножения рыб.— В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975, с. 3—32.

Казанский Б. Н. Эколого-эволюционные принципы организации осетрового хозяйства в бассейне южных морей СССР.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 22—33.

Казанский Б. Н., Молодцов А. Н. Методика работы с производителями осетровых в цехах с регулируемой температурой воды— Тр. ВНИРО, 1973, 92, вып. 1, с 21—33.

Казанский Б. Н., Молодцов А. Н. Рекомендации по работе с производителями осетровых, мигрантами разного типа, по непрерывному графику в цехах с регулируемой температурой воды. М.: Главрыбвод М-ва рыб. хоз-ва СССР, 1974.

Казанский Б. Н., Нусенбаум Л. М. Выюн как объект для определения гонадотропной активности препарата гипофиза рыб — Тр. Лаб. осиов рыбоводства, 1947, 1, с. 111—120.

Казанский Б. Н., Феклов Ю. А., Подушка С. Б., Молодцов А. Н. Экспресс-метод определения степени зрелости гонад у производителей осетровых.— Рыб. хоз-во, 1978, № 2, с. 24—27.

Казашников Г. Н., Скадовский С. Н. Наблюдения над физиологией осетровых рыб в период размножения в связи с проблемой искусственного рыборазведения.— Зоол. журн., 1940, 19, вып. 4, с. 671—679.

Касимов Р. Ю., Джафаров А. И., Передигин В. В., Гасанов Г. Н., Рустамова Ш. А. Влияние глубокого замораживания сперматозоидов осетра и севрюги на их резистентность и оплодотворяющую способность.— В кн.: Тез. Отчет. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1974, с. 61.

Касимов Р. Ю., Косиков М. А., Гусейнов М. Ш., Сидоров П. А. Биотехника разведения осетровых на Куринском экспериментальном осетровом рыбоводном заводе.— Тр. ВНИРО, 1964, 56, с. 25—37.

Кожин Н. И. Осетровые СССР и их воспроизводство.— Тр. ВНИРО, 1964, 52, с. 21—58.

Кожин Н. И. Стерлядь и воспроизводство ее запасов.— Тр. ЦНИОРХ, 1970а, 2, с. 28—33.

Кожин Н. И. Редкие осетровые рыбы.— Тр. ЦНИОРХ, 1970б, 2, с. 34—36.

Колодкова Л. Г., Шевченко В. Н. Результаты подращивания личинок осетровых до перехода на активное питание в вырастниках с разными типами сеток.— В кн.: Тез. отчет. сессии ЦНИОРХ по результатам работ 9-й пятилетки (1971—1975). Гурьев, 1976, с. 84.

Коржуев П. А. Потребление кислорода икрой и мальками осетра (Acipenser güldenstädti) и севрюги (Acipenser stellatus).— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1941, № 2, с. 291—302.

Коржуев П. А., Никольская И. С., Радзинская Л. И. Дыхание икры осетровых рыб в период инкуба-

ции.— Вопр. ихтиол., 1960, № 14, с. 113—118.
Кожуев П. А., Шаркова Л. Б. Об особенностях пищеварения каспийского осетра.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 205—209.
Коханская Е. М. Инструкция по применению лоточного инкубатора для икры осетровых рыб системы Садова И. А. и Коханской Е. М. М.: Главрыбвод Гос. произв. комитета по рыбн. хоз-ву СССР, 1965.
Коханская Е. М. Метод воспроизводства рыб с клейкими яйцевыми оболочками без предварительного обесклеивания. М.: Наука, 1980, 76 с.
Крыжановский С. Г. Органы дыхания личинок рыб (Teleostomi) и псевдобранхия.— Тр. Лаб. эволюц. морфол., 1933, 1, № 2, с. 1—104.
Крылова В. Д. Ранние этапы развития гибрида второго поколения между белугой и стерлядью.— Тр. ВНИРО, 1970, 76, с. 231—237.
Крыхтин М. Л. Современное состояние и перспективы развития осетрового хозяйства в бассейне Амура.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 68—73.
Кулинченко П. М. Экология нереста осетровых рыб: Дис. ... канд биол. наук. М.: ВНИРО, 1939.
Лукин А. В. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге.— Тр. О-ва естеств. при Казан. ун-те, 1947, 57, вып. 3/4, с. 1—143.
Лукин А. В. Стерлядь Куйбышевского водохранилища.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 146—154.
Лукьяненко В. И. Общая характеристика и фазность течения фенольной интоксикации карасей в свете теории «стресс».— Вопр. ихтиол., 1965, 5, вып. 3, с. 540—547.
Лукьяненко В. И. Физиологический аспект проблемы влияния ядов промышленных вод на рыб.— Вопр. ихтиол., 1967а, 7, вып. 3, с. 547—565.
Лукьяненко В. И. Токсикология рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1967б, 216 с.
Лукьяненко В. И., Дубинин В. И., Каратаева Б. Б. О видовой принадлежности так называемого позднего ярового или летненерестящегося осетра на Волге.— В кн.: Тез. Отчет. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1974, с. 92—94.
Лукьяненко В. И., Умеров Ж. Г., Каратаева Б. Б. Южнокаспийский осетр — самостоятельный вид рода Acipenser.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1974, № 5, с. 736—739.
Лукьяненко В. И., Фаеров Б. А. Видовые особенности чувствительности и устойчивости рыб к фенолу.— Гидробиол. журн., 1965, 1, № 2, с. 48—53.
Львов Л. Ф. Разведение и выращивание стерляди в условиях дельты Волги.— В кн.: Тез. Отчет. сессии ЦНИОРХ по результатам работ 9-й пятилетки (1971—1975). Гурьев, 1976, с. 85—86.
Маилян Р. А., Алекперов А. П. Опыт использования в рыбоводстве производителей севрюги, отловленных в море.— Рыб. хоз-во, 1977, № 9, с. 28—29.
Макеева А. П., Сагитов Н. И. Материалы по гаметогенезу и размножению большого амударьинского лопатоноса.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 155—169.
Мамедов Т. Ф. Промышленное разведение всех пресноводных популяций куринской севрюги.— Рыб. хоз-во, 1977, № 5, с. 20—21.
Марков К. П. Изучение микроструктуры оболочки яиц русского осетра Acipenser güldenstädti Brandt с помощью электронного сканирующего микроскопа.— Вопр. ихтиол., 1975, 15, вып. 5, с. 822—832.
Марков К. П. О клейкости яйцевых оболочек у осетровых (сем. Acipenseridae).— Вопр. ихтиол., 1978, 18, вып. 3, с. 483—493.
Марти Ю. Ю. Предисловие к сборнику «Осетровые южных морей Советского Союза (биология, промысел, воспроизводство)».— Тр. ВНИРО, 1964, 52, с. 7—19.
Маслов П. А. Инструкция по искусственному разведению осетровых рыб.— Астрахань: Астрах. ихтиол. лаб., 1919.
Матвеев Б. С. О задачах по изучению биологии развития осетровых рыб в условиях искусственного разведения.— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1951, вып. 5, с. 123—129.

Матвеев Б. С. О биологических этапах в постэмбриональном развитии осетровых рыб.— Зоол. журн., 1953, 32, вып. 2, с. 249—255.
Метелев В. В., Канаев А. И., Дзасохова Н. Г. Водная токсикология. М.: Колос, 1971, 247 с.
Мещеряков А. И., Бикбаев Н. Х. Аппарат для обеззараживания и отмывки икры рыб.— Рыб. хоз-во, 1973, № 12, с. 15—17.
Мильштейн В. В. Осетроводство. М.: Пищевая пром-сть, 1972, 129 с.
Миронов О. Г. Нефтяные загрязнения и жизнь моря. Киев: Наук. думка, 1973, 87 с.
Молодцов А. Н. Резервация производителей осетровых при пониженных температурах.— Рыб. хоз-во, 1971, № 6, с. 17—18.
Молодцов А. Н. Физиологическая стимуляция созревания производителей озимого осетра — Рыб. хоз-во, 1972, № 6, с. 20—21.
Молодцов А. Н. О новых возможностях воспроизводства севрюги в заводских условиях.— Рыб. хоз-во, 1975, № 10, с. 21—22.
Молодцов А. Н. Опыт рыбоводного освоения озимой севрюги.— Рыб. хоз-во, 1978, № 3, с. 26—28.
Молодцов А. Н. Биотехника рыбоводного освоения озимого осетра летнего хода.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 85—92.
Молодцов А. Н., Мещеряков А. И. Использование озимого осетра осеннего хода для рыбоводных целей.— Рыб. хоз-во, 1972, № 2, с. 15—16.
Никифоров Н. Д. Влияние температур на эмбриональное развитие севрюги.— Изв. ВНИОРХ, 1949, 29, с. 156—164.
Николюкин Н. И. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов: Обл. гос. изд-во, 1952, 312 с.
Николюкин Н. И., Бурцев И. А. Инструкция по разведению и товарному выращиванию гибридов белуги со стерлядью. М.: ВНИРО, ОНТИ, 1969.
Никольская Н. Г., Сытина Л. А. Температурные условия, необходимые для развития икры ленского осетра.— Рыб. хоз-во, 1978, № 9, с. 17—20.
Никольская Н. Г., Сытина Л. А. Сравнительный анализ действия постоянных температур на эмбриональное развитие разных видов осетровых.— Вопр. ихтиол., 1978, 18, вып. 1, с. 101—116.
Нинуа Н. Ш. Атлантический осетр реки Риони. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 122 с.
Персов Г. М. Некоторые данные по выживаемости спермиев севрюги (Acipenser stellatus).— Докл. АН СССР, 1941а, 33, № 4, с. 327—329.
Персов Г. М. Учет осетроводных работ в связи с применением метода гипофизарных инъекций.— В кн.: Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941б, с. 42—50.
Персов Г. М. Половая функция самцов осетровых (гистологическое и экспериментальное исследование). Дис. ... канд. биол. наук, Л.: ЛГУ, 1947.
Персов Г. М. Дозирование спермиев как способ управления оплодотворением яйцеклеток у осетровых.— Докл. АН СССР, 1953, 90, № 6, с. 1183—1185.
Персов Г. М. Методика работы с производителями стерляди.— Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1957, № 228, вып. 44, с. 72—86.
Персов Г. М. Стерлядь как объект рыбоводства, акклиматизации и товарного выращивания.— В кн.: Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 40—43.
Петру А. Промышленные сточные воды. М.: Стройиздат, 1965, 334 с.
Пирн А., Ван Гейнинген Р. Биохимия глаза. М.: Мир, 1968, 400 с.
Попов О. П., Бударин В. В. Применение прогестерона для стимулирования созревания самок карпа и сазана.— Рыб. хоз-во, 1976, № 2, с. 18—19.
Попова А. А. Анализ работы с производителями осетра на рыбоводных заводах дельты Волги.— Тр. ВНИРО, 1973, 92, с. 15—20.
Попова А. А. Разведение озимой белуги на заводах дельты Волги.— Рыб. хоз-во, 1978, № 6, с. 21—22.
Привольнев Т. И. Изменение дыхания в онтогенезе рыбы при различном парциальном давлении кислорода.— Изв. ВНИОРХ, 1947, 25, № 1, с. 57—112.
Пушкарь Н. С., Белоус А. М., Копейка Е. Ф., Гордиенко Е. А. Низкотемпературная консервация спермы

осетровых.— В кн.: Тез. и реф. II Всесоюз. совещ. «Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР». Астрахань, 1979, с. 220.
Пушкарь Н. С., Иткин Ю. А., Копейка Е. Ф., Гордиенко Е. А., Бронштейн В. Л., Глушко Т. А. Способ консервирования спермы рыб.— Офиц. бюл. Гос. комитета Совета Министров СССР по делам изобретений и открытий, 1978, № 5, с. 3.
Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М.: МОИП, 1941, 60 с.
Расс Т. С. Ступени онтогенеза костистых рыб.— Зоол. журн., 1946, 25, вып. 2, с. 137—146.
Романов А. А. Заводское разведение осетровых в дельте Волги (1971—1976 гг.).— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 92—105.
Романычева О. Д. Методические указания по садковому выращиванию бестера. М.: ВНИРО, 1976.
Романычева О. Д. О выращивании бестера и молоди белуги в морских садках.— В кн.: Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1979, с. 81—84.
Рустамова Ш. А. Экспериментальные данные о влиянии нафтеновых кислот на эмбриональное развитие осетровых рыб.— В кн.: Тез. Отчет. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1974, с. 135—136.
Рындзюнский А. Г. Развитие формы миотома рыб.— Тр. Ин-та эволюц. морфол. АН СССР, 1939, 2, вып. 4, с. 11—111.
Садов И. А. Морфо-биологическая характеристика этапов развития осетровых.— Рыб. хоз-во, 1941, № 5, с. 23—25.
Садов И. А. Разведение и выращивание молоди осетра и севрюги.— Рыб. хоз-во, 1948а, № 1, с. 38—42.
Садов И. А. Влияние перенасыщенной кислородом воды на морфологическое развитие молоди осетра и севрюги.— Рыб. хоз-во, 1948б, № 1, с. 43—44.
Садов И. А. Зависимость гибели икры осетра и севрюги от методов ее получения и условий инкубации.— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1950, вып. 3, с. 3—18.
Садов И. А. Влияние условий инкубации икры на развитие молоди осетра и севрюги.— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1951, вып. 5, с. 129—146.
Садов И. А. О роли самца в нересте осетровых рыб и о методах оплодотворения икры.— В кн.: Тр. совещ. по рыбоводству, 1954, М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 150—159.
Садов И. А., Коханская Е. М. О зависимости между характером дробления икры осетра на первых трех делениях и строением выклевывающихся личинок.— Докл. АН СССР, 1953, 93, № 6, с. 1135—1138.
Садов И. А., Коханская Е. М. Инкубация икры осетровых рыб в лотках.— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1961, вып. 37, с. 5—66.
Садов И. А., Коханская Е. М. Лоточный инкубатор для икры осетровых рыб.— Рыб. хоз-во, 1963, № 6, с. 23—27.
Свирский В. Г. Амурский осетр и калуга (систематика, биология, перспективы воспроизводства): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДГУ, 1967.
Свирский В. Г. Первые положительные опыты разведения амурского осетра и калуги.— Тр. ЦНИОРХ, 1970, 2, с. 197—198.
Свирский В. Г. Амурский осетр и калуга (состояние запасов, некоторые черты биологии, перспективы воспроизводства).— Учен. зап. Дальневост. ун-та, 1971, 15, вып. 3, с. 19—33.
Северцов А. Н. Происхождение и эволюция низших позвоночных.— Собр. соч. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1948, 4, с. 201—397.
Семенов К. И. О влиянии различных условий освещения на развитие личинок осетра в период от вылупления до перехода на активное питание при искусственном разведении.— Докл. АН СССР, 1957, 113, № 4, с. 937—940.
Семенов К. І. Морфологічні і біологічні особливости розвитку личинок осетра в різних умовах ікування. Київ: Вид-во АН УССР, 1958, 126 с.
Семенов К. И. Влияние условий выдерживания производителей на их созревание после гипофизации и качество потомства на ранних этапах развития у осетра.— В кн.: Влияние качества производителей

на потомство у рыб. Киев: Наук. думка, 1965, с. 123—142.

Скадовский С. Н. Перспективы осетроводства по данным эколого-физиологического изучения куринской севрюги.— Рыб. хоз-во, 1949, № 2, с. 99—104.

Скоблина М. Н. Созревание кортекса безъядерных ооцитов лягушки и севрюги под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза.— Докл. АН СССР, 1968, 183, № 4, с. 982—984.

Соин С. Г. О некоторых особенностях развития карпа Cyprinus carpio L. в связи с инкубацией его икры в заводских условиях.— Вопр. ихтиол., 1977, вып. 5, с. 900—911.

Соколов Л. И. Созревание и плодовитость сибирского осетра Acipenser baeri Br. реки Лены — Вопр. ихтиол., 1965, 5, вып. 1, с. 70—81.

Строганов Н. С. Исследования нерестилищ осетровых и сельдевых рыб Волги летом 1934 г.— В кн.: Тр. I Всекасп. науч. рыбохоз. конф. 1938, т. 2, с. 101—112.

Сытина Л. А. Некоторые особенности темпа развития личинок разных видов осетровых в ранний постэмбриональный период.— Тр. ЦНИОРХ, 1971а, 3, с. 282—297.

Сытина Л. А. Сравнительное развитие органов чувств и особенностей темпов их формирования у личинок осетровых (Acipenseridae); Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М: Ин-т эволюц. морфологии и экологии животных АН СССР, 1971б.

Сытина Л. А. Расхождение признаков в ходе раннего онтогенетического развития личинок близких видов осетровых.— Вопр. ихтиол., 1975, 15, вып. 4, с. 664—676.

Сытина Л. А. Морфологические аспекты в изучении закономерностей изменчивости раннего онтогенеза рыб.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии: Материалы к всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 88—91

Сытина Л. А., Тимофеев О. Б. Периодизация развития осетровых (сем. Acipenseridae) и проблема изменчивости организмов.— Вопр. ихтиол., 1973, 13, вып. 2, с. 275—289.

Татарко К. И. Аппарат зяброваго віка та його зв'язок з гіоідиою та щелепною дугами в Acipenseridae.— Тр. ІНС зоол. та біол. АН УССР, 1936, 10. Збірп. праць з морфолог. тварин, № 3, с. 5—53.

Татарская Р. И., Кафиани К. А., Канопкайте С. И. Некоторые ферменты фосфорного обмена и интенсивность дыхания и аэробного гликолиза в эмбриональном развитии осетровых рыб.— Биохимия, 1958, 23, вып. 4, с. 527—539.

Тимофеев О. Б. Кровеносная система осетровых на ранних стадиях онтогенеза.— Тр. ЦНИОРХ, 1971, 3, с. 306—316.

Трусов В. З. Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра.— Тр. ВНИРО, 1964а, 56, с. 69—78.

Трусов В. З. Метод определения степени зрелости половых желез самок осетровых.— Рыб. хоз-во, 1964б, № 1, с. 26—28.

Трусов В. З. Биологическое обоснование рыбоводных работ с летненерестящимся (поздним яровым) осетром.— Тр. ЦНИОРХ, 1967, 1, с. 168—180.

Трусов В. З. Созревание половых желез самок севрюги Acipenser stellatus Pallas в морской период жизни.— Вопр. ихтиол., 1975, 15, вып. 1, с. 71—82.

Уголев А. М. Пристеночное (контактное) пищеварение. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1963, 170 с.

Уотерс У. Механизмы окисления органических соединений. М.: Мир, 1966, 175 с.

Фалеева Т. И. Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления.— Вопр. ихтиол., 1965, 5, вып. 3, с. 455—470.

Фалеева Т. И. Некоторые данные о природе так называемой перебитой икры в осетроводстве.— Тр. ЦНИОРХ, 1970, 2, с. 132—136.

Фалеева Т. И. Сравнительный и экспериментальный анализ нарушений оогенеза у рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ им. А. А. Жданова, 1979.

Флеров Б. А. Экспериментальное исследование фенольного отравления рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Киев. ун-т им. Т. Г. Шевченко, 1965.

Флеров Б. А. Экспериментальное исследование фенольного отравления у рыб.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод, 1973, вып. 24, с. 5—38.

Хакимуллин А. А. Продолжительность созревания сибирского осетра после гипофизарной инъ-

екции.— Рыб. хоз-во, 1979, № 8, с. 20.
Хэйден Д. Б. С. Энзимы. М., Л.: Госхимтехиздат, 1934, 370 с.
Хорошко П. И. Экология и эффективность размножения осетровых рыб Нижней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: ГосНИОРХ, 1968.
Хорошко П. И., Пашкин Л. М., Власенко А. Д. Нарушение гидрологического режима и урожай осетра в 1973 г.— В кн.: Тез. Отчет. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1974, с. 165.
Чулицкая Е. В. Характер перехода от синхронного дробления к асинхронному у зародышей осетра и лягушки при разных температурах.— Журн. общ. биол., 1967, 28, № 4, с. 449—460.
Чусовитина Л. С. Постэмбриональное развитие сибирского (Acipenser baeri Brandt) осетра.— Тр. Обь-Тазовского отд-ния ГосНИОРХ, 1963, 3, с. 103—114.
Шилов В. И., Хазов Ю. К. Размножение осетровых в Волгоградском и Саратовском водохранилищах после сооружения Саратовской ГЭС.— В кн.: Материалы объединенной научной сессии ЦНИОРХ и АзНИИРХ. Астрахань, 1971, с. 121—122.
Шилов В. И., Хазов Ю. К. О необходимости искусственного размножения стерляди на р. Волге.— В кн.: Тез. и реф. II Всесоюз. совещ. «Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР». Астрахань, 1979, с. 272—279.
Шмальгаузен О. И. Развитие жабер и кровеносных сосудов висцерального аппарата севрюги.— Докл. АН СССР, 1952, 86, № 1, с. 193—196.
Шмальгаузен О. И. Развитие жабер у личинок волжского осетра.— Докл. АН СССР, 1955а, 100, № 2, с. 397—400.
Шмальгаузен О. И. Развитие жаберных сосудов у личинок волжского осетра.— Докл. АН СССР, 1955б, 100, № 3, с. 605—608.
Шмальгаузен О. И. Эколого-морфологические особенности в развитии жаберного аппарата личинок волжского осетра.— Докл. АН СССР, 1955в, 100, № 4, с. 837—839.
Шмальгаузен О. И. Образование дефектных обонятельных органов у осетровых рыб при их искусственном разведении.— Докл. АН СССР, 1957, 114, № 1, с. 216—219.
Шмальгаузен О. И. Нарушение развития обонятельного органа у осетровых рыб при определенных условиях выращивания.— Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1962, вып. 40, с. 188—218.
Шмальгаузен О. И. Развитие пищеварительной системы осетровых.— В кн.: Морфо-экологические исследования развития рыб. М.: Наука, 1968, с. 40—70.
Шмальгаузен О. И. Влияние фенола на развитие предличинок осетровых рыб: Сообщ. I. Наружное строение и поведение.— Онтогенез, 1971, 2, № 6, с. 603—610.
Шмальгаузен О. И. Влияние фенола на развитие предличинок осетровых рыб. Сообщ. II. Пищеварительная система.— Онтогенез, 1972, 3, № 5, с. 491—497.
Шмальгаузен О. И. Влияние фенола на развитие предличинок осетровых рыб: Сообщ. III. Пигментация кожи. Строение глаз.— Онтогенез, 1973, 4, № 1, с. 32—39.
Шмальгаузен О. И. Осетр Acipenser güldenstädti colchicus. Развитие предличинок.— В кн.: Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975, с. 264—277.
Шмидтов А. И. О выживаемости сперма осетровых рыб при различных условиях внешней среды.— Докл. АН СССР, 1936, 3, № 2, с. 89—91.
Шмидтов А. И. Стерлядь (Acipenser ruthenus L.).— Учен. зап. Казан. ун-та, Зоология, 1939, 99, кн. 4/5, вып. 6/7, с. 1—279.
Энгельгардт В. А., Татарская Р. И., Кафиани К. А., Канопкайте С. И. Обескисливание икры осетровых молом.— Рыб. хоз-во, 1957, № 10, с. 52—55.
Юровицкий Ю. Г., Резниченко П. Н. О некоторых особенностях развития куринского осетра.— Вопр. ихтиол., 1961, 1, вып. 2, с. 314—320.
Юровицкий Ю. Г., Резниченко П. Н. Морфо-физиологические особенности зародышей осетра при инкубации в условиях различного кислородного режима.— В кн.: Осетровое хозяйство в водоемах СССР.

М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 77—82.
Ющенко П. С. Аппарат для инкубации икры осетровых рыб. М.: М-во рыб. пром-сти СССР, 1957, 17 с.

Ancel P. Sur l'action tératogène élective de certaines substances chimiques.— C. r. Soc. Biol., 1945, 139, N 21/22, p. 983—984.
Anderson J. W., Yalvin M. B. Metabolic and ultrastructural changes in the frog ovarian follicle in response to pituitary stimulation.— J. Cell Biol., 1970, 46, p. 491—504.
Ballard W. W., Ginsburg A. S. Morphogenetic movements in Acipenserid embryos.—J. Exp. Zool., 1980, 213, N 1, p. 69—103.
Ballard W. W., Needham R. G. Normal embryonic stages of Polyodon spathula (Walbaum) — J. Morphol., 1964, 114, N 3, p. 465—477.
Burzawa-Gérard E., Goncharov B. F., Fontaine Y. A. L'hormone gonadotrope hypophysaire d'un poisson chondrostéen, l'Esturgeon (Acipenser stellatus Pall.). I. Purification.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1975a, 27, p. 289—295.
Bursawa-Gérard E., Goncharov B. F., Fontaine Y. A. L'hormone gonadotrope hypophysaire d'un poisson chondrostéen, l'Esturgeon (Acipenser stellatus Pall.). II. Propriétés biochimiques.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1975b, 27, p. 296—304.
Dettlaff T. A., Dettlaff A. A. On relative dimensionless characteristics of the development duration in embryology.— Arch. Biol. (Liége), 1961, 72, N 1, p. 1—16.
Dettlaff T. A., Skoblina M. N. The role of germinal vesicle in the process of oocyte maturation in Anura and Acipenseridae.— Ann. Embryol. et Morphogen., 1969, suppl. 1, p. 133—151.
Deuchar E. M. Regional differences in catheptic activity in Xenopus laevis embryos.— J. Embryol. and Exp. Morphol., 1958, 6, pt 2, p. 223—237.
Doudoroff P., Katz M. Critical review of literature on the toxicity of industrial wastes and their components to fish. II. The metals, as salts.— Sewage and Ind. Wastes, 1953, 25, N 7, p. 802—839.
Flickinger R. A. The relation of phosphoprotein phosphatase activity to yolk platelet utilization in the amphibian embryo.— J. Exp. Zool., 1956, 131, N 2, p. 307—332.
Gross P. R. An enzymatic study of yolk platelet lysis.— Biol. Bull., 1952, 103, N 2, p. 281.
Gross P. R. On the mechanism of the yolk-lysis reaction.— Protoplasma, 1954, 43, N 4, p. 416—428.
Harris D. L. Phosphoprotein phosphatase, a new enzyme from the frog egg.— J. Biol. Chem., 1946, 165, N 2, p. 541—550.
Hewitt E. J., Nicholas D. J. D. Cations and anions: inhibitions and interactions in metabolism and in enzyme activity.— In: Metabolic inhibitors. A comprehensive treatise. Ed. R. M. Hochster, J. H. Quastel. N. Y., L.: Acad. Press, 1963, 2, p. 311—436.
Horton H. F., Ott A. G. Cryopreservation of fish spermatozoa and ova.— J. Fish. Res. Board Canada, 1976, 33, N 4, pt 2, p. 995—1000.
Jalabert B., Breton B., Brzuska E., Fostier A., Wieniawski J. A new tool for induced spawning: the use of 17α-hydroxy-20β-dihydroprogesterone to spawn carp at low temperature.— Aquaculture, 1977, 10, p. 353—364.
Jalabert B., Breton B., Fostier A. Precocious induction of oocyte maturation and ovulation in rainbow trout (Salmo gairdneri): problems when using 17α-hydroxy-20β-dihydroprogesterone.— Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys., 1978, 18, N 4, p. 977—984.
Jalabert B., Bry C., Breton B., Campbell C. Action de la 17α-hydroxy-20β-dihydroprogestérone et de la progestérone sur la maturation et l'ovulation in vivo et sur le niveau d'hormone gonadotrope plasmatique (GTH) chez la Truite arc-en-ciel Salmo gairdneri.— C. r. Acad. sci. D, 1976, 283, N 10, p. 1205—1208.
Jalabert B., Szöllösi D. In vitro ovulation of trout oocytes: effects of prostaglandins on smooth muscle-like cells of the theca.— Prostaglandins, 1975, 9, p. 765—778.
Jones J. R. E. The relative toxicity of salts of lead, zinc and copper to stickleback (Gasterosteus aculeatus L.) and the effect of calcium on the toxicity of lead and zinc

salls.— J. Exp. Biol., 1938, **15**, N 3, p. 394—407.

Jones J. R. E. Antagonism between salts of the heavy and alkaline-earth metals in their toxic action on the tadpole of the toad, Bufo bufo (L.).— J. Exp. Biol., 1939, **16**, N 3, p. 313—333.

Kryzanovsky S. G. Die Atmungsorgane der Fischlarven (Teleostomi).— Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontogenie, 1934, **58**, S. 21—60.

Landauer N. Insulin-induced abnormalities of beak, extremities and eyes in chickens.— J. Exp. Zool., 1947, **105**, N 2, p. 145—172.

Lloyd R. Effect of dissolved oxygen concentrations on the toxicity of concentrations of several poisons to rainbow trout (Salmo gairdneri Richardson).— J. Exp. Biol., 1961, **38**, N 2, p. 447—455.

Magnin E. Répartition actuelle des Acipenseridés.— Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 1959, **23**, fasc. 3, p. 277—285.

Masui Y. Relative roles of the pituitary, follicle cells, and progesterone in the induction of oocyte maturation in Rana pipiens.— J. Exp. Zool., 1967, **166**, N 3, p. 365—367.

Montalembert de J., Jalabert B., Bry C. Precocious induction of maturation and ovulation in northern pike (Esox lucius).— Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys., 1978, **18**, N 4, p. 969—975.

Schuetz A. W. Action of hormones on germinal vesicle breakdown in frog (Rana pipiens) oocytes.— J. Exp. Zool., 1967, **166**, N 3, p. 347—354.

Solmann T. Correlation of the aquarium goldfish toxicities of some phenols, quinones, and other benzene derivatives with their inhibition of autooxidative reactions.— J. Gen. Physiol., 1949, **32**, p. 671—679.

Tchou-Su, Wang Yu-lan. Etudes comparatives sur l'ovulation et la maturation in vivo et in vitro chez le Crapaud asiatique (Bufo bufo asiaticus).— Acta biol. exp. sinica, 1958, **6**, p. 129—180.

Teichmann H. Defectstufen von Nase und Auge bei fehlgebildeten Larven der Regenbogenforelle (Salmo irideus W. Gibb.).— Roux' Arch., 1957, **149**, H. 3, S. 365—386.

Woskoboinikoff M. M. Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen.— Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. und Phys., 1932, **55**, H. 1, S. 315—488.

Wright P. A. Factors affecting in vitro ovulation in the frog.— J. Exp. Zool., 1945, **100**, N 3, p. 565—575.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ . . . 3

1. СОЗРЕВАНИЕ ООЦИТОВ И ОВУЛЯЦИЯ . . . 9

1.1. Созревание яиц у осетровых рыб в природе и при заводском воспроизводстве . . . 9

1.2. Изменения ооцитов в процессе созревания . . . 10

1.3. Овуляция ооцитов и образование полостной жидкости . . . 21

1.4. Гормональная стимуляция созревания и овуляции ооцитов . . . 22

1.5. Методы работы с производителями разных биологических групп осетровых рыб, заходящими в реки в разное время года и нерестящимися в том же или следующем году . . . 27

1.6. Рыбоводное освоение разных видов осетровых рыб . . . 30

1.7. Влияние внешних условий на способность самок реагировать на гипофизарную инъекцию и на рыбоводное качество икры . . . 33

1.8. Выметывание икры во время естественного нереста и получение икры на рыбоводном заводе . . . 39

2. ЗАРОДЫШЕВОЕ РАЗВИТИЕ . . . 48

2.1. Половые клетки . . . 49

2.2. Искусственное осеменение икры . . . 61

2.3. Оплодотворение . . . 64

2.4. Дробление . . . 77

2.5. Гаструляция . . . 91

2.6. Развитие зародышей от конца гаструляции до начала пульсации сердца . . . 98

2.7. Развитие зародышей от начала пульсации сердца до вылупления . . . 107

2.8. Продолжительность периода вылупления и способ освобождения зародышей из оболочек . . . 118

2.9. Хронология зародышевого развития . . . 120

3. РАЗВИТИЕ ПРЕДЛИЧИНОК . . . 124

3.1. Особенности предличиночного периода развития . . . 124

3.2. Стадии развития предличинок . . . 126

3.3. Хронология развития предличинок . . . 142

3.4. Развитие предличинок в период от вылупления до начала ритмичных дыхательных движений . . . 143

3.5. Развитие предличинок в период от начала ритмичных дыхательных движений до перехода на активное питание . . . 151

3.6. Видовые различия между предличинками осетра, севрюги и белуги . . . 154

3.7. Нарушения развития предличинок . . . 159

4. ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ . . . 169

4.1. Общие положения . . . 169

4.2. Температурные границы . . . 172

4.3. Кислород и газовый обмен у зародышей . . . 175

4.4. Качество воды . . . 176

4.5. Освещенность . . . 177

5. **РЕЖИМ ИНКУБАЦИИ** 178
5.1. Общие положения 178
5.2. Продолжительность развития 180
5.3. Типичность развития зародышей и предличинок 184
5.4. Отход в период инкубации, его размеры и источники . . 185

ПРИЛОЖЕНИЯ 188
1. Экспресс-метод определения зрелости гонад у производителей осетровых (по Б. Н. Казинскому, Ю. А. Феклову, С. Б. Подушке, А. Н. Молодцову, 1978) 188
2. Использование продолжительности созревания ооцитов осетровых рыб in vitro как критерия для отбора производителей (Б. Ф. Гончаров) 189
3. Сравнительное количественное определение гонадотропной активности в гипофизах осетровых рыб (по Б. Ф. Гончарову, 1972) 190
4. Использование трийодтиронина для повышения эффективности гипофизарных инъекций (по Т. А. Детлаф, С. И. Давыдовой, 1979) 192
5. Относительная характеристика продолжительности развития 193
6. Определение времени инъекции суспензии гипофизов и просмотра самок после гипофизарной инъекции для получения от них икры в оптимальные сроки при разных температурах 194
7. Техника осеменения икры осетровых рыб (по А. С. Гинзбург, 1963) 199
8. Пробы для определения процента оплодотворения, размеров отхода и типичности развития 200
9. Определение продолжительности инкубации зародышей осетра, севрюги и белуги при разных температурах и оценка условий инкубации по скорости развития 207

ЛИТЕРАТУРА 208

Татьяна Антоновна Детлаф,
Анна Самуиловна Гинзбург,
Ольга Ивановна Шмальгаузен

РАЗВИТИЕ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

Утверждено к печати Институтом биологии развития им. Н. К. Кольцова Академии наук СССР

Редактор издательства В. Н. Вяземцева. Художник В. Г. Ефимов
Художественный редактор Н. Н. Власик. Технический редактор Ю. В. Серебрякова
Корректоры М. К. Запрудская, К. П. Лосева

ИБ № 21246

Сдано в набор 19.12.80. Подписано к печати 7.05.81. Т-09510. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14. Уч.-изд. л. 15,8. Тираж 1150 экз. Тип. зак. 5254. Цена 2 р. 40 к.

Издательство «Наука». 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука». 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10