

597.15 : 597.13 : 597.554.3

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ДЕЙСТВИЯ СОЛЕВОГО ФАКТОРА  
В ОНТОГЕНЕЗЕ ПЕСТРОГО ТОЛСТОЛОБИКА

Т.И. Рыкова

Пестрый толстолобик (*Aristichthys nobilis* Rich) – потребитель зоопланктона, так же как и белый амур и белый толстолобик – растительноядные, широко внедряется в рыбном хозяйстве. Благодаря быстрому росту он – желательный объект прудового разведения и акклиматизации.

За счет использования пестрым толстолобиком зоопланктона, в массе развивающегося в водохранилищах Днепра, Волги, Кубани и других рек, а также в осолоненных водоемах юга европейской части СССР, Средней Азии и Казахстана, может быть получена дополнительная высококачественная продукция.

Возможность освоения пестрым толстолобиком осолоненных вод лиманов, заливов, озер и т.д. определяется прежде всего его выносливостью к солености, особенно на ранних стадиях развития.

Цель данной работы – изучение солевой устойчивости икры и личинок пестрого толстолобика, установление благоприятного для развития солевого диапазона икры и личинок и повреждающего действия солености, а также возрастных изменений солеустойчивости личинок. В связи с этим необходимо было также исследовать некоторые особенности строения и свойства икры и спермы пестрого толстолобика в нормальных условиях и при повышенной солености воды.

Исследования проводились в 1963–1965 гг. в рыбопитомнике "Горячий Ключ", Краснодарского края.

Основными методами изучения солеустойчивости было определение смертности яиц и личинок при оплодотворении и развитии в пресной и морской воде разной солености; регистрация различного типа уродств и дефектов, возникающих по мере развития; измерения степени набухания, диаметра и плотности яиц, длины и высоты тела и количества туловищных и хвостовых сегментов личинок в водах разной солености.

В опытах использовали естественную черноморскую воду, Пресную воду брали из р. Псекупс. Разбавлением черноморской воды речной составили ряд опытных вод соленостью: 1,9; 3,2; 4,9; 6,3; 7,6; 9,4; 11,7<sup>0</sup>/оо.

Испытываемый ряд солености воды ограничен величиной, близкой к границе выживания в морской воде представителей сем. Cyprinidae (Ивлев, 1940; Никольский, 1954; Кирпичников, 1954; Лещинская, 1955; Суханова, 1957; Дорошев, 1967 и др.).

Удельный вес яиц измеряли по скорости падения их в трубке с водой (Зотин, 1961). Соленость воды определяли титрованием по хлору (Бруевич, Деменченко, 1944).

Икру и сперму получали от производителей пестрого толстолобика, подвергнутых гипофизарной инъекции. Обязательным условием при проведении экспериментов был сбор икры и спермы с максимально возможной чистотой, без примеси крови или заметных количеств овариальной жидкости. Необходимое количество икры собирали в небольшую стеклянную чашечку непосредственно из струи икры, вытекающей из самки. Сперму собирали в маленькую пробирку. Для защиты от действия прямых солнечных лучей пробы половых продуктов закрывали черной бумагой.

В лаборатории икру осеменяли спермой от 2–3 самцов и только хорошего качества. В одной серии опытов использовали икру от одной самки. В зависимости от целей опыта икру с оплодотворяли сухим или полусухим способом. В чашечку с небольшим количеством икры (обычно 200–300 шт.) вносили 2–3 капли спермы. При полусухом способе осеменения сперму разбавляли 1–2 каплями слабосоленой воды (1,9<sup>0</sup>/оо). Осторожным покачи-

ванием чашечки содержимое ее перемешивали и сразу же после этого мягким пером распределяли по опытным чашкам с водой. Через несколько минут воду в них меняли, чтобы удалить остатки быстрорастворимой спермы.

Икру инкубировали в чашках Петри, по 30-40 шт. в каждой. Для лучшего насыщения кислородом воду наливали небольшим слоем толщиной в 2-3 диаметра икринки и меняли 5-6 раз в сутки, осторожно отбирая и добавляя ее резиновой грушей со стеклянной трубкой.

Опыты ставили в лаборатории при температуре, на протяжении трех сезонов работы варьировавшей в пределах 19-29°. Как правило, яйца оставляли развиваться до стадии вылупления эмбрионов из оболочек. В зависимости от температуры воды это время составляло 18-40 ч, колебания температуры воды в таком опыте не превышали 4-5°.

Личинок содержали в чашках Коха. Очень удобными для таких целей оказались стеклянные баночки объемом приблизительно 100 см<sup>3</sup>, употребляемые для упаковки черной икры.

Личинок в водах разной солености выращивали по 7-10 дней. Кормом для них служили мелкие формы пресноводного зоопланктона (*Moina* sp., *Cyclops* sp., *Daphnia* sp. и др.). Его отлавливали в прудах с богато развитым зоопланктоном, и личинки не испытывали в нем недостатка.

Условия инкубации икры и содержания личинок были одинаковыми для каждой серии опытов. Контролем служило состояние икры и личинок в пресной воде. Следует отметить, что икра и личинки пестрого толстолобика как объекты экспериментальных исследований трудны из-за необычайной нежности и чувствительности к любым внешним воздействиям.

По развитию, строению эмбрионов и личинок пестрый толстолобик очень сходен с белым толстолобиком. Время прохождения стадий развития у них одинаковое и зависит от температуры. Для характеристики отдельных моментов развития пестрого толстолобика, помимо собственных наблюдений, использованы данные А.И. Сухановой (1966).

Икра пестрого толстолобика батипелагическая. В условиях рек Юго-Восточной Азии она выметывается в придонных слоях воды. Обводненные икринки немного всплывают, но проходят развитие в более глубинных слоях воды, чем икра белого амура и белого толстолобика.

Зрелая икра пестрого толстолобика имеет слегка желтоватый или серовато-голубоватый оттенок. Она несколько крупнее, чем икра белого амура и белого толстолобика. Объем яиц пестрого толстолобика составляет  $1,67 \text{ мм}^3$ , белого амура -  $1,26 \text{ мм}^3$ , белого толстолобика -  $1,07 \text{ мм}^3$ .

Наблюдения над икрой *in vitro* (увеличение  $4 \times 10$ ;  $8 \times 4$ ;  $9 \times 4$ ) показали, что яйцевая оболочка пестрого толстолобика двуслойная: радиально исчерченный слой (*zona radiata*) и тонкий гомогенный слой над ним.

Гистологический анализ срезов зрелой неоплодотворенной икры подтверждает наличие двух слоев яйцевой оболочки пестрого толстолобика. Двуслойность оболочки четко видна только в первые минуты после помещения яйца в воду. По мере обводнения яйца оболочки растягиваются, плотно прилегают друг к другу и становятся трудно различимыми. Толщина этих двух слоев, измеренная у неоплодотворенных яиц пестрого толстолобика после 5-20 мин. пребывания их в пресной воде, составила около  $10 \text{ мк}$ .

Поверхность зрелого яйца - не гладкая, она покрыта равномерно распределенными и одинаковыми по высоте бугорками (рис. I). Эти образования легко обнаружить при рассматривании

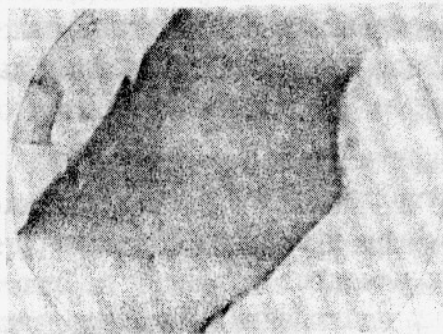


Рис. I. Оболочка яйца пестрого толстолобика (ув.  $40 \times 10$ )

только что помещенных в воду яиц как пестрого и белого толстолобика, так и белого и черного амуров. Подобное состояние оболочки отмечено и у пелагических яиц американского окуня (Mansueti, 1958). Поверхность его яйца покрыта складками, которые расправляются в процессе набухания



и таким образом создают возможность значительного увеличения объема яйца.

Как показывают наблюдения, яйца пестрого толстолобика активируются водой. Работами многих авторов установлено, что при активации и оплодотворении яиц рыб происходит разрушение кортикальных альвеол (Aoki, 1939, 1940; Ito, 1954; 1956, 1960; Kusa, 1956; Yamamoto, 1939; Гинабург, 1960, 1968; Детлаф, 1957; Крыжановский, 1953, 1956; Зотин, 1961; Сакун, 1960 и др.).

Доказано также, что разрушение кортикальных альвеол из поверхностного слоя яиц после оплодотворения или активации не является обязательным условием дальнейшего развития зародыша.

В некоторых случаях о разрушении кортикальных альвеол можно судить по выделяющейся при этом пероксидазе. Положительная пероксидазная реакция в оболочках и перивителлиновой жидкости яиц сига, по наблюдениям А.И. Зотина (1961), обнаруживается только после активации. Исследование им неоплодотворенных яиц сига показало, что пероксидазную реакцию дают кортикальные альвеолы, а появление пероксидазы в перивителлиновой жидкости и оболочках после активации яиц связано с разрушением альвеол и выделением их содержимого под оболочку.

Нам удалось положительная пероксидазная реакция в перивителлиновой жидкости и оболочках яиц пестрого толстолобика, а также белого толстолобика, белого и черного амуров. При помощи реактива Слонимского-Лапинского (Зотин, 1961) было получено яркое сине-зеленое окрашивание оболочки и поверхности неоплодотворенных яиц пестрого толстолобика после 2-3 мин. активации водой. Сильно обводненные яйца пестрого толстолобика и белого и черного амуров дают слабое голубое окрашивание перивителлиновой жидкости. Очевидно, концентрация пероксидазы, выделяемой при разрушении кортикальных альвеол, в перивителлиновой жидкости небольшая.

При осеменении в воде или помещении в воду неоплодотворенных яиц лососевых и других рыб они претерпевают изменения, свидетельствующие об оплодотворении или активации: отделяется

оболочка, образуется перивителлиновое пространство, цитоплазма стягивается в области бластодиска, который приподнимается над желтком.

Эти изменения были прослежены и у яиц пестрого толстолобика.

На рис.2а видно, что яйцевая оболочка пестрого толстолобика через минуту после оплодотворения заметно отделилась от желтка. Достаточно отчетливо заметны точечные образования на оболочке яйца. Кортикальные альвеолы в этот момент также хорошо различимы. Спустя 2 мин. после оплодотворения (рис.2б) они исчезают из кортикального слоя яйца.

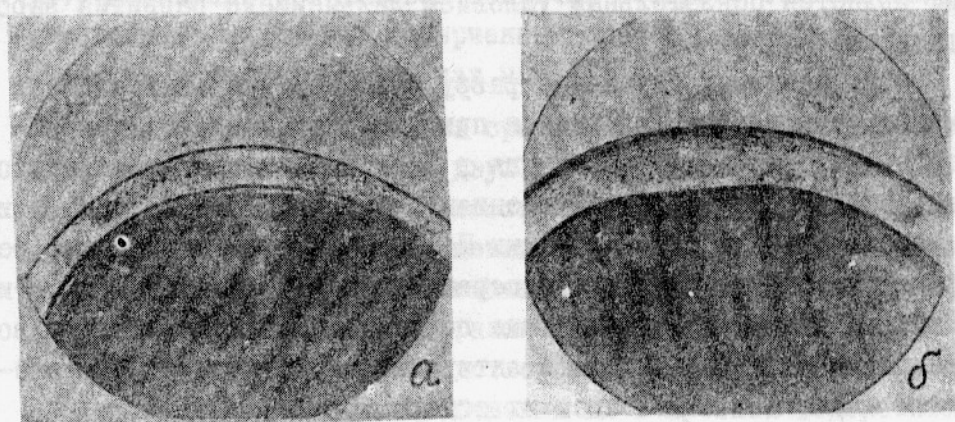


Рис.2. Оплодотворенное яйцо пестрого толстолобика:  
а - через 1 мин. после оплодотворения;  
б - через 2 мин.

На рис.3, изображающем неоплодотворенное яйцо пестрого толстолобика через 2 мин. после помещения в воду, кортикальные альвеолы еще видны. Следовательно, разрушение кортикальных альвеол у яиц пестрого толстолобика происходит в течение 2-3 мин. после активации водой или оплодотворения.

В первые минуты после оплодотворения или активации идет очень быстрое поступление воды в яйцо. Уже после минутного пребывания в пресной воде (температура 20-23°) диаметр оплодотворенных яиц пестрого толстолобика увеличивается более чем на 200 мк, а белого толстолобика и амура - примерно на 100 мк. Плотность яиц при этом резко падает (Рыкова, 1966,

1968). Набухшие яйца пестрого толстолобика так же, как и зрелые интактные, отличаются большим объемом по сравнению с белым толстолобиком и амуром. Расчет количества воды, поступающей в яйцо при его обводнении, показывает, что на единицу первоначального объема яйца пестрого толстолобика приходится 46,7; белого толстолобика - 35,8; белого амура - 35,0 единиц воды, т.е. яйца пестрого толстолобика обводняются в большей степени, чем яйца рыб двух других видов.

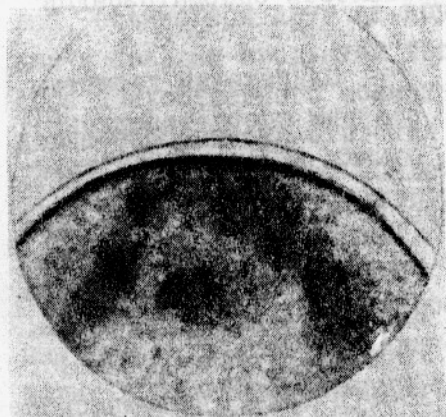


Рис.3. Неоплодотворенное яйцо пестрого толстолобика после 2 мин. активации пресной водой

**Сперматозоиды.** Данные о сперматозоидах пестрого толстолобика весьма скудны. Из работы Г.В.Поповой (1968) известно, что по количеству спермиев в единице объема ( $21,6 \text{ млн./м}^3$ ) пестрый толстолобик превосходит белого толстолобика и белого амура.

Активность спермиев, определенная по характеру движения, оказалась сходной у этих трех видов рыб. В 0,4%-ном растворе  $\text{NaCl}$  она повышается по сравнению с пресной водой. Активность спермиев в большой степени зависит от температуры воды. Сперма остается нормально активной и сохраняет высокую оплодотворяющую способность в течение 11 ч при температуре  $4-6^{\circ}$ .

Для нас особый интерес представляет вопрос о влиянии осмотических условий среды на подвижность спермиев. Такие данные о спермиях пестрого толстолобика в литературе отсутствуют. Очень краткие сведения относительно поведения спермиев белого толстолобика и белого амура в различных осмоти-

ческих условиях среды сообщаются В.К. Гореловым (1966). При разбавлении спермы этих рыб пресной водой сперматозоиды приходят в состояние бурного поступательного движения (активации). Примерно через 30-40 сек. они переходят в колебательное движение. В пресной воде сперматозоиды белого амура и белого толстолобика сохраняли подвижность в течение 11,5 мин. в солоноватой воде (3,0-7,5<sup>0</sup>/∞∞) период подвижности спермиев этих рыб резко увеличивается и составляет 20-30 мин. С дальнейшим повышением солености воды активность сперматозоидов также резко снижается (рис.4).

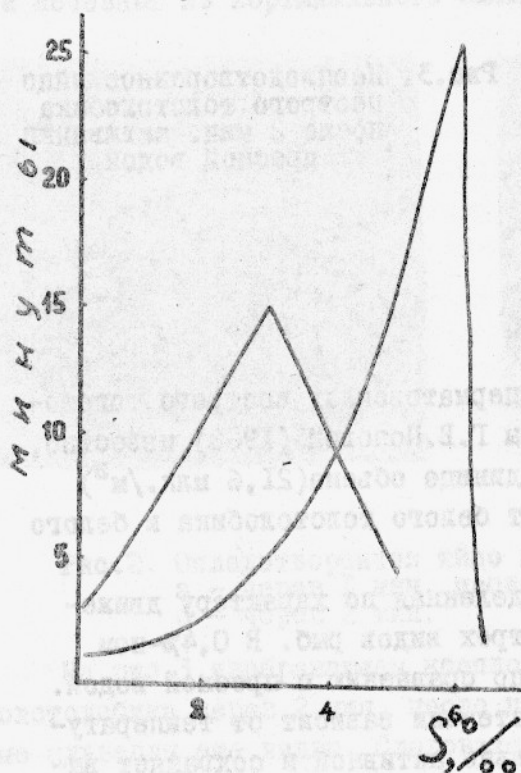


Рис.4. Активность спермиев белого амура и белого толстолобика в черноморской воде:  
1 - белый толстолобик;  
2 - белый амур.

от качественного состава ионов. Наиболее значимыми в этом отношении являются ионы  $Ca^{2+}$  (Дорошев, 1967).

Одинаковый характер реакции сперматозоидов разных видов рыб на изменение солености воды отмечают многие исследователи (Ellis, Jones, 1939; Милованов, 1962; Дорошев, Горелов, 1964; Горелов, 1966 и др.). Осмотическое давление среды является одним из важнейших факторов в активации и длительности периода подвижности спермиев. Поведение спермиев в соленой воде определяется не весовой концентрацией присутствующих в растворе ионов (в ‰), а количеством находящихся в растворе частиц, создающих давление данного раствора.

Активность сперматозоидов в солевой среде в большой степени зависит и



Таким образом, имеющиеся в литературе данные о влиянии солевой среды на поведение спермиев пресноводных рыб позволяют предположить, что спермии пестрого толстолобика также сохраняют активность и оплодотворяющую способность в диапазоне соленостей от пресной воды до 7,5<sup>0</sup>/оо.

Оплодотворение. Применяемые в практике рыбоводства "сухой" и "полусухой" способы искусственного осеменения икры рыб, отличаются друг от друга в основном временем добавления к половым продуктам воды. При выборе того или иного способа искусственного осеменения принимаются во внимание видовые особенности строения и свойства икры и спермиев: строение и клейкость оболочек икринок, скорость утраты в воде оплодотворяющей способности спермиев и оплодотворяемости яиц и т.д.

В процессе оплодотворения начальным и очень существенным звеном является соединение гамет. У тех животных, у которых при оплодотворении спермий проникает через яйцевые оболочки (как у иглокожих, моллюсков, червей и др.) важную роль в соединении гамет играет акросомная реакция. Она является первой фазой этого процесса и включает образование акросомной нити и установление контакта с кортикальным слоем яйца. Выбрасывание спермием акросомной нити сопровождается активацией яйца, которая предшествует непосредственному контакту головки спермия с цитоплазмой.

В процессе эволюции спермии костистых рыб утратили акросому. Спермий рыб достигает поверхности цитоплазмы по микропиллярному каналу и контакт головки спермия с цитоплазмой осуществляется непосредственно независимо от активации яйца, которая требуется только для следующего этапа - вовлечения спермия в глубь цитоплазмы (Гинзбург, 1968).

На яйцах лососевых рыб А.С.Гинзбург (1963) было показано, что появление начальных изменений активации не отражается на способности яиц к оплодотворению. Утрата яйцами способности к оплодотворению наступает, когда в области микропиле выделяется содержимое кортикальных альвеол, блокирующее проникновение спермия.

Яйца пестрого толстолобика, белого амура, белого и черного амуров так же, как и лососевых и некоторых других костистых рыб легко активизируются водой. Однако это не означает, что при осеменении яйца в воде спермий не оказывает на него никакого активирующего действия. Кортикальные изменения у оплодотворенных яиц пестрого толстолобика протекают быстрее, чем у неоплодотворенных, активированных действием воды. В оплодотворенных яйцах (рис.2б) кортикальные альвеолы исчезают через 2 мин. после помещения их в воду, а в кортикальном слое неоплодотворенного яйца (рис.3) они еще видны. Эти данные подтверждают существующее мнение (Agassiz, Whitman, 1889; Kagan, 1935; Гинзбург, 1968 и др.), что активирующая роль в оплодотворении принадлежит спермию, а при осеменении в воде он оказывает активирующее действие на яйцо, сочетающееся с активирующим действием воды.

Наблюдения за разрушением кортикальных альвеол у яиц пестрого толстолобика показывают, что видимые кортикальные изменения заканчиваются через 2 мин. и позже спермий уже не может проникнуть в активированное яйцо. Следовательно, при искусственном осеменении яйца пестрого толстолобика сохраняют способность к оплодотворению в течение 2 мин. после добавления воды.

Применяя "сухой" способ осеменения икры в своих экспериментах, мы смешивали неувлажненные половые продукты в течение очень короткого промежутка времени (меньше 1 мин.) и немедленно помещали в опытные среды: пресную воду и разбавленную черноморскую. В случае "полусухого" способа осеменения сперму разводили 1-2 каплями слабосоленой воды и затем смешивали с икрой. Как указывалось выше, слабосоленая вода активизирует спермий в большей степени, чем пресная. Добавляемые к сперме 1-2 капли слабосоленой воды не могут оказать непосредственного влияния на осемененные яйца, так как объем капель слишком мал по сравнению с объемом икры, а время воздействия чрезвычайно кратко. Применение "полусухого" способа осеменения в нашем варианте только повышает вероятность случаев соединения гамет, оставляя неизменными другие условия осеменения. Таким образом, как при "сухом", так и "полусухом"

способе осеменения, примененном нами, процессе соединения гамет протекает в заданных в опыте условиях среды, в которых зародыш будет проходить развитие.

Наблюдения за оплодотворяемостью икры в разных опытных водах показали высокий процент оплодотворения (не ниже 90). Определение процента оплодотворения икры проводили на стадии морулы. Эта стадия наиболее удобна для таких определений по тем соображениям, что развитие икры идет асинхронно, отдельные икринки начинают дробиться позже основной массы икры, и поэтому при более раннем учете могут быть приняты за недробящиеся. На стадии бластулы нормально развивающиеся икринки труднее отличить от развивающихся партеногенетически и образующих так называемую псевдобластулу. Для контроля за партеногенезом яиц пестрого толстолобика мы постоянно оставляли развиваться активированные водой яйца. Их партеногенетическое развитие длится 4-5 час., в результате образуются псевдоморулы и псевдобластулы.

Развитие икры. Наблюдения за икрой, развивающейся в воде различной солености, проводились с момента оплодотворения до вылупления эмбрионов из яйцевых оболочек.

Прежде всего обращает на себя внимание разная величина икринок в опытных чашках. Наиболее крупные в пресной воде, они постепенно уменьшаются с возрастанием солености воды. Диаметр икринки в пресной воде был вдвое больше диаметра икринки в разбавленной черноморской воде соленостью 9<sup>0</sup>/<sub>00</sub> (табл. I).

Таблица I

Размер икры (в мк) в воде разной солености

Диаметр	Пресная вода	Вода соленостью, ‰					
		1,9	3,2	4,9	6,0	7,5	9,0
И к р ы	3720	2600	2330	2330	2180	2180	1903
Желтка	1420	1370	1320	1330	1320	1360	1330

Эти измерения сделаны через 1,5-2 ч после оплодотворения на начальных стадиях дробления бластодиска (температура равна 20,7<sup>0</sup>).

Изменения размеров желточного мешка значительно меньше, но наблюдается статистически достоверное уменьшение ( $p < 0,05$ ) диаметра желтка по сравнению с пресной водой во всех опытных водах, кроме первой, соленостью 1,9<sup>0</sup>/оо.

Как известно, пелагофильность яиц пестрого толстолобика обеспечивается созданием большого перивителлинового пространства. Поступление в яйцо большого количества воды в процессе образования перивителлинового пространства увеличивает его объем в десятки раз и делает его удельный вес близким к плотности воды (Рыкова, 1966, 1968), поэтому яйцо турбулентными токами в реке поддерживается во взвешенном состоянии.

У икры, помещенной в разбавленную черноморскую воду, перивителлиновое пространство формируется при всех опытных соленостях воды, но объем его различен. Сокращение размеров икры, развивающейся в соленой воде, достигается в основном за счет перивителлинового пространства, его образованию препятствуют соли.

Плотность яиц пестрого толстолобика, как и других пелагофилов китайского фаунистического комплекса, несмотря на сильное обводнение (яйцо содержит воды 99,2%), остается несколько больше, чем воды. Развивающиеся в разбавленной черноморской воде яйца пестрого толстолобика имеют плотность значительно большую, чем в пресной, но она также остается больше, чем плотность окружающей среды; и в спокойной воде яйца тонут. Между удельным весом яиц и соленостью существует прямая зависимость: чем выше соленость воды, тем больше увеличение удельного веса по сравнению с пресной водой (табл.2).

Таблица 2

Изменение удельного веса яиц ( $\Delta \sigma$ ) пестрого толстолобика в зависимости от солености воды

Показатели	Пресная вода	Вода соленостью, <sup>0</sup> /оо			
		1,9	3,2	6,3	9,4
Объем перивителлинового пространства, мм <sup>3</sup>	31,13	11,42	7,38	8,21	3,08
$\Delta \sigma$ , г/см <sup>3</sup>	0	0,0362	0,0704	0,0933	0,1834



В яйца при образовании перивителлинового пространства вместе с водой проникают ионы солей, так как яйцевая оболочка легко проницаема для них, а коллоиды перивителлиновой жидкости обладают высокой осмотической активностью (Рыкова, 1964, 1966). Ограничение размеров яиц и увеличение их плотности при набухании в разбавленной черноморской воде по сравнению с пресной связано, по-видимому, с тем, что проникновению воды и солей под оболочку яйца препятствует ускоренное ее затвердевание под действием ионов солей. Поступление в околочелточное пространство из окружающей среды воды и солей создает осмотический градиент между желтком и перивителлиновой жидкостью. В результате желток теряет часть воды и уменьшается в объеме.

Зависимость от солености окружающей среды размеров и плотности пелагической икры и соответственное распределение ее по глубинам неоднократно отмечались для морских рыб: сельди, трески, камбал и др. (Jacobsen, Johansen, 1908; Зайцев, 1954; Грауман, 1961; Holliday, Blakter, 1960; Holliday, 1965).

Дробление яиц имело место во всех опытных водах. В пресной воде и водах соленостью до  $9^{\circ}/\text{со}$  дробилась основная масса икринок. При  $9,4^{\circ}/\text{со}$  у значительной части яиц дробления не происходило, а в воде соленостью  $11,7^{\circ}/\text{со}$  было всего несколько неправильно дробившихся икринок, остальные выглядели неоплодотворенными.

Неправильное дробление яиц в водах повышенной солености очень характерно. В результате первого дробления образуются два неравных бластомера. С последующим дроблением число бластомеров увеличивается, но они остаются разными по величине, распределены на желтке рыхло и неравномерно.

На стадии морулы. в перивителлиновом пространстве у таких икринок можно наблюдать отрывающиеся бластомеры. Они еще в течение некоторого времени дробятся, а затем рассеиваются в перивителлиновом пространстве. Желточная масса яиц в морской воде приобретает грубую зернистость.

Нередко в водах повышенной солености, особенно при экстремальных значениях солености, встречаются икринки, очень

похожие на развивающиеся партеногенетически. Примерно до стадии крупноклеточной морулы в контроле эти икринки сохраняют вид активированных: образовалось перивителлиновое пространство, на анимальном полюсе яйца происходит некоторая концентрация плазменного материала, напоминающая образование бластодиска, но относительно большего размера. Рассмотреть отдельных бластомеров не удастся. Затем плазменный материал начинает как бы обволакивать желток, вид яйца в этот момент напоминает бластулу. Эти образования у икринок мы обозначаем как псевдоморулу, псевдобластулу, а более поздние — псевдогастролу. Итак, к стадии морулы икринки, нормально развивающиеся и отклоняющиеся от нормы, становятся хорошо отличимыми.

В пресной воде и водах соленостью 1,9 и 3,2<sup>0</sup>/оо икра развивается нормально, образуя ровные компактные шапочки из клеток, характерные для стадии морулы.

Следующая опытная солевая точка (4,9<sup>0</sup>/оо) является уже критической для нормального развития икры. У части икринок появляются заметные нарушения в развитии. Наблюдаются описанные выше "рыхлые" морулы, шапочка клеток неровная, часто состоит из двух неравных скоплений (полушарий) клеток; изменяется форма желточного мешка, он перестал быть округлым, яйцевидно вытянут. У отдельных икринок нарушена целостность желточной оболочки, и содержимое желточного мешка вытекает в перивителлиновое пространство.

Отмеченные выше нарушения в развитии икры в водах более высокой солености принимают массовый характер и выражены резко, но значительная часть икринок из вод соленостью 6,3 и 7,6<sup>0</sup>/оо образует более или менее нормальную морулу. Отход икры в них на этой стадии был высоким. Среди икринок, содержащихся в воде соленостью 9,4<sup>0</sup>/оо, только отдельные выглядели нормальными; большинство яиц оставалось недробившимися, а часть дала уродливые морулы: бластомеры разрозненными кучками лежат на желтке, желточный мешок у многих с перетяжкой, оторванных бластомеров не наблюдается и шапочки клеток, несмотря на их неровность, более компактны по сравнению с рыхлыми морулами из вод соленостью 6,3 и 7,6<sup>0</sup>/оо.

Вдвое уменьшенные по сравнению с контролем икринки в воде 11,7<sup>0</sup>/оо образуют псевдоморулу. Исключение составляют лишь отдельные икринки, сохранившие вид неоплодотворенных. Икра, содержащаяся в воде соленостью 9,4 и 11,7<sup>0</sup>/оо, дальше не развивалась и через некоторое время погибла.

Икринки, остановившиеся в развитии и погибшие, сохраняясь в воде высокой солености, не разлагаясь, значительно дольше, чем в пресной и слабосоленой, так как соли консервируют их.

Дальнейшее развитие нормально протекает в пресной воде и водах соленостью 1,9 и 3,2<sup>0</sup>/оо. в момент вылупления из яйцевых оболочек число выживших эмбрионов в этих водах составляло около 70%. Выклев эмбрионов обычно проходил нормально и без отхода.

Развитие икры в воде соленостью 4,9<sup>0</sup>/оо идет очень неравномерно. Одновременно бывает представлено несколько стадий развития. В качестве иллюстрации возьмем пример из опыта № 10. Контрольная икра, содержащаяся в пресной воде, в описываемый момент находилась на стадии желточной пробки. В это время в воде соленостью 4,9<sup>0</sup>/оо встречались икринки на стадиях развития от морулы до начала сегментации зародыша. Некоторая часть икринок (40-50%) в этой воде без видимых нарушений проходит развитие до момента вылупления эмбриона из яйца. К началу выклева в пресной воде эмбрионы из 4,9<sup>0</sup>/оо воды были еще в оболочках, но развитыми в той же степени, что и контрольные. Вылупление эмбрионов из яйцевых оболочек в этой воде задерживалось на 3-4 ч.

В воде соленостью 6,3<sup>0</sup>/оо яйца, выжившие на стадии морулы, а затем гастрულიровавшие, продолжают развиваться. Развитие яиц в этой воде идет неправильно, медленнее, чем в контроле, и заканчивается вылуплением уродливых эмбрионов, которые погибают сразу после выклева.

В черноморской воде соленостью 7,6<sup>0</sup>/оо яйца, как правило, не развивались дальше стадии образования глазных пузырей.

Опытный ряд соленостей воды в зависимости от выживания икры можно разделить на зоны: благоприятную (0-50<sup>0</sup>/оо) и неблагоприятную (5-7<sup>0</sup>/оо) для развития яиц пестрого толстолобика.



В зоне благоприятных соленостей икра развивается синхронно с контролем. Эмбрионы вылупляются из яиц развитыми в такой же степени, как и контрольные, но выклев несколько запаздывает по сравнению с его началом в контроле.

В водах неблагоприятной зоны соленостей наблюдается резко выраженная асинхронность в развитии. В некоторых случаях опытные икринки опережают в развитии контрольные, но это единичные и уродливые эмбрионы. Они оказываются нежизнеспособными и гибель их наступает вскоре после вылупления из яичных оболочек.

Личинок в опыты по выращиванию в разбавленной черноморской воде брали в возрасте 5, 8 и 16 суток. До опыта их подращивали в капроновых садках, помещенных в пруд. Корм личинкам задавали один раз в день. Концентрация зоопланктона в садках всегда была высокой.

Подопытных личинок кормили три раза в сутки. Планктон для этого концентрировали процеживанием через плотный газ и слегка обсушивали фильтровальной бумагой. Таким образом избегали разбавления морской воды в опытных чашках при внесении корма. Через час после кормления воду в чашках заменяли свежей, так как пресноводный планктон в водах высокой солености быстро отмирал и, разлагаясь, портил воду.

В опыт отбирали личинок по возможности одинакового размера, но так как выполнить это практически трудно, отклонения в размерах личинок были и впоследствии усиливались в тесных аквариумных условиях.

Пятисуточные личинки, самые младшие из всех испытанных, находились на первом этапе личиночного периода развития (Суханова, 1966). Плавательный пузырь у них заполнен. В питании преобладает внешняя пища, но незначительные запасы желтка еще сохраняются. Стенки кишечника становятся складчатыми. Личинки в достаточной степени пигментированы.

В течение двух суток личинки оставались живыми во всех испытываемых водах. На третьи сутки в воде крайней для этой серии опытов солености 9,4<sup>0</sup>/оо погибла половина личинок. Гибель личинок в эти сутки началась и в других опытных водах.



В слабосоленой воде (1,9 и 3,2<sup>0</sup>/оо) личинки не отличались от контрольных из пресной воды.

Малоподвижные, слабо пигментированные личинки выделялись среди других более темных и очень подвижных в водах соленостью 4,9 и 6,3<sup>0</sup>/оо. На трети сутки в черноморской воде в 4,9<sup>0</sup>/оо у одной личинки становится заметным искривление тела в хвостовом отделе. У личинок из этой солености и других более высоких начинает развиваться пучеглазие.

В водах соленостью 7,6 и 9,4<sup>0</sup>/оо личинки бледные и слабо подвижные.

В последующие дни опыта отмеченные нарушения в развитии личинок усиливаются, появляются новые: водянка, повреждения плавников; недостаточно развит челюстной аппарат. С повышением солености воды от 4,9<sup>0</sup>/оо и выше число уродливых личинок в опытных сосудах росло, увеличивалась их гибель. На седьмой день опыт был прекращен. Данные, приведенные ниже, дают представление о выживании личинок за 6 дней опыта.

Соленость, <sup>0</sup> /оо	Выживание личинок, %	
Пресная вода	75	Несмотря на довольно высокую выживаемость личинок в водах повышенной солености, большая часть их - уроды, обреченные на гибель. Таким образом, опыты показали, что благоприятный для жизни пятисуточных личинок солевой диапазон ограничен 5 <sup>0</sup> /оо. Они столь же мало, как и икра, выносливы к действию морской воды.
1,9	70	
3,2	100	
4,9	90	
6,3	83	
7,6	56	
9,4	27	

Личинки в возрасте 8 суток уже полностью перешли на активное питание. В кишечнике просматриваются комки пищи. В хвостовой лопасти закладываются кожные плавниковые лучи. Увеличивается число меланофор, личинки окрашены много интенсивнее, чем пятисуточные. На протяжении всего опыта, длившегося 10 суток, личинки пестрого толстолобика из вод соленостью от 0 до 6<sup>0</sup>/оо включительно выглядели нормально, активно питались и росли. В отличие от них личинки, посаженные в воду соленостью 7,6<sup>0</sup>/оо, вели себя беспокойно, плохо брали корм. Многие

личинки были уродливы: имели язвы на теле, их плавники были разъедены солью. Частым явлением были водянки и искривления туловища.

Личинки, помещенные в черноморскую воду соленостью  $9,4^{\circ}/\text{оо}$ , с первых дней опыта проявляли признаки угнетенного состояния: были малоподвижны, наиболее мелкие из них сразу переставали брать корм. За трое суток опыта погибло  $2/3$  личинок. У личинок из этой воды наблюдалось уменьшение объема плавательного пузыря до почти полного спадания его стенок у отдельных экземпляров. Разъеденные плавники и язвы на теле отмечались чаще, чем у личинок из менее соленых вод. В воде соленостью  $11,7^{\circ}/\text{оо}$ , крайней испытываемого ряда, личинки на вторые сутки цепенели и лежали неподвижно на поверхности воды, сердце у них билось. На следующие сутки все личинки погибали.

Личинки постарше (в возрасте 16 суток) оказались несколько более выносливыми к солености воды, чем восьмидневные. У этих личинок начинает появляться зачаток переднего плавательного пузыря. В кишечнике намечается образование первой петли. Плавниковые лучи занимают большую половину лопасти хвостового плавника, в ней намечается слабая выемка. Усиливается пигментация будущих плавников. Личинка еще остается прозрачной. Гибель таких личинок в водах высокой солености ( $7,5^{\circ}/\text{оо}$  и выше) была меньше, чем у восьмидневных, при тех же соленостях разбавленной черноморской воды. Границы же выживания и характер уродств, вызываемых влиянием ионов морской воды, у них те же, что и у восьмидневных личинок. Восьми- и шестнадцатидневные личинки хорошо переносят соленость черноморской воды до  $7^{\circ}/\text{оо}$ . Дальнейшее повышение солености воды сказывается на личинках пестрого толстолобика губительно.

Из наших опытов следует, что устойчивость к солевому фактору среды выше у личинок более старшего возраста. Зависимость увеличения солеустойчивости с ростом и развитием организмов и совершенствованием их осморегуляторной системы отмечалась рядом исследователей (Гинецкий, 1964; Привольнев, 1967; Карпевич, 1955; Iwuadgold, Houston, 1964 и др.). Иной точки зрения придерживаются Holliday и Blaxter (1960), изучавшие солеустойчивость икры и личинок

атлантической сельди. Они утверждают, что солеустойчивость у личинок выше, чем у взрослых, несмотря на то, что взрослые рыбы имеют хорошо развитый аппарат осморегуляции, а личинки на ранних стадиях развития не имеют ни жабр, ни почек. Высокую резистентность личинок они объясняют большой индивидуальной устойчивостью их тканей к действию морской воды.

Сравнение по солеустойчивости личинок пестрого и белого толстолобиков и белого амура (Рыкова, 1964; 1965; 1966) показывает, что пестрый толстолобик и белый амур очень близки. Несколько меньшей выносливостью к солености воды отличается белый толстолобик (рис.5).

Границы выживания личинок этих рыб совпадают с указываемыми для личинок других пресноводных карповых рыб (Кирпичников, 1954; Ивлев, 1940; Гостеева, 1957; Привольнев, 1967; Штерман, 1962; Суханова, 1957; Логвинович, 1955; Олифан, 1955 и др.).

При содержании личинок в морской воде обращает на себя внимание тот факт, что личинки в водах высокой солености оказываются мельче, выглядят усохшими и более высокотельными, чем личинки из пресной воды. Для проверки этого положения в конце опыта были измерены длина тела, высота тела, а также пересчитаны туловищные и хвостовые сегменты. Эти данные получены в двух опытах: с восьми- и шестнадцатидневными личинками. В табл.3 представлены результаты этих измерений.

Таблица 3

Длина личинок пестрого толстолобика  
в водах различной солености<sup>x/</sup>

Опыт	Пресная вода	Вода соленостью, ‰					
		1,9	3,2	4,9	6,3	7,6	9,4
I	9,90	10,14	9,59	9,38	8,51	-	7,13
II	10,77	10,65	10,21	10,35	10,11	9,56	10,00

x/ Продолжительность опыта 10 дней.

Таблица отражает тенденцию угнетения роста под влиянием морской воды у личинок, взятых в опыт в восьмидневном возрасте. По данным второго опыта такая тенденция не прослеживается.

ся у более старших - шестнадцатидневных личинок. Статистический анализ показал, что разности средних величин длины не достоверны из-за сильного разброса размеров личинок в каждой опытной солености.

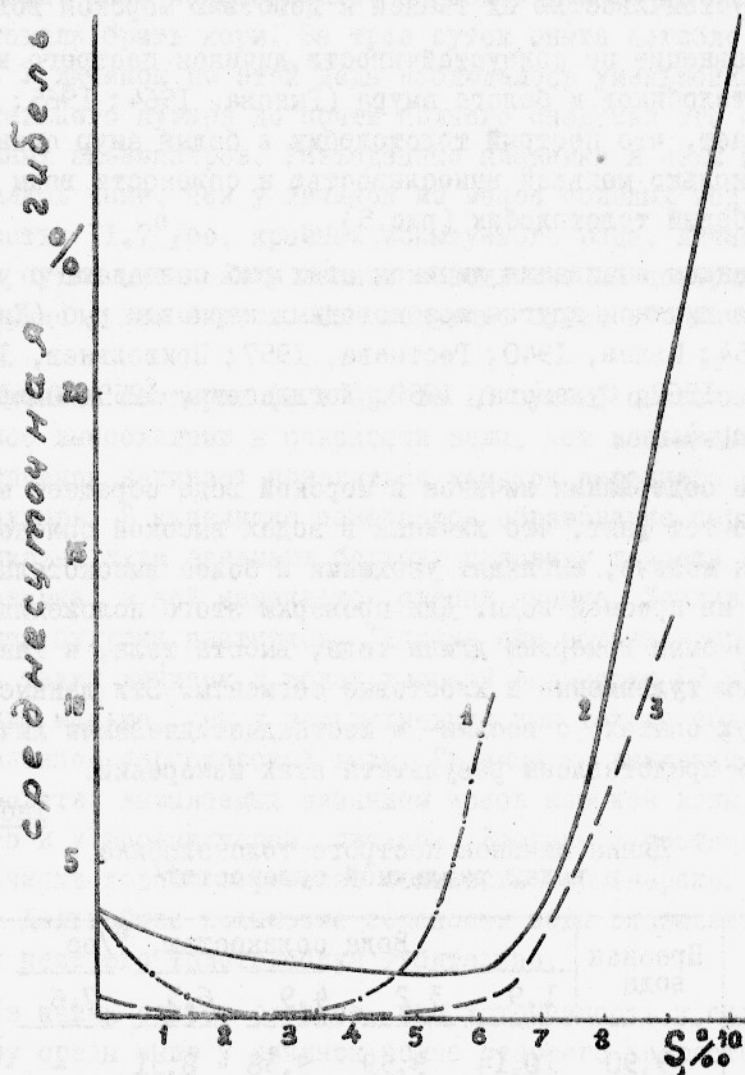


Рис.5. Выживание личинок белого толстолобика, пестрого толстолобика и белого амура в черноморской воде разной солености:  
 1 - белый толстолобик (возраст 10 суток);  
 2 - пестрый толстолобик (возраст 8 суток);  
 3 - белый амур (возраст 17 суток).

Чтобы показать изменение относительной высоты тела личинок в зависимости от солености воды, личинки из каждой



опытной солености были распределены в три-четыре размерные группы и для каждой группы вычислены средние величины. Результаты измерений представлены на рис.6. Распределение величин относительной высоты тела хорошо демонстрирует закономерность увеличения высокотелости личинок в морской воде по сравнению с пресной.

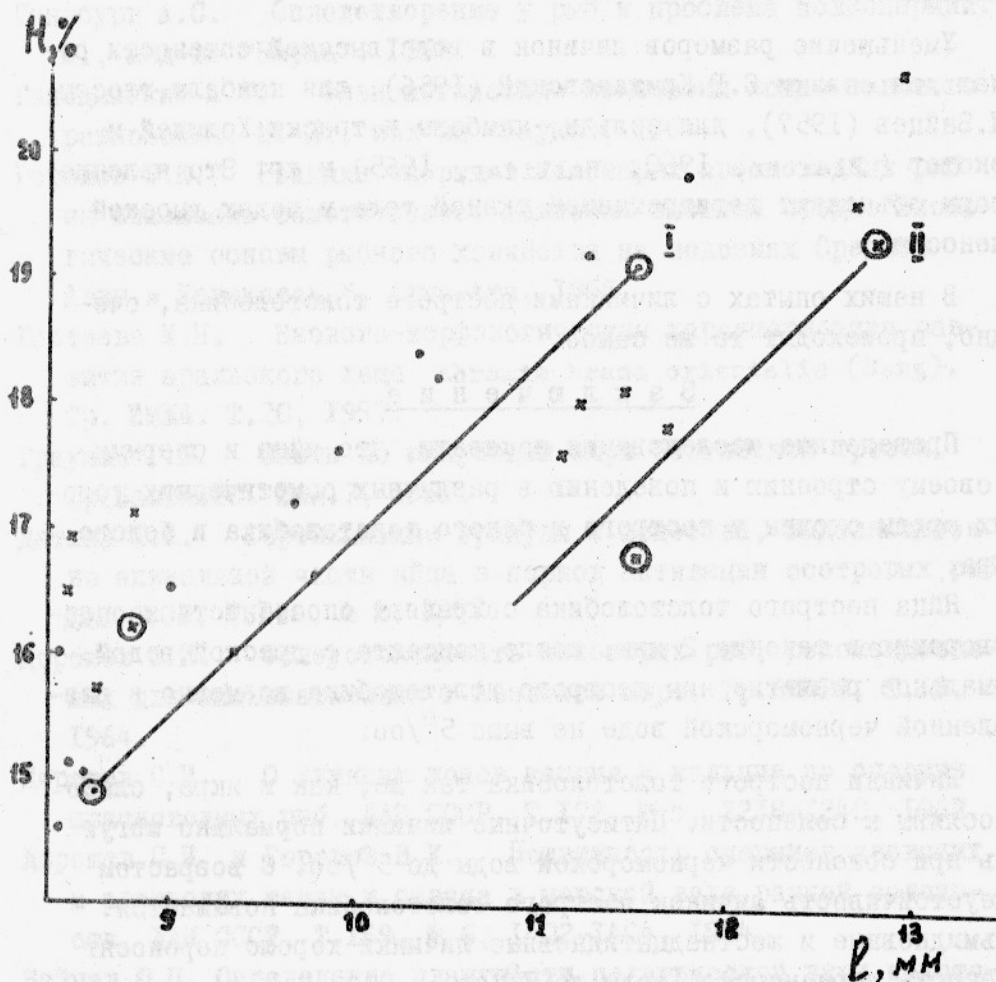


Рис.6. Влияние морской воды на высоту тела личинок пестрого толстолобика:

●, × - морская вода; I и II - опыты;  
○ - пресная вода.

Данные измерений количества туловищных и хвостовых сегментов личинок пестрого толстолобика из различных разведений черноморской воды показали, что закономерных отклонений от

нормы в числе сегментов у личинок под влиянием солености воды не наблюдается.

Изменения некоторых меристических признаков под влиянием солености и температуры у колюшки отчетливо показал Линдсей (Lindsey, 1962). Рыбы выросшие при низких температурах и высоких соленостях, имели большее число позвонков и лучей в плавниках.

Уменьшение размеров личинок в воде высокой солености отмечал для салаки С.Г.Крыжановский (1956), для камбалы-гlossы Ю.П.Зайцев (1957), для сельди, камбалы и трески Холидей и Блэкстер (Vlaxter, 1960; Holliday, 1965) и др. Это явление авторы объясняют дегидратацией тканей тела в водах высокой солености.

В наших опытах с личинками пестрого толстолобика, очевидно, происходит то же самое.

### З а к л ю ч е н и е

Проведенные исследования показали, что яйца и спермии по своему строению и поведению в различных осмотических условиях среды сходны у пестрого и белого толстолобика и белого ямура.

Яйца пестрого толстолобика сохраняют способность к оплодотворению в течение 2 мин. после контакта с пресной водой. Нормальное развитие яиц пестрого толстолобика возможно в разбавленной черноморской воде не выше 5<sup>0</sup>/оо.

Личинки пестрого толстолобика так же, как и икра, слабо выносливы к солености. Пятисуточные личинки нормально могут жить при солености черноморской воды до 5<sup>0</sup>/оо. С возрастом солеустойчивость личинок пестрого толстолобика повышается. Восьмидневные и шестнадцатидневные личинки хорошо переносят соленость черноморской воды до 7<sup>0</sup>/оо.

Таким образом, солеустойчивость ранних стадий развития пестрого толстолобика позволяет ему размножаться не только в пресной, но и в слабосоленой воде, а увеличивающаяся с возрастом организма солевая резистентность дает основание считать, что пестрый толстолобик может освоить солоноватые воды.

## Л и т е р а т у р а

- Бруевич С.В. и Деменченко С.К. Инструкция по производству химических исследований морской воды. М., изд-во "Главсевморпуть", 1944.
- Гинзбург А.С. Соединение гамет без активации яйца у лососевых рыб. "Ж.общ.биол", Т.24, № 6, 1960.
- Гинзбург А.С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М., изд-во "Наука", 1968.
- Гинецинский А.Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.-Л., изд-во "Наука", 1964.
- Горелов В.К. Реакция спермиев некоторых пресноводных рыб на изменение осмотического давления внешней среды. "Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана", Алма-Ата, 1966.
- Гостеева М.Н. Эколого-морфологическая характеристика развития аральского леща *Abramis brama orientalis* (Berg). Тр. ИМЖА. Т.20, 1957.
- Грауман Г.Б. Опыты по инкубации икры балтийской трески. Тр.БалтНИРО. Вып.7, 1961.
- Детлаф Т.А. Кортикальные гранулы и вещества, выделяющиеся из анимальной части яйца в период активации осетровых рыб. ДАН СССР. Т.116, № 2. 1957.
- Дорошев С.И. Солеустойчивость некоторых рыб, рекомендованных для акклиматизации в Азовском море. Тр.ВНИРО. Т.55, 1964.
- Дорошев С.И. О влиянии ионов натрия и кальция на спермии пресноводных рыб. ДАН СССР. Т.172, № 5, 1238-1240, 1967.
- Дорошев С.И. и Горелов В.К. Подвижность спермиев азовских и аральских шемаи и сазана в морской воде разной солености. ДАН СССР. Т.159, № 6, 1402-1404, 1964.
- Зайцев Ю.П. Определение плавучести пелагической икры некоторых видов черноморских рыб. ДАН СССР. Т.94, № 3, 1954.
- Зайцев Ю.П. К изучению развития пелагической икры рыб в воде разной солености. "Вопросы экологии". Т.1, Киев, изд.Гес.ун-та, 1957.
- Зотин А.И. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых, изд-во АН СССР, М., 1961.

- Ивлев В.С. Влияние солености на развитие икры каспийских полупроходных рыб. "Зоол. журн.", Т.19, 1940.
- Карпевич А.Ф. Экологическое обоснование прогноза изменений ареалов рыб и состава ихтиофауны при осолонении Азовского моря. Тр.ВНИРО. Т.31, 1966.
- Кирпичников В.С. Солеустойчивость аральского сазана. "Вопросы ихтиологии", Вып.2, 1954.
- Крыжановский С.Г. Особенности зрелых яиц костистых рыб. "Вопросы ихтиологии". Вып.1, 1953.
- Крыжановский С.Г. Развитие салаки в воде повышенной солености. "Вопросы ихтиологии". Вып.6, 1956.
- Лещинская А.С. Выживание икры, личинок и мальков кубанской тарани в азовской воде разной солености. Тр.ВНИРО. Т.31, 1955.
- Логвинович Д.Н. Влияние солености и плотности кормовых объектов на питание и рост личинок и мальков донского леща и судака. Тр.ВНИРО. Т.31, 1953.
- Милованов В.К. Биология воспроизводства и искусственного осеменения животных. М., изд-во "Сельск.-хоз. лит.", 1962.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология, изд-во "Советская наука", 1954.
- Олифан В.И. Влияние солености на икру и личинок каспийских сазана, воibly, леща. ДАН СССР, 68, № I, 1954.
- Привольнев Т.И. Влияние солености среды на водный обмен пресноводных рыб. Обмен веществ и биохимия, изд-во "Наука", М., 1967.
- Попова Г.В. Получение и хранение молок белого амура, белого и пестрого толстолобиков. "Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб". М., изд-во "Наука", 1968.
- Рыкова Т.И. О солеустойчивости китайских растительноядных рыб на ранних стадиях развития. Тр.ВНИРО. Т.55, 1964.
- Рыкова Т.И. Отношение к солености среды китайских растительноядных рыб на ранних стадиях развития. "Физиологические основы экологии водных животных". Тезисы докладов на науч. совещании. Севастополь, 1965.



- Рыкова Т.И. Солеустойчивость и некоторые особенности пелагической икры и личинок белого амура и толстолобика. "Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана", Алма-Ата, 1966.
- Рыкова Т.И. Морфо-функциональные особенности икры белого амура, белого и пестрого толстолобиков. "Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб". М., изд-во "Наука", 1968.
- Сагун О.Ф. Химическая природа и значение включений в овочитах костистых рыб. Архив анат.гистол. и эмбр., 37, № I, 1960.
- Суханова А.И. Развитие пестрого толстолобика (*Aristichthys nobilis* (Rich.)). "Вопросы ихтиологии", Т.6. Вып.2 (39), 1966.
- Суханова Е.Ф. Выживание личинок и мальков рыба в воде различной солености. Тр.Рыбов.Бюлл.лаборатории Азчергосрыбвода. Вып.2, Краснодар, 1957.