

	Название статьи	Страницы	Цит.
<input type="checkbox"/>	РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ РЫБ И ПРОМЫСЛОВЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ КАК ПРОБЛЕМА БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ Озернюк Н.Д.	163-164	0
<input type="checkbox"/>	ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ В РАЗНЫХ РАЙОНАХ ЦЕНТРАЛЬНО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКИ Архипов А.Г., Мамедов А.А., Симонова Т.А., Теницкая И.А.	165-171	0
<input type="checkbox"/>	ВЛИЯНИЕ ТЕМПА РАЗВИТИЯ НА ФОРМУЛУ ГЛОТОЧНЫХ ЗУБОВ ЛЕЩА АВРАМИС ВРАМА (L.): ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ Болотовский А.А., Лёвин Б.А.	172-177	0
<input type="checkbox"/>	ВЛИЯНИЕ ЛЕЦИТОТРОФНОГО ПИТАНИЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ГИГАНТСКОЙ ПРЕСНОВОДНОЙ КРЕВЕТКИ MACROBRACHIUM ROSENBERGII Борисов Р.Р., Кряхова Н.В.	178-182	1
<input type="checkbox"/>	РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ТРЕСКИ (GADUS MORHUA CALLARIAS L.) ВОСТОЧНО-БАЛТИЙСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ Дмитриева М.А., Карпушевский И.В.	183-190	0
<input type="checkbox"/>	НЕРЕСТ И РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ ЛИТОРАЛЬНОЙ ПОЛИХЕТЫ NAMANEREIS LITTORALIS (GRUBE, 1876) (NEREIDIDAE, NAMANEREIDINAE) Ежова Е.Е.	191-199	0
<input type="checkbox"/>	ОЦЕНКА ПРОДУКЦИИ ИКРЫ ВОСТОЧНО-БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ (GADUS MORHUA CALLARIAS L.) НА ОСНОВЕ МНОГОЛЕТНИХ ИХТИОПЛАНКТОННЫХ ДАННЫХ Карасева Е.М.	200-204	0
<input type="checkbox"/>	ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ХЕМОСЕНСОРНЫХ СИСТЕМ В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ Касумян А.О.	205-212	1
<input type="checkbox"/>	ВЛИЯНИЕ ГОРМОНАЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НА ЭМБРИОГЕНЕЗ ПРУДОВИКА KALYMNAEA STAGNALIS (L., 1758) Кудикина Н.П.	213-219	1
<input type="checkbox"/>	ОБ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЧИНАХ И МЕХАНИЗМАХ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗЛИЧИЙ В ЧИСЛЕ ЧЕШУИ У РЫБ Лёвин Б.А.	220-225	3
<input type="checkbox"/>	ВЛИЯНИЕ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ПИЩЕЙ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ НА СКОРОСТЬ РОСТА И ЧИСЛЕННОСТЬ ЛЕЩА АВРАМИС ВРАМА L. (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) В КУРШСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ Науменко Е.Н.	226-231	0
<input type="checkbox"/>	ДИНАМИКА ГЛЮКОКОРТИКОИДОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ДЛИННОПАЛОГО РЕЧНОГО РАКА (ASTACUS LEPTODACTYLUS ESCH) Никитина С.М., Чибисова Н.В.	232-234	0
<input type="checkbox"/>	АДАПТАЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ Озернюк Н.Д.	235-240	0

РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ РЫБ И ПРОМЫСЛОВЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ КАК ПРОБЛЕМА БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

Изучение раннего онтогенеза рыб имеет важное значение для анализа проблем биологии развития, поскольку эта группа животных, являясь наиболее многочисленной среди позвоночных, обитает (и размножается) в самых разнообразных условиях среды (Берг, 1955; Никольский, 1963; Расс, 1983). С данной особенностью биологии рыб связано в значительной степени очень большое разнообразие способов размножения и типов раннего онтогенеза этих животных (Крыжановский, 1948, 1949, 1953; Соин, 1968; Павлов, 2007; Нельсон, 2009).

Не менее важным фактором, определяющим разнообразие ранних этапов индивидуального развития, служат эволюционные закономерности формирования данной группы позвоночных и их последующее филогенетическое развитие (Шмальгаузен, 1938, 1939, 1946; Северцов, 1939). Более древние в эволюционном отношении группы рыб (осетровые, акулы и скаты) существенно отличаются в отношении особенностей размножения, строения яиц и эмбрионального развития от представителей таксономических групп, возникших позднее. Таким образом, сочетание экологических и эволюционных факторов служит основной причиной значительного разнообразия типов развития рыб.

Существенный интерес для понимания разнообразия онтогенезов представляют исследования ранних этапов индивидуального развития беспозвоночных животных, в том числе имеющих промысловое значение. Для беспозвоночных животных, как известно, характерно необычайное разнообразие типов развития (Беклемишев, 1964; Иванова-Казас, 1995; Дондуа, 2005) и анализ данной проблемы служит источником информации для понимания механизмов, определяющих это разнообразие. В связи с этим следует отметить, что первые наиболее важные исследования по генетической регуляции формирования плана строения тела и его разнообразия у разных видов были выполнены на беспозвоночных животных (Lewis, 1978; Nüsslein-Volhard, Wieschaus, 1980; Garsia-Fernandez, 2005; Андреева, Кулакова, 2007; Корчагина и др., 2010).

VIII Международная конференция по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных, проводившаяся 19–23 апреля 2010 г. в г. Светлогорск Калининградской области, была посвящена анализу закономерностей ранних эта-

пов индивидуального развития этих животных. Обсуждались, в частности, особенности размножения, эмбрионального и личиночного развития (дифференцировки, роста и формообразования), становления различных метаболических и физиологических систем: эндокринной, пищеварительной, обонятельной, поведенческих реакций и др. Существенное внимание было уделено анализу адаптаций на ранних этапах индивидуального развития этих животных, а также проблем эволюционной биологии развития, поскольку рыбы часто используются как объект исследований данной проблемы.

Значительная часть докладов была посвящена анализу ихтиопланктона: составу, динамике численности в различных водоемах и его колебаниям в зависимости от условий среды. Это направление исследований, интенсивно разрабатываемое в нашей стране, имеет важное практическое значение, поскольку получаемые результаты можно использовать для прогнозирования продуктивности ресурсов Мирового океана и других водоемов.

В работе конференции, которая вызвала большой интерес, принимали участие исследователи из различных научных учреждений и ВУЗов Российской Федерации и некоторых зарубежных стран: Москвы, Санкт-Петербурга, Калининграда, Владивостока, Мурманска, Казани, Ростова-на-Дону, Екатеринбурга, Астрахани, Твери, Петропавловска-Камчатского, Магадана, а также Вьетнама и Латвии. Таким образом, значительный интерес к проблемам раннего онтогенеза рыб и промысловых беспозвоночных, продемонстрированный на прошедшей конференции, позволяет надеяться на дальнейший прогресс в исследованиях в этом важном направлении современной биологии развития.

Н.Д. Озернюк

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Т.Ф., Кулакова М.А. Гены *Hox* и *ParaHox* кластеров: происхождение, структурная организация и функциональная значимость в индивидуальном развитии и эволюции животных // Сб.: Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 10–13.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964. 427 с.

- Берг Л.С.* Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. М.-Л.: АН СССР, 1955. 286 с.
- Дондуа А.К.* Биология развития. Т. 1. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. 239 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Корчагина Н.М., Бакаленко Н.И., Кулакова М.А.* Нох-кластер и эволюция морфогенезов // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 5. С. 353–363.
- Крыжановский С.Г.* Экологические группы рыб и закономерности их развития // Изв. Тихоок. НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. 1948. Т. 27. С. 3–114.
- Крыжановский С.Г.* Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. 1949. Вып. 1. С. 5–332.
- Нельсон Д.С.* Рыбы мировой фауны. М.: Книжный дом “ЛИБРОКОМ”, 2009. 880 с.
- Никольский Г.В.* Экология рыб. М.: Высшая школа, 1963. 336 с.
- Павлов Д.А.* Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 2007. 263 с.
- Расс Т.С.* (ред.) Жизнь животных. Т. Рыбы. М.: Просвещение, 1983.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: АН СССР, 1939. 610 с.
- Соин С.Г.* Приспособительные особенности развития рыб. М.: МГУ, 1968. 90 с.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: АН СССР, 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 386 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.
- Garsia-Fernandez J.* *Hox, ParaHox, ProtoHox*: facts and guesses // *Heredity*. 2005. V. 94. P. 145–152.
- Lewis E.B.* A gene complex controlling segmentation in *Drosophila* // *Nature*. 1978. V. 276. P. 565–570.
- Nuslein-Volhard C., Wieschaus E.* Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila* // *Nature*. 1980. V. 287. P. 795–801.

УДК 597-152.6 (261.77)

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ В РАЗНЫХ РАЙОНАХ ЦЕНТРАЛЬНО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКИ

© 2011 г. А. Г. Архипов, А. А. Мамедов, Т. А. Симонова, И. А. Теницкая

ФГУП “Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии”,
236022 Калининград, ул. Дм. Донского, 5

arkhipov@atlant.baltnet.ru

Поступила в редакцию 02.08.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

В статье проанализированы изменения количественного состава массовых видов рыб на ранних стадиях онтогенеза в разных районах Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА) в теплые и холодные сезоны 1994–2008 гг. Наиболее распространенными представителями ихтиоценоза ЦВА являлись: европейская сардина (*Sardina pilchardus*), европейская ставрида (*Trachurus trachurus*), круглая сардинелла (*Sardinella aurita*) и западноафриканская ставрида (*Trachurus trecae*). Полученные данные свидетельствуют о том, что в пределах экономической зоны Марокко колебания численности на ранних стадиях развития у европейской сардины и европейской ставриды близки на всей рассматриваемой акватории (36°–21° с.ш.). Закономерности колебаний численности ихтиопланктона сходны с межгодовыми изменениями биомассы взрослых рыб в районе Марокко. В районе Мавритании (21°–16° с.ш.) колебания численности ранних стадий развития промысловых рыб нельзя однозначно сопоставить с изменениями биомассы взрослых рыб. Известно, что в экономической зоне Мавритании существуют сенегало-мавританские популяции круглой сардинеллы и западноафриканской ставриды, которые обитают в водах разных государств и нашими съемками полностью не оцениваются. Поэтому явного соответствия между рассматриваемыми данными не наблюдалось.

Ключевые слова: ранний онтогенез, ихтиопланктон, икринки, личинки, субтропическая ихтиофауна, тропическая ихтиофауна, динамика численности.

Эффективное изучение динамики численности промысловых рыб невозможно без выяснения закономерностей выживания рыб в раннем онтогенезе, т.к. известно, что основные параметры численности поколений рыб закладываются в течение ранних периодов жизни – эмбриональном, личиночном и мальковом. Способность вида расширять свой ареал, приспосабливаться к новым условиям среды также в определенной степени зависит от состояния популяции в раннем онтогенезе (Дехник и др., 1985; Бондаренко и др., 2003; Архипов, 2006). Рассматриваемые нами объекты исследований населяют акватории, которые находятся в субтропической (36°–33° с.ш.) и тропической (33°–16° с.ш.) климатических зонах Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА). Здесь происходит активный нерест взрослых неритопелагических рыб и нагул их молоди. Наиболее распространенными представителями ихтиоценоза ЦВА являются: европейская сардина (*Sardina pilchardus* Walb.), европейская ставрида (*Trachurus trachurus* L.), круглая сардинелла (*Sardinella aurita* Val.) и западноафриканская ставрида

(*Trachurus trecae* Cadenat.) (Доманевский, 1998; Промыслово-океанологические исследования..., 2002).

В предлагаемой работе анализируются многолетние изменения численности икринок и личинок промысловых рыб в разных районах Центрально-Восточной Атлантики и полученные результаты сравниваются с колебаниями биомассы взрослых рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами обработаны и проанализированы результаты ихтиопланктонных съемок 1994–2008 гг. в районах Северного Марокко (36°–28° с.ш.), Марокканской Сахары (28°–21° с.ш.) и Мавритании (21°–16° с.ш.) (рис. 1). Для сбора материалов использовались планктоносборщики “Бонго-20” с газом №17-21. Осуществлялся ступенчато-косой лов на горизонтах 100, 50, 35, 25, 10 и 0 м по 1.5–3 мин. на каждом горизонте при скорости судна 2.0–3.0 уз. (Smith, Richardson, 1977; Методические указания..., 1983). Дальнейшая обработ-

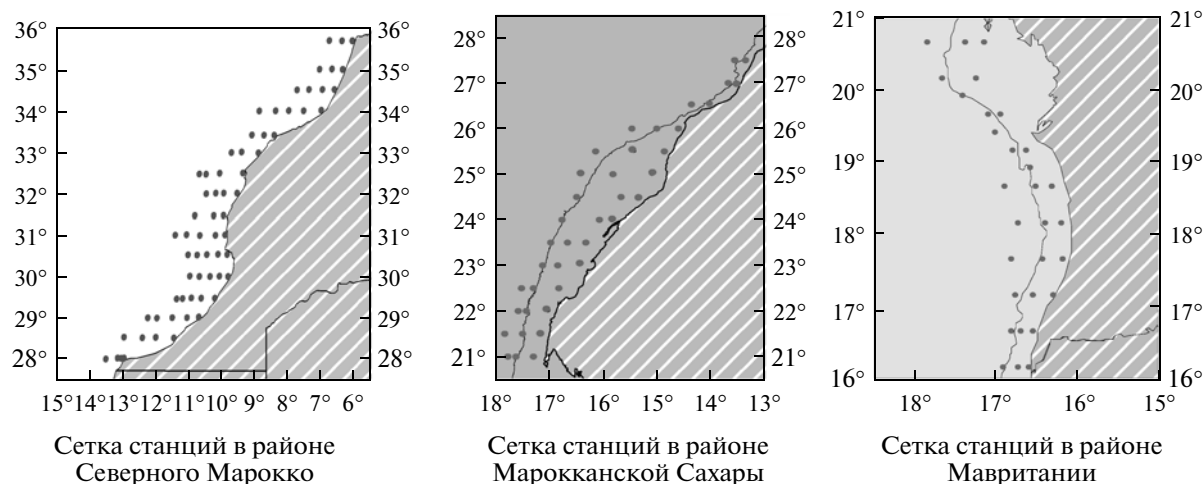


Рис. 1. Районы исследований.

ка материалов велась в лабораторных условиях под бинокулярными микроскопами МБС-9 и МБС-10 (увеличение 8×2 , 8×4). В ходе камеральной обработки определялся видовой состав икринок и личинок рыб. Расчет их численности проводили методом площадей (Аксютина, 1968). Колебания численности икринок и личинок промысловых рыб сравнивались в теплые (июнь–ноябрь) и холодные (декабрь–май) гидрологические сезоны. Биомассы взрослых рыб оценивались по результатам гидроакустических съемок, проводившихся АтлантНИРО в ходе комплексных съемок исследуемых акваторий (FAO, 2008). Всего за рассматриваемый период было выполнено 19 комплексных съемок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Воды ЦВА, в которых проводились наши исследования, населены видами рыб субтропической и тропической фаун. Типичными представителями субтропической фауны являются европейская сардина и европейская ставрида, тропической фауны – круглая сардинелла и западноафриканская ставрида (ставрида треке). Икринки и личинки этих видов в ихтиопланктоне являются наиболее массовыми в зависимости от сезона года.

Качественный и количественный состав ихтиопланктона у берегов Северного Марокко отражает фаунистическую принадлежность района. Чаще всего здесь отмечаются икринки и личинки субтропических видов – европейской сардины и европейской ставриды, пик нереста у которых приходится на холодные сезоны. Виды, относящиеся к тропической фауне, в основном встречаются в теплые сезоны и не столь многочисленны.

Многолетние изменения численности икринок и личинок европейской сардины и европейской ставриды представлены на рис. 2.

В районе Северного Марокко рассмотрены колебания численности икринок и личинок только представителей субтропической фауны, т.к. численность видов тропической фауны здесь была невысокой. Как видно из рис. 2, после периода с повышенной численностью икринок и личинок европейских сардины и ставриды в 1994–1995 гг. наблюдался определенный спад в 1997–2004 гг., и некоторое увеличение численности отмечено с 2005 г.

В районе Марокканской Сахары смешиваются фауна субтропическая, типичными представителями которой в ихтиопланктоне, как уже отмечалось, являются икринки и личинки европейской сардины и европейской ставриды, и фауна тропическая, ее характерные представители – икринки и личинки круглой сардинеллы и западноафриканской ставриды. Эти виды в ихтиопланктоне являются наиболее массовыми в зависимости от сезона года. В холодные сезоны преобладают представители субтропической фауны, в теплые – тропической.

Колебания численности икринок и личинок европейской сардины и европейской ставриды в районе Марокканской Сахары в холодные сезоны представлены на рис. 3.

Как видно из рис. 3, в районе Марокканской Сахары в колебаниях численности икринок и личинок промысловых рыб наблюдалась такая же закономерность, что и в районе Северного Марокко. А именно – период с повышенной численностью икринок и личинок европейских сардины и ставриды в 1994–1995 гг., определенный спад в



Рис. 2. Колебания численности икринок и личинок промысловых рыб в районе Северного Марокко, холодные сезоны 1994–2006 гг.

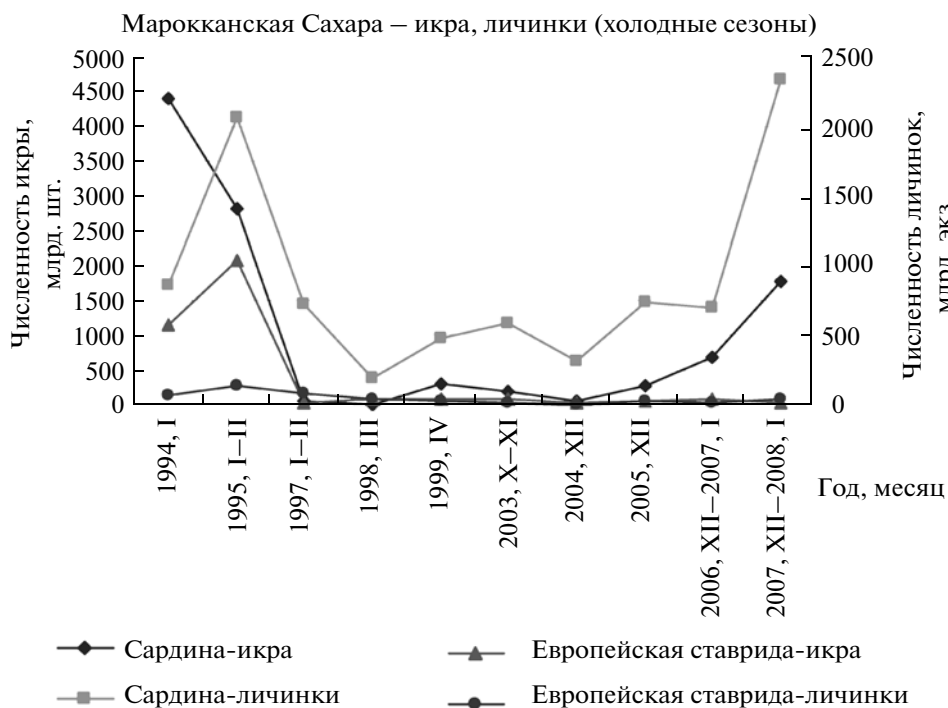


Рис. 3. Колебания численности икринок и личинок промысловых рыб в районе Марокканской Сахары, холодные сезоны 1994–2008 гг.

1997–2004 гг., и некоторое увеличение численности начиная с 2005 г. Следовательно, в пределах экономической зоны Марокко существуют единые популяции европейской сардины и европей-

ской ставриды, колебания численности у которых одинаковы на всей акватории (36°–21° с.ш.).

Это подтверждается при анализе изменений биомассы взрослых рыб в районе Марокко. Про-

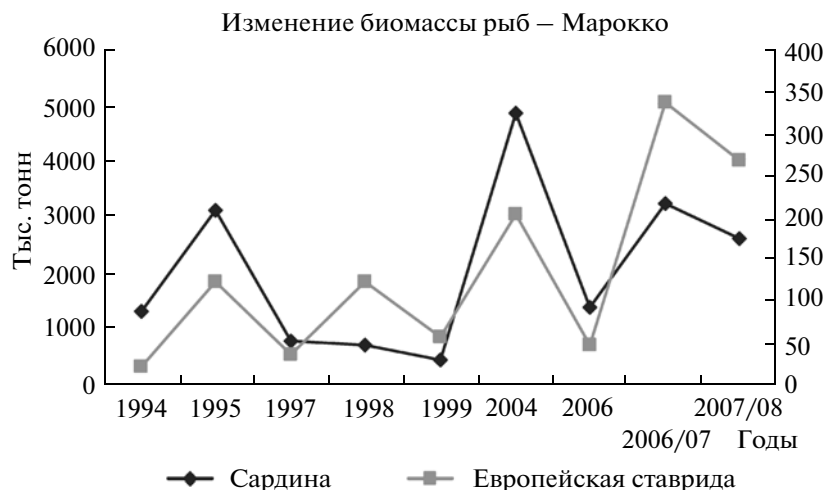


Рис. 4. Колебания биомассы взрослых рыб в районе Марокко, 1994–2008 гг.

слеживается уже выявленная для колебаний численности икринок и личинок рыб закономерность, т.е. наблюдается период повышенной численности биомасс, период спада и период подъема (рис. 4).

В теплые сезоны в районе Марокканской Сахары наблюдался интенсивный нерест у рыб тропической фауны, доминировали среди которых круглая сардинелла и западноафриканская ставрида. Колебания численности этих видов представлены на рис. 5.

В теплые сезоны в районе Марокканской Сахары тенденции колебаний численности ихтиопланктона в основном были обратными по сравнению с холодными сезонами. Наблюдалось увеличение численности икринок и личинок круглой сардинеллы в 1997–1999 гг. при низкой ее численности в 1994–1995 и 2004–2007 гг. Численность икринок и личинок западноафриканской ставриды была стабильно невысокой за все годы наблюдений (см. рис. 5).

В районе Мавритании в основном преобладала тропическая ихтиофауна, представителями которой в ихтиопланктоне являлись икринки и личинки круглой сардинеллы и западноафриканской ставриды. Пик нереста у этих видов, как известно, приходится на теплые сезоны. Из субтропической ихтиофауны встречались икринки и личинки европейской сардины и европейской ставриды, которые наблюдались, как правило, в холодные сезоны на севере рассматриваемого района в меньших, чем тропические виды, количествах. Колебания численности икринок и

личинок рыб тропической фауны представлены на рис. 6.

В теплые сезоны повышенная численность икринок круглой сардинеллы в районе Мавритании наблюдалась в 1998–1999 гг., и личинок — в 2001 г., икринок западноафриканской ставриды — в 1999 г., в остальные годы численность ранних стадий развития этих видов была невысокой (см. рис. 6).

При сравнении колебаний численности икринок и личинок рыб в районах Марокканской Сахары и Мавритании в теплые сезоны можно отметить одинаковое увеличение численности икринок сардинеллы в 1998–1999 гг. при спаде численности ранних стадий обоих видов в 2004–2007 гг. В целом тенденции колебаний численности икринок и личинок тропических видов рыб Марокканской Сахары и Мавритании были не такими близкими, как у икринок и личинок субтропических видов районов Северного Марокко и Марокканской Сахары.

Анализируя многолетние изменения биомассы взрослых рыб в районе Мавритании, отметим, что их нельзя однозначно сопоставить с колебаниями ранних стадий развития круглой сардинеллы и западноафриканской ставриды (рис. 7). Это подтверждает данные о том, что в экономической зоне Мавритании существуют сенегало-мавританские популяции вышеназванных рыб, которые мигрируют в водах разных государств и нашими съемками полностью не оцениваются. Поэтому явного соответствия между рассматриваемыми данными не наблюдалось. Для более полного изучения изменений биомассы промыс-



Рис. 5. Колебания численности икринок и личинок промысловых рыб в районе Марокканской Сахары, теплые сезоны 1994–2007 гг.



Рис. 6. Колебания численности икринок и личинок промысловых рыб в районе Мавритании, теплые сезоны 1997–2007 гг.

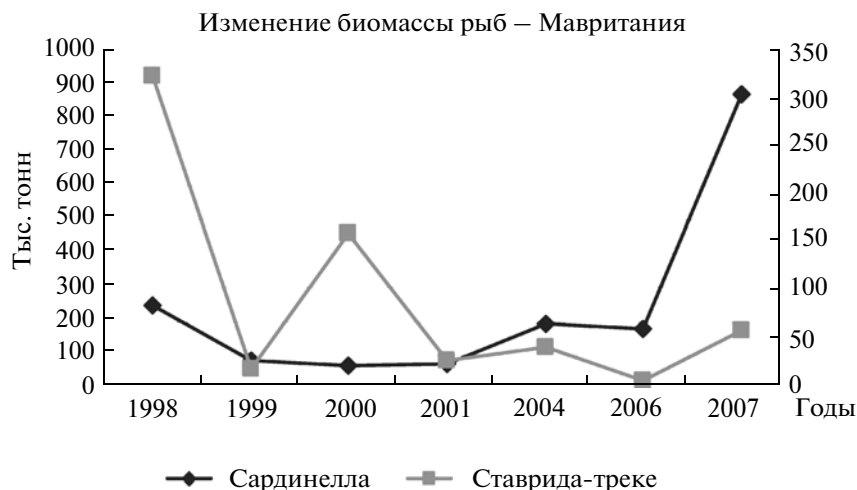


Рис. 7. Колебания биомассы взрослых рыб в районе Мавритании, 1998–2007 гг.

ловых видов рыб тропической фауны необходимо проводить съемки в акватории как минимум трех стран – Марокко, Мавритании и Сенегала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видно из приведенных графиков, колебания численности икринок и личинок рассматриваемых видов происходили не синхронно. Эти колебания определялись сложным комплексом абиотических и биотических факторов среды, влияющих на распределение и численность массовых промысловых видов рыб ЦВА (Архипов, Седлецкая, 2000; Архипов, 2003, 2006, 2009а, б).

Полученные данные свидетельствуют о том, что в пределах экономической зоны Марокко существуют единые популяции европейской сардины и европейской ставриды, колебания численности на ранних стадиях у которых близки на всей рассматриваемой акватории (36°–21° с.ш.). Это подтверждается при анализе изменений биомассы взрослых рыб в районе Марокко. В районе Мавритании колебания численности ранних стадий развития промысловых рыб нельзя однозначно сопоставить с колебаниями биомассы этих рыб. В экономической зоне Мавритании обитают сенегало-мавританские популяции круглой сардинеллы и западноафриканской ставриды, которые распределяются в водах разных государств и нашими съемками полностью не оцениваются. Поэтому явного соответствия между рассматриваемыми данными не наблюдалось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксютина З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохо-

зяйственных исследованиях // М.: Пищевая промышленность. 1968. 289 с.

Архипов А.Г. Зависимость распределения и численности ихтиопланктона у северо-западного побережья Африки от факторов внешней среды // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43. № 6. С. 812–821.

Архипов А.Г. Динамика численности и особенности распределения ихтиопланктонных сообществ северной части Центрально-Восточной Атлантики и морей Средиземноморского бассейна // Калининград: Изд. АтлантНИРО. 2006. 232 с.

Архипов А.Г. Сезонная и межгодовая изменчивость ихтиопланктона у побережья Марокканской Сахары // Вопросы ихтиологии. 2009а. Т. 49. № 2. С. 225–232.

Архипов А.Г. Сезонная и межгодовая изменчивость ихтиопланктона у побережья Мавритании // Вопросы ихтиологии. 2009б. Т. 49. № 4. С. 519–527.

Архипов А.Г., Седлецкая В.А. Межгодовые и сезонные изменения численности и распределения ихтиопланктона у атлантического побережья Африки от мыса Спартель до мыса Кап-Блан // Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана. Сб. научн. трудов, Т. 2. Морская гидробиология. Калининград: Тр. АтлантНИРО. 2000. С. 48–65.

Бондаренко М.В., Кровнин А.С., Серебряков В.П. Ранжирование урожайности поколений и коэффициентов выживания поколений в раннем онтогенезе промысловых рыб Баренцева моря для определения биологических ориентиров и оценки изменчивости среды // М.: ВНИРО. 2003. 187 с.

Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г. Значение ранних стадий развития в формировании численности поколений // В. сб.: Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1985. С. 56–72.

Доманевский Л.Н. Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центрально-Восточной Атлантики // Калининград: Тр. АтлантНИРО. 1998. 195 с.

Методические указания по сбору проб зоо- и ихтиопланктона планктоносорщиком "Бонго" и их обработке // Калининград. АтлантНИРО. 1983. 36 с.

Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана // Под ред. В.Н. Яковлева, д.г.н., проф. Калининград: Изд. АтлантНИРО. Т. 1. 2002. 248 с.

FAO. Report of the FAO working group of the assessment of small pelagic fish off Northwest Africa // FAO. Fisheries Report № 882. Salu, Senegal. 2008. 257 p.

Smith P.E., Richardson S.L. Standard Techniques for pelagic fish egg and larvae surveys // Food and Agriculture Organization of the United Nations. Techn. Paper № 175. Rome, 1977. 95 p.

Dynamics of Numbers of Commercial Fish in Early Ontogenesis in Different Areas of the Central-Eastern Atlantic

A. G. Arkhipov, A. A. Mamedov, T. A. Simonova, and I. A. Tenitskaya

Federal State Unitary Enterprise Atlantic Research Institute of Fishery and Oceanography,
ul. Dm. Donskogo 5, Kaliningrad, 236022 Russia

email: arkhipov@atlant.baltnet.ru

Abstract—Changes in the quantitative composition of mass fish species at early stages of ontogenesis in different areas of the Central-Eastern Atlantic (CEA) in warm and cold seasons in 1994–2008 were analyzed in the paper. The most widespread representatives of ichthyocenosis of CEA were: European pilchard (*Sardina pilchardus*), common scad (*Trachurus trachurus*), round sardinella (*Sardinella aurita*), and West-African scad (*Trachurus trecae*). The data obtained indicate that, within the economic zone of Morocco, fluctuations of numbers at early stages of development in European pilchard and common scad are close over the entire water area under consideration (36°–21° N). The regularities of fluctuations of the numbers of ichthyoplankton are similar to the interannual changes in the biomass of fish in the area of Morocco. In the area of Mauritania (21°–16° N), fluctuations of numbers of the early stages of development of commercial fish cannot be unambiguously correlated with changes in the biomass of adult fish. It is known that, in the economic zone of Mauritania, there are Senegal-Mauritanian populations of round sardinella and West-African scad that inhabit waters of different states and are not completely assessed by our surveys. Therefore, no obvious relation was observed between the considered data.

Keywords: early ontogenesis, ichthyoplankton, eggs, larvae, subtropical ichthyofauna, tropical ichthyofauna, population dynamics

ВЛИЯНИЕ ТЕМПА РАЗВИТИЯ НА ФОРМУЛУ ГЛОТОЧНЫХ ЗУБОВ ЛЕЩА *Abramis brama* (L.): ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

© 2011 г. А. А. Болотовский¹, Б. А. Лёвин^{1, 2}

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 Борок, Ярославская область

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.К. Северцова РАН,
119071 Москва, Ленинский пр., 33

E-mail: leha-bolot@mail.ru, borislyovin@mail.ru

Поступила в редакцию 20.09.10
Окончательный вариант получен 28.12.10

В эксперименте по ускорению и замедлению онтогенеза при манипулировании тиреоидным статусом, получены направленные изменения в дефинитивном озублении глоточных костей у леща *Abramis brama*. При ускорении развития число зубов редуцируется до формулы 5–4, а при замедлении увеличивается (6–5), кроме того, появляется дополнительный, минорный, ряд (1.6–5.1, 2.6–5.2). Выявленная изменчивость выходит за пределы известной изменчивости в природе. Предполагается, что механизмом, ответственным за направленное изменение в числе зубов, являются гетерохронии.

Ключевые слова: тиреоидные гормоны, гойтроген, рыбы, глоточные зубы, темп развития, Cyprinidae.

ВВЕДЕНИЕ

Гормоны щитовидной железы (T_3 и T_4) оказывают влияние на раннее развитие рыб. Изменяя тиреоидный статус рыб можно ускорить или замедлить онтогенез, что ведет к изменениям в сроках начала или окончания органогенеза (Miwa, Inui, 1987; Brown, 1997; de Jesus et al., 1998; Okada et al., 2005). Как показано недавно, смещение сроков закладки может приводить к формированию разных состояний морфологических признаков (Смирнов и др., 2006; Levin, 2010). Одним из важных таксономических признаков в систематике карповых рыб (Cyprinidae) является число и расположение глоточных зубов, называемое формулой. Известно, что при гормональном изменении темпа онтогенеза крупного африканского усача *Labeobarbus intermedius*, формула глоточных зубов проявляла высокую степень вариативности (Смирнов, Лёвин, 2007; Shkil et al., 2010). Причем изменения затрагивали, не только число зубов в каждом ряду, но и количество их рядов. У леща *Abramis brama* (L.) формула глоточных зубов чаще всего однорядная – 5–5 (пять зубов на левой глоточной кости и столько же на правой) (Решетников, 2003), но изредка встречаются и двурядные формулы (Голубцов, Ильин, 1983).

Цель настоящей статьи – выяснить, влияет ли темп онтогенеза на изменчивость формулы глоточных зубов у леща.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Производители отловлены в Рыбинском водохранилище вблизи пос. Борок, Ярославской области. Оплодотворение производили сухим способом 7 мая 2009 года, через 10 минут после осеменения икру поместили в разные среды:

- 1) раствор экзогенного трийодтиронина 1 нг/мл (группа ТГ);
- 2) 0.015% раствор тиомочевины – гойтрогена, блокирующего синтетическую активность щитовидной железы (группа ТИО);
- 3) природная вода (контроль).

До вылупления икру содержали в кристаллизаторах, затем личинок перенесли в 40-литровые аквариумы с принудительной аэрацией. Аквариумные условия содержания (температура, кислород, световой режим, плотность посадки, кормление) были одинаковы для всех экспериментальных групп. Ежедневно в аквариумах меняли около 1/3 объема воды, поддерживая концентрацию действующих веществ в группах ТГ и ТИО. Рыб кормили зоопланктоном и сухим кормом для аквариумных рыб.

Рыб фиксировали в 4% формалине через два месяца после начала эксперимента, после достижения дефинитивного характера озубления глоточных костей, а затем окрашивали на кость алizarинном красным. После окраски рыб помещали для просветления в щелочной раствор (КОН).

Распределение вариантов формул глоточных зубов леща в экспериментальных группах

Группы	Варианты формул	5–4	5–5	1.5–5	1.5–5.1	6–5	1.6–5.1	2.6–5.2
	ТГ ($n = 26$)		26					
КОНТРОЛЬ ($n = 23$)		1	16	3	3			
ТИО ($n = 14$)			1		2	4	4	3

Для окончательного просветления, обработки и дальнейшего хранения все экземпляры помещали в 100% глицерин.

Из просветленных препаратов через жаберные щели извлекали глоточные зубы с окружающими их тканями, которые просматривали под биноклем Motic DM 143-FBGG. Фотографии глоточных зубов сделаны с использованием электронного сканирующего микроскопа Carl Zeiss, Leo 1420. Изображения просветленных препаратов рыб получены с помощью цифровой камеры для микроскопа SCOPETEK DCM510.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одновозрастные сибсы леща, содержащиеся в разных экспериментальных условиях, заметно различались по степени развития морфологических признаков, особенно плавников и осевого скелета (рис. 1). Так, в возрасте 31 дней после оплодотворения (dpf) у особей леща из контрольной группы отмечено девять лучей в спинном, 17 лучей в анальном и 4–5 лучей в грудных плавниках, лучи брюшных плавников отсутствовали. Особи группы ТГ имели 11 лучей в спинном, 18 лучей в анальном, 9–10 лучей в грудных и четыре луча в брюшных плавниках. В то же время у особей группы ТИО отмечено лишь семь лучей в спинном и восемь в анальном плавниках, а в грудных и брюшных плавниках лучей не было. Эти данные говорят об ускоренном развитии особей группы ТГ и о замедленном в группе ТИО по сравнению с рыбами из контроля. Подобные результаты получены с применением метода гормонального манипулирования тиреоидным статусом (искусственно вызванный гипо- и гипертиреозидизм) на полосатом данио *Danio rerio* (Brown, 1997), группе *Epinephelus coioides* (de Jesus et al., 1998), японской камбале *Paralichthys olivaceus* (Okada et al., 2005), крупном африканском усаче

Labeobarbus intermedius (Смирнов и др., 2006; Смирнов, Лёвин, 2007).

У родителей экспериментального потомства леща формулы глоточных зубов однорядные: у самца 5–5, а у самки 6–5. Ускорение и замедления развития под воздействием экзогенного триодтирониона и гойтрогена сказались и на дефинитивных формулах глоточных зубов подопытных рыб (рис. 2). В контроле большинство рыб имели типичную формулу 5–5 (69.6%), но помимо этого отмечены и двурядные формулы (1.5–5, 1.5–5.1), доля которых составила 26%, что почти в два раза больше, чем в природных популяциях (Шутов, 1967; Голубцов, Ильин, 1983). Все особи группы ТГ имели редуцированное число зубов – 5–4 (табл. 1). В природе данная формула отмечена как очень редкая (1–3.3%) лишь в нескольких популяциях леща (Кожара, Изюмов, 1991). В группе ТИО большинство особей имели формулы глоточных зубов, которые не отмечены в других группах – 6–5, 1.6–5.1, 2.6–5.2 (78.6%), лишь одна особь имела типичную формулу 5–5. Данных о наличии в природных популяциях формул 1.6–5.1 и 2.6–5.2 нами не найдено.

Глоточные зубы наряду с дермальными костями черепа, чешуйным покровом, лучами плавников и др. элементами относятся к дермальному скелету (Sire, Huysseune, 2003). Недавно показано, что развитие этих элементов находится под контролем одних и тех же факторов (Смирнов и др., 2006; Смирнов, Лёвин, 2007; Harris et al., 2008; Levin, Smirnov, 2008; Levin, 2010; Shkil et al., 2010). В настоящем эксперименте различия в темпах развития личинок и молоди леща индуцированы с помощью манипулирования тиреоидным статусом, что вызвало изменения в скорости развития целого ряда признаков – лучей плавников, чешуйного покрова. По всей видимости, именно воздействие экзогенным триодтиронином и

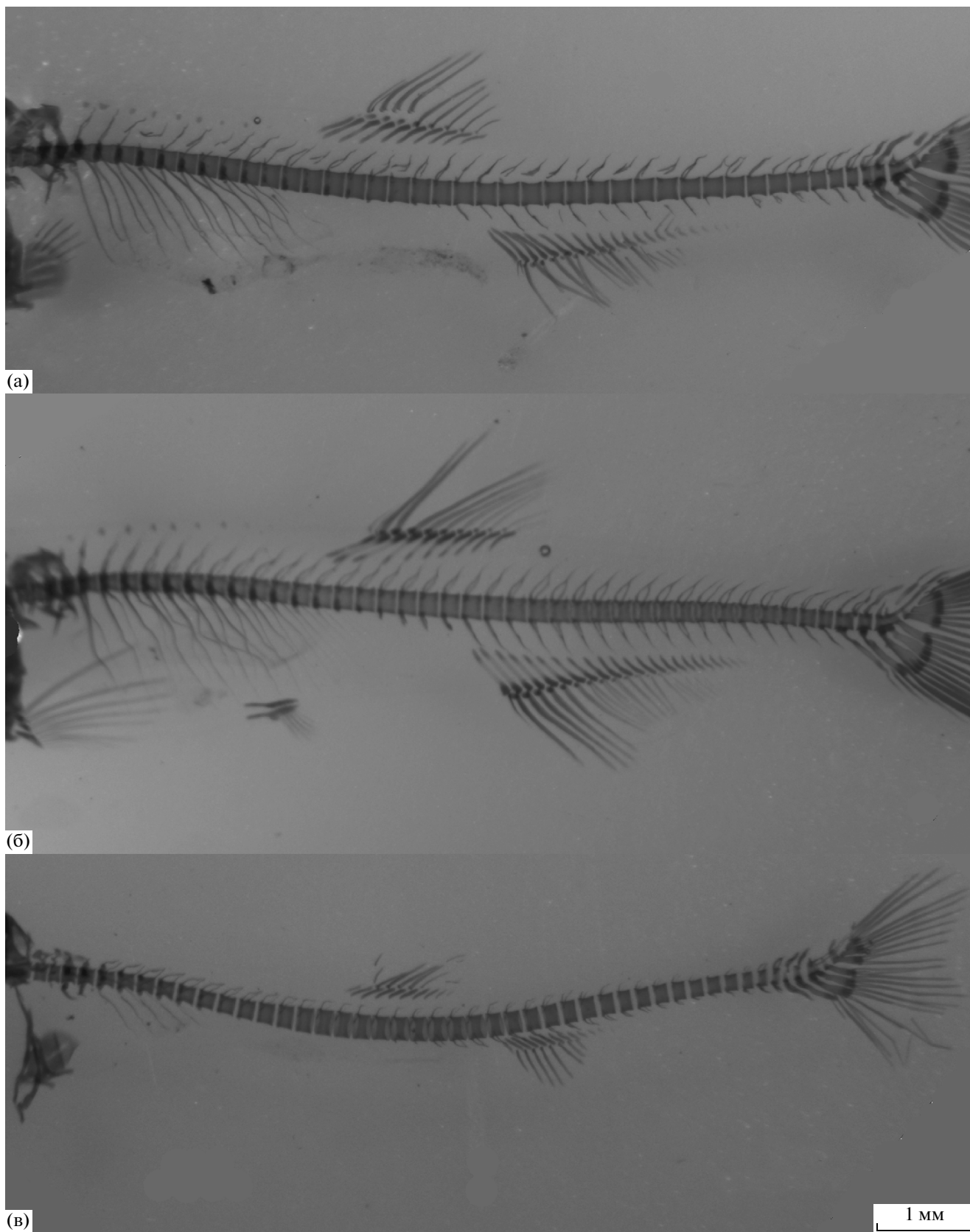


Рис. 1. Тотальные препараты одновозрастных сибсов леща (31 dpf) из разных экспериментальных групп: (а) контроль; (б) ТГ; (в) ТИО.

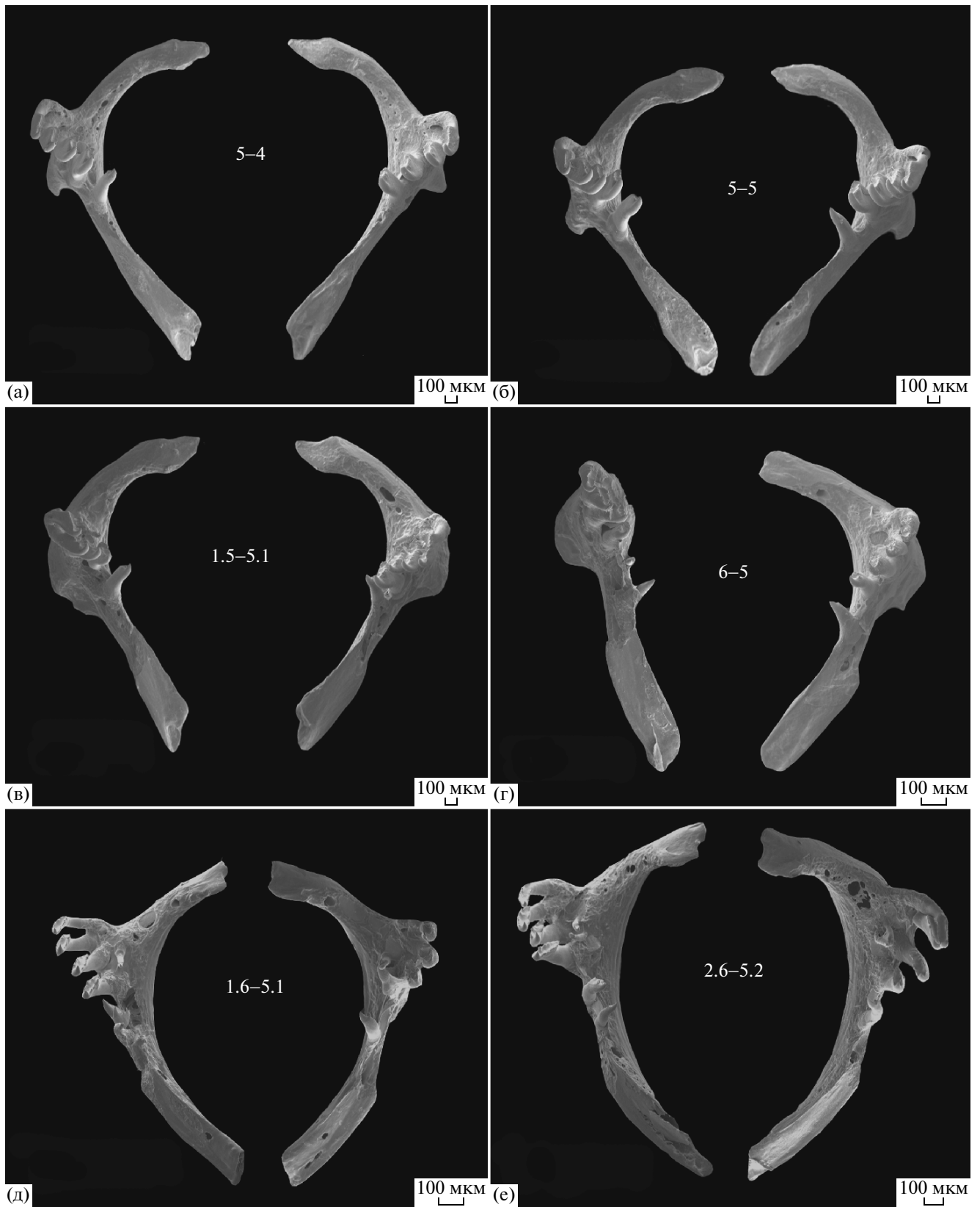


Рис. 2. Варианты формул глоточных зубов леща: (а) группа ТГ 156 дрф; (б) контроль 156 дрф; (в) контроль 70 дрф; (г) группа ТИО 65 дрф; (д) группа ТИО 96 дрф; (е) группа ТИО 110 дрф.

гойтрогеном привели к направленному изменению дефинитивной формулы глоточных зубов. При ускоренном онтогенезе (группа ТГ) произошла редукция числа глоточных зубов до формулы 5—4, а при замедленном (группа ТИО) число зубов увеличилось, как и доля двурядных формул. Хотя нами не исследован непосредственно процесс развития озубления глоточных костей у леща, подобное исследование выполнено на плотве *Rutilus rutilus* (Болотовский, Лёвин, в печати). В частности, показано, что развитие озубления глоточных костей (порядок появления коронок, их прирастание к глоточной кости и резорбция зубов) происходило быстрее в гормональной группе и закончилось раньше в среднем на пять суток, чем в контроле. И, наоборот, в группе с замедленным онтогенезом озубление глоточных костей отставало, в результате чего формула глоточных зубов достигла дефинитивного состояния примерно на пять суток позже контроля. У плотвы это сказалось на дефинитивных формулах: ускорение развития привело к снижению числа зубов, замедление развития — к их увеличению. Сходные изменения в дефинитивном озублении глоточных костей у плотвы и леща позволяют предположить, что в обоих случаях за эти изменения ответствен темп онтогенеза. Более подробное изучение развития озубления глоточных костей у леща позволит яснее ответить на вопрос о роли темпа развития в модификации формулы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие леща в средах с трийодтиронином и тиомочевинной идет с разным темпом. При этом направленно изменяется формула глоточных зубов: в случае ускорения развития число зубов сокращается, а в случае замедления увеличивается число зубов и появляется дополнительный, мигрирующий, ряд.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болотовский А.А., Лёвин Б.А. (в печати). Влияние тиреоидных гормонов на формирование дефинитивной формулы глоточных зубов у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 2.
- Голубцов А.С., Ильин И.И. Сравнение электрофореграмм некоторых белков леща *Abramis brama* (L.) и густеры *Blicca bjoerkna* (L.) Можайского водохранилища: проверка гипотезы межвидовой гибридизации // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23. № 4. С. 629—638.
- Жошара А.В., Изюмов Ю.Г. О внутривидовой систематике леща *Abramis brama* (Cypriniformes, Cyprinidae) // Зоол. ж. 1991. Т. 70. № 4. С. 74—84.
- Решетников Ю.С. Атлас пресноводных рыб России: В 2-х т. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Смирнов С.В., Держинский К.Ф., Лёвин Б.А. О зависимости числа чешуи в боковой линии у Африканского усача *Barbus intermedius* (Cyprinidae) от скорости онтогенеза (по экспериментальным данным) // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 1. С. 134—138.
- Смирнов С.В., Лёвин Б.А. Редукция числа сериальных элементов при ускорении онтогенеза у Африканского усача *Barbus intermedius*: новый тип пedomорфоза // Доклады Академии Наук. 2007. Т. 413. № 3. С. 427—429.
- Шутов В.А. Лещ с двурядными глоточными зубами в бассейне озера Селигер // Докл. АН СССР. 1967. Т. 173. № 3. С. 715—717.
- Brown D.D. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 13011—13016.
- de Jesus E.G., Toledo J.D., Simpas M.S. Thyroid hormones promote early metamorphosis in grouper (*Epinephelus coioides*) larvae // Gen. Comp. Endocrinol. 1998. V. 112. № 1. P. 10—16.
- Harris M.P., Rohner N., Schwarz H. et al. Zebrafish eda edar mutants reveal conserved and ancestral roles of ectodysplasin signaling in vertebrates // PLoS Genet. 2008. V. 4. № 10. P. 1—15.
- Levin B.A. Drastic shift in number of lateral line scales in common roach *Rutilus rutilus* as a result of heterochronies: experimental data // J. Appl. Ichthyol. 2010. V. 26. № 2. P. 303—306.
- Levin B.A., Smirnov S.V. 2008. Reduction of infraorbital bone numbers and openings of seismosensory system in the labeobarb *Barbus intermedius* under acceleration of ontogeny rate // Book of abstracts. African Fishes and Fisheries: Diversity and Utilization. 4th International Conference of the Pan African Fish and Fisheries Association (PAFFA). Addis-Abeba, Ethiopia. 22—26 September, 2008. P. 54.
- Miwa S., Inui Y. Effects of various doses of thyroxine and triiodothyronine on the metamorphosis of flounder (*Paralichthys olivaceus*) // Gen. Comp. Endocrinol. 1987. V. 67. № 3. P. 356—363.
- Okada N., Morita T., Tanaka M., Tagawa M. Thyroid hormone deficiency in abnormal larvae of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* // Fisheries Sci. 2005. V. 71. № 1. P. 107—114.
- Shkil F.N., Levin B.A., Belay Abdissa, Smirnov S.V. Variability of the pharyngeal dentition in *Barbus intermedius* (Teleostei; Cyprinidae): genetic, hormonal and environmental factors // J. Appl. Ichthyol. 2010. V. 26. № 2. P. 315—319.
- Sire J.-Y., Huyseune A. Formation of dermal skeletal and dental tissues in fish: a comparative and evolutionary approach // Biol. Rev. 2003. V. 78. № 2. P. 219—249.

Influence of Development Pace on Pharyngeal Teeth Formula in *Abramis brama* (L.) Bream: Experimental Data

A. A. Bolotovskii^a and B. A. Levin^{a, b}

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia

^b Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia

e-mail: leha-bolot@mail.ru, borislyovin@mail.ru

Abstract—An experiment on acceleration and retardation of ontogenesis with thyroid manipulation has revealed direct changes in definitive dentition of pharyngeal bones in *Abramis brama* bream. As development pace accelerates, the number of teeth reduces to the formula 5–4. When development pace slows down, this number increases to the formula 6–5. Moreover, an additional minor row of teeth (1.6–5.1, 2.6–5.2) is formed. The observed changes transcend typical changes happening in nature. It is assumed that heterochronies provoke changes in the number of teeth.

Keywords: thyroid hormones, goitrogen, fish, pharyngeal teeth, rate of development, Cyprinidae

УДК 591.342.2 (595.384.11)

ВЛИЯНИЕ ЛЕЦИТОТРОФНОГО ПИТАНИЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ГИГАНТСКОЙ ПРЭСНОВОДНОЙ КРЕВЕТКИ

Macrobrachium rosenbergii

© 2011 г. Р. Р. Борисов, Н. В. Кряхова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
107140 Москва, ул. В. Красносельская, 17
E-mail: borisovrr@mail.ru

Установлено наличие у гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) на стадии зоэа I лецитотрофного питания, а на стадии зоэа II факультативного лецитотрофного питания. Отмечены случаи завершения первых двух стадий развития без кормления. Вместе с тем, задержка в начале кормления на стадии зоэа II приводила к торможению роста и развития личинок креветок. В связи с этим в аквакультуре гигантской пресноводной креветки рекомендуется начинать кормление в конце первых суток после вылупления, в момент появления первых личинок зоэа II.

Ключевые слова: лецитотрофное питание, зоэа, гигантская пресноводная креветка.

При лецитотрофном типе питания развитие особи происходит за счет запасов желтка, оставшегося после вылупления. В случае, когда использование желтка может совмещаться с питанием, говорят о факультативном лецитотрофном типе питания. Лецитотрофное и факультативное лецитотрофное питание на первых постэмбриональных стадиях зарегистрировано у многих представителей отряда десятиногих ракообразных: у всех видов речных раков (Holdich, 2001); крабидов *Lithodes santolla* и *Paralomis granulosa* (сем. Lithodidae) (Calcagno et al., 2005); креветок *Palaemonetes argentinus* (сем. Palaemonidae) (Ituarte et al., 2005) и *Lysmata spp.* (сем. Hippolytidae) (Calado et al., 2007); крабов *Sesarma curacaoense* и *Armases miersii* (сем. Grapsidae) (Anger, 1995a, b); *Callianassa tyrrhena* (сем. Callianassidae) (Thessalou-Legaki et al., 2006); у симбиотического вида крабов *Tunicotheres moseri* (сем. Pinnotheridae) (Hernandez et al., 2008). Лецитотрофный и факультативно лецитотрофный (смешанный с планктонотрофным) тип питания у первых стадий зоэа описан и у представителей рода *Macrobrachium*, в частности, у *M. nipponense* (Хмелева и др., 1997), *M. amazonicum* (Anger, Hayd, 2009, 2010).

Гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) обитает в тропических пресноводных водоемах, однако развитие личинок этого вида происходит в солоноватоводных районах (New, Valenti, 2000). Самки с икрой мигрируют вниз по течению в эстуарии, где происходит вылупление личинок. Здесь личинки проходят 11 стадий (зоэа I–XI) (Uno, Kwon, 1969), а на стадии послеличинки мигрируют вверх по течению в пресную часть водоема. Крупные размеры тела и высокие пищевые качества сделали

M. rosenbergii одним из популярных и ценных объектов мировой аквакультуры (New, Valenti, 2000). После вылупления у личинок *M. rosenbergii* в области головогруды имеется значительное количество желтка. В некоторых работах, содержащих рекомендации по выращиванию и кормлению личиночных стадий *M. rosenbergii*, предполагается, что зоэа I не питается (Ling, 1969). Однако специальных исследований, посвященных вопросу наличия лецитотрофного питания у *M. rosenbergii*, не проводилось. Кормление личинок рекомендуют начинать на вторые сутки после вылупления, по достижению ими второй стадии (Aquasop, 1983), или уже в первые сутки после вылупления (New, Singholka, 1985; Valenti et al., 1998), предполагая, что продолжительность первой стадии может быть менее суток. Таким образом, наличие лецитотрофного питания у *M. rosenbergii* представляется очень вероятным. В связи с этим целью нашей работы было: получить сведения о начале питания личинок и определить, насколько лецитотрофное питание на первых стадиях способно компенсировать задержку в начале кормления личинок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Личинки получены от самок, содержащихся в аквариальной лаборатории воспроизводства и культивирования ракообразных ВНИРО. Для каждого эксперимента использовались личинки, полученные от одной самки. В выростном аквариуме (200 л) температура воды составляла 28–29°C, соленость 11–12‰ (приготовлена на основе морской соли HW Marinemix Professional (Германия)), режим освещения 12 свет/12 темнота (лампа San-Glo (Hagen, Япония)). Для проведе-

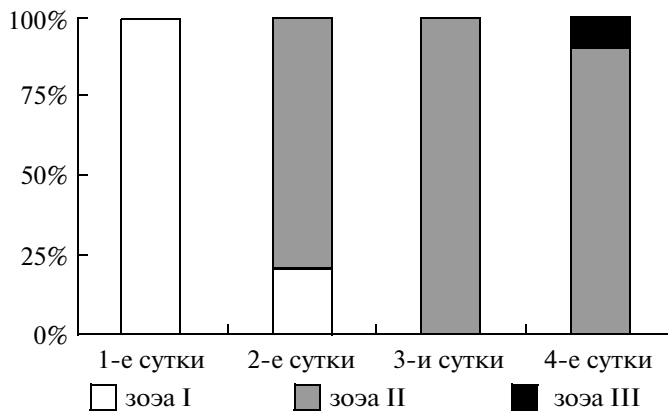


Рис. 1. Развитие личинок *M. rosenbergii* в выростном аквариуме.

ния экспериментов использовали пластиковые емкости с объемом воды 50 или 100 мл, для поддержания необходимой температуры экспериментальные емкости размещались в термостатирующем лотке. Условия содержания в экспериментальных емкостях соответствовали условиям в выростном аквариуме. В качестве корма для личинок использовались живые науплии артемии, являющиеся основным кормом для первых личиночных стадий *M. rosenbergii* при ее разведении в условиях аквакультуры (New, Valenti, 2000).

Ежедневно определяли стадии развития личинок в выростном аквариуме (выборка 50–100 особей), отслеживали изменение количества желтка в головогрудии личинок, отбирали личинок для исследования морфологии (при изучении морфологии личинок использовали микроскоп Nikon E200 (40–400x)).

Эксперимент по определению пищевой активности личинок. В первые четверо суток после вылупления определяли активность захвата корма у зоа I и II. Для этого один раз в сутки из выростного аквариума в экспериментальную емкость (объем воды 100 мл) отсаживали 40–50 личинок. Личинок в течение 2 часов содержали без корма (этого времени достаточно, чтобы желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) всех личинок полностью очистился от остатков пищи), затем в емкость вносили корм из расчета 5–6 тыс. науплиев артемии на литр. Через 20 минут все содержимое емкости фиксировали формалином. Полупрозрачные покровы позволяют легко увидеть остатки науплиев в ЖКТ личинок. Используя стереомикроскоп МБС-10 (8–48x) определяли соотношение поевших и голодных личинок. Двухминутная экспозиция выбрана в связи с тем, что за это время часть корма уже может перевариваться личинками, о чем свидетельствовало наличие корма в кишечнике личинок и появление в экспериментальной емкости фекальных пеллет.

Кроме того, ежедневно проводили визуальные наблюдения, продолжительностью 30–60 мин, за личинками в присутствии корма. Личинок и науплии артемии помещали в чашку Петри ($d = 5$ см), наблюдения велись при помощи стереомикроскопа МБС-10 (8–32x).

Эксперимент по изучению влияния времени начала кормления на рост и выживаемость личинок. В первые сутки после вылупления зоа I отсадили в индивидуальные емкости (объем воды 50 мл). На протяжении эксперимента температура воды составляла 30°C ($\pm 1^{\circ}\text{C}$), один раз в сутки производили полную замену воды, что обеспечивало поддержание гидрохимических показателей в пределах допустимых. Проведено три варианта эксперимента (по 20 личинок в каждом), отличавшихся сроками начала внесения корма: начало кормления в первые сутки после вылупления; начало кормления на вторые сутки после вылупления; начало кормления на четвертые сутки после вылупления. Фактически, такое внесение корма соответствовало началу кормления с начала второй стадии, с середины второй стадии и с начала третьей стадии соответственно. Корм вносился один раз в сутки из расчета $200 (\pm 20)$ науплиев артемии на емкость. Ежедневно проводили учет погибших особей. Продолжительность эксперимента составила 10 суток. По окончании эксперимента определены: выживаемость, стадия развития и длина карапакса личинок.

Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 6.0 (StatSoft Inc.). Определение достоверности различий в выживаемости проводили при помощи точного критерия Фишера, а при сравнении скорости роста и развития использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика развития личинок в выростной емкости (рис. 1) соответствовала литературным данным для температуры $28\text{--}29^{\circ}\text{C}$ (Uno, Kwon, 1969).

Полученные нами результаты об изменениях в морфологии конечностей личинок соответствовали описаниям, которые выполнили Уно и Квон (Uno, Kwon, 1969). На стадии зоа I личинки имели развитые ротовые конечности: мандибулы, максиллы I–II, максиллипеды I–III. Расположенные на них щетинки по качественному и количественному составу существенно не отличались от следующих личиночных стадий. Первые две пары переопод зоа I имели вид двуветвистых нерасчлененных зачатков (рис. 2). У зоа II появились развитые переоподы I–II (рис. 2), состоящие из эндоподита, участвующего в захвате пищевых объектов и экзоподита, выполняющего вододвигательную функцию. Переоподы III и V имели вид нерасчлененных зачатков. У зоа III щетинки

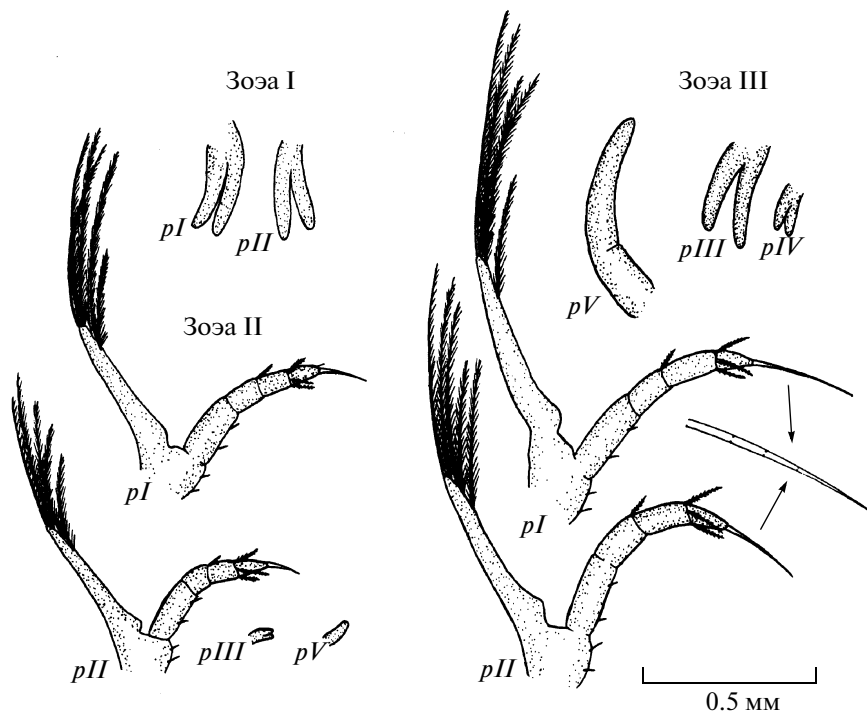


Рис. 2. Внешний вид переопод зоэа I–III *M. rosenbergii*. pI–V – преоподы I–V.

на концах эндоподитов переопод I–II стали в два раза длиннее, а переоподы III–V имели вид нерасчлененных зачатков (рис. 2). На стадии зоэа IV появились развитые переоподы III и V, а полностью сформированные переоподы IV появились у зоэа VI.

У зоэа I запас желтка, оставшийся после эмбрионального развития, представлял собой крупные липидные капли, заполнявшие гепатопанкреас личинки (рис. 3). Объем и количество липидных капель в гепатопанкреасе личинок постепенно сокращались. Окончательно крупные липидные капли исчезали в начале стадии зоэа III (рис. 3).

Эксперимент по определению пищевой активности личинок. В эксперименте не было отмечено питающихся зоэа I. На стадии зоэа II процент особей с кормом в ЖКТ составлял 17, 5 и 50% на вторые, третьи и четвертые сутки после вылупления соответственно.

В процессе наблюдения у зоэа I не было отмечено случаев питания или захвата корма, что подтвердило результаты, полученные в эксперименте. Пищевое поведение впервые было отмечено у зоэа II. Однако в начале второй стадии не все особи за время наблюдения потребляли корм. Активность при поиске пищи и ее потреблении заметно увеличилась в конце второй стадии.

Эксперимент по изучению влияния времени начала кормления на рост и выживаемость личинок. При начале кормления в первые сутки после вылупления выживаемость в конце эксперимента

составила 100%. Средняя длина карапакса особей – 1.37 мм ($SD \pm 0.15$ мм). Стадии развития личинок: зоэа V – 2 экз.; зоэа VI – 9 экз.; зоэа VII – 9 экз. При начале кормления на вторые сутки после вылупления выживаемость в конце эксперимента составила 90%. Средняя длина карапакса особей – 1.27 мм ($SD \pm 0.15$ мм). Стадии развития личинок: зоэа V – 3 экз.; зоэа VI – 13 экз.; зоэа VII – 3 экз. При начале кормления на четвертые сутки после вылупления выживаемость в конце эксперимента составила 30%, наибольшая гибель особей произошла на 5–6 сутки эксперимента. Средняя длина карапакса особей – 0.99 мм ($SD \pm 0.20$ мм). Стадии развития личинок: зоэа IV – 3 экз.; зоэа V – 3 экз.

Наилучшая выживаемость, скорость роста и развития получены при начале кормления в первые сутки. При начале кормления на четвертые сутки выживаемость, скорость роста и развития были достоверно ниже, чем в первых двух вариантах эксперимента (для всех вариантов $p < 0.01$). Сравнение результатов при начале кормления в первые и на вторые сутки показало наличие достоверных различий лишь в длине карапакса ($p = 0.036$), а различия по выживаемости и скорости развития были не достоверны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наблюдений и эксперимента по определению активности потребления личинками корма свидетельствует, что на стадии зоэа I личинки *M. rosenbergii* питаются исключительно ле-

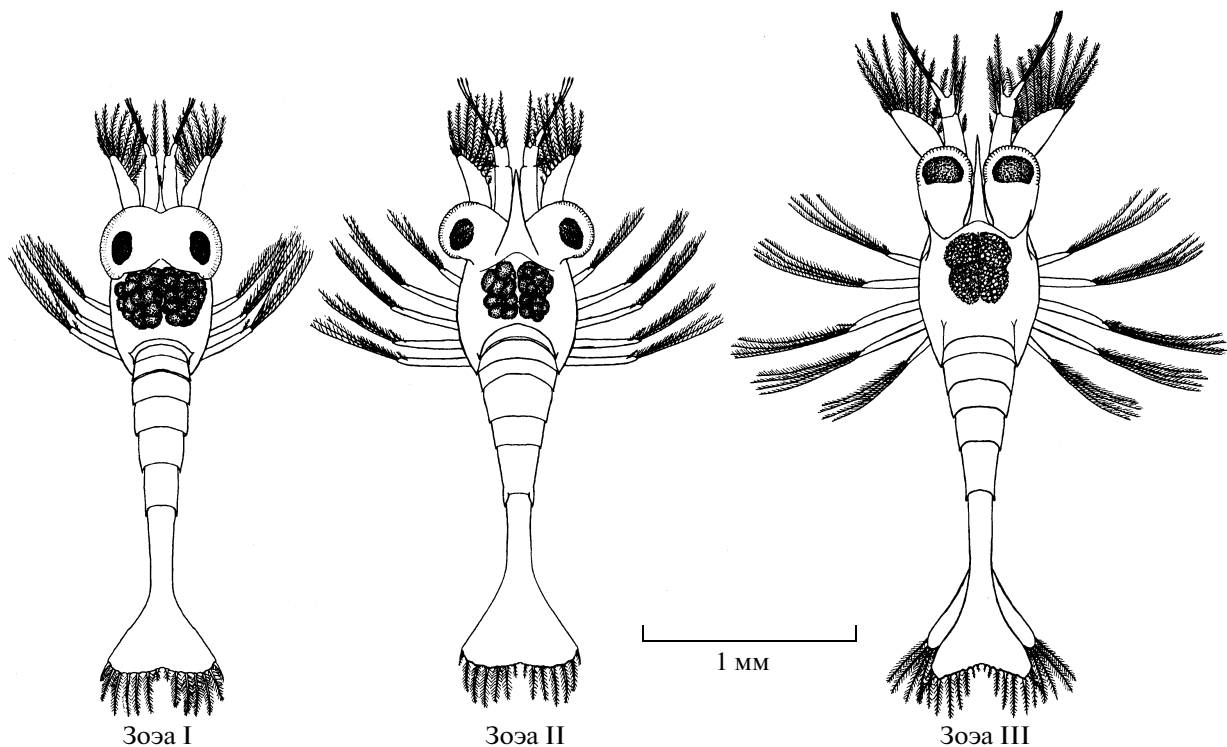


Рис. 3. Внешний вид и изменение количества желтка в гепатопанкреасе зоэа I–III *M. rosenbergii*.

цитотрофно. Косвенно на это указывают и большие запасы желтка в гепатопанкреасе, которые, возможно, могли бы затруднить переваривание пищи на этой стадии. На стадии зоэа I у личинок отсутствуют развитые переоподы. Первая и вторая пара переопод появляется на стадии зоэа II (рис. 3). Их появление значительно расширяет возможности личинки по захвату кормовых объектов. Дальнейшее формирование переопод (увеличение длины щетинок на концах эндоподитов у зоэа III, появление у зоэа IV развитых переопод III и V и, наконец, у зоэа VI переопод IV), по-видимому, отражает возрастающие с увеличением размеров потребности личинки в средствах захвата пищи и движения (экзоподиты переопод I–IV используются личинками при плавании). Вместе с тем, в строении мандибул, максилл и максиллипед зоэа I и II не было выявлено существенных различий. Нормальное развитие ротовых конечностей и их щетиночного вооружения у зоэа I *M. rosenbergii*, может свидетельствовать о том, что переход к лецитотрофному питанию у этого вида произошел не так давно.

Лецитотрофное питание на стадии зоэа II является факультативным и совмещается с планктотрофным питанием. Активность в потреблении пищи возрастает по мере уменьшения запасов желтка. Запасы желтка позволили некоторой части личинок в эксперименте выжить в течении 4 суток без пищи, и успешно пройти две линьки.

Однако отсутствие кормления на стадии зоэа II стало причиной гибели большей части личинок, а выжившие особи значительно уступали по размеру и стадии развития особям, которые получали корм с начала стадии зоэа II. Таким образом, несмотря на то, что остатки желтка могут частично компенсировать личинкам недостаток кома, для нормального развития им необходимо на стадии зоэа II приступить к самостоятельному питанию. Полученные результаты позволяют дать рекомендацию при культивировании начинать кормление сразу после появления зоэа II. Учитывая, что продолжительность стадии зоэа I при оптимальной температуре 27–29°C составляет около суток, начинать вносить корм необходимо в конце первых суток после вылупления личинок.

Сходный с *M. rosenbergii* онтогенез типа питания описан для другого вида рода *Macrobrachium* — *M. amazonicum*. Личинки *M. amazonicum* на стадии зоэа I питаются исключительно лецитотрофно, а на стадии зоэа II и в начале зоэа III они совмещают лецитотрофное питание с факультативным планктонным хищничеством (Anger, Hayd, 2009, 2010). Полное или частичное лецитотрофное питание личинок многих десятиногих ракообразных рассматривается как важная преадаптация при переходе к жизни в пресных и холодных водах, а также на суше (Anger, 1995; Calcagno et al., 2005). Онтогенетическое изменение от лецитотрофного типа питания у зоэа I, через факультативное

тивно лецитотрофный у зоэа II, к планктонотрофному у зоэа III и более поздних стадий у *M. rosenbergii* и *M. amazonicum* представляет собой очень гибкую стратегию, обеспечивающую более высокие адаптивные качества личинок и значительно повышающую их шансы приспособиться к изменчивым условиям эстуария. За первую лецитотрофную стадию личинки значительно совершенствуют аппарат по захвату пищи, а на второй стадии факультативное лецитотрофное питание обеспечивает им возможность постепенно приспособиться к новому типу питания, переждать кратковременную бескормицу и, при необходимости, переместиться в более богатую кормом часть водоема.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Хмелева Н.Н., Кулеш В.Ф., Алехнович А.В., Гигиняк Ю.Г. Экология пресноводных креветок. Мн.: Беларуская навука, 1997. 254 с.
- Anger K., Hayd L. From lecithotrophy to planktotrophy: ontogeny of larval feeding in the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* // Aquat. Biol. 2009. V. 7. № 1–2. P. 19–30.
- Anger K. Starvation resistance in larvae of a semiterrestrial crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995a. V. 187. № 2. P. 161–174.
- Anger K. Developmental biology of *Armases miersii* (Grapsidae), a crab breeding in supratidal rock pools. 1. Facultative lecithotrophy of larval stages // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995b. V. 117. № 1–3. P. 75–81.
- Anger K. The conquest of freshwater and land by marine crabs: Adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995c. V. 193. № 1–2. P. 119–145.
- Anger K., Hayd L. Feeding and growth in early larval shrimp *Macrobrachium amazonicum* from the Pantanal, southwestern Brazil // Aquat. Biol. 2010. V. 9. № 3. P. 251–261.
- Aquacop. Intensive larval rearing in clear water of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) Anuenue Stock at the Centre Oceanologique du Pacifique, Tahiti In CRC Handbook of Mariculture. (ed. by McVey L.P., Moore J.R.). 1983. CRC Press. P. 179–187.
- Calado R., Dionisio G., Dinis M.T. Starvation resistance of early zoeal stages of marine ornamental shrimps *Lysmata* spp. (Decapoda: Hippolytidae) from different habitats // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2007. V. 351. № 1–2. P. 226–233.
- Calcagno J.A., Lovrich G.A., Thatje S. et al. First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures // J. Sea Res. 2005. V. 54. № 3. P. 221–230.
- Hernandez J.E., Bolanos J., Galindo L. et al. Lecithotrophy in larval development of *Tunicotheres moseri* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae) // Bol. Cent. Invest. Biol. (Maracaibo). 2008. V. 42. № 1. P. 135–142.
- Holdich D.M. (ed.) Biology freshwater crayfish. Blackwell Science, Oxford. 2001. 720 p.
- Iuarte R.B., Spivak E.D., Anger K. Effects of salinity on embryonic development of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) cultured in vitro // Invertebr. Reprod. Dev. 2005. V. 47. № 3. P. 213–223.
- Ling S.W. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) // FAO Fisheries Report. 1969. V. 57. № 3. P. 589–606.
- New M.B., Valenti W.C. (eds.) Freshwater prawn culture: the farming of *Macrobrachium rosenbergii*. Blackwell, Oxford. 2000. 445 p.
- New M.B., Singholka S. Freshwater prawn farming. A manual for the culture of *Macrobrachium rosenbergii* FAO Fisheries Technical Paper 225. Rome. FAO. 1985.
- Thessalou-Legaki M., Peppas A., Zacharaki M. Facultative lecithotrophy during larval development of the burrowing shrimp *Callinassa tyrrhena* (Decapoda: Callinassidae) // Mar. Biol. 1999. V. 133. № 4. P. 635–642.
- Valenti W.C., Mallasen M., Silva C.A. Larvi-cultura em sistema fechado dinamico. In Carcinicultura de Agua Doce: Tecnologia para a Producao de Camaroes (ed. by Valenti W.C.), 1998. P. 112–139.
- Uno Y., Kwon S. Larval development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) reared in the laboratory // J. of the Tokyo University of Fisheries. 1969. V. 55. № 2. P. 179–190.

Influence of Lecithotrophic Feeding on Growth and Development of Larvae of Freshwater Shrimp *Macrobrachium rosenbergii*

R. R. Borisov and N. V. Kryakhova

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO),
Moscow, ul. V. Krasnoselskaya 17, 107140 Russia
e-mail: borisovrr@mail.ru

Abstract—In the giant freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii* (De Man), lecithotrophic feeding was discovered at the zoea I stage, and facultative lecithotrophic feeding was found at the zoea II stage. Cases of the completion of the first two stages without feeding were detected. However, a delay in feeding at the zoea II stage caused the inhibition of the growth and development of larvae. In this connection, we recommend to introduce food to the aquaculture of the giant freshwater shrimp on the end of the first day after hatching, when the first zoea II larvae emerge.

Keywords: lecithotrophic feeding, zoea, giant freshwater shrimp

УДК 597.562-116 (261.24)

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ТРЕСКИ (*Gadus morhua callarias* L.) ВОСТОЧНО-БАЛТИЙСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© 2011 г. М. А. Дмитриева, И. В. Карпушевский

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО)

236022 Калининград, ул. Дм. Донского, 5

Поступила в редакцию 08.08.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

Исследованы тенденции межгодовой изменчивости сроков созревания и нереста разных возрастных групп трески восточно-балтийской популяции в 1997–2009 годах. Выявлены особенности возрастной структуры половозрелой части популяции, сложившиеся к концу первого десятилетия 21 века. С привлечением данных по численности пополнения и плодовитости трески разного возраста рассмотрена роль возрастных групп трески в современном воспроизводстве популяции.

Ключевые слова: треска, созревание, возраст, пополнение.

В настоящее время в юго-восточной части Балтийского моря (26 подрайон ИКЕС) основной нерест трески привязан к Гданьской впадине (Карасева, 2006). Исследуемый период характеризуется повышенными значениями температуры воды глубоководной части моря, что стало следствием изменений, которые произошли в атмосфере в конце 80-х годов прошлого столетия (Alheit et al., 2005). Последствия этих изменений оказались столь значительны в динамике различных популяций трески, что рассматриваются наравне с промышленным воздействием (Cardinale, Svedäng, 2004; Köster et al., 2005; Ottersen et al., 2006; MacKenzie et al., 2007; Kraus et al., 2009).

Гидрологическая ситуация в Балтийском море и условия воспроизводства морских видов рыб зависят от объема и частоты поступающих североморских вод. Под влиянием втока в глубоководных впадинах на юго-востоке Балтийского моря складываются благоприятные условия для нереста трески, которые принято характеризовать как репродуктивный объем, т.е. водные массы с соленостью более 11‰ и кислородом более 2 мл/л (Plikshs et al., 1993). Такие параметры среды необходимы для активации сперматозоидов, выживания и оплодотворения икры балтийской трески (Грау-ман, 1968; Köster et al., 2005).

В прошлом объем репродуктивного слоя существенно возрастал в весенний период в результате поступления большого объема североморских вод (Plikshs et al., 1993; MacKenzie et al., 1996). Сокращение водообмена с Северным морем с конца 80-х годов привело к периоду стагнации. Изогалина 11‰ понизилась до глубин с дефицитом кислорода, что стало причиной значительной гибели ик-

ры (Plikshs et al., 1993; Карасева, 2006). С изменившимися температурными условиями связывают смещение массового нереста восточно-балтийской трески с весны на середину лета, а также резкое сокращение ежегодного пополнения (Wieland, Norbowa, 1996).

Несмотря на пессимистические прогнозы, касающиеся возможности восстановления численности сильно эксплуатируемого запаса балтийской трески (Jonzén, 2002; Kraus et al., 2009), в последнее время в восточно-балтийской популяции трески наметились существенные сдвиги. Появление в первом десятилетии 21 века нескольких поколений высокой численности (Report of ... ICES C.M. 2010/ACOM:10) можно рассматривать как свидетельства восстановления воспроизводства в изменившихся условиях.

В работе сделана попытка оценить репродуктивный потенциал и выяснить, какие внутривидовые процессы являются ведущими в динамике численности трески восточно-балтийской популяции в данном гидрологическом режиме Балтийского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для работы использованы данные биологических анализов 56,6 тыс. экз. трески, выполненных на научно-исследовательских и промысловых судах в 26 подрайоне ИКЕС (юго-восточная часть Балтийского моря) с 1997 по 2009 год. Основной объем данных получен при проведении учетных траловых съемок молоди донных видов рыб в научных экспедициях на судах ФГУП «АтлантНИРО» в феврале–марте и октябре–ноябре, а также в ре-

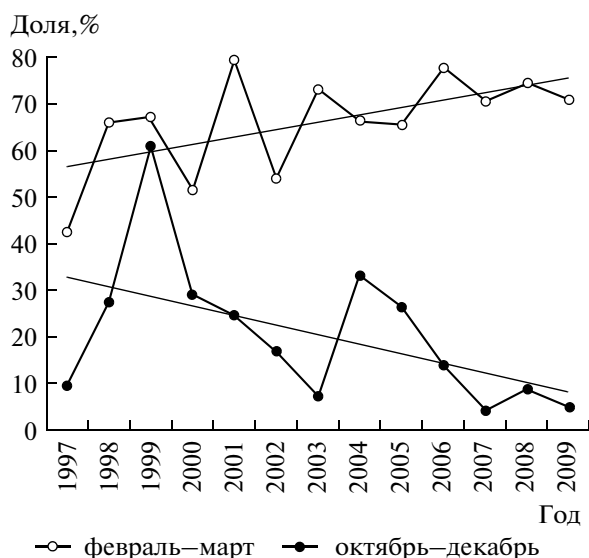


Рис. 1. Доля созревающей трески восточно-балтийской популяции в феврале–марте и октябре–декабре 1997–2009 годов.

зультате работы наблюдателей на промысловых судах в октябре–декабре. В нашем распоряжении также имелись данные биологических анализов, выполненных в мае 2004–2007 годов и июне 2008 года при проведении пелагических акустических съемок.

Для биологического анализа случайным образом отбирали выборку, включающую не менее 100 экз. трески. Если в улове было меньше 100 экз., то проводили анализ всех пойманных рыб. При проведении биологического анализа измеряли зоологическую длину с точностью до 1 см, общую массу и массу без внутренностей с точностью до 1 г. Пол и стадию зрелости определяли визуально по шестибалльной шкале, специально разработанной для балтийской трески (Алексеев, Алексеева, 1996). В интересах данной работы на основании определения стадий зрелости гонад их состояние оценивали следующим образом:

- созревающие (стадии зрелости III и IV),
- нерестящиеся (стадии зрелости IV–V, V, VI–IV–V, VI–V),
- отнерестившиеся (стадия зрелости VI),
- восстановительное состояние (стадия зрелости VI–II).

Такое разделение формально совпадает со стадиями зрелости II, III, IV и V по шкале, принятой в ИКЕС (Report of ... ICES C.M. 2010/SSGESST:07).

За пополнение восточно-балтийской популяции трески принимали рыб в возрасте 2 года.

Численность поколений оценивали через величину индекса численности, который рассчитыва-

ли по результатам проведения учетных траловых съемок в феврале–марте как количество экз. трески, выловленной за 1 час траления.

Основанием к объединению данных по всему подрайону за каждый исследуемый год послужили многочисленные доказательства существования единой популяции трески к востоку от 14°30' в.д. (Бирюков, 1971б; Bagge et al., 1994).

Определение возраста проводили по отолитам в соответствии с традиционной методикой (Чугунова, 1959; Токарева, 1963; Мина, Токарева, 1967).

Статистическая обработка данных заключалась в определении доверительных интервалов для 95%-ного уровня достоверности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Репродуктивный потенциал, или потенциальную скорость воспроизводства популяции (Малкин, 1999), необходимо рассматривать на основе следующих параметров: характер созревания особей, возрастная структура популяции, плодовитость, возраст наступления половой зрелости. От изменчивости возраста наступления половой зрелости зависит возрастная структура половозрелой части популяции и величина вклада каждой возрастной группы в популяционную плодовитость.

По нашим данным, в конце зимы–начале весны восточно-балтийская треска представлена в основном особями с незрелыми и созревающими гонадами.

На протяжении исследуемого периода с 1997 по 2009 год в составе созревающих в феврале–марте рыб прослеживались две основные тенденции: увеличение доли трески, созревающей весной и уменьшение доли трески, созревающей осенью (рис. 1).

Осенние данные получены в основном из промысловых уловов, различающихся по орудиям лова и времени ведения промысла. Поэтому мы не считаем необходимым приводить точное значение доли созревающих рыб в промысловых уловах, она всегда выше, чем в уловах из донных траловых съемок, проводившихся в тот же период. Это во многом связано с тем, что промысловые суда работают на основе скоплений трески. А донные траловые съемки осуществляются по определенной схеме тралений. Тем не менее, эти данные дают нам возможность утверждать, что к концу периода исследования доля созревающих осенью рыб значительно снизилась.

В период наблюдения в феврале–марте нерестящиеся рыбы встречались в крайне незначительном количестве. Исключение составили 1998 и

2009 годы, когда в нерестовой фазе находилось около 1.5% рыб.

Большой интерес представляет вопрос о том, как изменялась структура половозрелого контингента в ходе нерестового сезона. Чтобы выяснить это, состав созревающих рыб оценивали по их средней длине. В 2003, 2005, 2006–2008 годы средние значения длины созревающих самок из осенних промысловых уловов получили статистическое подтверждение на основе данных из проводимых в то же время донных траловых съемок.

Как показало сравнение, в феврале–марте 2007 года средняя длина созревающих самок была такой же, как и осенью предыдущего 2006 года. Весной 2008 года средняя длина созревающей трески оказалась ниже, чем осенью 2007 года. Еще более значительное снижение средней длины созревающих самок произошло весной 2009 года, по сравнению с осенью 2008 года. Это может свидетельствовать о пополнении числа созревающих весной рыб впервые созревающими особями, потому что весной 2008 года среди созревающих рыб, наряду с 3- и 4-годовиками, относительное количество двухгодовиков возросло до 11.0%. В конце зимы–начале весны 2009 года доля созревающих самок в возрасте 2 года была немного выше, чем в феврале–марте 2008 года (11.8%).

Обобщенные данные за период до начала 70-х годов свидетельствуют, что в прошлом в марте на Гданьском нерестилище происходило накопление рыб старших возрастов, а в мае–июне преобладала впервые созревающая и неполовозрелая треска.

Проведенное нами статистическое сравнение средней длины самок трески в феврале–марте и мае в каждом году периода с 2004 по 2007 год показало, что средняя длина созревающих самок в феврале–марте и мае достоверно не различалась (рис. 2). Можно заключить, что в эти годы весной контингент созревающих особей оставался сходным. В июне 2008 году созревающая треска была достоверно меньше, чем в феврале–марте за счет созревания более молодых самок.

Созревающие самцы весной в среднем были мельче, чем предшествующей осенью. Самцы созревают в более раннем возрасте, по сравнению с самками (Бирюков, 1971а). Вероятно, впервые созревающие самцы регулярно пополняют число созревающих весной особей.

Наши данные за май 2004–2007 и июнь 2008 годов позволяют уточнить сроки начала нереста в эти годы. В 2004–2007 годах доля нерестящихся самок изменялась от 10 до 30%, основную массу составляли созревающие самки (60–80%). В июне 2008 года доля нерестящихся рыб составляла почти

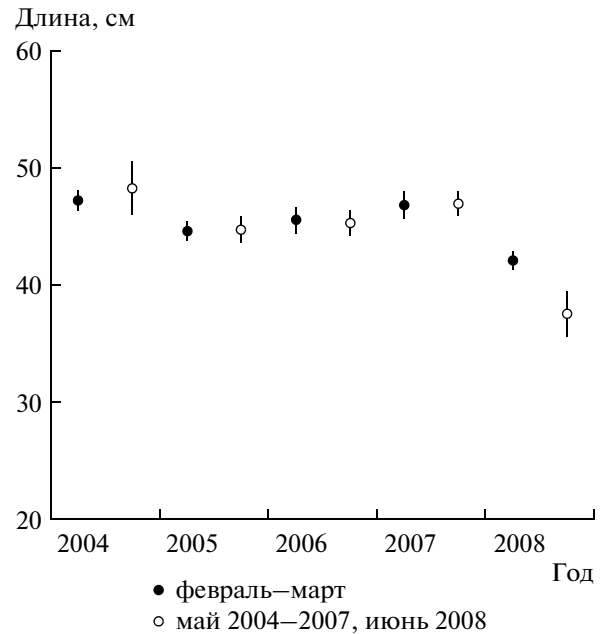


Рис. 2. Средняя длина созревающей трески восточно-балтийской популяции в феврале–марте и мае 2004–2007 годов, а также в феврале–марте и июне 2008 года; вертикальные линии — 95%-ный доверительный интервал.

70%, а доля созревающих в это время самок сократилась до 10% рыб. На основании такого большого значения относительного количества нерестящихся самок можно утверждать, что в 2008 году массовый нерест проходил в июне, т.е. в более ранние сроки, по сравнению с другими годами первой половины периода исследования.

Анализ возрастной структуры показал, что ежегодно в феврале–марте с 1997 по 2004 год среди созревающих самок преобладали рыбы возрастной группы 5 лет. В целом за период наблюдений с 1997 по 2009 год доля 5-летней трески, созревающей в начале весны, скачкообразно снижалась (рис. 3).

При изучении данных за февраль–март в 1997–2009 годах нами была обнаружена достоверная обратная связь между относительным количеством созревающих самок в возрасте 2 года и 5 лет, а также в возрасте 3 года и 5 лет. Коэффициенты корреляции составили в первом случае -0.78 и во втором -0.90 . Таким образом, в те годы, когда доля созревающих самок в возрасте 5 лет снижалась, доля самок в возрасте 2 и 3 года увеличивалась. В последние годы особенно заметно выросла доля созревающих самок в возрасте 2 года. Одновременно с этим доля рыб в возрасте 5 лет снижалась и в 2009 году почти сравнялась с долей самок в возрасте 2 года.

Доля созревающих самок старше 5 лет во все годы была значительно ниже. Как показывает тен-

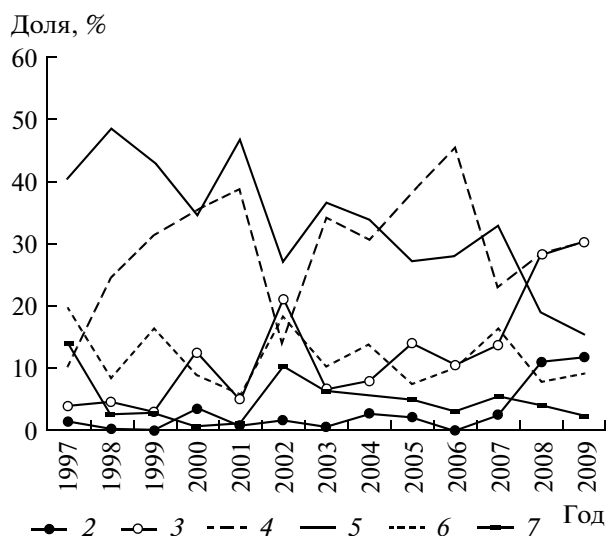


Рис. 3. Доля созревающих самок трески восточно-балтийской популяции в возрасте от 2 до 7 лет в феврале–марте 1997–2009 годов.

денция, к настоящему времени в составе созревающих весной рыб относительное количество самок в возрасте 6 и 7 лет также постепенно снижается. В феврале–марте 2008 и 2009 годах до-

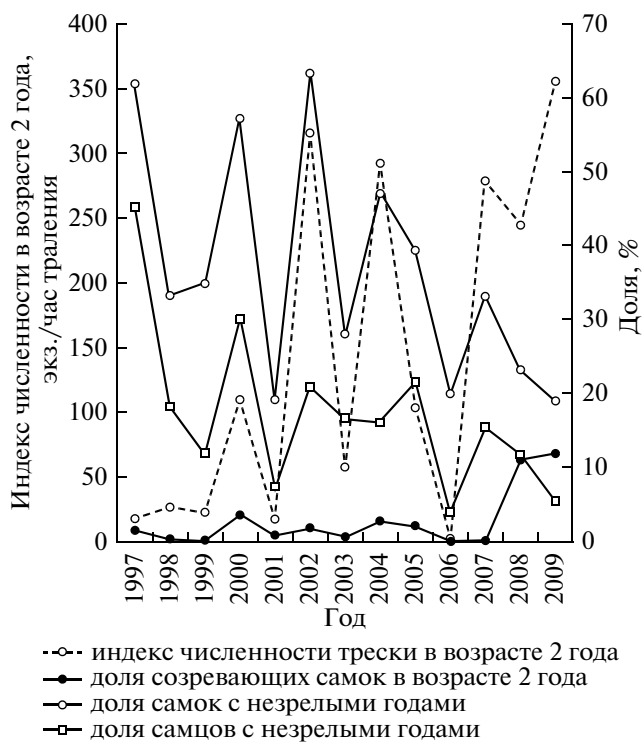


Рис. 4. Доля особей трески с незрелыми гонадами, доля созревающих самок и индекс численности трески в возрасте 2 года в 1997–2009 годах.

ля созревающих самок в возрасте 2 года превысила долю 6–7-летних самок того же состояния, а созревающих самок в возрасте 3 года оказалось больше, чем 5-летних.

Исходя из того представления, что гонады самок, отмеченных в феврале–марте как созревающие, в октябре–декабре находятся в восстановительном состоянии (положительная корреляционная зависимость), было проведено сравнение их долей весной и осенью отдельно по возрастам в 2003, 2005, 2006, 2007, 2008 годах. В выбранные годы объем осенних данных позволил провести такое сравнение. Как оказалось, в эти годы осенью, по сравнению с весной, среди самок, в гонадах которых проходили посленерестовые восстановительные процессы, было больше самок в возрасте 3 года (кроме 2008 года), а также 6 и 7 лет (кроме 2005 года).

Учет рыб в возрасте 2 года представляет интерес, поскольку по численности трески данной возрастной группы судят о величине пополнения, которое в следующем году должно вступить в промысел (Report of ... ICES C.M. 2010/ACOM:10). У самок балтийской трески возраст 2 года было принято считать нижней границей возраста наступления половой зрелости (Бирюков, 1971а).

Если отдельно рассматривать данные по созреванию трески в возрасте 2 года за каждый год, то оказывается, что наибольшее количество особей в возрасте 2 года имеет незрелые гонады. Нарастание доли созревающих самок трески этого возраста происходило в те годы, когда общее количество рыб соответствующего поколения в популяции возрастало (рис. 4).

По нашим наблюдениям, причины, по которым в отдельные годы самки в возрасте 2 года созревали или оставались с незрелыми гонадами, были различны.

В увеличении доли рыб с незрелыми гонадами в 1997 году, вероятнее всего, сыграла роль адвекция холодных североморских вод в 1996 году (Зезера, 2002). Поступление большого объема североморских вод – редкое в настоящее время явление, и в дальнейшем большого влияния на ход гидрологических параметров не имело. В 2000, 2002, 2004 и 2007 годах снова отмечено увеличение доли рыб с незрелыми гонадами. Как видно, это связано с появлением больших по численности поколений двухгодовиков в указанные годы. В 2004 году эта связь с численностью поколения была наиболее выражена у самок. В 2008 и 2009 годах, наоборот, доля рыб с незрелыми гонадами снизилась, хотя индексы численности трески в возрасте 2 года оказались наиболее высокими. В эти годы в феврале–марте доля самок, созревающих в 2 года, возросла и была самой большой в исследуемый период.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость сроков массового нереста балтийской трески прослеживалась исследователями с начала прошлого века (Bagge et al., 1994; Карасева, 2006). Было замечено, что между сроками, когда в нересте участвует наибольшее количество рыб, и величиной пополнения существует зависимость. Ранний весенний нерест сопровождается появлением многочисленного пополнения, а при запаздывании нереста пополнение бывает незначительным (Wieland, Horbowa, 1996; Wieland et al., 2000). Такая закономерность в первую очередь связана с величиной репродуктивного объема. Весной он значительно больше, чем летом (MacKenzie et al., 1996). В изучаемый нами отрезок времени ежегодный нерест происходил летом, с пиком в конце июля—начале августа (наши неопубликованные данные за 2005 год; Карасева, 2006; Tomkiewicz et al., 2009). В литературе имеется утверждение о том, что в середине 90-х годов такая ситуация сохранялась за счет поздних сроков рождения пополнения, которое, в свою очередь, созревало летом (Wieland et al., 2000).

Как известно, нерест самок невозможен без длительного периода трофоплазматического роста ооцитов, который у трески, как у всех самок борельных видов рыб, длится несколько месяцев. Очевидно, что если треска нерестилась летом, то она не будет готова к следующему икрометанию весной. Степень посленерестового истощения трески, особенно крупной, велика (Кривобок, Токарева, 1972). С возрастом увеличивается плодовитость, а, значит, и затраты на генеративный обмен (Kjesbu, 1994; Дмитриева, 2004).

В попытке объяснить причину, по которой поддерживаются поздние летние сроки массового икрометания, исследователи анализировали состав кормовых объектов преднерестовой трески, делая вывод, что недостаточное поступление ненасыщенных жирных кислот с кормовыми объектами является причиной удлинения периода созревания гонад (Tomkiewicz et al., 2009).

Наши данные о доле созревающих рыб весной и осенью свидетельствуют в пользу того, что к настоящему времени в популяции трески наметились признаки постепенного смещения нереста на более ранние весенние сроки. Наличие в июне 2008 года почти 70% самок в нерестовой фазе полового цикла позволяет говорить о том, что в этот год массовый нерест трески восточно-балтийской популяции проходил раньше, чем в предшествующий период.

В ходе работы мы обнаружили противоречие наших данных с общепринятым положением о более раннем подходе на нерест рыб старшего возраста, а также более крупных из молодых особей

(Бирюков, 1970). Этот вывод был основан на результатах исследований, проводившихся в 50-х—70-х годах прошлого столетия. Более поздняя информация, подтверждающая это положение, относится к периоду с 1995 по 2004 год (Tomkiewicz, Kraus, 2005).

Выяснилось, что весной 2008 года длина созревающих самок была меньше, чем осенью 2006 и 2007 годов, а также весной 2009 года меньше, чем осенью 2008 года. По данным за предшествующие годы (2004—2007) в феврале—марте и мае контингент созревающих рыб составляли одни и те же рыбы, их средний размер был аналогичным. Эти факты могут служить подтверждением тому, что к настоящему времени в весеннем ходе созревания популяции все большее значение стали иметь рыбы младших возрастных групп.

Таким образом, возникает необходимость пересмотреть изменчивость характера распределения рыб разного возраста в ходе созревания и нереста как формы адаптивного ответа в условиях температурного стресса.

Возрастной состав популяции принято считать важным компонентом при составлении модели запас—пополнение, поскольку возрастная структура влияет на пополнение через пространственные и временные вариации времени начала и продолжительности нереста, плодовитость и “материнский эффект” (Marteinsdottir, Thorarinnsson, 1998).

Самки трески восточно-балтийской популяции в возрасте 2—4 года обладают невысокой плодовитостью (Дмитриева, 2004). Суммарный вклад икры в популяционную плодовитость трески этих возрастов обеспечивается за счет их высокой численности. С 1997 по 2009 год отмечено постепенное снижение в числе созревающих в феврале—марте рыб доли самок в возрасте 5 лет. Балтийская треска этого возраста на 100% является половозрелой (наши неопубликованные данные). Вклад самок в популяционную плодовитость осуществляется за счет высокой численности и достаточно высокой относительной плодовитости. Плодовитость трески в возрасте 6 и 7 лет в среднем составляет 2—3 млн. шт., т.е. в 14 раз больше, чем средняя величина плодовитости самок в возрасте 2 года (Дмитриева, 2004). Суммарная доля самок более старших возрастов в числе созревающих весной рыб крайне незначительна. Наши данные дают основание считать, что в настоящее время восточно-балтийская треска 5—7 лет составляет фонд, обеспечивающий ежегодный нерест популяции и поддержание ее на уровне, достаточном для обеспечения дальнейшего воспроизводства. К подобному выводу пришли зарубежные исследователи (Vallin, Nissling, 2000). Они обнаружили положительную зависимость между

количеством икры, продуцируемой самками балтийской трески 5 лет и старше, и пополнением.

Возможно, доля самок старше 5 лет продолжает иметь существенное значение в общем нерестовом запасе. Осенью среди самок с гонадами, в которых проходят посленерестовые восстановительные процессы, увеличивается доля рыб в возрасте 6 лет, и, хотя менее значительно, 7-летних рыб. Это может свидетельствовать о том, что основная масса 6- и 7-летней трески подошла в районы нереста позже более молодых рыб и не была зарегистрирована нами в числе созревающих ранней весной особей. Более позднее созревание и нерест крупных рыб зарубежные исследователи отмечали в аркто-норвежской (Kjesbu, 1994) и ньюфаундлендо-лабораторской популяциях трески (Hutchings, Myers, 1993).

В исследуемый нами период вошли годы наиболее низкого уровня, которого достигли биомасса и численность трески восточно-балтийской популяции (Его et al., 2007). Начиная с 2000 года, как показывает индекс численности трески в возрасте 2 года, в популяции стали появляться значительные по величине пополнения. Биомасса нерестового запаса стала возрастать (Report of ... ICES C.M. 2010/АСОМ:10).

Балтийская треска обладает широким диапазоном возможностей, исторически позволивших ей приспособиться к воспроизводству в условиях сильного опреснения. Растянутый нерест популяции за счет одновременного созревания и икрометания рыб разного возраста дает возможность наиболее полно использовать нерестовые акватории с изменчивыми гидрологическими параметрами. В стрессовых условиях воспроизводство трески сократилось за счет угасания весеннего икрометания. С начала периода стагнации прошло не менее 20 лет, прежде чем наметились первые признаки устойчивого воспроизводства в новых условиях.

Наши данные приводят к заключению, что постепенное увеличение доли трески, созревающей весной, ведет к удлинению сроков икрометания за счет весеннего нереста и служит основой увеличения численности популяции. Данные о раннем нересте части особей в 2009 году, подтвердившиеся материалами за 2010 год (наши неопубликованные данные), являются свидетельством наметившегося сдвига.

Если в прошлые годы в течение весны происходило перераспределение группировок крупных и мелких особей половозрелых рыб, то в 2004–2007 годах мы не обнаружили различий в средних размерах созревающей трески в феврале–марте и мае. Увеличение масштабов весеннего созревания к концу первого десятилетия нового века

стало происходить за счет рыб младших возрастных групп 3–4 года. Начиная с 2008 года, в числе созревающих весной рыб существенно выросла доля самок в возрасте 2 года.

Обнаруженная тенденция нарастания в составе многочисленного поколения доли созревающих самок раннего возраста может быть объяснена тем, что выживание большого количества рыб до потенциального возраста наступления половой зрелости, которое у самок восточно-балтийской трески составляет 2 года, вносит в популяцию большее сочетание генов, отвечающих за скорость наступления половой зрелости. При этом повышается количество реализуемых возможностей ранней зрелости.

В эксплуатируемых популяциях рыб снижение возраста достижения половой зрелости стало обычным явлением. Вероятность выживания потомства от малоплодовитых особей трески младших возрастов обеспечивается за счет высокой численности родительского стада. Нерест впервые нерестящихся самок балтийской трески мало результативен из-за низкой выживаемости икры (Cardinale, Arrhenius, 2000b). Но уже при втором икрометании эти особи могут дать более жизнеспособное потомство (Cardinale, Arrhenius, 2000b). Согласно результатам исследования выживаемости икры от балтийской трески разного возраста, разница в выживаемости между потомством молодых и старых особей будет минимальной, если в районах нереста концентрация кислорода, соленость и температура находятся на необходимом уровне (Cardinale, Arrhenius, 2000a). Моделирование показало, что популяции, в которых рыбы созревают в 2 года, как правило, уже через несколько лет переходят на этап неуклонного увеличения приростов численности (Малкин, 1999).

Снижение возраста достижения половой зрелости повышает способность популяции к быстрому увеличению численности, но делает ее более уязвимой к негативному внешнему воздействию. Популяция трески, размножающейся в юго-восточной части Балтийского моря, будет находиться в более выигрышном положении, по сравнению с настоящими короткоцикловыми популяциями рыб, пока ней присутствуют особи 5 лет и старше, которые выполняют функцию нерестового фонда.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И.* Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Методическое пособие. Калининград: АтлантНИРО, 1996. 73 с.
- Бирюков Н.П.* Балтийская треска. Калининград: АтлантНИРО, 1970. 168 с.

- Бирюков Н.П. Некоторые вопросы биологии промысловых рыб Балтийского моря в связи с их продуктивностью // Тр. АтлантНИРО. 1971а. Вып. 35. С. 3–57.
- Бирюков Н.П. Нерестовые сообщества трески Балтийского моря и степень их смешения // Тр. АтлантНИРО. 1971б. Вып. 35. С. 59–68.
- Грауман Г.Б. Экология нереста балтийской трески (*Gadus morhua callarias* L.) и факторы, определяющие его эффективность: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КТИ, 1968. 20 с.
- Дмитриева М.А. Плодовитость трески юго-восточной части Балтийского моря // Тр. АтлантНИРО. 2004. Т. 2. С. 35–45.
- Зезера А.С. Многолетние изменения гидрологических характеристик глубинных вод юго-восточной Балтики (1980–2000 годы) // Тр. АтлантНИРО. 2002. Т. 2. С. 7–12.
- Карасева Е.М. Многолетняя изменчивость сроков массового нереста трески *Gadus morhua callarias* (Gadidae) в юго-восточной части Балтийского моря // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 3. С. 345–355.
- Кривобок М.Н., Токарева Г.И. Динамика веса тела и отдельных органов Балтийской трески при созревании половых продуктов // Тр. ВНИРО. Т. 85. 1972. С. 46–55.
- Малкин Е.М. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб. М.: ВНИРО, 1999. 146 с.
- Мина М.В., Токарева Г.И. О структуре отолитов трески (*Gadus morhua callarias* L.) юго-восточной части Балтийского моря // Вопросы ихтиологии. 1967. Т. 7. Вып. 2(43). С. 326–337.
- Токарева Г.И. Методика определения возраста и особенности роста трески Балтийского моря // Сб. науч. тр. АтлантНИРО. 1963. Вып. 10. С. 179–191.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Академия наук СССР, 1959. 164 с.
- Alheit J., Möllmann C., Dutz J., Kornilovs G. et al. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s // ICES J. Mar. Sci. 2005. V. 62. P. 1205–1215.
- Bagge O., Thurow F., Steffensen E. et al. The Baltic cod // Dana. 1994. V. 10. P. 1–28.
- Cardinale M., Arrhenius F. The influence of stock structure and environmental conditions on the recruitment process of Baltic cod estimated using a generalized additive model // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000a. V. 57. P. 2402–2409.
- Cardinale M., Arrhenius F. The relationship between stock and recruitment: are the assumptions valid? // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2000b. V. 196. P. 305–309.
- Cardinale M., Svedäng H. Modelling recruitment and abundance of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the eastern Skagerrak-Kattegat (North Sea): evidence of severe depletion due to a prolonged period of high fishing pressure // Fish. Res. 2004. V. 69. P. 263–282.
- Eero M., Köster F.W., Plikshs M. et al. Eastern Baltic cod (*Gadus morhua callarias*) stock dynamics: extending the analytical assessment back to the mid-1940s // ICES J. Mar. Sci. 2007. V. 64. P. 1257–1271.
- Hutchings J.A., Myers R. Effect of age on the seasonality of maturation and spawning of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the Northwest Atlantic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 2468–2474.
- Jonzén N., Cardinale M., Gårdmark A. et al. Risk of collapse in the eastern Baltic cod fishery // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. vol. 240. P. 225–233.
- Kjesbu O.S. Time of start of spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) females in relation to vitellogenic oocyte diameter, temperature, fish length and condition // Journal of Fish Biology. 1994. V. 45. P. 719–735.
- Köster F.W., Möllmann C., Hinrichsen H.-H. et al. Baltic cod recruitment – the impact of climate variability on key processes // ICES J. Mar. Sci. 2005. V. 62. P. 1408–1425.
- Kraus G., Pelletier D., Dubreuil J. et al. A model-based evaluation of Marine Protected Areas: the example of eastern Baltic cod (*Gadus morhua callarias* L.) // ICES J. Mar. Sci. 2009. V. 66. P. 109–121.
- MacKenzie B., Gislason H., Möllman C. et al. Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries // Global Change Biol. 2007. V. 13. P. 1348–1367.
- MacKenzie B., St. John M., Plikshs M., et al. Oceanographic process influencing seasonal and interannual variability in cod spawning habitat in the eastern Baltic Sea // ICES C.M. 1996/C+J:4.
- Marteinsdottir G., Thorarinnsson K. Improving the stock-recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. V. 55. P. 1372–1377.
- Ottersen G., Hjermann D.Ø., Stenseth N. Chr. Changes in spawning stock structure strengthen the link between climate and recruitment in a heavily fished cod (*Gadus morhua*) stock // Fisheries Oceanography. 2006. V. 15. P. 230–243.
- Plikshs M., Kalejs M., Grauman G. The influence of environmental conditions and spawning stock size on the year-class strength of the Eastern Baltic cod // ICES C.M. 1993/J:22.
- Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS), 15–22 April 2010. Copenhagen. ICES C.M. 2010/ACOM:10. 630 p.
- Report of the Baltic International Fish Survey Working Group (WGBIFS), 22–26 March 2010. Klaipeda. ICES C.M. 2010/SSGESST:07. 83 p.
- Tomkiewicz J., Kraus G. Timing of Baltic cod spawning and spawner demography. ICES C.M. 2005/Q:23.
- Tomkiewicz J., Støttrup J.G., Jacobsen Ch. et al. Influence of lipids and fatty acid composition in eastern Baltic cod (*Gadus morhua*) and its prey with emphasis on the timing of maturation and spawning: ICES Annual Science Conference 21–25 September 2009. Berlin. 272 p.
- Vallin L., Nissling A. Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*: Implications for stock structure effects on recruitment // Fish. Res. 2000. V. 49(1). P. 21–37.
- Wieland K., Horbowa K. Recent changes in peak spawning time and location of spawning of cod in the Bornholm Basin, Baltic Sea // ICES C.M. 1996/J:15.

Wieland K., Jarre-Teichmann A., K. Horbowa. Changes in the timing of spawning of Baltic cod: possible causes

and implications for recruitment // ICES J. Mar. Sci. 2000. V. 57. P. 452–464.

Reproductive Potential of the Eastern Baltic Cod *Gadus morhua callarias* L. Population

M. A. Dmitrieva and I. V. Karpushevsky

Atlantic Institute of Fisheries and Oceanography (AtlantNIRO), ul. Dm. Donskogo 5, Kaliningrad, 236022 Russia

Abstract—Trends in interannual variation in maturation and spawning terms of various age cohorts in the Eastern Baltic cod population in 1997–2009 were studied. Specific features in the age structure of the mature population part that were established by the end of the first decade of the 21st century were clarified. The role of cod age cohorts in the current population reproduction was considered taking into account the data on cod recruitment and fecundity.

Keywords: cod, maturation, age, recruitment

УДК 595.14:591.3

НЕРЕСТ И РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ ЛИТОРАЛЬНОЙ ПОЛИХЕТЫ *Namanereis littoralis* (Grube, 1876) (Nereididae, Namanereidinae)

© 2011 г. Е. Е. Ежова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова, Атлантическое отделение,

236000 Калининград, пр. Мира, 1

E-mail: igelinez@gmail.com

Поступила в редакцию 13.09.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

В лабораторных условиях впервые исследовано развитие полихеты *Namanereis littoralis* (Grube, 1876). Размножение в условиях Японского моря происходит в июле и приурочено к сезону муссонных ливней. Оплодотворение наружное, нерест без эпитоковых преобразований. Плодовитость низкая, яйцеклетки богаты желтком, развитие непелагическое, лецитотрофное, эмбрионизированное, характеризуется высокой скоростью — 5–8 суток и происходит в слизистых кладках до выхода бентосного ювенила. Температурный и соленостный оптимумы развития составляют 22–27°C и 16–21‰ соответственно, что характеризует вид как субтропический солоноватоводный по происхождению. Отмечены архаичные черты и признаки специализации в раннем онтогенезе *N. littoralis*.

Ключевые слова: *Namanereis littoralis*, нерест, оплодотворение, дробление, гастрюляция, эмбрионизация, соленостный и температурный оптимумы развития.

ВВЕДЕНИЕ

Полихета *Namanereis littoralis* (Grube, 1876) (Nereididae, Namanereidinae) распространена в верхней литорали субтропических и бореальных морей Атлантического и Тихого океанов (Glasby, 1999). Вид *N. littoralis* отмечен как единственная массовая литоральная полихета в заливе Посьета Японского моря (Бужинская, 1971). Интересной особенностью вида является его способность к обитанию в амфибионтных условиях. *N. littoralis* предпочитает верхние горизонты литорали и часто образует значительные скопления в зоне заплеска, фактически вне воды, в насыщенной водяными парами толще штормовых выбросов морских трав.

Приливно-отливная зона морей с резкими колебаниями абиотических факторов, и, прежде всего, солености и температуры — нетипичное местообитание для полихет. Полихеты подсемейства Namanereidinae, напротив, характерные обитатели литоральной и супралиторальной зоны морей, речных берегов в устьевых районах, а также встречаются в некоторых пресных водоемах и в подземных водах (Glasby, 1999) и почти не встречаются в типично морских условиях. Очевидно, успешное освоение биотопов, характеризующихся нестабильностью условий и экстремальными значениями некоторых факторов среды, требует ряда эффективных репродуктивных адаптации.

Вопросы размножения и раннего онтогенетического развития не были прежде изучены в доста-

точной степени ни у одного из 35 представителей подсемейства. Полагают, что для этой группы должен быть свойствен гермафродитизм, однако с определенностью это указывается лишь для 3 видов. Из таксономических работ известно о наличии очень крупных, богатых желтком яиц у восьми видов рода *Namanereis* (Glasby, 1999), в том числе у объекта нашего исследования (Augener, 1933). Наиболее подробное исследование репродуктивных особенностей представлено Джонсоном (Johnson, 1908) для *Namanereis qadraticeps* (как *Lycastis qadraticeps*) и Фойерборном (Feuerborn, 1931) для *Namalycastis ranauensis* (как *Lycastis ranauensis*) и *Namanereis catarractarum* (как *Lycastopsis catarractarum*). Описаны некоторые аспекты гаметогенеза и приведено единственное в научной литературе краткое описание личинки наманереидин — нектохеты *N. ranauensis*.

Подсем. Namanereidinae рассматривается как примитивная группа среди nereid (Gravier, 1902). Его представители характеризуются отсутствием ряда морфологических признаков, используемых обычно в систематике полихет. Недостаточность морфологического критерия для различения видов Namanereidinae, а также запутанная систематика группы делают необходимостью изучение размножения и развития отдельных видов подсемейства. Цель настоящей работы — выявление особенностей размножения и раннего развития *N. littoralis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на особях из дальневосточной популяции *Namanereis littoralis* (Японское море, залив Посъета), с использованием полевых сборов, материалов экспериментов и наблюдений 1984, 1986–1988 и 1992 гг. Раннее развитие изучали в лабораторных условиях на живых объектах. Использовали метод искусственного осеменения. Взрослых животных со зрелыми половыми продуктами отбирали в естественном биотопе – супралиторальных штормовых выбросах морской травы, разделяя их на самцов и самок. Полихет анестезировали с помощью кристаллов сернистого магния и получали от них половые клетки, стадию развития гамет контролировали под микроскопом. Предварительно смешивали гаметы от 2–4 самцов и 2–4 самок, затем производили искусственное осеменение яйцеклеток в иммунологических планшетках с крышками, диаметр лунок 3.5 см.

В каждой лунке, в ежедневно сменяемой воде, содержалось 50–100 развивающихся зародышей. Развитие зародышей изучали в 10 различных соленостях, при двух температурных режимах. Экспериментальные среды готовили, разводя дистиллированной водой естественную морскую воду из открытых частей залива Посъета. Соленость исходной морской воды была в пределах 28–30‰, экспериментальные среды имели последовательно уменьшающуюся соленость: 28–30‰; 25–27‰; 22–24‰; 19–21‰; 16–18‰; 13–15‰; 10–12‰; 7–9‰; 4–6‰; 1–3‰. Часть экспериментальных повторностей выполнена при температуре 20–22°C, другая – при 25–27°C. Все опыты поставлены в четырех-семи повторностях.

Зародышей измеряли, зарисовывали и фотографировали через каждые 2–4 часа, до выхода ювенилов из яйцевых капсул. Микрофотографии эмбриональных стадий выполняли при помощи микроскопа биологического дорожного МБД-1 и фотонасадки МФН-10 в полевых условиях, с живых зародышей. Для уточнения деталей строения зародышей и ювенильных червей делали также постоянные препараты. Объекты фиксировали смесью Кульчицкого, окрашивали борным кармином и заключали в дамар-лак (Ромейс, 1953). Всего в экспериментах прослежено развитие более 1500 эмбрионов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

N. littoralis – раздельнополый вид. В строении тела половой диморфизм не выражен: копулятивных органов и других наружных генеративных структур, часто встречающихся у полихет с малыми размерами, нет. Отсутствуют также какие-либо специальные отверстия для вывода гамет. Внешним признаком, позволяющим различить зрелых самцов и самок, является окраска тела червя – мо-

лочно-белая у самцов и желто-оранжевая у самок. Как показал анализ гистологических препаратов и мазков целомической жидкости (всего около 230 экземпляров червей), в целом всегда присутствуют либо мужские, либо женские половые клетки (Ежова, 2007). Соотношение полов в популяции близко к 1 : 1. В трех выборках червей, взятых в разные моменты вегетационного сезона (по 118, 50 и 35 случайно взятых экземпляров) отношение числа самцов к числу самок составило 58 : 60; 26 : 24; 19 : 16 соответственно (0.97; 1.08; 1.19, среднее = 1.08).

Созревание и нерест. В условиях Южного Приморья нерест *N. littoralis* происходит в июле. Со второй декады июня у многих особей в целом находятся гаметы на последних стадиях развития и даже такие, которые визуально определяются как зрелые. Однако опыты по искусственному осеменению яйцеклеток, проведенные в последней декаде июня, показали, что не все яйца способны к оплодотворению. У разных самок оплодотворялось от 8 до 78% яйцеклеток и от 10 до 68% были неспособны к этому. Таким образом, в конце июня–начале июля в среднем не более половины яйцеклеток у самок были зрелыми, а в середине июля в популяции впервые появлялись 7–11 сегментные ювенилы размером 1–3 мм. Вновь отрожденные ювенилы встречались до конца июля и не были отмечены в другие месяцы года, что свидетельствует о синхронизации нереста в популяции.

Нерестовые явления не связаны с эпителией. У наманереиса, в отличие от многих нереидид, структурных модификаций перед нерестом не происходит, гетеронереисная форма не образуется. Ни в естественных условиях, ни в культуральных сосудах не было также отмечено нерестового поведения, известного для других нереид – быстрое плавание в воде, ундулирующие движения самцов. Наблюдения показали, что нерест происходит в обычном для данного вида супралиторальном биотопе, в зоне заплеска, где увлажнение непостоянно. Нерестящиеся черви образуют скопления или клубки, обильно увлажненные слизью, и остаются в медленном “клубящемся движении” многие часы, иногда несколько дней. Слизистые железы пароподий *N. littoralis* вырабатывают в этот период обильный секрет, очевидно, обеспечивающий жизнеспособность половых продуктов и успешное оплодотворение вне водной среды и защищающий животных и их кладки от высыхания. После оплодотворения зародыши развиваются в слизистых капсулах, приклеивающихся к субстрату.

Гаметы. Зрелые яйцеклетки – бледно-желтые, имеют правильную овальную форму, равномерно заполнены крупными желтковыми гранулами без зон свободной цитоплазмы, и окружены плотной наружной оболочкой (рис. 1а). Зрелые ооциты достигают 546 × 260 мкм (средние для 10 экземпляров

N. littoralis), размеры и форма полностью зрелых яйцеклеток *N. littoralis* мало варьируют. По сравнению с размерами тела, яйцеклетки являются гигантскими, в каждом сегменте располагаются два яйца, по одному с каждой стороны тела, реже по 3–4 сегменте. Это одни из самых крупных яйцеклеток, известных у нереидид. Более крупные яйцеклетки — до 600 мкм, найдены лишь у *Neanthes caudata* (Reish, 1957). В воде яйцеклетки сразу оседают на дно, плавучестью не обладают. Морфологическая полярность не проявляется, расположение анимального и вегетативного полюсов можно определить после начала дробления. Сперматозоиды примитивного типа, с округлым ядром и развитым жгутиком.

Оплодотворение. Оплодотворенное яйцо *N. littoralis* отличается от неоплодотворенного наличием перивителлинового пространства, образование которого выглядит как равномерное отхождение оболочки от плазматической мембраны на 10 мкм (рис. 1б). Через некоторое время после оплодотворения поверх этой оболочки образуется еще одна, студенистая, имеющая клейкие свойства, толщиной 10–50 мкм. С ее помощью яйцевая капсула с оплодотворенным яйцом прочно фиксируется на субстрате.

Дробление гомоквадрантное, первые два деления внешне равномерны, бластомеры первого квартета выглядят одинаковыми по размерам и бластомер *D* неотличим от других. При температуре 20°C закладка перемычек борозды происходит в течение часа после оплодотворения, но лишь через четыре часа первое деление заканчивается, приводя к образованию двух одинаковых бластомеров (рис. 1в). Четыре бластомера возникают в результате второго деления, происходящего через двухчасовую промежуток после первого (рис. 1г). Первые деления дробления происходят очень медленно из-за перегруженности яйца желтком. Еще через два часа происходит третье, резко неравномерное деление, в результате которого образуется первый квартет микромеров, по размеру клеток и количеству желтка сильно отличающихся от макромеров. Борозда третьего деления происходит в экваториальной плоскости, перпендикулярно бороздам двух предыдущих делений. В результате, в вегетативной области дробящегося зародыша образуются четыре очень крупных макромера, заполненных желтком, а в анимальной — квартет мелких, почти совершенно лишенных желтка, микромеров. Борозды дробления не захватывают наружную яйцевую оболочку, зародыш весь период эмбрионального развития находится в прозрачной, плотной, не меняющей свою форму оболочке. В дальнейшем микромеры быстро делятся, а крупные, наполненные желтком макромеры даже во время гастрюляции могут оставаться не разделившимися. Макромеры остаются в просвете кишечника даже по окончании эмбрионального раз-

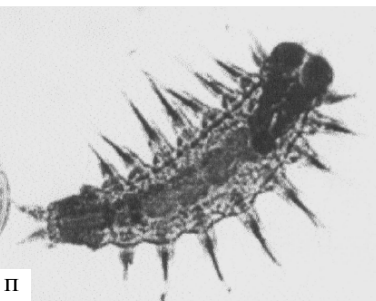
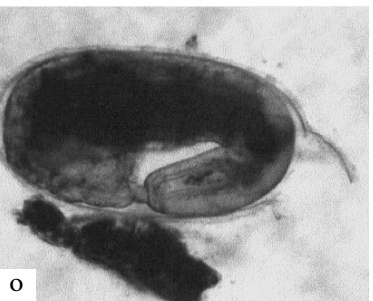
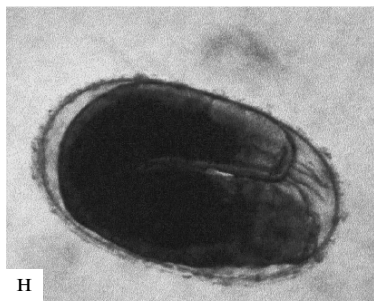
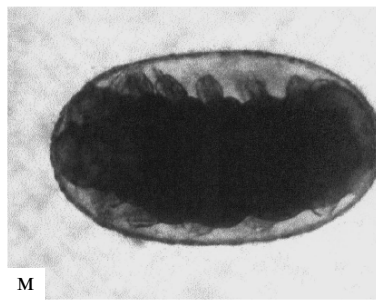
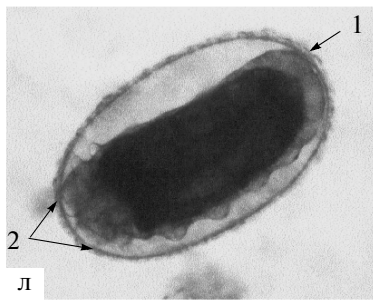
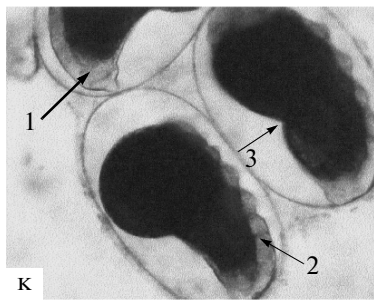
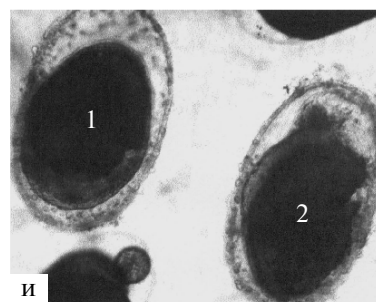
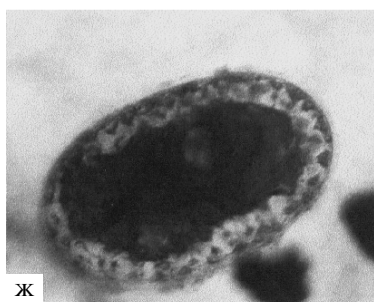
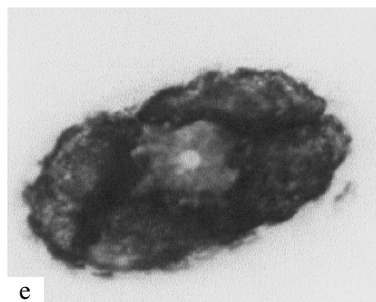
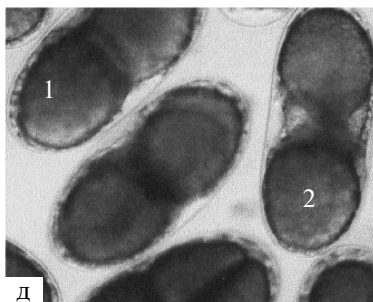
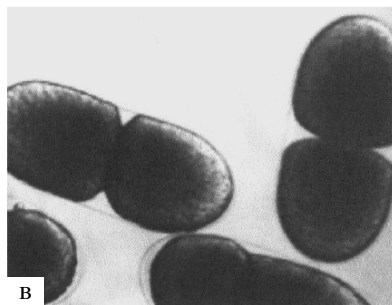
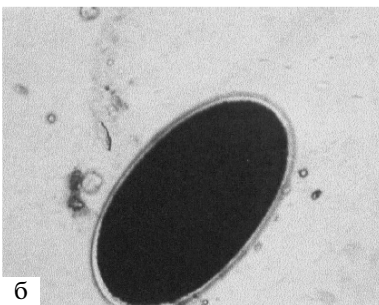
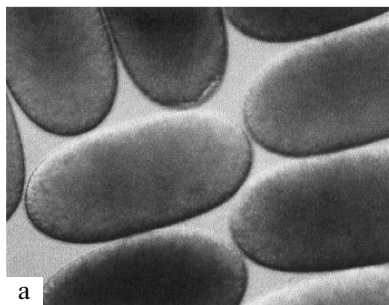
вития, но нельзя с уверенностью утверждать, произошли ли дальнейшие деления этих клеток. В результате дробления через 22–25 часов после оплодотворения образуется стерробластула без внутренней полости, с резко отличающимися по размерам макро- и микромерами (рис. 1д).

Гастрюляция. Без сколько-нибудь заметного перерыва после дробления начинается процесс гастрюляции. Быстро делящиеся мелкие микромеры обрастают крупные макромеры. Края обрастания сближаются и остается незамкнутым небольшое, четко оформленное, круглое отверстие (рис. 1е). Через некоторое время можно видеть, что края отверстия утолщаются. Вероятно, это свидетельствует об усиленном разномножении клеток в этом районе и их иммиграции внутрь. В таком случае, описанное отверстие является бластопором, а гастрюляция смешанной, эпиболическо-иммиграционной.

Начало обрастания макромеров микромерами происходит на 25–27 часах развития, а оформленный бластопор появляется через 29–32 часа после оплодотворения. Круглый бластопор в дальнейшем смыкается, имеется стадия щелевидного бластопора, которая мало характерна для полихет.

Дальнейшие стадии развития, которые у полихет, как правило, пелагические, у *N. littoralis* являются эмбрионизированными и не выходят из яйцевых оболочек. На поверхности яйцевой капсулы становится видна толстая студенистая оболочка, обладающая сильными адгезивными свойствами. Зародыш прочно приклеивается к субстрату примерно на 33–51 часу развития. Под покровом толстой студенистой оболочки яйцевой капсулы зародыш развивается до формирования ювенильной особи. Во всех повторностях опыта капсула становилась отчетливо видимой после завершения гастрюляции и плотно приклеивала эмбрионы к субстрату, склеивая в единый конгломерат лежащие рядом зародыши.

На 47–51 часах развития в капсуле можно видеть позднюю гастрюлу — овального зародыша с неровной поверхностью. Эктодермальные клетки по всей поверхности личинки образуют многочисленные небольшие выступы, усеченные короткими и толстыми прозрачными палочковидными образованиями, отходящими от поверхности эктодермальных клеток в направлении оболочки яйца (рис. 1ж). Эта стадия быстро переходит в следующую — зародыш становится более компактным, а прозрачные палочковидные структуры удлиняются и становятся неодинаковыми в различных участках тела эмбриона (рис. 1з). По последовательности стадий эта эмбрионизированная личинка соответствует трохофорной личинке других полихет и напоминает ее по плану строения. Особенностью эмбрионизированной трохофоры нама-нереиса являются неподвижные ресничные обра-



зования и ее собственная неподвижность внутри яйцевой капсулы. Такое явление слияния ресничных поясов отмечено у различных гидробионтов, и как указывает В.А. Догель (1923), коррелирует с общим высоким содержанием клейких и слизистых веществ у конкретных видов.

На 60–80 часах развития (3–4 сутки после оплодотворения) трохофора сменяется зародышем округлой формы без каких-либо образований на наружной поверхности. Тонкий слой эктодермы эмбриона светлее внутренних структур, по-прежнему богатых желтковыми гранулами. В клетках эктодермы появляются многочисленные светлые вакуоли. Капсула заполнена жидкостью (рис. 1 и (1)).

Органогенез. Довольно быстро на заднем, а затем и на переднем концах тела начинаются процессы образования различных структур и органов. Вначале формируются две анальные папиллы с циррусами. Затем, в виде валика светлой эктодермальной ткани, тянущегося посередине дорсальной стороны личинки, становится видна закладка дефинитивного тела. Дифференцировка головных структур начинается с образования вакуолизованного разрастания эктодермальной ткани на его переднем конце (рис. 1 и (2)). Первыми из головных придатков появляются шарообразные пальпы.

На 5–6 сутки зародыш приобретает мышечную активность и совершает частые сокращения тела, которое из-за большого количества желтка напоминает личинок рыб, с телом, распластанным по поверхности желточного мешка (рис. 1к). Начинается процесс эктомезодермальной сегментации: при сокращении явно видно, что по крайней мере в наружных слоях тела образовалось подразделение на голову, четыре параподиальных сегмента и пигидиальный сегмент. Несколько позднее можно заметить зачатки двух пар перистомиальных усиков, параподиальные бугорки в количестве четырех пар (рис. 1л) и два красных глаза бобовидной формы. Позже глаза становятся черными и подразделяются на два глазка каждый. В возрасте 6 суток личинки обычно имеют сформированные подвижные челюсти, шесть пар параподий с ацикулами и пучками щетинок двух видов. Вначале ацикулы и щетинки есть лишь на первых двух парах параподии. Замечательная особенность эмбриона на этой стадии — отчетливо двуветвистые параподии, каждая параподия имеет 2 разде-

ленных щетинковых узла с собственной ацикулой (рис. 1м).

Черви непрерывно движутся внутри оболочки, пытаясь прорвать ее. Вылупление происходит всегда одинаково — капсула вскрывается крышечкой на узком конце (рис. 1н, 1о) и животное выходит наружу, сразу же приступая к активному питанию органическим детритом и водорослями. Хитиновые челюсти выглядят вполне сформированными и способны прогрызать слоевища зеленых водорослей, параподии одноветвисты. Ювенильные черви практически не отличаются от взрослых строением тела. Размер их — около одного миллиметра. Таким образом, развитие завершается в очень сжатые сроки. За период от 6 до 8 суток, в зависимости от соленостных и температурных условий, в жизненном цикле *N. littoralis* проходят стадии от оплодотворения до вылупления бентосного ювенила (рис. 1п).

Зависимость развития от температуры и солености. *N. littoralis* является широкоэвргалинным видом, толерантным к изменению солености в диапазоне от 0.5 до 73‰ (Комендантов и др., 1989). Однако, соленостный толерантный диапазон изменяется в онтогенезе — гаметы и ранние онтогенетические стадии оказались значительно более стеногалинными, чем взрослые животные.

Активность поступательного движения сперматозоидов зависит от солености среды. В интервале соленостей от 28–30 до 7–9‰ время активности постепенно уменьшается, в водах с меньшей соленостью резко падает, способность к оплодотворению в воде 1–3‰ сохраняется менее 5 минут. Максимальное время движения 8.75 ± 0.8 ч наблюдается при солености 25–27‰. Яйцеклетки изучаемого вида обладают высокой соленостной резистентностью и могут несколько суток сохранять способность к оплодотворению в морской воде. В диапазоне солености 1–9‰ клетки набухают и уже через час большая часть гибнет. Соленость от 28–30 до 10–12‰ не вызывает существенного изменения размеров клеток. Клеточное содержание изотонично морской воде соленостью около 15‰ — размеры яйцеклеток не меняются при помещении в эту среду.

Оплодотворение и развитие оказалось возможным при солености от 28–30‰ до 7–9‰, однако доля зародышей, успешно завершивших развитие,

Рис. 1. Стадии развития *Namanereis littoralis* (Grube, 1976): а — неоплодотворенная зрелая яйцеклетка; б — оплодотворенная яйцеклетка; в — стадия двух бластомеров; г — стадия четырех бластомеров; д — бластула (1), видны светлые мелкие микромеры, покрывающие макромеры; начало гастрюляции (2); е — гастрюла с бластопором и просвечивающей полостью архентерона; ж — поздняя гастрюла; з — эмбрионизированная трохофора; и — стадия “округлого зародыша” (1), закладка дефинитивного тела и начало дифференцировки головных структур (2); к — дифференцировка органов и тканей — закладки пигидиальных цирри (1), параподии (2), проявление мышечной активности (3); л — закладки перистомиальных цирри (1) и пальп (2); м — стадия 4-х щетинконосных сегментов, видна двуветвистость параподии; н — сформированный ювенил в яйцевой капсуле; о — вскрытие яйцевой капсулы; п — 7-сегментный ювенильный червь (постоянный препарат, уксуснокислый кармин).

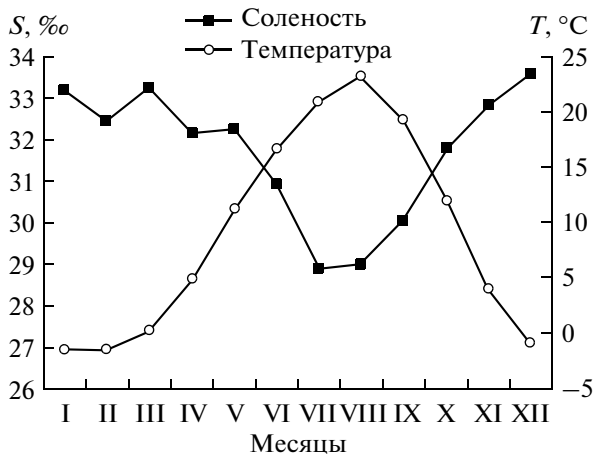


Рис. 2. Среднемесячная температура и соленость поверхностных вод залива Посыета по данным ГМС "Посыет", 1970–1990 гг. (по: Григорьева и др., 2002).

и его скорость заметно отличались в разных экспериментальных средах. Раньше всего каждая из отмеченных стадий наступала в средах с соленостью 19–21‰ и 16–18‰, а процент выхода ювенилов был близок к 100. Соленость ниже 7‰ является критичной для мужских и женских гамет и, соответственно, для процесса оплодотворения. Подобно многим другим морским эвригалинным видам, *N. littoralis* может во взрослом состоянии жить в солоноватой и почти пресной воде, но успешное прохождение ранних онтогенетических стадий требует солености выше 7‰. Для личиночного развития *N. littoralis* оптимален диапазон солености 16–21‰. Поскольку большую часть года в заливе Посыет преобладает соленость 33–32‰ (Григорьева и др., 2002), нерест и развитие личинок должны быть приурочены к периодам распреснения вод.

Скорость эмбриогенеза *N. littoralis* существенно зависит от температуры. Высокие температуры (25–27°C) заметно увеличивают его скорость. При температуре воды 20–22°C завершение первого деления происходит через 4–4.5 часа после оплодотворения, требуя несколько большего времени, 5 часов, в соленостях, меньших 9‰ и больших 28‰. При температуре 25–27°C первое деление ускоряется примерно вдвое во всех соленостях. В оптимальных соленостях процесс гаст-руляции при температуре 25–27°C начинается на 7 часов раньше, на стадии ранней гастролы разрыв составляет 13 часов. Зародыши, развивавшиеся при температуре 25–27°C, выходят из яйцевых капсул и начинают вести активный образ жизни на 1–1.5 суток раньше.

При обоих температурных режимах процент вышедших из капсул ювенильных особей зависит от солености экспериментальной среды. Наименьшее количество зародышей, успешно завершивших развитие, наблюдалось в соленостях ниже

7–9 и выше 28–30‰, причем при температуре 25–27°C развитие большей части эмбрионов прекращалось на 3–5 сутки после оплодотворения. Лишь единичные зародыши завершали развитие. В остальных экспериментальных средах развитие протекало нормально и выход ювенилов был массовым. Интервал солености, в котором скорость клеточных делений наибольшая для обоих температурных режимов – от 16–18 до 22–24‰. Полученные результаты хорошо согласуются с известным правилом линейной зависимости скорости индивидуального развития от температуры в пределах толерантного диапазона. При температурах, близких к граничным, показатели эффективности развития особи снижаются (Винберг, 1968). Поэтому, обнаруженное нами угнетение развития при температуре 25–27°C в крайних соленостях позволяет считать 27°C верхней границей температурного оптимума раннего развития *N. littoralis*.

Выяснение в эксперименте значений температуры и солености, оптимальных для процесса развития, позволило определить сроки размножения *N. littoralis* в естественных условиях. Наиболее благоприятным для размножения исследуемого вида должен быть период, когда поверхностные воды распреснены до 18–20‰ и прогреты до 20°C и выше. Такие условия в прибрежной мелководной зоне залива Посыета складываются обычно в июле–августе, во время муссонных ливней, когда соленость поверхностных вод может падать до 12–18‰ (Вышкварцев, 1984; Григорьева и др., 2002), а водные массы уже значительно прогреты. Температура в верхних горизонтах литорали и зоне заплеска, где обитает наманереис, в этот период быстро достигает 25–27°C.

Полевые наблюдения подтвердили предположение о совпадении времени нереста с указанными выше условиями. Появление молоди в возрасте 1–2 дней в 1984, 1987 и 1988 гг. отмечалось примерно в середине июля и совпадало с годовым максимумом температуры и минимумом солености (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

В литературе рассмотрены отдельные аспекты репродуктивной биологии лишь для 3 видов подсемейства Namanereidinae – *Namanereis quadraticeps* (Johnson, 1908), *Namalycastis ranauensis* и *Namanereis catarractarum* (Feuerborn, 1931). Все три названных вида описаны как гермафродиты. Исходя из обитания наманереидин в биотопах с меняющейся соленостью, вплоть до пресной воды, Джонсон и Фойерборн полагают это редкое для полихет свойство характерным для подсемейства. *N. ranauensis* имеет многочисленные мелкие яйца – 160–180 шт. в сегменте, и высокую общую плодовитость – до 18–20 тысяч яиц. Предполагается, что мужские га-

меты могут развиваться в тех же сегментах тела, что и женские, либо в других сегментах. Описанная личинка *N. ranauensis* — планктонная нектохета, типичная для нерейдид.

У обоих видов наманереисов мужские клетки развиваются в тех же сегментах, что и женские, отмечены необычно крупные (до 430 × 380 мкм), богатые желтком яйца, размещающиеся по одному или несколько в сегменте и плодовитость, не превышающая нескольких десятков яиц на самку. Эти же черты, за исключением гермафродитизма, свойственны и для *N. littoralis*. Объект нашего исследования во все сезоны года и во всех возрастных группах имеет в целоме гаметоциты только одного пола.

Поскольку созревание гамет у особей *N. littoralis* в популяции происходит почти одновременно и нерест в условиях Японского моря отмечается однажды в году, процессы созревания и вступления в нерестовый кризис должны быть синхронизированы. Известно, что нерест может быть отделен от момента достижения полной зрелости некоторым временным промежутком. У некоторых дальневосточных двустворчатых моллюсков, он составляет 1–2 недели (Дзюба, 1971). Нерест инициируется и синхронизируется в популяции факторами внешней среды. Значительную роль для реализации нереста играет температура. У некоторых видов (*Crassostrea virginica*) нерест может быть индуцирован резким подъемом температуры выше 20°C, у других (*Chlamis farreri nipponensis*) этому способствует серия снижений и повышений температуры (Дзюба, 1971).

Однако у некоторых дальневосточных моллюсков (гребешок, мидия) колебания температуры в широких пределах и даже за пределами оптимума, не вызывают нереста зрелых особей. Очевидно, температура не единственный сигнал к нересту. У двустворок тропических морей, где изменчивость температуры воды мала, нерест провоцируется снижением солености в прибрежной зоне во время ливней. По мнению Мотавкина и Вараксина (1983), синхронный нерест в популяции провоцируется комплексом внешних сигналов, при котором создаются возможности для дружного оплодотворения и успешного образования зародышей.

Дозревание половых клеток *N. littoralis*, достижение животными преднерестовой стадии и вступление в нерест происходит одновременно, примерно в середине июля. Это совпадает с существенным изменением условий в литорали в связи с началом летних муссонных дождей и летним прогревом воды (Григорьева и др., 2002). Именно повышение температуры и снижение солености, по нашему мнению, может быть факторами, запускающими механизмы синхронизации созревания половых клеток и наступления нереста.

С этой гипотезой согласуются данные разных авторов. Во второй половине июля в Южном Приморье начинается нерест многих морских беспозвоночных, особенно — видов субтропического происхождения. Так, брюхоногий моллюск *Alaba vladivostokensis* (тихоокеанский, приазиатский, низкобореальный вид субтропического происхождения) в заливе Восток Японского моря, размножается в самое теплое время года (июль) при температуре воды 19–23°C. Слизистые кладки этого моллюска на водорослях и морских травах находили со второй декады июля до конца августа, личинок наблюдали в планктоне с середины июля до середины сентября (Куликова и др., 2000). Размножение брюхоногих моллюсков *Lottia versicolor* и *Nipponacmea moskalevi*, обитающих на скалистой литорали в заливе Восток наблюдали в начале июля при температуре 17–19°C (Колбин, 2002). У теплолюбивого двустворчатого моллюска корбикулы японской, встречающегося в устьевых районах рек в заливе Петра Великого нерест отмечали с конца июля по конец августа, при прогреве воды до 24°C (Пикалова, Калинина, 2002), причем, как и *N. littoralis*, моллюски находятся в преднерестовой стадии с конца июня до середины июля.

Известно, что температура воды, оптимальная для полового размножения, — генетически закрепленный видовой признак (Голиков, Скарлато, 1972), связанный с условиями, в которых происходило формирование вида. Для *Nereis japonica*, имеющего сходное с изучаемым видом географическое распространение, температурный оптимум раннего развития значительно более низкий — 15°C (Izuka, 1908), чем у наманереиса. Вероятно, довольно высокий температурный оптимум развития *N. littoralis* подтверждает его субтропическое происхождение.

Данные по соленостным оптимумам развития разных онтогенетических стадий наманереиса хорошо согласуются с аналогичными данными для нереидиды *Hediste atoka*, но отличны от таковых для *Hediste japonica* и *Hediste diadroma*. Все три вида являются сестринскими и обитают в том же географическом районе и в сходных соленостных условиях, в литоральной зоне многих японских эстуариев. Яйцеклетки *H. japonica* и *H. diadroma* изотоничны среде с соленостью 27.5–30‰, что вдвое выше чем у *N. littoralis*, зато ооплазма *H. atoka* изотонична 15‰, практически совпадая со значением, полученным для *N. littoralis*. Соленостный оптимум раннего развития очень близок у *H. japonica* и *H. diadroma* — 10–34‰ и 10–30‰ соответственно, но значительно отличается у третьего вида, 9–21‰ (Tosuji, Sato, 2006). Наиболее благоприятный соленостный диапазон для развития *N. littoralis* — 16–21‰. Столь существенное различие в показателях соленостной устойчивости гамет и зародышей у близкородственных видов и почти полное совпадение этих характеристик у видов из разных

подсемейств, при том, что все названные полихеты обитают в сходных экологических и климатических условиях, не позволяет легко объяснить наблюдаемые факты общностью происхождения или связать их с биологией каждого вида. Мы полагаем, что близкие значения тоничности ооплазмы *N. littoralis* и *H. atoka* могут быть связаны со сходством биохимических и физико-химических свойств их яйцеклеток: у обоих видов крупные полилецитальные яйцеклетки, заполнены желтковыми гранулами так, что не остается зон свободной цитоплазмы.

Описанное эмбриональное развитие *N. littoralis* существенно отличается от типичного для nereид, как от развития с планктонной, так и с бентосной личинкой. Есть некоторое сходство с развитием *Neanthes caudata* (Reish, 1957), однако в онтогенезе этой nereидиды все же присутствует свободная личиночная стадия. В жизненном цикле *N. littoralis* свободноподвижная стадия с провизорными органами и не вполне сформированная, отсутствует в цикле развития. Развитие характеризуется высокой степенью эмбрионизации и может быть названо прямым: все фазы после оплодотворения происходят внутри плотной яйцевой капсулы, прикрепляющейся к субстрату, из яйцевой капсулы выходит сформированный ювенил.

Морфология и последовательность стадий развития *N. littoralis* характеризуется как архаичными признаками, так и чертами вторичного упрощения и специализации. Достаточно редким явлением для полихет является гомоквадрантное дробление. Так же, как и отмеченное у *N. littoralis* образование щелевидного бластопора с последующим смыканием краев посередине и образованием дефинитивного рта и ануса на его концах, оно характерно для личинок наиболее примитивных трохофорных животных. Названные признаки более свойственны низшим многоклеточным, чем полихетам, и, несомненно, свидетельствуют о древности группы, к которой принадлежит изучаемый вид.

В то же время, двуветвистость параподии у 6-субточного эмбриона *N. littoralis* является рекапитуляцией. Аналогичную информацию приводит Фойерборн (1931) для *Namalycastis ranauensis*: каждая параподия личинки намаликастиса имеет 2 разделенных щетинковых узла с собственной ацикулой. Поэтому одноветвистость параподии и отсутствие нотоподиальных щетинковых узлов во взрослом состоянии у представителей подсемейства является вторичным упрощением. Черты вторичного упрощения организации и модификации жизненного цикла в филогенезе не позволяют согласиться с взглядами Гравье (Gravier, 1902) о том, что наманереидины близки к форме от которой произошли nereиды, и, скорее, подкрепляют точку зрения Фойерборна (Feuerborn 1931): Nama-

nereidinae произошли от nereидного предка путем редукций и утрат.

Выпадение из цикла развития подвижной расселительной стадии, а также образование клейких слизистых капсул, фиксирующих на субстрате и защищающих зародыш от осмотического стресса, по нашему мнению, являются чертами специализации к обитанию в изменчивых условиях верхней литорали и носят адаптивный характер. Приспособления данного вида к условиям нестабильного амфибионтного биотопа обеспечивается комплексом адаптации, среди которых важнейшими являются репродуктивные:

– защита ранних онтогенетических стадий от неблагоприятных воздействий путем перехода к лецитотрофному непелагическому прямому развитию в слизистых кладках, характеризующемуся высокой скоростью;

– синхронизация нереста в популяции и приуроченность его к наиболее благоприятным соленостным и температурным условиям.

ВЫВОДЫ:

1. *N. littoralis* – раздельнополый вид.
2. Нерест в популяции синхронизирован факторами среды и происходит без эпитокии, в том же биотопе, где обитает вид.
3. Развитие лецитотрофное, непелагическое, полностью эмбрионизировано, характеризуется высокой скоростью.
4. Для размножения и развития *N. littoralis* оптимален диапазон солености 16–21‰ и температура 20–27°C. Повышение температуры в пределах этого диапазона ускоряет процесс развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бужинская Г.Н. Новые и интересные виды многощетинковых червей (Polychaeta) залива Посьета (Японское море). Исслед. фауны морей. 1971. Т. 5 (13). С. 78–124.
- Винберг В.В. Зависимость скорости развития от температуры // Методы определения продукции водных животных: Метод, рук. и материалы. Минск: Высшая школа, 1968. С. 59–71.
- Вышкварцев Д.И. Физико-географическая и гидрохимическая характеристика мелководных бухт залива Посьета // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток. 1984. С. 4–11.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов // Докл. АН СССР. 1972. Т. 203. № 5. С. 1190–1192.
- Григорьева Н.И., Кучерявенко А.В., Федосеев В.Я. Гидрометеорологическая характеристика залива Посьета как района культивирования гидро-

- бионтов // Вопросы рыболовства. 2002. Т. 3. № 4 (12). С. 578–604.
- Дзюба С.М. Гаметогенез у некоторых морских двустворчатых моллюсков // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971. С. 51–52.
- Догель В.А. Курс сравнительной анатомии беспозвоночных. Кожные покровы и скелет. М., Петроград: гос. изд-во. Вып. 1. 178 с.
- Ежова Е.Е. Жизненный цикл и морфофизиологические адаптации *Namanereis littoralis* (Grube, 1872) (Polychaeta, Nereididae) в заливе Посыета Японского моря // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. С.-Петербург, 2007. 24 с.
- Колбин К.Г. Размножение и развитие *Lottia versicolor* и *Nipponacmea moskalevi* (Gastropoda, Lottidae) // Тез. докл. V Региональн. конф. по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии. Владивосток: изд-во ДВГУ, 2002. С. 61–62.
- Комендантов А.Ю., Аладин Н.В., Ежова Е.Е. Зависимость осморегуляторных способностей *Lycastopsis augeneri* (Polychaeta, Nereidae) от факторов среды // Зоол. журн. 1989. Т. 68. С. 137–14.
- Куликова В.А., Омеляненко В.А., Айздайчер Н.А. Размножение и личиночное развитие брюхоногого моллюска *Alaba vladivostokensis* в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 2000. Т. 26. № 5. С. 348–350.
- Мотавкин П.А., Вараксин А.А. Гистофизиология нервной системы и регуляция размножения двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1983. 208 с.
- Пикалова О.П., Калинина Г.Г. Гаметогенез и плодовитость у корбикулы японской в заливе Петра Великого // Тез. докл. V Региональн. конф. по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии. Владивосток: изд-во ДВГУ, 2002. С. 81–82.
- Ромейс С.Б. Микроскопическая техника. М.: Иностранная литература, 1953. 720 с.
- Augener H. Süßwasser Polychaeten von Bonaire und Curaçao. Zoologische Ergebnisse einer Reise nach Bonaire, Curaçao und Aruba im Jahre 1930 // Zoologische Jahrbücher (Systematik). 1933. V. 64. P. 351–356.
- Feuerborn H.J. Eine Rhizocephale und Zwei Polyhaeten aus dem Süsswasser von Java und Sumatra // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 1931. Bd. 5. T. 2. S. 618–660.
- Glasby C.J. Cladistic biogeography. Part 2: The Namanereidinae (Polychaeta: Nereididae) // Records of the Australian Museum, Supplement. 1999. V. 25. P. 131–144.
- Glasby C.J. Taxonomy and phylogeny. Part 1: The Namanereidinae (Polychaeta: Nereididae) // Records of the Australian Museum, Supplement. 1999. V. 25. P. 1–129.
- Gravier C. Contribution à l'étude des Annelides Polychètes de la Mer Rouge. Nouv. Arch. Mus. Paris, 1902. Ser. 4, 3: 147–268.
- Izuka A. On the breeding habit and development of *Nereis japonica* n.sp. // Annot. Zool. Jap. 1908. V. 6. P. 295–30.
- Johnson H.P. Lycastis quadriceps, an hermaphroditic Nereid with gigantic ova // Biol. Bull. Woods Hole. 1908. V. 14. P. 371–386.
- Reish D.J. The life history of the polychaetous annelid *Neanthes caudata* (delle Chiaje), including a summary of development in the family Nereidae // Pacific Science. 1957. № 11. P. 216–228.
- Tosuji H., Sato M. Salinity favorable for the early development and gamete compatibility in the two sympatric estuarine species of the genus *Hediste* (Polychaeta: Nereididae) in the Ariake Sea, Japan // Marine Biology. 2006. V. 148. P. 529–539.

Spawning and Early Ontogenesis of the Littoral Polychaete *Namanereis littoralis* (Grube, 1876) (Nereididae, Namanereidinae)

E. E. Ezhova

Atlantic Division, Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, pr. Mira 1, Kaliningrad, 236000 Russia

e-mail: igelinez@gmail.com

Abstract—For the first time, under laboratory conditions, development of the polychaete *Namanereis littoralis* (Grube, 1876) is investigated. Under conditions of the Sea of Japan, its reproduction occurs in July and is confined to the season of monsoon rains. Fertilization is external. Spawning manifests no epitocous transformations. Fecundity is low, ovicells are rich in yolk, and development is nonpelagic, lecithotrophic, embryonized, characterized by a high rate—5–8 days—and occurs in mucous clutches up to hatching of benthic juveniles. Temperature and salinity optima of development are 22–27°C and 16–21‰, respectively, characterizing the species as subtropical brackish-water by its origin. Archaic and specialized traits are noted in the early ontogenesis of *N. littoralis*.

Keywords: *Namanereis littoralis*, spawning, fertilization, cleavage, gastrulation, embryonization, salinity and temperature optima of development

УДК 597.562: 591.524.12 (261.24)

ОЦЕНКА ПРОДУКЦИИ ИКРЫ ВОСТОЧНО-БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ (*Gadus morhua callarias* L.) НА ОСНОВЕ МНОГОЛЕТНИХ ИХТИОПЛАНКТОННЫХ ДАННЫХ

© 2011 г. Е. М. Карасева

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО)

236022 Калининград, ул. Дм. Донского, 5

E-mail: karasiova@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.09.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

Исходя из многолетних данных по численности икры трески в ихтиопланктоне, была рассчитана суммарная годовая продукция икры трески на четырех основных нерестилищах Балтийского моря. Показано, что многолетние флуктуации продукции икры трески были положительно связаны с динамикой объема вод, поступающих в Балтийское море в годы североморских адвекций. Предполагается, что эта зависимость определялась комплексом адаптаций, обеспечивающих расширение воспроизводства трески при улучшении условий среды.

Ключевые слова: ихтиопланктон, балтийская треска, продукция икры, условия среды.

Количественный учет ранних онтогенетических стадий развития рыб, особенно пелагической икры, в методическом отношении проще учета половозрелого компонента популяций многих морских рыб (Дехник, 1986). Оценки численности икры, которую рыбные популяции выметывают ежедневно и/или за весь нерестовый сезон, традиционно используются как основа для последующего расчета величины нерестовых запасов (Sette, Ahlstrom, 1948; Saville, 1964; Parker, 1982). Применение этого метода, получившего название ихтиопланктонного метода оценки нерестового запаса, или метода оценки нерестового запаса по продукции икры, может рассматриваться как альтернатива оценкам посредством виртуального популяционного анализа в случаях недостоверной промысловой статистики, перехода на другие орудия промысла, изменения методики учетных траловых и гидроакустических съемок (Дехник, 1986; Kraus et al., 2004). Целью статьи является исследование возможности применения данных многолетних ихтиопланктонных съемок для расчета продукции икры балтийской трески и анализ зависимости ее динамики от условий среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для расчета продукции икры восточно-балтийской трески были использованы результаты ихтиопланктонных исследований на четырех основных нерестилищах (Борнхольмская котловина, Гданьская впадина, южная и центральная части Готландской впадины) за 1957–1996 гг. Рассмотрены

также данные за 1997–2005 гг. по Гданьской впадине, значительная часть которой входит в ИЭЗ России. Оценки численности икры трески, использованные для расчета продукции, были основаны как на базе данных АтлантНИРО, так и на литературных источниках (Грауман, 1980; Mankowski, 1972; CORE, 1998; Karasiova, Voss, 2004). В качестве орудия лова в российских, польских и германских сборах применялись соответственно сеть ИКС-80, сеть Гензена и планктоносорбщик Бонго-60. Сбор ихтиопланктона проводился посредством вертикального или, при использовании Бонго (CORE, 1998), косоугольного облова слоя дно–поверхность. Ихтиопланктонные съемки лаборатории Балтийского моря АтлантНИРО в 1992–2005 гг. охватывали все основные гидрологические сезоны: зимний (февраль–март), весенний (апрель–май, начало июня), летний (август) и осенний (октябрь). Общее количество проб ихтиопланктона, собранных лабораторией Балтийского моря на нерестилищах трески за этот период, составило 1070 штук.

Для оценки годовой продукции использовалась численность икры на первой стадии развития по шкале Расса (Расс, 1973), соответствующей стадиям IA и IB по шкале Томпсон и Рили (Thompson, Riley, 1981). Численность икры в период массового нереста интерполировалась на весь нерестовый сезон, исходя из сроков начала и конца нереста. Продукция икры рассчитывалась как годовая (ГПИ) в соответствии с применяемой в исследованиях по Балтийскому морю терминологией (CORE, 1998), что аналогично термину “сезонная продукция” (Дехник, 1986). ГПИ рассчитывалась

по формуле, основанной на литературных источниках (Дехник, 1986):

$GPI = (N_0 Si/ti - to)D$, где GPI – годовая продукция икры, N_0 – средняя численность икры (экз./м²) на стадии развития I, $ti - to$ – продолжительность развития икры, Si – площадь распределения, км²; D – продолжительность сезонной встречаемости икры в ихтиопланктоне.

Значения продукции, полученные на четырех основных нерестилищах, были объединены для оценки суммарной GPI.

Для характеристики условий среды на нерестилищах трески использовалась величина репродуктивного объема РО (км³), то есть пригодного для размножения трески объема вод с соленостью не менее 11‰ и содержания кислорода не менее 2 мл/л (MacKenzie et al., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Была выявлена значительная межгодовая вариабельность годовой продукции икры, суммированной по четырем нерестилищам в глубоководной части моря (рис. 1). С 1957 по 1961 гг. было отмечено некоторое снижение численности суммарной GPI, после чего наблюдалась тенденция к росту, продолжавшемуся до 1970 г. Несмотря на последующее снижение GPI в 1971–1975 гг., она оставалась значительно выше уровня начала 60-х гг. В 1976–1978 гг. продукция икры снова резко возросла, достигнув максимума в 2410×10^{10} . Затем последовало резкое падение вплоть до минимума в 1992 г. (164×10^{10}). Новый рост суммарной продукции был отмечен в 1994–1995 гг., но он был значительно ниже максимума в конце 70-х гг.

Пик продукции икры в Гданьской впадине был отмечен в 1970–1971 гг. Таким образом, тенденция к снижению GPI в Гданьской впадине началась раньше, чем к уменьшению суммарной GPI в Балтийском море. После 1980 года продукция икры от нереста трески в Гданьской впадине резко снизилась, особенно в 1986–1990 гг.

Доля продукции икры Гданьской впадины в суммарной GPI была относительно высокой в 1958–1980 гг., составляя в среднем за этот период 13.9% и достигая максимума в 33.1% в 1971 г. (рис. 2). После 1980 г. она значительно уменьшилась, составив в среднем за 1981–1996 гг. только 3.8%.

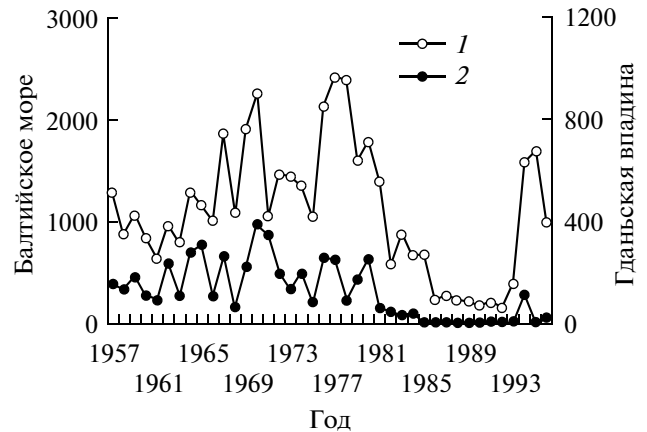


Рис. 1. Продукция икры трески в 1957–1996 гг.: 1) суммарная продукция в Балтийском море, 2) продукция икры трески в Гданьской впадине.

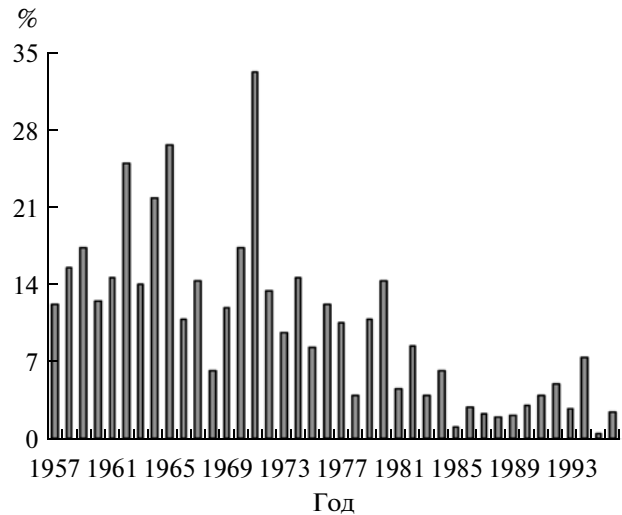


Рис. 2. Доля (%) продукции икры трески в Гданьской впадине от суммарной продукции икры трески в Балтийском море в 1957–1996 гг.

Тем не менее, положительная корреляция между суммарной продукцией (GPI₁) и продукцией в Гданьской впадине (GPI₂) сохранялась, как за весь рассматриваемый период 1957–1996 гг., так и за временные отрезки с высоким и низким уровнями GPI (табл. 1)

Существование этой положительной связи, по-видимому, могло определяться однонаправлен-

Таблица 1. Коэффициенты корреляции между суммарной годовой продукцией икры трески GPI₁ и годовой продукцией икры GPI₂ в Гданьской впадине

Годы	Средняя GPI ₁ × 10 ¹⁰	Средняя GPI ₂ × 10 ¹⁰	Коэффициенты корреляции, <i>r</i>	Уровень значимости, <i>p</i>
1957–1996	1101.14	126.69	0.672	<0.01
1957–1980	1401.94	194.61	0.412	<0.05
1981–1996	649.95	24.82	0.651	<0.01

ным воздействием изменений в окружающей среде, которые происходили как на локальном нерестилище трески в Гданьской впадине, так и в масштабах всего района размножения. Использование величины репродуктивного объема РО, как интегрального показателя условий среды (MacKenzie et al., 2000), показало, что межгодовые флуктуации продукции икры были положительно связаны с многолетней динамикой РО. Об этом свидетельствует наличие достоверного коэффициента корреляции между ГПИ и РО за 1957–1996 гг. (табл. 2).

Для более длинного ряда наблюдений в Гданьской впадине эта положительная зависимость прослеживалась как для периода 1957–1996 гг., так и для других временных отрезков, включая современный период с 1991 по 2005 гг. (рис. 3).

ДИСКУССИЯ

Размножение восточно-балтийской трески в период ее высокой численности происходило в четырех глубоководных районах моря (Грауман, 1980). В настоящее время оценка продукции икры опубликована только для размножающегося в Борнхольмской впадине компонента популяции (Kraus et al., 2002). Многолетние ихтиопланктонные исследования, которые были начаты лабораторией Балтийского моря АтлантНИРО в основных районах нереста трески еще в 50-е гг. (Карасева, 2004), позволяют получить суммарную оценку икры для всей репродуктивной части ареала. Однако условия размножения трески различаются в зависимости от удаленности района нереста от Датских проливов и объема поступающих в них соленых и насыщенных кислородом североморских вод (MacKenzie et al., 2000). Кроме того, балтийская треска имеет весьма продолжительный период нереста, который нередко начинается в конце зимы и заканчивается в начале осени (Грауман, 1980).

Эти особенности могут влиять на результаты учета численности икры трески и должны учитываться при выборе методики оценки продукции икры.

Произошедший в 90-е гг. сдвиг пика ее нереста с весны на лето (Wieland et al., 2000) был выявлен ежегодным проведением нескольких ихтиопланктонных съемок, в первую очередь, в Борнхольмской котловине (Kraus et al., 2002), а также в других районах моря: в Гданьской (Карасева, 2006) и Готландской впадинах (Makarhouk, 1995). Таким образом, ввиду достаточной сезонной продолжительности ихтиопланктонных исследований, фактор недоучета численности икры трески в ихтиопланктоне как следствие изменения сроков массового размножения, по-видимому, не мог иметь большого значения.

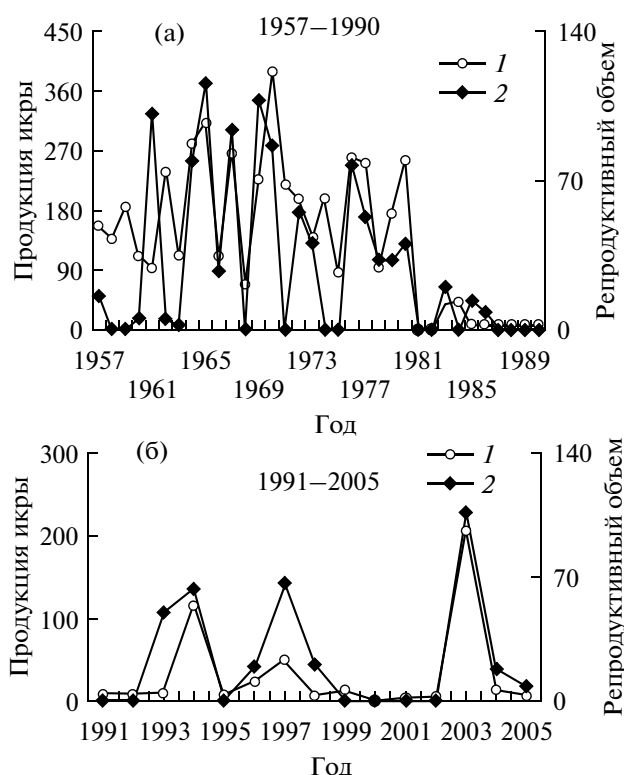


Рис. 3. Продукция икры трески (1) и репродуктивные объемы (2) в Гданьской впадине в 1957–1990 гг. (а) и 1991–2005 гг. (б).

Однако на оценку численности икры трески могло влиять погружение икры в придонный слой и ее последующая элиминация, особенно в центральной части Готландской впадины с глубинами более 200 м в связи с уменьшением солёности в результате длительного отсутствия североморских адвекций. При этом следует учитывать, что живая икра трески сохраняет плавучесть при солёности не менее 11‰ (Nissling et al., 1994), что позволяет в большинстве случаев получить достоверные оценки ее численности. Однако, согласно некоторым литературным источникам (Smayda, 1969; цитируется по Seki, 1982), погибшая икра морских рыб может иметь более высокую скорость погружения. Поскольку условия среды в нерестовом биотопе трески определяются величиной репродуктивного объема, то и смертность икры трески, видимо, зависит от величины этого параметра (Plikshs et al., 1993; Koester et al., 2001). Согласно литературным данным (Kraus et al., 2002), величина репродуктивного объема может служить показателем выжившей продукции икры трески в Борнхольмской котловине (viable egg production). Таким образом, следующим этапом расчета годовой продукции икры трески для всех основных нерестилищ Балтийского моря должно быть введение зависящего от репродуктивного объема и показателя смертности икры с учетом его локальной изменчивости.

Об этом свидетельствует выявленная в данном исследовании положительная зависимость между ГПИ и репродуктивным объемом, который может рассматриваться как интегральный показатель условий среды в нерестовом биотопе трески.

Существование этой положительной корреляции, по-видимому, является следствием адаптации репродуктивной стратегии восточно-балтийской трески к уникальным гидрологическим условиям моря. Основываясь на литературных источниках, можно говорить о целом комплексе адаптаций, обеспечивающих наиболее успешное воспроизводство трески в годы с благоприятными гидрологическими условиями. Этот комплекс охватывает самые различные связанные с размножением аспекты биологии, в том числе такие, как: 1) увеличение подвижности сперматозоидов трески в момент нереста и, в связи с этим, доли оплодотворенной икры (Westin, Nissling, 1995); 2) увеличении выживания развивающейся икры трески (Грауман, 1989); 3) увеличение площади нерестилищ и распространение репродуктивной области ареала на восточные районы моря, включая обширную Готландскую впадину (Plikshts, 1996); 4) более раннее созревание трески в сезонном цикле и, соответственно, более раннее начало массового нереста, что впоследствии обеспечивает лучшие условия для выживания личинок трески (Karasiova et al., 2008). Кроме того, адаптивные изменения воспроизводительной способности популяций рыб могут вызываться частичной резорбцией ооцитов и пропуском нереста (Шатуновский, Рубан, 2010). Адаптации, связанные с размножением, накладывают отпечаток на весь онтогенез и определяют особенности экологии, миграций и распределения взрослых особей (Павлов, 2010). Некоторые из этих процессов, по-видимому, могут быть прослежены в воспроизводстве и жизненном цикле балтийской трески (Kraus et al., 2008).

При резком сокращении частоты и интенсивности североморских адвекций в конце 80-х гг. размножение трески в восточных районах моря, включая Гданьскую впадину, почти полностью прекращалось и продолжалось только в Борнхольмской котловине (CORE, 1998). Мощная адвекция 1993 г. привела к отмеченному в 1994 г. росту численности икры трески в ихтиопланктоне и, соответственно, ее годовой продукции, как в Борнхольмском, так и в Гданьском районах.

В целом можно констатировать, что продукция икры, рассчитанная по ихтиопланктонным данным, адекватно отражала тенденции, наблюдавшиеся в воспроизводстве трески за рассматриваемый период. По-видимому, перспективным для совершенствования методики оценки продукции икры трески в Балтийском море является введение в расчет показателя смертности икры, дифференцированного по различным районам моря.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между репродуктивным объемом (PO_1 , PO_2) и продукцией икры трески ($ГПИ_1$, $ГПИ_2$)

Годы	Балтийское море		Гданьская впадина	
	ГПИ ₁ –PO ₁		ГПИ ₂ –PO ₂	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
1957–1996	0.517	<0.01	0.645	<0.01
1957–1990	0.558	<0.01	0.665	<0.01
1991–2005	–	–	0.878	<0.01

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За период 1957–1996 гг. была выявлена значительная межгодовая изменчивость суммарной годовой продукции икры трески на четырех основных нерестилищах. Максимальные значения продукции икры трески были отмечены в конце 70-х гг., минимальные значения – в конце в конце 80-х гг. Доля продукции икры Гданьской впадины в суммарной продукции уменьшилась с 13.9% в 1957–1980 гг. до 3.8% в 1981–1996 гг. В 1990-е–2000-е гг. продукция икры трески в Гданьской впадине увеличивалась в годы адвекций североморских вод в Балтийское море. Между межгодовыми флуктуациями продукции икры и объемами вод с благоприятными для размножения трески условиями (репродуктивными объемами) существовала положительная достоверная связь.

Работа выполнена в рамках участия лаборатории Балтийского моря АтлантНИРО в международном проекте “UNCOVER”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грауман Г.Б. Экологические особенности воспроизводства основных пелагофильных рыб в Балтийском море // *Fischerei–Forschung*. 1980. V. 18. № 2. S. 77–81.
- Грауман Г.Б. Особенности размножения трески. // Проект “Балтика”. Основные тенденции эволюции экосистемы. Вып. 4. Л.: Гидрометеоздат. С. 228–235.
- Дехник Т.В. Применение ихтиопланктонных методов для оценки биомассы нерестового стада рыб // *Тр. Ин-та Океанологии*. 1986. Т. 116. С. 103–125.
- Карасева Е. Исторические ихтиопланктонные исследования в Балтийском море и их значение для анализа многолетней динамики рыбных запасов // *История океанографии. Материалы VII межд. Конгр. истор океаногр. Часть II*. Калининград: Изд-во КГУ, 2004. С. 432–434.
- Карасева Е.М. Многолетняя изменчивость сроков массового нереста трески *Gadus morhua callarias* (Gadidae) в юго-восточной части Балтийского моря // *Вопросы ихтиологии*. 2006. Т. 46. № 3. С. 345–355.
- Павлов Д.А. Стратегия размножения рыб и динамика популяций. Актуальные проблемы современной

- ихтиологии. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2010. С. 217–240.
- Pacc T.C.* Инструкция по определению икры и личинок рыб морей Северной Атлантики. Мурманск. Изд-во Пинро, 1973. 116 с.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И.* О некоторых новых подходах к изучению воспроизводства рыб. Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2010. С. 241–261.
- CORE.* Mechanisms influencing long term trends in reproductive success and recruitment of Baltic cod: implication for fisheries management (AIR2-CT94-1226). Baltic Cod Recruitment Project. 1998. Final Report. Part 1. 504 p.
- Karasiova E.M., Voss R.* Long-term variability of cod and sprat eggs abundance in ichthyoplankton of the Baltic Sea // ICES CM 2004/L:07. 28p.
- Karasiova E.M., Voss R., Eero M.* Long-term dynamics in eastern Baltic cod spawning time: from small scale reversible changes to a recent drastic shift // ICES CM 2008/J:03. 20 p.
- Koester F.W., Hinrichsen H.-H., St. John M.A. et al.* 2001. Developing Baltic cod recruitment models. II. Incorporation of environmental variability and species interaction // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. P. 1534–1556.
- Kraus G., Tomkiewicz J., Koester F.W.* Egg production of Baltic cod (*Gadus morhua*) in relation to variable sex ratio, maturity, and fecundity // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. V. 59. P. 1908–1920.
- Kraus G., Koester F.W.* Estimating Baltic sprat (*Sprattus sprattus balticus* S.) population sizes from egg production // Fisheries Research. 2004. № 69. P. 313–32.
- Kraus G.J., Tomkiewicz R., Dickmann R. et al.* Seasonal prevalence and intensity follicular atresia in Baltic cod *Gadus morhua callarias* L. // J. Fish Biol. 2008. V. 72. P. 831–847.
- MacKenzie B.R., Hinrichsen H.-H., Plikshs M., et al.* Quantifying environmental heterogeneity: habitat size necessary for successful development of cod *Gadus morhua* eggs in the Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser., 2000. V. 193. P. 143–156.
- Mankowski W.* Plosciowe wystepowanie i rozmieszczenie ikry i larw ryb przemyslowych w planktonie poludniowego i srodkowego Bałtyku w latach 1965–1971 / Ecosystemy morskie. V. II. Zakl. Oceanogr. Gdynia. 1972. P. 273–332.
- Nissling A., Kryvi H., Vallin L.* Variation in egg buoyancy of Baltic cod *Gadus morhua* and its implication for egg survival in prevailing conditions in the Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1994. V. 110. P. 67–74.
- Makarchouk A.* Ichthyoplankton of the eastern Baltic in 1991–1995: abundance, distribution and composition // ICES C.M. 1996/J:25. 10 p.
- Parker K.* A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass // Fish. Bull. 1980. V. 78. № 2. P. 541–544.
- Plikshs M., Kalejs M., Grauman G.* The influence of environmental conditions and spawning stock size on the year-class-strength of the eastern Baltic cod // ICES CM 1993/J:22. 13 p.
- Seki H.* Organic materials in aquatic ecosystems. 1982. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida. 200 p.
- Sette O.E., Ahlstrom E.H.* Estimation of abundance of the eggs of the Pacific pilchard (*Sardinops caerulea*) off southern California during 1940 and 1941 // J. Mar. Res. 1948. Vol. 7. № 3. P. 511–542.
- Saville A.* Estimation of the abundance of a fish stock from egg and larvae surveys // Rapp. proc.-verb. Reun. Cons. perm. Intern. Explor. Mer. 1964. Vol. 155. P. 164–170.
- Thompson B.M., Riley J.D.* Egg and larval development studies in the North Sea cod (*Gadus morhua* L.) // Rapp. proc.-verb. Reun. Cons. Intern. Explor. Mer. 1981. V. 178. P. 553–559.
- Westin L., Nissling A.* Effects of salinity on spermatozoa motility, percentage of fertilized eggs and egg development of Baltic cod *Gadus morhua*, and implications for cod stock fluctuations in the Baltic // Marine Biology. 1991. V. 108. P. 5–9.
- Wieland K., Jarre-Teichmann A., Horbowa K.* Changes in the timing of spawning of Baltic cod: possible causes and implications for recruitment // ICES. J. Mar. Sci. 2000. V. 57. № 2. P. 452–464.

Assessment of Production of Eggs of Eastern Baltic Cod (*Gadus morhua callarias* L.) on the Basis of Long-Term Ichthyoplankton Data

E. M. Karaseva

Atlantic Research Institute of Fisheries and Oceanography, Dm. Donskogo 5, Kaliningrad, 236022 Russia

e-mail: karasiova@rambler.ru

Abstract—Proceeding from long-term data on the numbers of eggs of cod in ichthyoplankton, the total annual production of cod eggs at four main spawning grounds of the Baltic Sea was calculated. It was shown that the long-term fluctuations of cod egg production were positively related to the dynamics of the volume of waters coming to the Baltic Sea in years of the North Sea advections. It is suggested that this dependence was determined by a set of adaptations providing the extension of cod reproduction upon the improvement of the environment.

Keywords: ichthyoplankton, Baltic cod, egg production, environmental conditions

УДК 597.591.185.3:591.3

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ХЕМОСЕНСОРНЫХ СИСТЕМ В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ

© 2011 г. А. О. Касумян

Биологический факультет Московского государственного университета

119991 Москва, Ленинские горы

E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 02.08.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

Рассматриваются закономерности функционального развития в онтогенезе рыб хемосенсорных систем – обонятельной, вкусовой и общего химического чувства. Обонятельная система начинает функционировать и обеспечивать реакцию молоди на химические сигналы раньше, чем вкусовая. Неспециализированные двигательные ответы на обонятельные стимулы способны проявлять уже эмбрионы, вышедшие из оболочки, но еще не питающиеся. Сразу после перехода к экзогенному питанию начинает формироваться обонятельная чувствительность к сигналам, вызывающим защитные и пищевые поведенческие ответы, и развиваться способность дифференцировать близкие запахи. Рецепция ограниченного числа вкусовых стимулов возникает у личинок при переходе на экзогенное питание. С возрастом происходит расширение спектра эффективных вкусовых веществ и сокращение времени, затрачиваемого на определение молодью вкусовых качеств пищи. Функциональное развитие отдельных компонентов вкусовой системы происходит гетерохронно – раньше и быстрее у наружной (экстраоральной) и медленнее у внутриротовой (интраоральной) форм вкусовой рецепции. Сведения о функциональном развитии в онтогенезе рыб общего химического чувства отсутствуют. Предполагается, что функция этой хемосенсорной системы возникает у рыб в раннем личиночном возрасте.

Ключевые слова: хеморецепция, обоняние, вкус, общее химическое чувство, химические сигналы, хемокоммуникация, рыбы.

Экстерохеморецепция, т.е. способность воспринимать внешние химические сигналы, обеспечивается у рыб обонятельной и вкусовой системами и общим химическим чувством. Хемосенсорные системы играют в жизни рыб большую роль, поскольку водная среда, по сравнению с воздушной, создает особые условия для хемокоммуникации – отсутствие ограничений по молекулярной массе для сигнальных молекул, длительное сохранение пахучего следа, представляющего в воде своеобразный запаховый коридор, и некоторые другие. Именно особенности водного образа жизни привели к развитию у рыб не только ротовой (интраоральной), но и наружной (экстраоральной) вкусовой рецепции, которые, по мнению многих исследователей, следует считать самостоятельными хемосенсорными системами (Finger, Morita, 1985; Kanwal, Finger, 1992). Значительно шире у рыб спектр функций, осуществляемых общим химическим чувством, которое у других позвоночных обеспечивает, в основном, лишь защитные реакции на высокие (повреждающие) концентрации веществ или на соединения, оказывающие раздражающее действие на слизистые оболочки (Whitear, 1992).

Структура обонятельных и вкусовых органов и их рецепторных образований исследованы у рыб достаточно детально (Døving, Kasumyan, 2008). Определены основные функциональные характеристики этих систем – широта и состав обонятельных и вкусовых спектров, уровень чувствительности к большому числу эффективных стимулов, скорость адаптации рецепторов, связь функциональных параметров обоняния и вкуса с образом жизни и мотивационным состоянием рыб, с действием разнообразных внешних факторов (Sorensen, Caprio, 1998). Значительно слабее изучено общее химическое чувство рыб (Whitear, 1992). Основной массив имеющихся в литературе сведений обо всех 3-х хемосенсорных системах рыб касается сформировавшихся или взрослых организмов (Døving, Kasumyan, 2008). Поскольку применение электрофизиологических методов ограничено из-за небольших размеров и уязвимости эмбрионов и ранней молоди большинства рыб, в изучении развития функции хемосенсорных систем основными являются разнообразные поведенческие подходы. Косвенно судить об этих процессах возможно по данным морфологических исследований сроков появления и длитель-

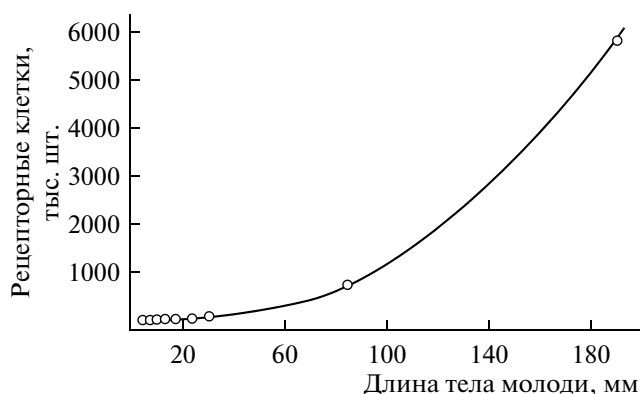


Рис. 1. Рост числа рецепторных клеток в органе обоняния в онтогенезе белого амура *Stenopharyngodon idella* (по данным Пашенко, 1986).

ности формирования сенсорных органов, рецепторных клеток и других структур. В настоящей статье на основании результатов освещаются основные закономерности и особенности функционального развития в онтогенезе рыб обонятельной и вкусовой систем и общего химического чувства.

Обонятельная система

Орган обоняния — периферический отдел обонятельной системы начинает формироваться у рыб на ранних эмбриональных этапах развития. Обонятельные рецепторные клетки (сенсорные нейроны) обнаруживают уже у эмбрионов, еще находящихся под оболочкой. У стерляди *Acipenser ruthenus* и сибирского осетра *A. baerii*, например, их находят на дне обонятельной ямки, образующейся из эктодермальной обонятельной плакodes — зачатка органа обоняния, за двое суток до вылупления, а к моменту выхода из оболочки (36 стадия, по Детлаф и др., 1981) количество этих клеток резко возрастает (Zeiske et al., 2003). Почти одновременно устанавливаются связи с первичными и вторичными обонятельными центрами в мозге (Wilson et al., 1990; Whitlock, Westerfield, 1998). Присутствие в обонятельном эпителии у эмбрионов к моменту вылупления всех типов клеток характерно для рыб различных систематических групп (Пашенко, Касумян, 1986; Девицина, Кажлаев, 1992; Hansen, Zeiske, 1993). В дальнейшем происходит увеличение размеров органа, появляются первые обонятельные складки, возрастает их число и площадь, формируется обонятельная розетка, что многократно, на порядки, увеличивает число обонятельных рецепторных клеток (рис. 1) (Evans et al., 1982; Пашенко, Касумян, 1986; Zielinski, Hara, 1988; Hansen, Zeiske, 1993; Werner, Lannoo, 1994).

Способность рыб реагировать на запаховые стимулы возникает в онтогенезе существенно позже появления в органе обоняния первых ре-

цепторных клеток, но раньше возникновения других форм хемочувствительности. Как выяснено относительно недавно, молодь рыб в этом раннем возрасте уже способна реагировать на некоторые типично запаховые стимулы — растворы свободных аминокислот и пищевые экстракты. Ответы молоди этого возраста представляют собой неспециализированные поведенческие реакции, заключающиеся в снижении не векторизированной двигательной активности, в сокращении протяженности и частоты дискретных двигательных актов и скорости плавания (тюрбо *Scophthalmus maximus*, атлантическая треска *Gadus morhua*, данио рерио *Danio rerio*). Пороговые концентрации растворов аминокислот, вызывающих изменения двигательной активности, находятся на уровне 10^{-4} – 10^{-5} М (Døving et al., 1994; Kasumyan et al., 1998; Lindsay, Vogt, 2004). Считается, что подобное поведение приводит к задержке молоди, которая вскоре должна перейти на внешнее питание, в зоне запаха, создаваемого потенциальными пищевыми объектами. Адаптивный смысл подобного поведения заключается в повышении вероятности обнаружения добычи молодь в период перехода на экзогенное питание, являющимся критическим для многих морских рыб и от успешного прохождения которого в значительной мере зависит численность поколения (Døving et al., 1994; Kasumyan et al., 1998).

Специализированные реакции на обонятельные стимулы появляются в поведенческом арсенале только у ранних личинок рыб, т.е. вскоре после начала внешнего питания. Сроки возникновения и темпы развития обонятельной чувствительности к разным типам запахов, вызывающих специализированные реакции, различаются и находятся в тесном соответствии с образом жизни ранней молоди и уровнем развития других сенсорных систем. Так, молодь многих видов карповых рыб, находящаяся в самом начале личиночного периода, еще на этапе смешанного питания, реагирует на естественные химические сигналы опасности — феромон и кайромон тревоги (рис. 2). Примерно в таком же возрасте чувствительность к химическим сигналам опасности проявляют ранние личинки арктического гольца *Salvelinus fontinalis*: запах подкамышника *Cottus cognatus*, истребляющего икру и молодь этих лососевых рыб, стимулирует выход ранних личинок из нерестового грунта (так называемых нерестовых бугров), где среди гальки и мелких камней проходит эмбриональное развитие икры и где вылупившаяся молодь проводит первое время (Mirza et al., 2001). Чувствительность к этим сигналам развивается медленно и достигает предельного уровня только у сформировавшихся мальков (сеголетки) или еще позже — у годовиков. Собственно защитная поведенческая реакция на естественные химические сигналы опасности формируется мед-

леннее, чем способность улавливать пороговые концентрации этих запахов (Пашенко, Касумян, 1983, 1986).

Специализированные реакции на другой тип запахов — пищевые химические сигналы, многие рыбы проявляют еще находясь в раннем личиночном возрасте (этапы смешанного и начала полного экзогенного питания). Поведенческие ответы ранних личинок на запах пищи или растворы аминокислот обычно слабо выражены и лишь некоторыми своими элементами напоминают реакции взрослых рыб. Такие ответы зарегистрированы у начинающих питаться личинок тюрбо, солей *Solea solea*, кумжи *Salmo trutta* (Mearns, 1986; Knutsen, 1992), у более старших по возрасту личинок мозамбикской тилапии *Oreochromis mossambicus* (Iwai, 1980) и атлантического лосося (Mearns, 1986). Выполненные сравнения показывают, что в онтогенезе многих рыб чувствительность к пищевым химическим сигналам возникает и созревает позже, чем к запахам, вызывающим оборонительные реакции. Так, ответы на пищевые обонятельные стимулы у карповых рыб-бентофагов (каrp *Cyprinus carpio*) обнаруживаются в середине личиночного периода, а у пелагических планктонофагов (данио рерио *Danio rerio*), для которых в этом возрасте ведущим каналом получения информации является зрение, — в конце личиночного периода (Касумян, Пономарев, 1990). Но осетровые рыбы, в пищевом поиске которых обонятельная рецепция играет исключительно важную роль (Павлов и др., 1970; Касумян, 1999), хорошо выраженную реакцию на пищевые запахи демонстрируют уже в самом начале личиночного периода, сразу же после перехода молоди на внешнее питание (сибирский осетр, русский осетр *Acipenser gueldenstaedtii*) (Касумян, Кажлаев 1993а; Касумян, Тауфик, 1993). Сравнимые группы рыб, карповые и осетровые, значительно отличаются по используемой стратегии пищевого поиска и имеют разное сенсорное оснащение, что отражается и на возрасте достижения дефинитивного уровня чувствительности к пищевым запахам. У осетровых это происходит уже к середине второго месяца жизни молоди, т.е. спустя 4–5 недель после вылупления. Менее стремительно чувствительность к пищевым запахам развивается у карповых рыб-бентофагов и еще медленнее у пелагических планктонофагов (рис. 3) (Касумян, Кажлаев 1993а; Касумян, Пономарев, 1990).

Наиболее длительное время требуется, по-видимому, для того, чтобы рыбы приобрели способность различать близкие сигналы. Как было установлено на примере горчака *Rhodeus sericeus amarus*, личинки рыб одинаково восприимчивы к феромонам тревоги разных видов и только в возрасте года видовой феромон для них становится более эффективным, а чувствительность к нему

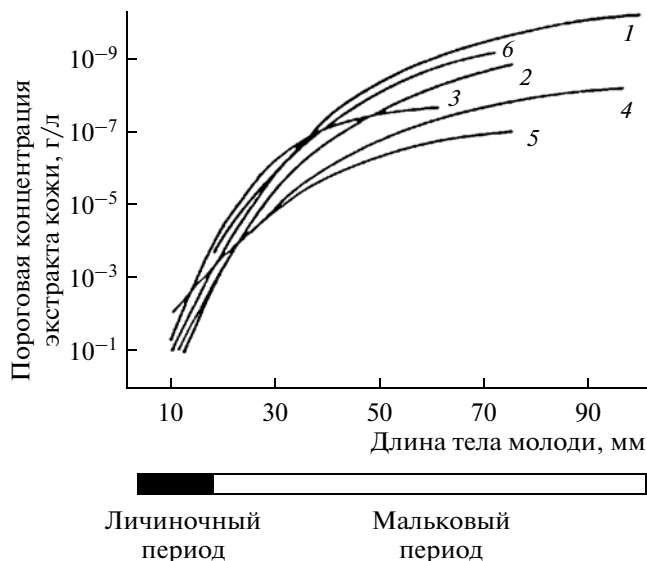


Рис. 2. Увеличение обонятельной чувствительности к феромону тревоги (водный экстракт кожи половозрелых конспецифичных особей) в онтогенезе карповых рыб: белого амура *Ctenopharyngodon idella* (1), горчака *Rhodeus sericeus amarus* (2), кутума *Rutilus frisii kutum* (3), жереха *Aspius aspius* (4), шемаи *Chalcalburnus chalcooides* (5) и толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (6).

заметно выше (рис. 4) (Касумян, Пономарев, 1986; Døving et al., 2005; Døving, Kasumyan, 2008).

Несмотря на то, что у личинок и мальков обонятельный рецепторный аппарат развит слабее, чем у взрослых особей, молодь некоторых рыб проявляет поразительно высокую чувствительность к некоторым запахам. Так, заходящие в реки во время катадромной миграции личинки европейского угря *Anguilla anguilla* в лабиринте с бинарным выбором проявляют достоверное предпочтение отсека, в который поступает раствор таурина 10^{-12} М, солей желчных кислот (деоксихолат, таурохенодеоксихолат) 10^{-14} М, ли-

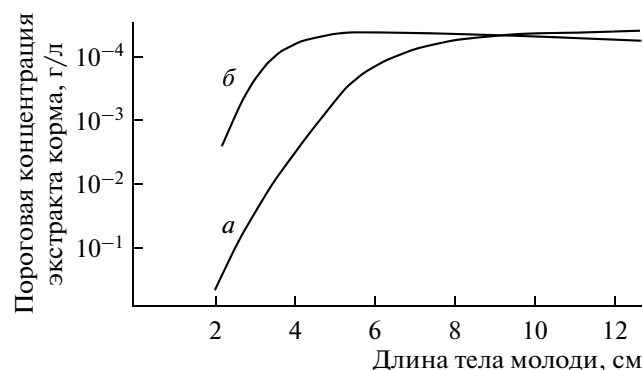


Рис. 3. Увеличение обонятельной чувствительности к пищевым химическим сигналам (водный экстракт личинок комаров Chironomidae) в онтогенезе карпа *Cyprinus carpio* (а) и сибирского осетра *Acipenser baerii* (б).

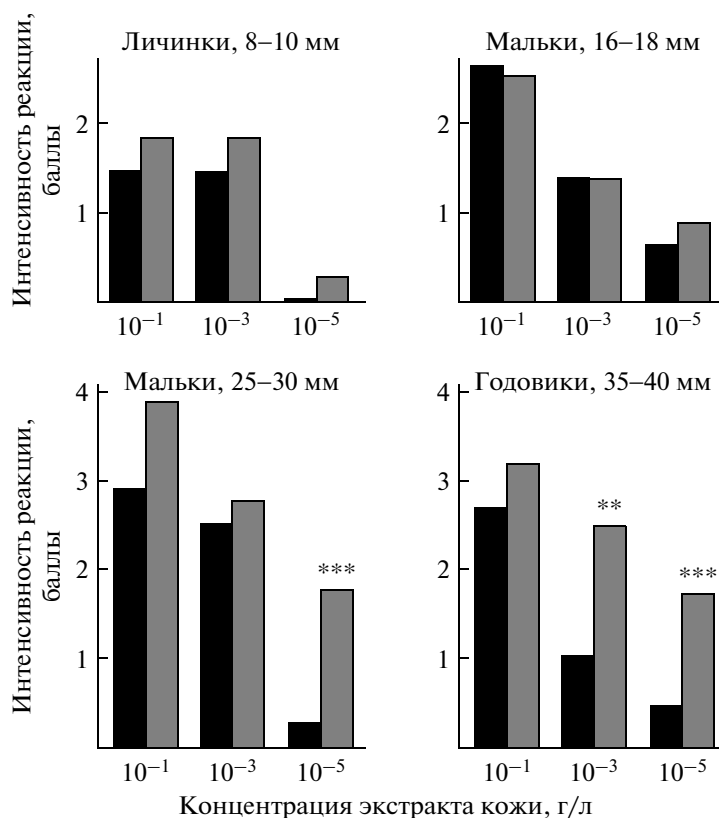


Рис. 4. Интенсивность оборонительной реакции горчака *Rhodeus sericeus amarus* разных возрастных групп на экстракт кожи конспецификов и шиповки *Cobitis sp.* *, **, *** – достоверность отличия от контроля соответственно $p < 0.05$, 0.01, 0.001.

бо таких веществ как геосмин, пиазины или тиазолы в концентрации 10^{-9} – 10^{-13} мг/л (Sola et al., 1993; Sola, Tosi, 1993; Sola, 1995).

В одной из немногих работ, выполненных с применением электрофизиологической методики, у эмбрионов радужной форели обнаружены ответы (электроольфактограмма) на растворы некоторых аминокислот, причем пороговые концентрации последовательно снижаются с 10^{-5} до 10^{-9} М в возрастном диапазоне от 18 до 29 суток после начала развития (температура инкубации 11°C). Повышение чувствительности происходит одновременно с увеличением плотности жгутиковых рецепторных клеток в обонятельном эпителии, длины жгутиков этих клеток и появлением рецепторных клеток микровиллярного типа (Zielinski, Nara, 1988).

Вкусовая система

У большинства рыб морфологически зрелые вкусовые почки появляются незадолго до перехода молоди к экзогенному типу питания, обычно через несколько суток после вылупления. Исключение составляют такие рыбы как неритические полурылы *Hemirhamphus sajori*, у которых вкусовые почки имеются уже у эмбрионов перед их выходом из-под оболочки, что связывают со способ-

ностью только что вылупившейся молоди полурылов активно питаться и необходимостью сенсорной оценки пищевых объектов (Kawamuga et al., 1990). У осетровых рыб первыми появляются наружные вкусовые почки на поверхности усов и губ, и лишь затем, с некоторым запаздыванием, вкусовые почки обнаруживают в ротовой полости (Девидина, Кажлаев, 1992; Bognione et al., 1999). У других рыб такая гетерохрония может не наблюдаться или иметь противоположную направленность (Døving, Kasumyan, 2008).

Практически все сведения, касающиеся функционального развития вкусовой системы у рыб, получены с помощью методов поведенческого тестирования. Эти методы позволяют установить не только способность молоди ощущать присутствие в пищевых объектах (искусственные кормовые гранулы с контролируемым химическим составом) тех или иных веществ, но и определить отношение молоди к вкусу этих веществ. Установлено, что в самом начале экзогенного питания (этап смешанного питания) молодь рыб способна реагировать лишь на ограниченное число вкусовых веществ из числа тех, которые являются эффективными для рыб старших возрастных групп. Функциональное развитие разных компонентов вкусовой системы происходит гетерохронно: на-

ружная вкусовая рецепция по сравнению с внутриротовой возникает раньше и формируется более быстрыми темпами, имеет более высокую чувствительность и обеспечивает восприятие более широкого круга стимулов. Эти выводы получены в результате работ, выполненных на осетровых рыбах, молодь которых является удобным модельным объектом для таких исследований. Так, у личинок и мальков русского осетра возрастом 12–15 и 30–35 дней после вылупления (длина 21–25 и 60–70 мм) эффективными для наружных вкусовых рецепторов являются 11 и 16 аминокислот, а для внутриротовых рецепторов – 1 и 6 аминокислот. При этом между вкусовыми аминокислотными спектрами наружной и внутриротовой рецепции у мальков наблюдается высоко достоверная связь, характерная и для взрослых особей, тогда как у личинок такая связь не проявляется (рис. 5) (Касумян и др., 1992). Для ранних личинок сибирского осетра лимонная кислота является индифферентным вкусовым стимулом, тогда как для мальков обладает сильным детеррентным (отталкивающим) вкусом (Касумян, Кажлаев, 1993б).

Расширение вкусовых спектров с возрастом характерно и для других рыб. Например, североамериканский озерный голец *Salvelinus namaycush*, обладающий, как и остальные лососевые рыбы, только внутриротовыми вкусовыми почками, в возрасте 4 месяца (длина около 3 см) проявляет вкусовое предпочтение только к одной аминокислоте из 21 (L-цистеин), тогда как для годовиков (длина 7–8 см) вкусовой привлекательностью кроме L-цистеина обладают L-глутаминовая и L-аспарагиновые кислоты и L-фенилаланин, а еще 3 аминокислоты (L-аргинин, L-лизин и глицин) вызывают детеррентные ответы (Касумян, Сидоров, 2001).

По мере роста и развития рыб происходит не только расширение вкусовых спектров, но и усиление вкусовой эффективности веществ (Hughes, 1991, 1993; Касумян, Сидоров, 2005), а также сокращение времени, затрачиваемого молодью на распознавание вкусовых свойств пищевых объектов и на проявление адекватного вкусового поведенческого ответа. Это выражается в снижении числа повторных схватываний пищевых объектов в ходе их вкусового тестирования и в уменьшении длительности удержания объектов до заглатывания или окончательного отказа от потребления. Так, схваченные агар-агаровые гранулы, содержащие L-цистеин, потребляются личинками (возраст 4 мес, длина около 3 см) и мальками (возраст 11–12 мес, длина 7–9 см) озерного гольца в 100% случаев, но мальки затрачивают на это времени в 4 раза меньше, чем личинки. Значительное сокращение времени, требуемого для определения вкусовых свойств гранул и реализации принятого решения происходит в онтогенезе и у

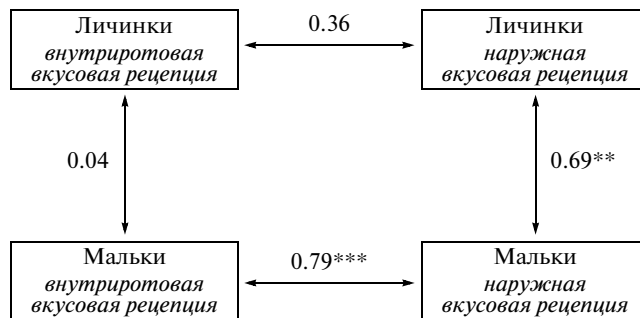


Рис. 5. Коэффициент корреляции Спирмена между вкусовыми аминокислотными спектрами, опосредуемыми внутриротовой и наружной вкусовой рецепцией у личинок (длина тела 21–25 мм) и мальков (длина тела 60–70 мм) русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*. **, *** – уровень значимости соответственно <0.01 и <0.001.

других рыб (рис. 6) (Касумян, Сидоров, 2001, 2005).

Общее химическое чувство

Общее химическое чувство остается крайне слабо изученным у рыб несмотря на почти 100 лет, прошедших с того времени, когда было предложено считать эту форму химической чувствительности самостоятельной сенсорной системой (Parker, 1912). Рецепторными образованиями общего химического чувства являются многочисленные свободные нервные окончания тройничного (V), лицевого (VII) и спинальных нервов, которые вплотную подходят к внешней поверхности тела рыб, но не выходят на его поверхность. К этой системе относят также вторичночувствующие одиночные хемосенсорные клетки, эктодермальные по своему происхождению. В отличие от других позвоночных, общее химическое чувство у рыб может обеспечивать восприятие более широкого круга химических сигналов. Установлено, в частности, что благодаря этому чувству рыбы могут реагировать на пищевые запахи (экстракты кормовых организмов, свободные аминокислоты) и проявлять к ним высокую чувствительность (Silver, Finger, 1984). Обнаружена также способность рыб с помощью специализированной системы одиночных хемосенсорных клеток улавливать химические сигналы, регулирующие внутри- и межвидовые отношения (Kotrschal, 1995; Kotrschal et al., 1996).

Относительно формирования общего химического чувства в онтогенезе рыб известно лишь то, что первые одиночные хемосенсорные клетки появляются у эмбрионов непосредственно перед вылуплением, примерно в то же время, когда возникают первые вкусовые почки. У данио рерио средняя плотность клеток в первые дни после вылупления составляет несколько сотен на 1 мм², но

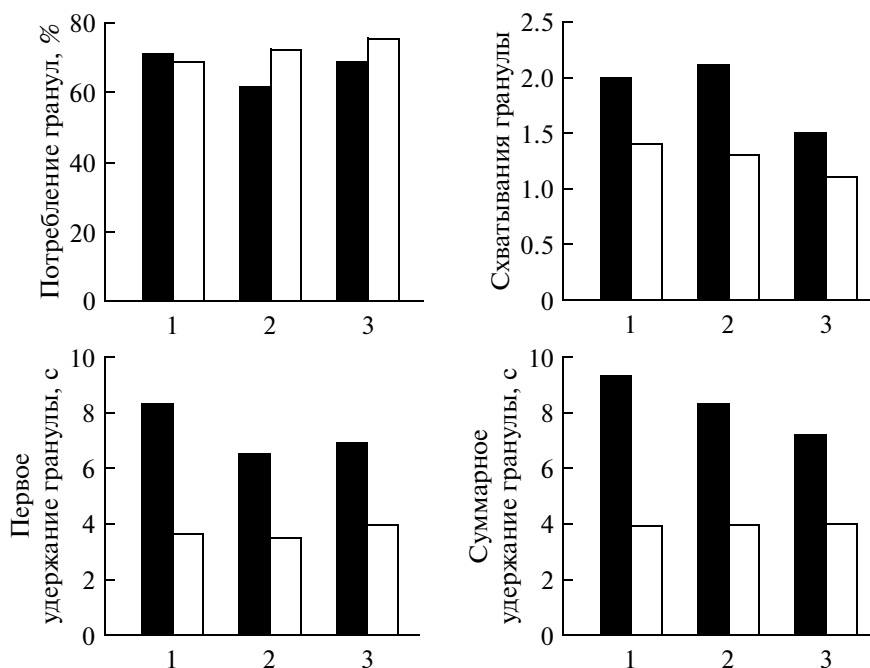


Рис. 6. Вкусовая привлекательность и особенности поведения тестирования молодью хариуса *Thymallus thymallus* возрастом 2–3 месяца (длина тела 5–6 см) (темные столбики) и возрастом 5–6 месяцев (длина тела 8–10 см) (светлые столбики) агар-агаровых гранул с глутаровой кислотой 0.1 М (1), α -кето-глутаровой кислотой 0.1 М (2) и лимонной кислотой 0.1 М (3).

через 25 дней возрастает до 4000 на 1 мм². Плотность клеток на голове молоди растет быстрее, чем на туловище. К половозрелому состоянию, наступающему у данио рерио в возрасте около 6 месяцев, общее число одиночных хемосенсорных клеток на теле данио рерио превышает 1 300 000 штук. Клетки равномерно распределены по всей поверхности тела и образуют так называемую генерализованную систему одиночных хемосенсорных клеток (Kotrschal et al., 1997). Предназначение и функциональные характеристики этой системы неизвестны. Предполагается, что она может нести функциональную нагрузку, начиная с раннего личиночного возраста рыб, когда на голове и туловище молоди появляется большое число сформированных одиночных хемосенсорных клеток, несущих на своей внешней поверхности один или несколько сенсорных микровиллярных отростков (Kotrschal et al., 1997).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящий обзор показывает, что благодаря исследованиям, проведенным в последние годы, знания о хемосенсорных возможностях ранней молоди рыб стали существенно глубже и полнее. Наибольший прогресс достигнут в отношении вкусовой системы, исследования которой в онтогенетическом аспекте, за исключением морфологических, ранее не проводились. На этом фоне выделяется общее химическое чувство, функцио-

нальные характеристики которого не изучены не только у молоди, но и у взрослых рыб. Сравнение хемосенсорных систем показывает очевидное опережение темпов развития обонятельной системы, причем и функционального и структурного. Невьясненной остается функциональная нагрузка, которую могут нести в раннем возрасте, еще задолго до выхода эмбрионов из оболочки, обонятельные рецепторные клетки, первичночувствующие по своему происхождению. Рецепторные образования вкусовой системы и общего химического чувства, представляющие собой преобразованные неспециализированные эпидермальные клетки (клетки вкусовой почки и одиночные хемосенсорные клетки), возникают позже, также как и их функция.

Общим свойством для обоняния, вкуса, общего химического чувства и других сенсорных систем является постоянное увеличение числа рецепторных клеток, происходящее на фоне линейного роста рыб на протяжении практически всего онтогенеза. Функциональное развитие хемосенсорных систем, по крайней мере, усиление чувствительности — одной из их важнейших функциональных характеристик, судя по имеющимся данным, имеет иную динамику: быстро повышаясь в личиночном и раннем мальковом возрасте, рост чувствительности постепенно замедляется и затем полностью прекращается после достижения определенного уровня. Предполагается, что продолжающееся наращивание общего пула ре-

цепторных клеток после достижения хемосенсорными системами предельной чувствительности связано с поддержанием структурной избыточности, необходимой для обеспечения надежности функционирования систем – важного канала получения животными разносторонней информации о событиях и изменениях, происходящих в окружающей их среде (Пащенко, Касумян, 1984; Kasumyan, 2002).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 10-04-00349) и Программы “Ведущие научные школы” № НШ-3231.2010.4 и ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы” (Госконтракт № 02.740.11.0280).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Девущина Г.В., Кажлаев А.А. Развитие хемосенсорных органов у сибирского осетра *Acipenser baerii* и севрюги *A. stellatus* // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. № 5. С. 167–176.
- Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. Развитие осетровых рыб. М.: Наука, 1981. 224 с.
- Касумян А.О., Кажлаев А.А. Формирование поисковой поведенческой реакции и обонятельной чувствительности к пищевым химическим сигналам в онтогенезе осетровых рыб // Вопр. ихтиологии. 1993а. Т. 33. № 2. С. 310–320.
- Касумян А.О., Кажлаев А.А. Поведенческие ответы ранней молоди сибирского осетра *Acipenser baeri* и севрюги *A. stellatus* (Acipenseridae) на вещества, вызывающие основные типы вкусовых ощущений // Вопр. ихтиологии. 1993б. Т. 33. № 3. С. 427–436.
- Касумян А.О., Пономарев В.Ю. О специфичности феромона тревоги рыб отряда карпообразных // Химическая коммуникация животных. Теория и практика. М.: Наука, 1986. С. 202–207.
- Касумян А.О., Пономарев В.Ю. Формирование пищевой поисковой реакции на естественные химические сигналы в онтогенезе карповых рыб // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 3. С. 447–456.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. Вкусовая чувствительность молоди озера гольца *Salvelinus namaycush* (Salmonidae) // Вопр. рыболовства. 2001. Приложение 1. С. 121–125.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трех географически изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 1. С. 117–130.
- Касумян А.О., Сидоров С.С., Пащенко Н.И. и др. Экстраоральная и интраоральная вкусовая чувствительность молоди русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* к аминокислотам // ДАН СССР. 1992. Т. 322. № 1. С. 193–195.
- Касумян А.О., Тауфик Л.Р. Поведенческая реакция молоди осетровых рыб (Acipenseridae) на аминокислоты // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. Вып. 5. С. 691–700.
- Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н., Попова И.К. Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб // Зоол. журн. 1970. Т. 49. № 6. С. 872–880.
- Пащенко Н.И. Морфо-функциональные особенности развития органа обоняния карповых рыб. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский гос. ун-т, 1986. 25 с.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. Некоторые морфофункциональные особенности развития органа обоняния в онтогенезе гольца // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 3. С. 367–377.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. Дегенеративные и восстановительные процессы в обонятельной выстилке белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) (Cyprinidae) после действия на нее детергента тритон-Х-100 // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 1. С. 128–137.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. Морфо-функциональные особенности развития органа обоняния карповых рыб (Cypriniformes, Cyprinidae). I. Развитие морфологии и функции органа обоняния в онтогенезе белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 2. С. 303–317.
- Boglione C., Bronzi P., Cataldi E. et al. Aspects of early development in the Adriatic sturgeon *Acipenser naccarii* // J. Appl. Ichthyol. 1999. V. 15. P. 207–213.
- Døving K.B., Hamdani E.-H., Höglund E. et al. A review on the chemical and physiological basis of alarm reactions in cyprinids // Fish chemosenses. K. Reutter and B.G. Kapoor (eds.). Enfield: Science Publishers, Inc., 2005. P. 133–163.
- Døving K.B., Kasumyan A. Chemoreception // Fish Larval Physiology. R.N. Finn, B.G. Kapoor (eds.). Enfield: Science Publishers, 2008. P. 331–394.
- Døving K.B., Mørstøl M., Andersen J.R. et al. Experimental evidence of chemokinesis in newly hatched cod larvae (*Gadus morhua* L.) // Mar. Biol. 1994. V. 120. P. 351–358.
- Evans R.E., Zielinski B., Hara T.J. Development and regeneration of the olfactory organ in rainbow trout // Chemoreception in fishes. Hara T.J. (ed.). Amsterdam: Elsevier, 1982. P. 15–37.
- Finger T.E., Morita Y. Two gustatory systems: facial and vagal gustatory nuclei have different brainstem connections // Science. 1985. V. 227. P. 776–778.
- Hansen A., Zeiske E. Development of the olfactory organ in the zebrafish, *Brachydanio rerio* // J. Comp. Neurol. 1993. V. 333. P. 289–300.
- Hughes S.G. Response of first-feeding spring chinook salmon to four potential chemical modifiers of feed intake // Progressive Fish-Culturist. 1991. V. 53. P. 15–17.
- Hughes S.G. Single-feeding response of chinook salmon fry to potential feed intake modifiers // Progressive Fish-Culturist. 1993. V. 55. P. 40–42.
- Iwai T. Sensory anatomy and feeding of fish larvae // Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes. J.E. Bardach, J.J. Magnuson, R.C. May, J.M. Reinhart (eds.). Manila. 1980. P. 124–145.
- Kanwal J.S., Finger T.E. Central representation and projections of gustatory systems // Fish Chemoreception. T.J. Hara (ed.). London: Chapman and Hall, 1992. P. 79–102.
- Kasumyan A.O. Olfaction and taste senses in sturgeon behaviour // J. Appl. Ichthyol. 1999. V. 15. P. 228–232.

- Kasumyan A.O.* Sturgeon food searching behaviour evoked by chemical stimuli: a reliable sensory mechanism // *J. Appl. Ichthyol.* 2002. V. 18. P. 685–690.
- Kasumyan A.O., Ryg M., Døving K.B.* Effect of amino acids on the swimming activity of newly hatched turbot larvae (*Scophthalmus maximus*) // *Mar. Biol.* 1998. V. 131. P. 189–194.
- Kawamura G., Takimoto M., Sobajima N.* Larval growth and age- and size-related variation in development of sense organs in the halfbeak, *Hemiraphus sajori* // *Proceedings of Second Asian fisheries Forum.* R. Hirano, I. Hanyu (eds.). Manila: Asian Fisheries Society. 1990. P. 407–410.
- Knutsen J.A.* Feeding behaviour of North Sea turbot (*Scophthalmus maximus*) and dover sole (*Solea solea*) larvae elicited by chemical stimuli // *Mar. Biol.* 1992. V. 113. P. 543–548.
- Kotrschal K.* Ecomorphology of solitary chemosensory cell systems in fish: A review // *Environm. Biol. Fish.* 1995. V. 44. P. 143–155.
- Kotrschal K., Krautgartner W.D., Hansen A.* Ontogeny of the solitary chemosensory cells in the zebrafish, *Danio rerio* // *Chem. Senses.* 1997. V. 22. P. 111–118.
- Kotrschal K., Peters R.C., Døving K.B.* Chemosensory and tactile nerve responses from the anterior dorsal fin of a rockling, *Gaidropsarus vulgaris* (Gadidae, Teleostei) // *Prim. Sensory Neuron.* 1996. V. 1. № 4. P. 297–309.
- Lindsay S.M., Vogt R.G.* Behavioral responses of newly hatched zebrafish (*Danio rerio*) to amino acid chemo-stimulants // *Chem. Senses.* 2004. V. 29. P. 93–100.
- Mearns K.J.* Sensitivity of brown trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry to amino acids at the start of exogenous feeding // *Aquaculture.* 1986. V. 55. P. 191–200
- Mirza R.S., Chivers D.P., Godin J.-G.* Brook charr alevins alter timing of nest emergence in response to chemical cues from fish predators // *J. Chem. Ecol.* 2001. V. 27. № 9. P. 1775–1785.
- Parker G.H.* The relations of smell, taste, and the common chemical sense in vertebrates // *J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.* 1912. V. 18. P. 221–234.
- Sola C.* Chemoattraction of upstream migrating glass eels *Anguilla anguilla* to earthy and green odorants // *Environm. Biol. Fish.* 1995. V. 43. P. 179–185.
- Sola C., Spampinato A., Tosi L.* Behavioural responses of glass eels (*Anguilla anguilla*) towards amino acids // *J. Fish Biol.* 1993. V. 42. P. 683–691.
- Sola C., Tosi L.* Bile salts and taurine as chemical stimuli for glass eels *Anguilla anguilla*: a behavioural study // *Environm. Biol. Fish.* 1993. V. 37. P. 197–204.
- Sorensen P.W., Caprio J.* Chemoreception // *The physiology of fishes.* D.H. Evans (ed.). Boca Raton: CRC Press. 1998. P. 375–405.
- Werner R.G., Lannoo M.J.* Development of the olfactory system of the white sucker, *Catostomus commersoni*, in relation to imprinting and homing: a comparison to the salmonid model // *Environm. Biol. Fish.* 1994. V. 40. P. 125–140.
- Whitear M.* Solitary chemosensory cells // *Fish Chemoreception.* T.J. Hara (ed.). London: Chapman and Hall. 1992. P. 103–125.
- Whitlock K.E., Westerfield M.* A transient population of neurons pioneers the olfactory pathway in the zebrafish // *J. Neurosci.* 1998. V. 18. P. 8919–8927.
- Wilson S.W., Ross L.S., Parret T. et al.* The development of a simple scaffold of axons tracts in the brain of the embryonic zebrafish *Brachydanio rerio* // *Development.* 1990. V. 108. P. 121–145.
- Zeiske E., Kasumyan A., Bartsch P. et al.* Early development of the olfactory organ in sturgeons of the genus *Acipenser*, a comparative and electron microscopic study // *Morphol. Embryol.* 2003. V. 206. № 5. P. 357–372.
- Zielinski B., Hara T.J.* Morphological and physiological development of olfactory receptor cells in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) embryos // *J. Comp. Neurol.* 1988. V. 271. P. 300–311.

Functional Development of Chemosensory Systems in the Ontogeny of Fish

A. O. Kasumyan

Biological Faculty, Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

e-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Abstract—Regularities of the functional development of chemosensory systems in the ontogeny of fish has been studied, i.e., the olfactory system, the taste system, and the common chemical sense. The olfactory system begins to function and provides response of juveniles to chemical signals before the taste system. Embryos that have hatched from coating but that do not yet feed exhibit nonspecialized motor responses to olfactory stimuli already. Immediately after the transition to exogenous nutrition, olfactory sensitivity to signals which elicit defensive and feeding behavioral responses begins to form and the ability to differentiate between similar odors develops. The reception of a limited number of taste stimuli occurs in the larvae during the transition to exogenous nutrition. With age, the spectrum of effective taste substances expands and the time spent on the definition of palatability by juvenile fishes reduces. Functional development of individual components of the taste system arises heterochronously, i.e., the outer (extraoral) form of taste reception arises earlier and more rapidly, and the buccal (intraoral) form of taste reception arises slower. No information is available about the functional development of the common chemical sense in the ontogeny of fish. It is assumed that the function of the chemosensory system arises in fish in early larval instar.

Keywords: chemoreception, olfaction, taste, common chemical sense, chemical signals, chemocommunication, fish

УДК 591.392

ВЛИЯНИЕ ГОРМОНАЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НА ЭМБРИОГЕНЕЗ ПРУДОВИКА *Lymnaea stagnalis* (L., 1758)

© 2011 г. Н. П. Кудикина

Российский государственный университет им. И. Канта
326000 Калининград, ул. А. Невского, 4
E-mail: knatpost@mail.ru

Поступила в редакцию 08.09.10
Окончательный вариант получен 28.12.10

Описан характер влияния препаратов пептидной (питуитрин и окситоцин) и стероидной природы (прогестерон и гидрокортизон) на ход эмбрионального развития пресноводного брюхоногого моллюска *Lymnaea stagnalis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). Использованные гормональные препараты, различающиеся по своей химической природе и физиологической активности, способны разнонаправленно воздействовать на характер эмбриогенеза исследованного моллюска. Из нейрогормонов наиболее заметное и в основном стимулирующее действие оказал питуитрин. Окситоцин включался в регуляторные процессы гораздо позднее, и его влияние на скорость прохождения отдельных стадий в большей степени зависело от качества происходящих изменений. На завершающих этапах развития этот гормон главным образом ингибировал рост и развитие зародышей. Женский половой гормон прогестерон оказывал выраженное стимулирующее действие, особенно заметное на поздних стадиях развития эмбрионов. Гормон гидрокортизон стимулировал прохождение начальных стадий эмбриогенеза, а на завершающих этапах его влияние было практически не выражено. Обнаруженные различия, по-видимому, связаны как с функциональной специфичностью исследуемых соединений, так и с особенностями механизмов реализации их эффектов. Сформулирована гипотеза: у брюхоногих моллюсков, как и у позвоночных, гормоны играют роль системных эмбриональных и постнатальных индукторов дифференцировочных процессов.

Ключевые слова: эмбриогенез, нейрогормоны, стероидные гормоны, брюхоногие моллюски.

Гормонам принадлежит важнейшая роль регуляторов и интеграторов метаболизма и самых разных функций в организме — от молекулярного уровня до уровня сложных органических систем. Эндокринные железы и продуцируемые ими гормоны находятся в тесном взаимодействии с нервной системой, образуя общий интеграционный механизм регуляции (Баранов, 1979; Таппермен, Таппермен, 1989; Розен, 1994).

Явление нейросекреции описано у моллюсков достаточно подробно. Наиболее полно изучены на сегодняшний день морфология и функции нейросекреторных структур у брюхоногих моллюсков. Установлено, что гормоны, вырабатываемые нейросекреторными центрами, осуществляют широкое регулирующее действие, контролируя такие важные стороны онтогенеза как рост, созревание, половое размножение и обмен веществ (Joosse, 1976; Dogteron et al., 1985; Pokora, 1989; Khan, 1990; Muccai, 1991; Nagabhusanam, 1991; Voer et al., 1994).

Наряду с нейрогормонами, у моллюсков показано наличие целого комплекса гормональных соединений стероидной природы, включающего как

половые, так и гормоны группы глюкокортикоидов. Установлена идентичность их структуры гормонам позвоночных (Никитина и др., 1977; Никитина, 1982; Никитина, Кудикина, 1987; Кудикина, 1995, 2007). В различных органах и тканях выявлены отдельные системы синтеза и метаболизма стероидов, а также системы их ферментного обеспечения (Gottfried, Lusic, 1966; Gottfried et al., 1967; Gottfried, Dorfman, 1970; Carean, Drosdowsky, 1977). Анализ количественного распределения стероидных гормонов у представителей разных групп моллюсков, в том числе и брюхоногих, на разных стадиях жизненного цикла позволил установить ряд принципиально важных фактов, свидетельствующих о видовых, половых и возрастных особенностях в содержании гормонов у разных представителей типа моллюсков. Большой интерес представляют и данные об участии стероидов всех классов в активации процессов размножения моллюсков. Особенно важна роль стероидов на начальных этапах дифференцировки и созревания гонад (Никитина, 1982; Кудикина, 1995, 2007, 2009).

Все имеющиеся в настоящее время данные о функциональной активности гормонов разной

природы в организме моллюсков, представителей разных таксономических групп, получены при изучении постэмбриональных стадий развития.

Цель данной работы — изучение влияния комплекса экзогенных гормональных препаратов пептидной и стероидной природы на ход эмбриогенеза прудовика *L. stagnalis*, кладки которого служат стандартным тест-объектом для проведения такого рода исследований (Астауров, 1975).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили 380 особей брюхоногих моллюсков *L. stagnalis*, собранные в июне–июле 2005–2007 гг. в озерах г. Калининград. В этот период основная часть особей находится в женской фазе и активно формирует кладки (Астауров, 1975). Условия содержания животных соответствовали общепринятым (Астауров, 1975). В экспериментах участвовали одноразмерные особи (по 30 штук в контрольной и экспериментальных группах) с высотой раковины 35–40 мм.

В природе прудовики часто служат промежуточными хозяевами различных трематод. Для исключения возможности заражения экспериментальных моллюсков рассаживали поодиночке в стеклянные банки со 100–150 мл чистой воды. В случае заражения через 2–3 дня в воде появлялись церкарии паразитов в виде мелких, белых, подвижных точек. Таких моллюсков в экспериментах не использовали (Астауров, 1975).

Изучали действие четырех медицинских препаратов: двух пептидных (окситоцин и питуитрин) и двух стероидных гормонов (прогестерон и гидрокортизон). Препараты вводили в ткань ноги внутримышечно. Во избежание разрушения педального ганглия, инъекции осуществляли в переднюю треть подошвы, на глубину не более 0.3 мм. Доза вводимых препаратов и их концентрации определялись в ходе предварительных экспериментов. Моллюскам инъецировали по 0.2 мл стандартного раствора питуитрина, окситоцина и прогестерона. Кристаллический гидрокортизон предварительно доводили до концентрации 0.03 мкг/мл и вводили в мышцу ноги в том же количестве. В эксперименте были использованы стандартные медицинские препараты, структура и функции которых достаточно подробно описаны (Арнаутов, 1978).

Полученные кладки (синкапсулы) содержали в чашках Петри. В эксперименте использовали по 30 кладок от инъецированных и контрольных животных, которые получали “холостой” укол. Это было необходимо для нивелирования стрессового воздействия внедрения иглы в подошву моллюсков, как это происходит в случае введения им препарата. Эксперимент проводили в двух повторностях. Определение стадий (далее — ст.) развития

эмбрионов вели по таблице нормального развития Мещерякова (Астауров, 1975). Учитывали общее время эмбрионального развития и сроки прохождения отдельных стадий. Контроль за ходом эмбриогенеза осуществлялся при использовании микроскопа Micros ACHRO MC-20 при увеличении 7×10 на ранних стадиях дробления (1–3 стадии) каждые 15 минут, далее до стадии образования поздней бластулы (4–15 стадия) каждый час, а в период до формирования поздней трохофоры (16–21 стадии) — каждые 2 часа. На завершающем этапе развития зародыша вплоть до стадии вылупления (22–28 стадии) интервал между съемками составлял 6–12 часов.

Полученные результаты обрабатывались стандартными статистическими методами с использованием коэффициента Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нейрогипофизарные гормоны

Введение моллюскам питуитрина сказалось уже на самых ранних этапах эмбрионального развития. Начальные этапы дробления и, особенно, стадии, связанные с первичной дифференцировкой нервных элементов (обособление клеток креста и розетки, 2 ст.), протекали намного быстрее, чем в контрольной группе (контроль — 140.6 ± 3.2 мин, опыт — 114.6 ± 3.2 мин). Далее, до 13 стадии интенсивность стимулирующего воздействия препарата постепенно снижалась. Начиная со стадии средней бластулы (14 ст.), действие гормона приобретало противоположный характер: питуитрин заметно тормозил прохождение зародышем тех стадий, у которых закладка нервной системы особенно быстро активизируется (15–16 ст.): контроль — 1829.0 ± 10.2 мин, опыт — 1914.0 ± 7.2 мин). Ингибирующее действие гормона сохранялось в течение всего периода гастрюляции (рис. 1). Для удобства восприятия на рисунках показана степень отклонения показателей времени прохождения отдельных стадий эмбрионального развития от контроля, а в тексте приведены точные данные в минутах и часах.

Питуитрин оказывал только стимулирующее действие на ход эмбрионального развития, начиная с ранней трохофоры, и на протяжении всех последующих стадий. У зародышей заметно ускорялся органогенез пищеварительной и выделительной систем, характерный для ранней и средней трохофоры (19–20 ст.). Время прохождения этих стадий сократилось почти на 7 часов (контроль — 4135.6 ± 13.0 мин, опыт — 3727.6 ± 7.9 мин). Процесс закладки церебральных ганглиев и формирование глаз (поздняя трохофора — 21 стадия) протекал на 3 часа быстрее, чем в контроле (контроль — 4994.0 ± 11.8 мин, опыт — 4805 ± 2.9 мин).

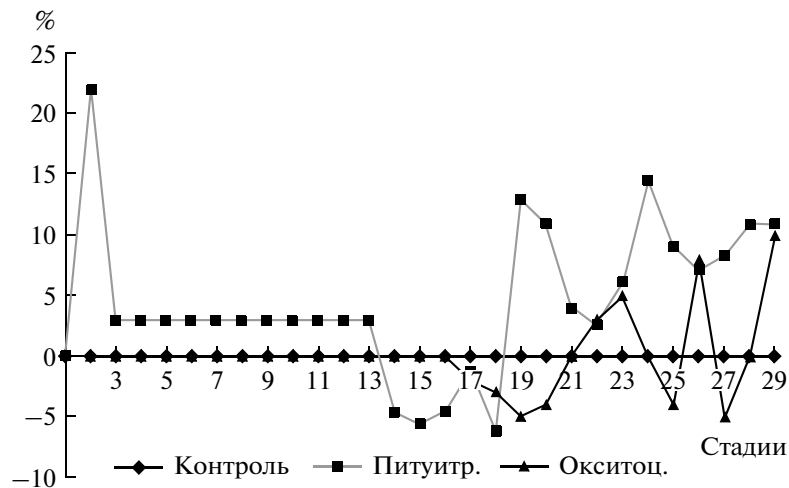


Рис. 1. Влияние окситоцина и питуитрина на ход эмбриогенеза прудовика.

Под стимулирующим влиянием питуитрина находились и все три стадии формирования велигера (22–24 ст.). Интенсивность воздействия препарата нарастала по мере образования свойственных ему элементов ЦНС — педальных, буккальных и осфримальных ганглиев (24 ст. — контроль — 8422.0 ± 5.8 мин, опыт — 7351.3 ± 7.4 мин). Достаточно активно проходило в экспериментальной группе развитие великонха и переход зародышей на ножное движение (26–27 ст.): 27 ст. — контроль — 1304.3 ± 4.7 мин, опыт — 12047 ± 8.1 мин). Быстрее, чем в контрольной группе, завершался и переход к стадии вылупления. Это позволяет говорить о выраженном стимулирующем эффекте препарата в отношении этапов органогенеза, связанных с формированием половой, пищеварительной и выделительной систем, а также органов чувств.

Средняя продолжительность эмбрионального развития в экспериментальных кладках сократилась по сравнению с контролем почти на 30 часов: контроль — 280.0 ± 22.8 ч, опыт — 252.4 ± 2.5 ч.

В кладках “окситоциновой группы” бластогенез и гастрюляция не зависели от введенного гормона. На начальных этапах формирования трохофоры (19 ст.) проявился ингибирующий эффект препарата.

Стимулирующее действие было обнаружено на стадии среднего велигера (23 ст.) — при образовании легочной полости, осфримальных ганглиев. На завершающем этапе этой стадии (поздний велигер, 24 ст.) действие гормона вновь заметно тормозило ход необходимых перестроек (появление коннективов и осфримального ганглия, а также возникновение зачатков дефинитивной печени).

Исследуемый препарат существенно менял динамику прохождения стадий, связанных с переходом зародышей на ножное движение (26–27 ст.).

Направленность в характере его воздействия зависела от качества происходящих в них изменений. В частности, окситоцин стимулировал начало развития гермафродитной железы (26 ст.) и угнетал конечный этап формирования этого органа (27 ст.).

Стимулирующий эффект окситоцина был вновь отмечен в момент формирования дистальных отделов репродуктивной и пищеварительной систем (28–29 ст.). Эмбрионы экспериментальной группы завершали все необходимые перестройки в течение суток, по сравнению с двумя в контроле. Средняя продолжительность эмбрионального развития составила: контроль — 336.0 ± 5.7 ч, опыт — 312 ± 8.9 ч (рис. 1).

Стероидные гормоны

Из двух стероидов наиболее активным индуктором начальных стадий бластогенеза был гидрокортизон (4 ст. — контроль — 284.0 ± 6.9 мин, опыт — 198.6 ± 4.5 мин). Положительное воздействие на активность дробления характерно и для прогестерона, однако степень влияния этого препарата, несмотря на более раннее включение в процессы регуляции, намного ниже. В момент исчезновения полости дробления (5–7 ст.) действие гормонов было противоположным — гидрокортизон заметно сокращал время прохождения этих стадий (контроль — 476.0 ± 9.8 мин, опыт — 504.0 ± 3.1 мин), а половой гормон ингибировал дробление blastomeres: контроль — 391.6 ± 0.1 мин, опыт — 371.6 ± 9.3 мин). Последние стадии формирования blastula (9–15 ст.) находились под выраженным стимулирующим действием гидрокортизона (контроль — 1625.3 ± 5.4 мин, опыт — 1462.3 ± 4.3 мин), в то время как прогестерон лишь слегка ускорял их (контроль — 1588.3 ± 10.1 мин, опыт — 1535.6 ± 6.4 мин).

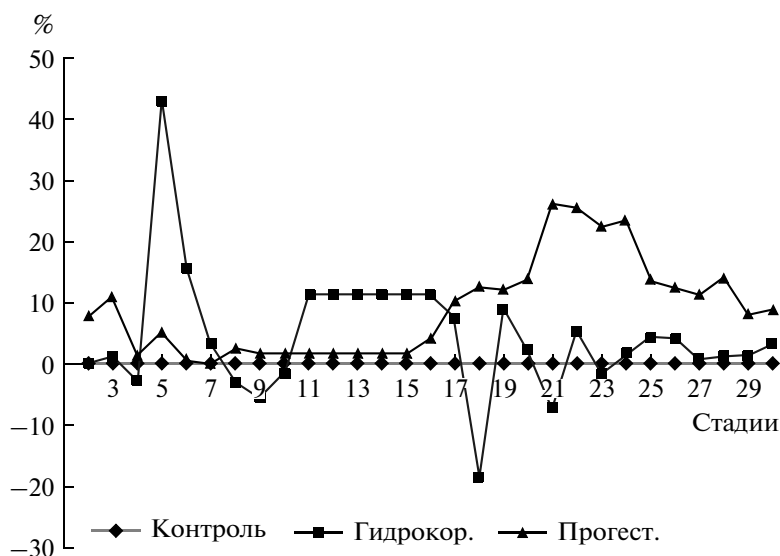


Рис. 2. Влияние гидрокортизона и прогестерона на ход эмбриогенеза прудовика.

Начиная с этапа гастрюляции (16–18 ст.), для прогестерона характерно нарастание стимулирующего эффекта (контроль – 2921.6 ± 10.1 мин, опыт – 2607.9 ± 7.9 мин). Особенно же сильно влияние препарата проявлялось при формировании трохофоры на 19–21 ст. (контроль – 5528.0 ± 11.7 мин, опыт – 4407.0 ± 7.6 мин) и велигера на 22–24 ст., когда идет образование основных центров ЦНС (церебральных, педальных и буккальных ганглиев) и органогенез различных отделов пищеварительного тракта (контроль – 6982.5 ± 13.4 мин, опыт – 5661.0 ± 12.6 мин). К концу развития зародыша (на стадиях 25–29) степень воздействия гормона несколько снижалась, хотя он по-прежнему ускорял развитие эмбрионов. В целом, общая продолжительность эмбриогенеза в экспериментальной группе уменьшилась по сравнению с контролем почти на сутки: контроль – 267.7 ± 2.7 ч, опыт – 246.2 ± 2.6 ч (рис. 2).

Характер воздействия гидрокортизона на ход развития эмбрионов был не столь однозначен, и в большей степени зависел от конкретной стадии. Так, стимулируя начало гастрюляции (16 ст.), связанное с выходом мезобластов внутрь бластоцеля (контроль – 2008.0 ± 4.4 мин, опыт – 1869.6 ± 5.5 мин), гормон резко тормозил дальнейшее развитие этого процесса на 17–18 ст. (контроль – 2133.6 ± 6.3 мин, опыт – 2620.3 ± 2.6 мин). Завершение формирования гастрюлы вновь протекало под стимулирующим воздействием препарата. В дальнейшем ингибирующий эффект гидрокортизона обнаруживался при формировании начальных отделов пищеварительной системы (19 ст.) в ходе образования трохофоры (контроль – 3319.3 ± 3.4 мин, опыт – 3250.6 ± 2.9 мин) и в момент закладки педальных ганглиев на 22 ст. (контроль –

5952.0 ± 6.3 мин, опыт – 5852.6 ± 7.1 мин). После этого действие гормона менялось на противоположное – он заметно ускорял формирование велигера и переход его к великонху на 24–25 ст. (контроль – 10933.6 ± 6.2 мин, опыт – 10515 ± 10.4 мин). На завершающих стадиях эмбриогенеза исследуемый препарат практически не влиял на развитие зародышей. Общее время, необходимое для развития готовых к выходу из капсул зародышей, сократилось на 9 часов: контроль – 277.0 ± 2.4 ч, опыт – 268.6 ± 2.4 ч (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные гормональные препараты, различающиеся по своей химической природе и физиологической активности, способны разнонаправленно воздействовать на ход эмбрионального развития исследуемого вида. Так, питуитрин, содержащий два основных действующих вещества – окситоцин и вазопрессин, – в основном стимулировал скорость развития зародышей. Наиболее выраженное действие он оказывал на ранние стадии дробления. Гормон заметно увеличивал скорость прохождения последовательных стадий развития, начиная с этапа развития трохофоры, и до момента вылупления моллюсков. Окситоцин гораздо позднее включался в регуляторные процессы. Характер его влияния на скорость прохождения отдельных стадий в большей степени зависел от качества происходящих там изменений. На завершающем этапе развития этот гормон главным образом ингибировал рост и развитие зародышей.

Обнаруженный нами стимулирующий эффект питуитрина по всей видимости определяется его вазопрессиновой составляющей. В литературе нет

данных, свидетельствующих о наличии эндогенных гормонов вазопрессин-окситоцинового ряда в эмбрионах моллюсков. Однако у взрослых особей *L. stagnalis* обнаружен предшественник вазопрессина про-лиз-конопрессин. Два типа рецепторов к этому гормону найдены в ЦНС и репродуктивной системе прудовиков (Kesteren et al., 1995, 1996). Избирательная чувствительность к гипофизарным гормонам подтверждается различиями в особенностях их воздействия на целый спектр репродуктивных характеристик этого вида. Общий характер этих процессов соответствует нашим данным: питуитрин стимулирует, а окситоцин – угнетает репродуктивную деятельность моллюсков (Кудикина, 2007).

В доступной нам научной литературе отсутствует информация о способности гормонов влиять на ход эмбрионального развития моллюсков. Интерпретировать полученные результаты сложно, так как физиологические механизмы такого воздействия тоже не изучены. Тем не менее, на основании полученных и литературных данных можно сформулировать следующую рабочую гипотезу.

Возможно, одной из причин активного влияния питуитрина на ход эмбрионального развития прудовика может быть стимуляция увеличения скорости пролиферации клеток, содержащимся там вазопрессином. В исследованиях, проведенных Шейманом (Шейман и др., 1989), было описано стимулирующее действие чистого вазопрессина на регенерационный процесс у планарии *Dugesia tigrina*. Совокупный препарат питуитрин тоже заметно ускорял скорость роста бласты у декаптитированных *Dugesia lugubris* (Кудикина, 2007). Для нашего случая эти данные важны, поскольку процессы регенерации и эмбриогенеза реализуются по сходному принципу (Лиознер, 1975).

Окситоцин-родственные белки у прудовика обнаружены не были, хотя авторы этих исследований признают возможность наличия их молекул у некоторых моллюсков и кольчатых червей (Kesteren et al., 1995, 1996). У легочного моллюска *Achatina fulica* были выявлены соединения окситоцинового ряда, а у *A. giant* доказана принципиальная возможность участия окситоцина в регуляторных процессах. У этого вида была показана активность этого гормона в отношении гигантских нейронов, расположенных в подпищевом ганглии, который, наряду с церебральным, осуществляет контроль полового развития. Наличие окситоцин-подобного вещества цефалотоцина было показано и у одного из видов головоногих моллюсков (Пономарева, 1999).

На завершающих этапах восстановительного процесса у планарий было обнаружено ингибирующее действие окситоцина на процесс восстановления нервной системы (Кудикина, 2007). Этим в какой-то степени можно объяснить выраженное

снижение им скорости протекания поздних стадий эмбрионального развития, связанных с формированием различных групп ганглиев.

Косвенным подтверждением выявленных особенностей воздействия исследованных препаратов на конкретные стадии эмбриогенеза могут служить различия, обнаруженные в расположении рецепторов конопрессина в мозгу и репродуктивной системе взрослых прудовиков (Kesteren et al., 1995, 1996). Известно, что для развития ответа клеток на гормоны необходимо их взаимодействие с рецепторами. Характер этих взаимодействий и механизмы реализации гормонального сигнала для пептидных гормонов осуществляются у моллюсков, так же, как и у позвоночных, через АЦ (аденилатциклазную) систему. Отдельные ее элементы формируются у них уже на ранних этапах эмбрионального развития (Перцева, 1989).

Из двух гормонов стероидной природы женский половой гормон прогестерон оказывал выраженное стимулирующее действие, особенно заметное на поздних стадиях развития эмбрионов. Ранние стадии бластогенеза находились под менее выраженным действием препарата. Основная часть бластогенеза и начало гастрюляции не зависели от введенного препарата. Далее и до конца эмбриогенеза прогестерон увеличивал скорость прохождения последовательных стадий. Наличие эндогенного прогестерона и общее стимулирующее действие этого гормона на репродуктивную активность подтверждается данными, полученными на других брюхоногих моллюсках (Никитина, 1982; Parivar, 1987).

Важными эмбриональными индукторами у позвоночных служат гормоны двух других групп половых стероидов – андрогены и эстрогены. Их синтез и секреция начинаются на ранних этапах органогенеза. У прудовика тоже обнаружено выраженное влияние этих гормонов на характер прохождения разных эмбриональных стадий. Полученные нами данные позволяют предположить, что его влияние связано с усилением и торможением синтеза специфических белков, как это выявлено для стероидных гормонов – регуляторов процессов полового развития у позвоночных (Розен, 1994).

Глюкокортикоиды у позвоночных животных принимают активное участие в процессах координации общего развития организма, его дифференцировки с локальным разнонаправленным эффектом на формирование целого ряда тканей (Розен, 1994). Обнаруженная в данном исследовании специфическая активность этого гормона на этапе эмбрионального развития *L. stagnalis* вполне соответствуют имеющимся этим данным о роли глюкокортикоидов в развитии позвоночных (Розен, 1994), а также наличию у прудовиков эндогенного гидрокортизона, способного регулировать их по-

ловую активность и обмен веществ (Kulkarni, 1981; Никитина, 1982). В отличие от прогестерона особенно резко гидрокортизон увеличивал скорость дробления blastomeres и соответствующую этому этапу дифференцировку клеток на ранних этапах развития. На поздних этапах морфогенеза действие гормона нивелировалось естественными индукторами дифференцировки клеток.

Следовательно, выявлены существенные различия в характере воздействия на ход отдельных стадий эмбриогенеза прудовика каждого из использованных в данной работе препаратов. Степень и качество их влияния зависели от конкретного этапа развития зародыша и различались между собой.

Имеющаяся информация о структуре эндокринной системы у всех многоклеточных животных позволяет утверждать о сходстве их основных интегративных механизмов. По крайней мере, у высокоорганизованных групп беспозвоночных (моллюски, ракообразные, насекомые) имеются все структурно-функциональные элементы, присущие эндокринной системе позвоночных. Так, у моллюсков, как и у позвоночных, выделены два основных типа составляющих ее тканей. Первый тип представлен нейросекреторной системой, а другой – специализированными эпителиальными железами, продуцирующими стероидные гормоны (Никитина, 1982; Розен, 1994; Fingerman et al., 1993; Henry, Voucaud-Samou, 1994; Кудикина, 1995, 2002, 2007). Учитывая большое сходство основных механизмов регуляции у самых разных групп животных и, в первую очередь, эндокринной системы, можно предположить, что обнаруженные нами различия связаны как с функциональной специфичностью исследуемых соединений, так и с особенностями механизмов реализации их эффектов. Не исключено, что у брюхоногих моллюсков, как и у позвоночных, гормоны играют роль системных эмбриональных и постнатальных индукторов дифференцировочных процессов.

В заключение приношу глубокую благодарность Р.Н. Буруковскому и Ч.М. Нигматуллину – за консультации, обсуждение результатов и поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнаутов Г.Д. Лекарственная терапия. София.: Мед. и физ-ра, 1978. 1167 с.
- Астауров Л.П. Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. 579 с.
- Баранов В.Г. Физиология эндокринной системы. Л.: Наука, 1979. 678 с.
- Никитина С.М. Стероидные гормоны у беспозвоночных животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 169 с.
- Никитина С.М. Влияние экзогенных стероидных гормонов на эмбриогенез прудовика обыкновенного *Lymnaea stagnalis* (L.) // Тр. АтлантНИРО. Калининград, 2000. Т. 1. С. 114–121.
- Никитина С.М., Савченко О.Н., Коган М.Е., Ежкова Н.С. Препаративное разделение прогестерона, тестостерона и эстрогенов в теле морских беспозвоночных // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1977. Т. 13. № 3. С. 14–19.
- Кудикина Н.П. Стероидные гормоны в жизненных циклах моллюсков.: Автореферат дис. канд. биол. наук. Калининград: КГУ, 1995. 20с.
- Кудикина Н.П. Особенности структурно-функциональной организации регуляторных систем у брюхоногих моллюсков // VI Международная конференция по промысловым беспозвоночным.: сб. тез. докл. Калининград, 2002. С. 184–188.
- Кудикина Н.П. Экологические аспекты динамики стероидных гормонов в репродуктивном цикле морских двустворчатых, брюхоногих и головоногих моллюсков // Уч. записки Казанского ун-та. Казань. 2007. Т. 9. № 3. С. 214–224.
- Лиознер Л.Д. Основные проблемы учения о регенерации. М., 1975.
- Перцева М.Н. Молекулярные основы развития гормонокомпетентности. Л.: Наука, 1987. 268 с.
- Пономарева Е.В. Распространение соединений вазопрессин/окситоцинового семейства // Сбр. науч. тр. КГУ. Калининград, 1999. Вып. 3. С. 34–42.
- Розен В.Б. Основы эндокринологии. М.: Высшая школа, 1994. 336 с.
- Тенпермен Дж., Тенпермен Х. Физиология обмена веществ и эндокринной системы. М.: Мир, 1989. 653 с.
- Шейман И.М., Тирас Х.П., Балобанова Э.Ф. Морфогенетическая функция нейропептидов // Физиол. жур. СССР. 1989. Т. 75. № 5. С. 619–625.
- Boer H.H., Montagne-Wajer Cora, Smith F.G. Functional morphology light yellow cell and yellow cell (sodium in flax-stimulating peptide) neuroendocrine systems of the pond snail *Lymnaea stagnalis* // Cell and Tissue Res. 1994. V. 275. № 2. P. 361–368.
- Carean S., Drosdowsky M. The in vitro biosynthesis of steroids by the gonad of the *Sepia officinalis* // Gen. and Comp. Endocrinol. V. 33. № 4. 1977. P. 554–565.
- Dogterom G.E., Thijssen R., Loenhouth Van. Environmental and hormonal control of the seasonal egg laying period in field specimens of *Lymnaea stagnalis* // Gen. and Comp. Endocrinol. 1985. V. 57. № 1. P. 3742.
- Fingerman M., Nagabhushanam R., Sarojini K. Vertebrate-type hormones in crustaceans: localization, identification and functional signification // Zool. ScL. 1993. V. 10. № 1. P. 13–29.
- Gottfried H., Dorfman R., Steroids of invertebrates. V. The in vitro biosynthesis of steroids by the male phase ovotestis of the slug (*Ariolimax californicus*) // Gen. and Comp. Endocrinol. 1970. V. 6b. № 1. P. 120–138.
- Gottfried H., Dorfman R. Forchielli E. Aspect of the reproductive endocrinology of the giant land slug *Ariolimax californicus* (Stylommatophora: gastropoda // Abst. of Pap. for the 4-th Congr. of Eur/Comp. Endocrinol., Carlsbad. 1967. P. 21–25.
- Gottfried H., Lusi O. Steroid of invertebrates: the in vitro production of 11-ketosterone and other steroids by the

- eggs of the slug *Arion ater rufus* (Linn) // Nature, Lond. 1966. V. 212. № 4. P. 488–1489.
- Henry J., Boucaud-Camou E. In vitro stimulation by progesterone of the main nidamental glands biosyntheses in the mollusc cephalopod *Sepia officinalis* L. // Comp. Biochem. Physiol. 1994. V. 108A. № 1. P. 25–30.
- Joose J. Endocrinology of mollusk // Colloq. int. CNRS. 1976. № 251. P. 107–123.
- Kesteren R.E., Tensen C.P., Smit A.B. A novel G Protein – Coupled Receptor Mediating both Vasopressin and Oxytocin-like Function of Lys-Conopressin in *Lymnaea stagnalis* // Neuron. 1995. V. 15. P. 897. P. 897–908.
- Kesteren R.E., Tensen C.P., Smit A.B. Co-evolution of ligand-receptor pairs in the vasopressin/oxytocin superfamly of bioaktiv peptides // Biol. Chemistry. 1996. V. 271. № 7. P. 3619–3626.
- Khan H.R., Ashton M.L., Mucai S.T. The effect of mating on the structure of neurosecretory caudodorsal cells of *Helisoma durei* (Molluska) // Can J. Zool. 1990. V. 68. № 6. P. 1233–1240.
- Kulkarni A.B., Utkar V.N. The effect of cortisone on haemolymph glucose level and tissue glycogen in the fresh water prosobranch snail *Viviparus bengalensis* (Lamarck) // J. And. Zool. 1981. V. 2. № 2. P. 89–93.
- Muccai S.T., Steel C.G., Saleuddin A.S.M. // Involvement of endokrin dorsal bodies (Dbs) on protein synthesis in the ovotestis of *Helisoma* (Mollusca) // Amer. Zool. 1991. V. 31. № 5. P. 67A.
- Nagabhushanam R. Role of neurosecretion in the regulation the freshwater pulmonate *Gyraulus convexiusculus* (Hutton) // C. B. J. Adv. Zool. 1991. V. 6. № 1. P. 52–55.
- Nikitina S.M., Kudikina N.P. Hydrocortisone and corticosterone in the reproductive system organs of *Illex illecebrosus* Le sueur, 1821 // Ses. NAFO, SCR: DOC, 8/11/47, USA. 1987. P. 1018–1023.
- Parivar K. Organ culture studies on cell differentiation in the hermafrodite gland of *Arion ater* L. (Molluska, Pulmonata) // J. Mollusk. Stud. V. 48. № 2. P. 355–361.
- Pokora Z. Hormonalna kontrola processow rozrodczych u slimacow ptucodysznych 11.1 Stylommanophora // Prz. Zool. 1989. V. 33. № 2. P. 227–229.

Effect of Hormonal Compounds on Embryogenesis of the Pond Snail *Lymnaea stagnalis* (L., 1758)

N. P. Kudikina

Russian State University, ul. A. Nevskogo 4, Kaliningrad, 326000 Russia
e-mail: knatpost@mail.ru

Abstract—Effect of preparations of a peptide nature (pituitrin and oxytocin) and of a steroid nature (progesterone and hydrocortisone) on embryonic development of freshwater gastropod *Lymnaea stagnalis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) is described. The hormonal preparations used, which differed in chemical nature and physiological activity, may render diverse effects on embryogenesis of the studied mollusk. Of neurohormones, pituitrin rendered the most noticeable and principally stimulating effect. Oxytocin was incorporated in regulatory processes much later and its effect on the rate of realization of particular stages depended more on the quality of occurring changes. In final stages of development, this hormone principally inhibited growth and development of embryos. The female sex hormone progesterone rendered an expressed stimulatory effect, especially notable in later developmental stages of embryos. The hormone hydrocortisone stimulated initial stages of embryogenesis. Its effect was almost not expressed in the final stages. The discovered differences seem to be related both to the functional specificity of the investigated compounds and to specific traits of mechanisms of realization of their effects. A hypothesis is formulated: in gastropods, similarly to vertebrates, the hormones are systemic embryonic and postnatal inducers of differentiation processes.

Keywords: embryogenesis, neurohormones, steroid hormones, gastropods

ОБ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЧИНАХ И МЕХАНИЗМА ФОРМИРОВАНИЯ РАЗЛИЧИЙ В ЧИСЛЕ ЧЕШУИ У РЫБ

© 2011 г. Б. А. Лёвин^{1, 2}

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 Борок, Ярославская область

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071 Москва, Ленинский пр., 33

E-mail: borislyovin@mail.ru

Поступила в редакцию 27.09.10
Окончательный вариант получен 28.12.10

Чешуйный покров у рыб формируется довольно поздно в онтогенезе. В связи с этим на его характеристики (число чешуи) значительное влияние оказывают условия развития. В настоящей статье рассмотрено влияние факторов внешней среды и внутренних факторов на варьирование числа чешуи. Влияние данных факторов на число чешуи опосредовано изменением общего темпа развития, который и приводит к изменению в числе чешуи у рыб. При ускорении развития число чешуи сокращается, а при замедлении развития – увеличивается. В экспериментах по регуляции тиреоидного статуса рыб показано, что конкретный механизм изменения числа чешуи связан с гетерохрониями – смещением сроков закладки чешуйного покрова. При ускоренном развитии очешуение начиналось раньше и при меньшей длине тела, при замедлении развития, наоборот, очешуение начиналось позднее и при большей длине тела. Приводятся сведения в пользу гетерохронии как возможного объяснения различий в числе чешуи у близкородственных видов рыб. Между тем, другим механизмом изменений числа чешуи у рыб (особенно филогенетически далеких видов) могут быть изменения дистанции между закладывающимися чешуями (морфогенетический счет). Выдвигается гипотеза об участии посткраниальной сейсмочувствительной системы в разметке чешуйного покрова.

Ключевые слова: онтогенез, чешуйный покров, число чешуи в боковой линии, гетерохронии, рыбы

Чешуи у рыб наряду с другими дермальными образованиями (костными щитками, жучками, лучами плавниками) формируют посткраниальный дермальный скелет (postcranial dermal skeleton). Покрывая тело рыб, чешуи совместно со слизью выполняют важную защитную функцию, как механическую, так и иммунную, улучшают параметры локомоции, а также служат в качестве депо кальция (Бурдак, 1979; Flik et al., 1986). Чешуя представляет также значительный интерес как регистрирующая и диагностическая структура (Дгебуадзе, Чернова, 2009). Существует множество работ, посвященных онтогенезу отдельных чешуи и развитию чешуйного покрова в целом, гистологии чешуи, эпидермально-дермальным взаимодействиям, происхождению и эволюции посткраниального дермального скелета костных рыб (Park, Lee, 1988; Sire, Arnulf, 1990; Sire et al., 1997, 2009; Sire, Akimenko, 2004; Able et al., 2008). Намного меньше работ связано с выяснением механизмов изменчивости числа чешуи. Чешуйный покров представлен отдельными дискретными элементами (чешуями) и легко поддается описанию путем подсчета этих элементов. Счетные признаки че-

шуйного покрова (число чешуи в боковой линии, вокруг хвостового стебля, число предорсальных, преанальных чешуи и др.) издавна используются при морфологических описаниях и прочно вошли в число признаков, применяемых в таксономии и филогении рыб. Различия в числе чешуи между исследуемыми выборками служат определенным маркером для признания этих выборок относящимися к разным популяциям, подвидам или видам в зависимости от масштаба различий.

В литературе накоплен значительный объем данных по варибельности числа чешуи в боковой линии, “главного” счетного признака, используемого в ихтиологических описаниях. Прежде всего, это относится к пределам внутривидовой изменчивости на ареале. Говоря об изменчивости числа чешуи, следует выделять два компонента этой изменчивости. Никто не сомневается в том, что различия в числе чешуи могут иметь генетическую причину, по крайней мере, у разных видов. Есть данные о наследовании числа чешуи на внутривидовом уровне (Villwock, 1963; Ненашев, 1966; Кирпичников, 1979). Однако имеется также ряд работ, свидетельствующих о том, что в варьировании

числа чешуи могут сказаться и условия развития, изменяющие темп онтогенеза (Hubbs, 1922, 1926, 1927; Mottley, 1934; Татарко, 1968; Смирнов и др., 2006; Levin, 2010). Роль условий онтогенетического развития в формировании вариативности числа чешуи предстает более значительной в свете довольно поздней закладки и формирования чешуйного покрова в онтогенезе (Sire, Akimenko, 2004). Цель настоящей статьи – оценить роль онтогенетического фактора в формировании различий в числе чешуи у рыб, опираясь на ряд литературных и собственных данных.

Факторы, влияющие на формирование числа чешуи через изменение параметров развития, можно условно подразделить на две группы: факторы внешней среды и внутренние факторы. Рассмотрим их влияние по отдельности.

Роль факторов внешней среды

Температура. Из факторов внешней среды температура в наибольшей степени сказывается на продолжительности развития (Павлов, 2007). Одним из первых на связь числа чешуи в боковой линии с температурой, проанализировав природные ситуации, указал Хаббс (Hubbs, 1922). Им показано, что у нотрописа *Notropis atherinoides* (сем. Cyprinidae) и у синежаберного солнечника *Lepomis macrochirus* (сем. Centrarchidae) при развитии разных поколений при разных температурах впоследствии число чешуи оказалось различным. При повышенных температурах число чешуи было меньше, а при пониженных – больше. Хаббс (1926) связывал влияние температуры (и других факторов) на число гомодинамных элементов счетных признаков с регуляцией темпа развития рыб, ускорением и замедлением развития. В дальнейшем, влияние температуры на число чешуи было подтверждено рядом экспериментальных работ. Так, отмечена обратная зависимость числа чешуи от температуры воды у микижи *Oncorhynchus mykiss* (Mottley, 1931, 1934) и у карпа *Cyprinus carpio* (Татарко, 1968), хотя в последнем случае не все опыты показали достоверные различия. Обратная зависимость числа чешуи от температуры воды проявляется в клинальной широтной изменчивости в умеренных широтах у широкоареальных видов. Например, в пределах ареала леща *Abramis brama* число чешуи в боковой линии достоверно увеличивается в ряду выборок, расположенных с юга на север (Кожара, Изюмов, 1991).

В литературе имеются данные, что при повышении температуры воды у микижи *Oncorhynchus mykiss* увеличивается утилизация тироксина, усиливается его конверсия в трийодтиронин (более активную форму), что приводит в целом к повышению тиреоидного статуса рыб (Eales et al., 1982). О влиянии тиреоидных гормонов на темп развития и состоянии морфологических признаков см. ниже.

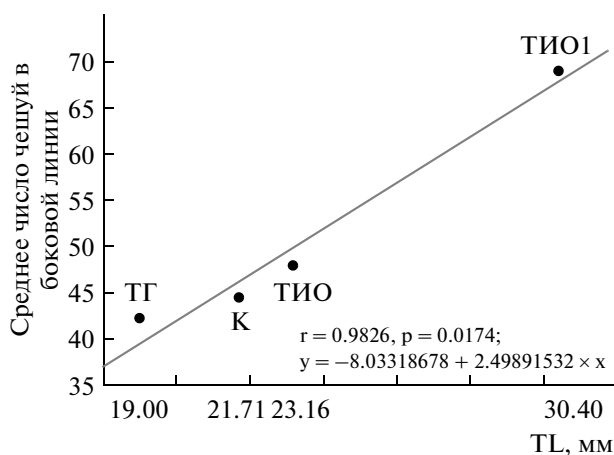
Соленость. Подмечена зависимость числа элементов некоторых счетных признаков от степени миренализации воды (см. обзор у Павлова, 2007). Согласно данным Мироновского (1985, 1988) средние значения счетных признаков, в числе которых и число чешуи в боковой линии, в популяциях карповых видов рыб, нагуливающих в соленых водах Северного Каспия, существенно отличаются от таковых у близкорасположенных пресноводных популяций тех же видов. Характерно, что изменение числа чешуи в популяциях, обитающих в соленых и солоноватоводных водоемах, если и отмечается, то идет в сторону их сокращения. Есть экспериментальные данные, что у самок тилапии *Oreochromis niloticus* при содержании в солоноватой воде (10‰) повышается уровень трийодтиронина (Fontainhas-Fernandez et al., 2000), ответственного за скорость морфогенеза (см. ниже). А при избытке тиреоидного гормона темп онтогенеза ускоряется, что приводит к закладке меньшего числа чешуи (Смирнов и др., 2006; Levin, 2010).

Индустриальное загрязнение водоемов – комплексный фактор, воздействующий на целый ряд морфологических, физиологических, репродуктивных показателей. Как показано Яковлевым (1992) у плотвы *Rutilus rutilus*, обитающей в загрязненных водоемах г. Москвы, существенно изменились счетные признаки, имеющие важное таксономическое значение. При этом средние значения числа чешуи в боковой линии были ниже, чем в выборках вне города и на всем ареале данного вида. У исследованных особей не было паразитов в мышцах и кишечнике, а содержание тяжелых металлов в печени и мышцах было на порядок ниже, чем в контрольных выборках при обратном соотношении в пробах воды и грунта. Яковлевым (1992) предполагается морфологическая дивергенция популяции плотвы из р. Москвы вследствие отбора в условиях повышенного загрязнения (предложен термин “индустриальная раса”). Повидимому, загрязнение вызывает изменения в числе элементов счетных структур опосредованно через изменения/нарушения в эндокринной системе, контролирующей морфогенетические процессы, например работы щитовидной железы (thyroid disfunction). Подобные нарушения отмечались в популяциях пресноводных рыб, обитающих в сильно загрязненных водоемах (Leatherland, 1993; Jobling, Tyler, 2003; Theodorakis et al., 2006). О роли тиреоидных гормонов в морфогенезе чешуйного покрова см. ниже.

Роль внутренних факторов

Нам известны два основных внутренних фактора, влияющих через изменение темпа онтогенеза на число чешуи:

Паразитизм – Хаббс (Hubbs, 1927) подметил эффект замедления развития у карповой рыбы



Зависимость среднего числа чешуй в боковой линии в экспериментальных группах плотвы *Rutilus rutilus* от средней длины тела, при которой появляются первые чешуи: ТГ – ускоренная группа, К – контроль, ТИО – замедленная группа, ТИО1 – еще более замедленная группа (из: Levin, 2010, с изменениями).

Platygobio gracilis, сильно пораженной несколькими видами паразитов, преимущественно трематодами. Зараженная молодь сильно отличалась от не зараженной также экстерьером и показателями счетных признаков. Пораженные экземпляры, в отличие от нормальных, имели экстремально больше число чешуи в поперечном ряду (в среднем 54.3 vs. 44.7 соответственно). Хаббс (op. cit.) предположил в качестве причины изменения в числе чешуи у пораженной молоди задержку (сдвиг) закладки чешуи, которая наступает позднее и при большем размере тела, а поскольку, по его мнению, расстояние между закладываемыми чешуями не изменилось, то число чешуи, соответственно, увеличилось. Есть данные, что паразитизм вызывает нарушения в работе эндокринных желез (endocrine disruption). Например, *Ligula intestinalis* воздействует на гипоталамус, вызывая снижение концентрации гормонов, таких как гонадотропин, а также половые стероидные гормоны (Kerr, 1948; Carter et al., 2005; Trubirohaa et al., 2010). Гипоталамус вырабатывает также тиреотропный гормон, который стимулирует выработку тиреоидных гормонов в щитовидной железе (MacKenzie et al., 2009).

Изменение уровня тиреоидных гормонов. Тиреоидные гормоны (ТГ) – важные регуляторы морфогенеза у рыб. Довольно давно известно, что при избытке ТГ темп развития рыб ускоряется, а при дефиците, наоборот, замедляется (Pickford, Atz, 1957; Brown, 1997; de Jesus et al., 1998). При гормональной регуляции темпа онтогенеза (hormonal manipulation) получены сильные различия в числе чешуи в боковой линии у африканского усача *Labeobarbus intermedius*, плотвы обыкновенной *Rutilus rutilus* и леща *Abramis brama* (Смирнов и др., 2006; Levin,

2010; Лёвин и др., 2010). Полученные различия выходили за пределы известной видовой “нормы реакции”, а отдельные экспериментальные группы различались между собой по числу чешуи со значительным хиатусом. Экспериментальные рыбы различались по темпу развития: особи группы ТГ (с добавлением экзогенного гормона) развивались быстрее контрольных, а особи группы ТИО (с добавлением гойтрогена тиомочевины, блокирующей активность щитовидной железы и вызывающей дефицит ТГ) – медленнее контрольных. При этом морфогенез чешуйного покрова при избытке ТГ начинался раньше, чем в контроле. В то же время при дефиците ТГ морфогенез был отсрочен, и первые чешуи появились значительно позже, чем в контроле. У всех трех видов карповых рыб, участвовавших в эксперименте, в “ускоренной” группе чешуй было меньше, а в “замедленной” группе – больше. Какова же причина различий в числе чешуй? Почему при ускорении развития чешуй становится меньше, а при замедлении – больше? Прав ли Хаббс (1927), выдвинувший гипотезу о смещении сроков закладки чешуйного покрова (гетерохронии) на более поздний срок как изменяющий число чешуй фактор при замедлении развития?

Как показало наше исследование на плотве (Levin, 2010), морфогенез чешуйного покрова, который оценивали по появлению первых чешуй на теле, начинался раньше в ускоренной группе плотвы при меньшей длине тела, а в замедленной группе – позднее и при большей длине тела, соответственно. При этом отмечена очень строгая зависимость, корреляция среднего числа чешуй в экспериментальных группах с длиной тела, при которой появлялись первые чешуйки (рисунок). У этой зависимости есть два следствия. Первое: на число чешуй влияют гетерохронии – разновременная закладка чешуй, однако при условии, что закладка происходит также и на разноразмерном теле. Второе: дистанция между закладываемыми чешуями – одна и та же в разных экспериментальных группах, иначе коэффициент корреляции не был бы близок к единице. То есть разметка дистанции между закладываемыми чешуями не зависит от внешних и эндогенных факторов, а число откладываемых элементов, в данном случае чешуй, зависит от размера тела, на котором осуществляется инициация и закладка счетных элементов.

Таким образом, негенетическую внутривидовую часть изменчивости в числе чешуи можно объяснить вариабельностью размеров тела, на котором происходит разметка чешуи и идет очешуение. Сир с соавт. (Sire et al., 1997) исследовали развитие чешуйного покрова у полосатого данио *Danio rerio* и показали, что появление чешуй приурочено к определенному интервалу длины тела (8.1–9.6 мм SL). Однако наряду с этим было подмечено, что

некоторое влияние на появление чешуй оказывал и возраст. В самых молодых группах (20 dpf) очешуение начиналось при большей длине тела (8.7–9.6 SL), в то время как у более старших по возрасту, оно начиналось при меньшей длине (8.1–9.0 SL в группе возрастом 25 dpf и 8.1–8.6 SL в группе 30 dpf). Авторы (Sire et al., 1997) объясняют это тем, что если быстрый рост и способствует быстрому увеличению в длину (т.е. осевого скелета), он не способствует непосредственно быстрому развитию чешуи в коже. Отсутствие чешуи у крупных, но молодых данио рерио позволяет полагать, что нечто отсутствует в коже и чешуи не могут развиваться, хотя рыбы достигли адекватного размера. Появление чешуи у маленьких, но “старых” особей также указывает и на то, что процессы, приводящие к образованию чешуи, продолжают происходить, хотя рыбы имеют меньший темп роста. Результаты Сира с соавт. (1997) указывают на то, что рост в длину и развитие чешуи напрямую не скоррелированы. По всей видимости, именно в интервале соотношения рост/морфогенез и осуществляется внутривидовая вариабельность по числу чешуй.

Эволюционные заключения

Причиной различий в числе чешуи между близкородственными видами вполне могут быть гетерохронии закладки чешуй. Например, у леща *Abramis brama* первые чешуйки отмечаются на теле при длине 19–20 мм TL (наши данные), а пределы колебания числа чешуи в боковой линии – 49–60 (Атлас пресноводных рыб, 2003). В то время как у синца *A. ballerus* чешуя закладывается на большем по размеру теле, в частности первые чешуйки отмечены при длине без хвоста 21.3 мм (*l*) (Маврин, 1988). Если же эту длину реконструировать до абсолютной (TL), то она достигнет 25 и > мм, число чешуй у синца при этом 63–75 (Атлас пресноводных рыб, 2003). Подобные примеры различий в числе чешуй и в размере тела, при котором отмечаются первые чешуи можно найти и в других родах, например *Rutilus*. С другой стороны, сомнительно сводить все разнообразие в числе чешуй, наблюдаемое между разными видами (особенно филетически не очень близкими), лишь к гетерохрониям в сроках закладки чешуй. Действительно, у плотвы и леща первые чешуи на теле появляются при одном и том же размере (ок. 20 мм TL – Levin, 2010; наши неопубликованные данные), а число чешуй значительно различается (41–48 у плотвы vs. 49–60 у леща – Атлас пресноводных рыб, 2003). Данное наблюдение можно объяснить следующим: 1) дистанция между закладывающимися чешуями может быть разной у различных видов; 2) если дистанция одна и та же, то разметка чешуи и само появление чешуи могут быть разнесены во времени по-разному у различных видов. Не исключено, что возможны оба варианта событий.

Обсуждение гипотез о разметке (преддетерминации) числа чешуи

Несмотря на наличие довольно подробных гистологических сведений о морфогенезе чешуйного покрова, в особенности эласмоидного типа чешуй (Sire, Arnulf, 1990; Sire et al., 1997, 2009; Sire, Akimenko, 2004), до сих пор нет ответа на вопрос, чем объясняется разметка чешуйного покрова, какие факторы (вещества) предопределяют (ответственны) за формирование ровного расположения числа чешуи в шахматном порядке (паттерн очешуения). Ясно лишь, что кожа “размечена” (pre-patterned) еще перед началом морфогенеза чешуи, то есть перед первыми, видимыми на гистологическом уровне изменениями (подробнее см. у Sire, Akimenko, 2004). Выяснено также, что в инициации и морфогенезе чешуи участвуют такие морфогены как *apolipoprotein E*, *sonic hedgehog* и *ectodysplasin A* (Monnot et al., 1999; Kondo et al., 2001; Sire, Akimenko, 2004; Harris et al., 2008). Тиреоидные гормоны, также признаваемые за первичные морфогены (Opitz, Kloas, 2010), как показывают недавние результаты, прямо или (скорее) опосредованно принимают участие в морфогенезе чешуйного покрова (Смирнов и др., 2006; Levin, 2010).

Рабочей гипотезой о механизме преиницирующей разметки предполагается, что в разметке могут принимать участие сухожилия миосептов, состоящие из коллагеновых тяжей, которые, видимо, являются проводниками каких-то сигнальных молекул дальнего действия (Sire, Akimenko, 2004). Вертикальные коллагеновые тяжи, которые формируются в первичной дермальной строге задолго до инициации чешуй, могут быть связаны с закрыванием сухожилий миосептов и, таким образом, участвовать в разметке кожи. Но мы предполагаем, что разметка числа чешуй вероятнее связана с разметкой сейсмочувствительной системы. Данное предположение основано на том, что в экспериментах по ускорению и замедлению темпа онтогенеза при манипулировании тиреоидным статусом изменения в числе чешуи были скоррелированы с изменением в числе отверстий сейсмочувствительной системы боковой линии. При уменьшении или увеличении числа чешуй каждая чешуя была нормально прободена как и в контроле. Число невромастов в боковой линии, таким образом, коррелирует с числом заложившихся чешуй. Известно, что система невромастов на теле *Danio rerio* в основном уже сформирована к моменту появления чешуи (Nuñez et al., 2009). Характерно также, что в большинстве случаев первые чешуи появляются как раз в области боковой линии (Neave, 1936; Маврин, 1988; Sire, Akimenko, 2004; наши данные), что, говорит о возможном влиянии нервной системы на инициацию чешуи.

Таким образом, главным онтогенетическим механизмом изменения числа чешуи являются гете-

рохронии — смещение сроков закладки. Причем на внутривидовом уровне это смещение небольшое, его пределы ограничиваются соотношением темпа роста и темпа созревания кожи, в которой эпидермально-дермальные взаимодействия контролируют развитие чешуй. Возможно, что различия в числе чешуй у близкородственных видов объясняются гетерохронной закладкой чешуйного покрова, в то время как на различия между видами филогенетически более далекими могут влиять и изменения в морфогенетическом счете (размер дистанции между закладываемыми чешуями). Любые факторы внешней и внутренней среды, изменяющие темп развития, могут приводить к изменению в числе чешуи. Наибольшее влияние, по всей видимости, имеет уровень тиреоидных гормонов. Не исключено, что другие факторы (температура, соленость, паразитизм) изменяют темп развития не непосредственно, а через изменение гормонального статуса. Имеются наблюдения, на основе которых нами выдвигается гипотеза о предетерминации числа чешуи постериальной сейсмочувствительной системой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. Под ред. Ю.С. Решетникова. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Бурдак В.Д. Функциональная морфология чешуйного покрова рыб. Киев: Наукова думка, 1979. 164 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с. + 81 с. приложения.
- Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб Л.: Наука, 1979. 392 с.
- Кожара А.В., Изюмов Ю.Г. О внутривидовой систематике леща *Abramis brama* (Cypriniformes, Cyprinidae) // Зоол. журн. 1991. Т. 70. Вып. 4. С. 74–84.
- Лёвин Б.А., Болотовский А.А., Левина М.А. Роль гетерохронии в формировании числа счетных элементов посткраниального дермального скелета рыб // Тезисы докладов VIII Международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных. Светлогорск, 19–23 апреля 2010. Калининград. С. 60–62.
- Маврин А.С. Формирование чешуйного покрова у синца *Abramis ballerus* в первый год жизни // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 6. С. 998–1006.
- Мироновский А.Н. К вопросу о популяционной структуре леща (*Abramis brama*) Каспийско-Волжского района // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 2. С. 307–311.
- Мироновский А.Н. О географической изменчивости карповых рыб: особенности микроэволюции популяций дельтово-эстуарных участков // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 7. С. 1013–1024.
- Ненашев Г.А. Наследуемость некоторых морфологических (диагностических) признаков ропшинских карпов // Известия ГосНИОРХ. 1966. Т. 61. С. 125–135.
- Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 2007. 264 с.
- Смирнов С.В., Дзержинский К.Ф., Левин Б.А. О зависимости числа чешуй в боковой линии у африканского усача *Barbus intermedius* (Cyprinidae) от скорости онтогенеза: данные эксперимента // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. Вып. 1. С. 134–138.
- Татарко К.М. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8. Вып. 3. С. 425–439.
- Яковлев В.Н. “Индустриальная раса” плотвы *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae) // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 6. С. 81–85.
- Able K.W., Sakowicz G.P., Lamonaca J.C. Scale formation in selected fundulid and cyprinodontid fishes // Ichthyol. Res. 2008. V. 56. P. 1–9.
- Brown D.D. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development // PNAS. 1997. V. 94. P. 13011–13016.
- Carter V., Pierce R., Dufour S. et al. The tapeworm *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidea) inhibits LH expression and puberty in its teleost host, *Rutilus rutilus* // Reproduction. 2005. V. 130 (6). P. 939–945.
- de Jesus E.G.T., Toledo J.D., Simpas M.S. Thyroid hormones promote early metamorphosis in grouper (*Epinephelus coioides*) larvae // Gen. Comp. Endocrinol. 1998. V. 112. P. 10–16.
- Eales J.G., Chang J.P., van der Kraak G. et al. Effects of temperature on plasma thyroxine and Iodide kinetics in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // General and Comparative Endocrinology. 1982. V. 47. Is. 3. P. 295–307.
- Flick G., Fenwick J.C., Kolar Z. et al. Effects of low ambient calcium levels on wholebody Ca²⁺ flux rates and internal calcium pools in the freshwater cichlid teleost, *Oreochromis mossambicus* // J. Exp. Biol. 1986. V. 120. P. 249–264.
- Fontainhas-Fernandez A., Monteiro M., Gomes E. et al. Effect of dietary sodium chloride acclimation on growth and plasma thyroid hormones in tilapia *Oreochromis niloticus* (L.) in relation to sex // Aquaculture Research. 2000. V. 31. P. 507–517.
- Harris M.P., Rohner N., Schwarz H. et al. Zebrafish *eda* and *edar* mutants reveal conserved and ancestral roles of ectodysplasin signaling in vertebrates // PLoS Genet 4(10): e1000206. doi: 10.1371/journal.pgen.1000206. 2008.
- Hubbs C.L. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development // Amer. Nat. 1922. V. 56. P. 360–372.
- Hubbs C.L. The structural consequences of modifications of the developmental rate in fishes, considered in reference to certain problems of evolution // Amer. Nat. 1926. V. 60. P. 57–81.
- Hubbs C.L. The related effects of a parasite on a fish // J. Parasitology. 1927. V. 24 (2). P. 75–84.
- Jobling S., Tyler C.R. Endocrine disruption in wild freshwater fish // Pure Appl. Chem. 2003. V. 75. № 11–12. P. 2219–2234.
- Kerr T. The pituitary in normal and parasitized roach, *Leuciscus rutilus* Flem. // Q. J. Microsc. Sci. 1948. V. 89. Pt 2. P. 129–137.

- Kondo S., Kuwahara Y., Kondo M. et al.* The medaka rs-3 locus required for scale development encodes ectodysplasin-A receptor // *Curr. Biol.* 2001. V. 11. P. 1202–1206.
- Leatherland J.F.* Field observations on reproductive and developmental dysfunction in introduced and native salmonids from the Great Lakes // *J. Great Lakes Res.* 1993. V. 19(4). P. 737–751.
- Levin B.A.* Drastic shift in the number of lateral line scales in common roach *Rutilus rutilus* as a result of heterochronies: experimental data // *Journal of Applied Ichthyology.* 2010. V. 26. P. 303–306.
- MacKenzie D.S., Jones R.A., Miller T.C.* Thyrotropin in teleost fish // *General and Comparative Endocrinology.* 2009. V. 161(1). P. 83–89.
- Monnot M.J., Babin P.J., Poleo G. et al.* Epidermal expression of *apolipoprotein E* gene during fin and scale development and fin regeneration in zebrafish // *Dev. Dyn.* V. 214. P. 207–215.
- Mottley C.M.* The effect of temperature on the number of scales in trout // *Science.* 1931. V. 74. № 1917. P. 316.
- Mottley C.M.* The effect of temperature during development on the number of scales in the Kamloops trout, *Salmo kamloops* Jordan // *Contr. Canad. Biol.* 1934. V. 8. P. 254–263.
- Neave F.* Origin of the teleost scale pattern and the development of the teleost scale // *Nature.* 1936. V. 137. № 3477. P. 1034–1035.
- Núñez V.A., Sarrazin A.F., Cubedo N. et al.* Postembryonic development of the posterior lateral line in the zebrafish // *Evolution and Development.* 2009. V. 11 (4). P. 391–404.
- Opitz R., Kloas W.* Developmental regulation of gene expression in the thyroid gland of *Xenopus laevis* tadpoles // *General and Comparative Endocrinology.* 2010. V. 168(2). P. 199–208.
- Park E.-H., Lee S.-H.* Scale growth and squamation chronology for the laboratory-reared hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus* (Cyprinodontidae) // *Jap. J. Ichthyol.* 1988. V. 34. P. 476–482.
- Pickford G.E., Atz J.W.* The Physiology of the Pituitary Gland of Fishes. New York Zoological Society. New York. 1957. P. 613.
- Sire J.-Y., Arnulf I.* The development of squamation in four teleostean fishes with a survey of the literature // *Jap. J. Ichthyol.* 1990. V. 37. P. 133–143.
- Sire J.-Y., Donoghue Ph.C.J., Vickaryous M.K.* Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates // *J. Anat.* 2009. V. 214. P. 409–140.
- Sire J.-Y., Allizard F., Babiar O. et al.* Scale development in zebrafish (*Danio rerio*) // *J. Anat.* 1997. V. 190. P. 545–561.
- Sire J.-Y., Akimenko M.A.* Scale development in fish: A review, with description of sonic hedgehog expression in the zebrafish (*Danio rerio*) // *Int. J. Dev. Biol.* 2004. V. 48. P. 233–247.
- Theodorakis C.W., Rinchard J., Carr J.A. et al.* Thyroid endocrine disruption in stonerollers and cricket frogs from perchlorate-contaminated streams in east-central Texas // *Ecotoxicology.* 2006. V. 15 (1). P. 31–50.
- Trubiroha A., Kroupova K., Wuertz S. et al.* Naturally-induced endocrine disruption by the parasite *Ligula intestinalis* (Cestoda) in roach (*Rutilus rutilus*) // *General and Comparative Endocrinology.* 2010. V. 166. Is. 2. P. 234–240.
- Villwock W.* Genetische Analyse des Merkmals “Beschuppung” bei anatolischen Zahnkarpfen (Pisces, Cyprinodontidae) im Aufloserversuch // *Zool. Anz.* V. 170. № 1–2. P. 23–45.

Ontogenetic Causes and Mechanisms for Formation of Differences in Number of Fish Scales

B. A. Levin^{a, b}

^a Papanin Institute of Biology of Land Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia

^b Severtsov Institute of Ecological and Evolution Problems, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia

e-mail: borislyovin@mail.ru

Abstract—Fish scale cover forms in late ontogenesis. Therefore, the conditions of development significantly affect its characteristics (number of scales). This study is aimed at considering the influence of external and internal factors on variation of the number of scales in fish. Acceleration of development results in decrease of the number of scales, while it increases with deceleration. Experiments on regulation of thyroid status of fish showed that the certain mechanism of alteration of the number of scales is related with heterochrony, such as a shift of the laying period of scale cover. Accelerated development is caused by early scale development at smaller body length, while decelerated development is characterized with later scale development and greater body length. Data considering heterochrony as the possible reason for deviations in the number of scales in related fish species are represented. Moreover, alterations of the distance between scales (morphogenetic calculation) can serve as another alteration mechanism of the number of scales in fish (especially phylogenetically far species).

Keywords: ontogenesis, scale cover, number of scales in the lateral line, heterochrony, fish

УДК 597-113+591.524.12+597.554.3(261.24+261.246)

ВЛИЯНИЕ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ПИЩЕЙ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ НА СКОРОСТЬ РОСТА И ЧИСЛЕННОСТЬ ЛЕЩА *Abramis brama* L. (Cypriniformes, Cyprinidae) В КУРШСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2011 г. Е. Н. Науменко

Федеральное государственное унитарное предприятие “Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии”,
236022 Калининград, ул. Дм. Донского, 5
E-mail: naumenko@atlant.baltnet.ru
Поступила в редакцию 03.09.10
Окончательный вариант получен 28.12.10

На основании исследований зоопланктона и ихтиопланктона в прибрежной части Куршского залива Балтийского моря рассчитана продукция зоопланктона, доступная молоди леща *Abramis brama* L. на ранних стадиях онтогенеза, степень изъятия кормовой базы и обеспеченность пищей молоди леща, которая находила свое отражение в скорости роста. Делается вывод, что изъятие более 60% продукции кормового зоопланктона молодь леща приводит к увеличению ее смертности на ранних стадиях и снижению скорости увеличения массы тела.

Ключевые слова: ранний онтогенез, *Abramis brama* L., обеспеченность пищей, Куршский залив, Балтийское море.

ВВЕДЕНИЕ

На ранних стадиях онтогенеза большинства рыб едва ли не единственной доступной по размерам пищей является зоопланктон, максимальный размер которого составляет около 0.3 длины самого хищника (Тимонин, Цейтлин, 1976). Наличие же доступного корма в раннем онтогенезе оказывает существенное влияние на выживаемость личинок рыб, что является одним из факторов, определяющих динамику численности многих видов рыб (Никольский, 1974; Дехник и др., 1985). Основу промысловых уловов в Куршском заливе составляет лещ (*Abramis brama* L.). Его добыча достигает 1–2 тыс. т в год, это около 30% общего вылова рыбы в водоеме (Голубкова, 2004). Учитывая значение леща в промысле, весьма актуальным является выявление факторов, оказывающих воздействие на динамику его численности. На формирование численности поколений рыб оказывают влияние множество факторов, среди которых приоритетное значение имеет обеспеченность рыб пищей в раннем онтогенезе (Hjort, 1914, 1926; May, 1974; Никольский, 1974; Дехник, Синюкова, 1976). Однако до настоящего времени нет единого принципа оценки обеспеченности пищей (Farris, 1960; Ивлев, Зонов, 1964; Желтенкова, 1964; Аксенова, Михман, 1980).

Несмотря на многообразие подходов, все исследования свидетельствуют о том, что обеспе-

ченность пищей — это сложный комплексный фактор, зависящий не только от количества и качества доступного корма, но и от физиологического состояния потребителя. Этот фактор находит свое отражение в комплексе биологических показателей консумента: темпе роста, упитанности, жирности, численности поколений, плодовитости и др.; и во многих случаях определяет численность поколений рыб (Синюкова, 1969; Половкова, Пермитин, 1981; Шевцова, 1983; Crowder et al., 1987; Dabrowski et al., 1988; Boisclair, Leggett, 1989a, б; Липская, 1989).

Цель работы — исследование влияния обеспеченности пищей молоди леща в раннем онтогенезе на скорость ее роста и величину пополнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили пробы зоопланктона и ихтиопланктона, собранные в прибрежной части юга Куршского залива Балтийского моря. Сбор зоопланктона и ихтиопланктона осуществлялся вблизи крупного нерестилища леща. Объем собранного и обработанного материала составил 470 проб зоопланктона и биологический анализ около 9 тыс. экз. молоди рыб.

Пробы зоопланктона собирались путем процеживания 50 л воды через газ с ячейей 0.015 мм. Периодичность отбора проб определялась температу-

рой воды и составляла в вегетационный период (с мая по сентябрь) – 1 раз в 7–10 дней. Пробы отбирались в 12 часов. Фиксацию проб зоопланктона производили 4%-ным раствором формалина и сахарозы, ихтиопланктона – 4%-ным раствором формалина.

Для оценки величины использования продукции зоопланктона молодью рыб необходимы сведения об их рационах и численности. Наиболее сложно определение численности молоди рыб в прибрежной части водоема. Возможные ошибки могут превышать 100% (Умнов, 1986б). К проблеме оценки численности личинок рыб существует множество подходов, но все они, тем не менее, не обладают достаточной точностью. Плотность молоди рыб в литорали Куршского залива определялась с учетом степени облова стаи мальков сачком и количества стай на единице площади. Как и другие оценки численности, этот метод не лишен определенных погрешностей, но все же дает представление о количестве молоди, откармливающейся в прибрежной части водоема в межгодовом аспекте.

Камеральную обработку проб зоопланктона осуществляли по общепринятой методике счетным методом Гензена (Салазкин и др., 1984). Идентификацию зоопланктона проводили по определителям (Мануйлова, 1964; Кутикова, 1970, 2005; Смирнов, 1976; Dussart, 1967, 1969), ихтиопланктона – по монографии А.Ф. Коблицкой (1981). Расчет массы организмов зоопланктона производили по зависимостям массы тела от длины (Балушкина, Винберг, 1979а, б; Салазкин и др., 1984). Продукция зоопланктона рассчитывалась по оригинальной программе, составленной автором. Биологический анализ молоди рыб включал измерение длины тела до конца чешуйного покрова, определение массы тела и этапа развития. Личинок промеряли и взвешивали согласно общепринятых методик (Мельничук, 1982; Липская, 1985). Стадию развития личинок определяли по В.В. Васнецову (Васнецов, 1953). Удельную скорость роста массы сеголетков леща рассчитывали по уравнению Шмальгаузена–Броди (Алимов, 1989):

$$C_w = \frac{(\ln W_2 - \ln W_1)}{(t_2 - t_1)}, \quad (1)$$

где C_w – суточная удельная скорость роста массы, сут⁻¹, W_1 и W_2 – масса особей в моменты времени t_1 и t_2 .

Удельная скорость роста массы рассчитывалась у личинок, проходивших этапы развития $C_2 - F$, с учетом длительности прохождения этапов (Панасенко, 1972).

Продукцию, выходящую за пределы сообщества зоопланктона и доступную рыбам, т.е. “ре-

альную” продукцию общепринято рассчитывать по формуле (Иванова, Крылов, 1983, 1986; Алимов, 1989):

$$P_p = P_m + P_x - C_x, \quad (2)$$

где P_p – “реальная” продукция; P_m и P_x – продукция мирного и хищного зоопланктона; C_x – рацион хищного зоопланктона.

Большую сложность представляет определение составляющих этого равенства, так как деление сообщества зоопланктона на два трофических уровня носит формальный характер. Кроме того, большинство планктонных хищников склонно к полифагии, имеет широкие спектры питания и употребляет кроме животной пищи растительную и детрит (Крылов, 1989; Монаков, 1998). Недоучет этого момента часто приводит к отрицательным значениям “реальной” продукции и требует введения дополнительных допущений: включать в рацион хищников простейших; деление зоопланктона на трофические уровни производить более детализировано с учетом специфики водоема и др. (Иванова, Крылов, 1983, 1986; Авинский, 1985). Детальные исследования потребления беспозвоночными хищниками продукции зоопланктона свидетельствуют о том, что ими потребляется незначительная часть продукции мирного зоопланктона. В Куршском заливе в рационе хищных беспозвоночных значительную роль играют фитопланктон и детрит (Крылова, 1985). В фитопланктоне доминируют крупные колонии сине-зеленых водорослей, которые практически недоступны для прямого потребления. Вопрос о возможности дробления колоний сине-зеленых водорослей зоопланктоном и непосредственного их потребления в настоящее время однозначно не решен (Гутельмахер, 1986; Крючкова, 1989). Использование первичной продукции на втором трофическом уровне после прохождения ею детритной фазы характерно для многих водоемов (Умнов, 1986б). Пищевая ценность детрита сопоставима с таковой других кормовых объектов (Павлютин, 1987). Учитывая вышеизложенное, а также допуская, что рыбы имеют преимущество в охоте перед хищными беспозвоночными, “реальная” продукция принималась равной сумме продукции мирного и хищного зоопланктона с учетом доступных размеров жертв. Личинки леща в Куршском заливе начинают питаться в мае. В этот период они потребляют как коловраток, так и ракообразных. В дальнейшем доля коловраток в питании снижается, а ракообразных – увеличивается. Данное обстоятельство позволило включить в “реальную” продукцию в мае и начале июня продукцию коловраток, а также клadoцер и копепод, в конце июня и июле – только продукцию ракообразных. Личинки леща переходят на внешнее питание при длине 7–8 мм. Максимальный размер жертв при

Таблица 1. Средняя биомасса (B , г/м³) и “реальная” продукция (P_p , кал/м³) зоопланктона в прибрежной части Куршского залива

Год	Число, месяц	B	$P_{p,1}$ сут ⁻¹	P_p	Среднее за вегетационный сезон (P_p)		
1984	03.05	0.52	28.3		6708		
	29.05	0.54	32.0	783.9			
	12.06	1.38	209.0	1566.8			
	21.06	0.78	113.2	1449.9			
	02.07	1.69	198.9	1705.6			
	11.07	0.41	70.2	1201.9			
	24.07	0.17	28.9	664.2			
1985	23.05	1.73	160.5		5134		
	28.05	1.30	269.4	1074.8			
	07.06	0.32	43.2	1406.7			
	20.06	0.44	37.8	526.5			
	25.06	0.44	50.8	221.5			
	01.07	0.43	72.6	370.2			
	18.07	0.34	122.4	682.5			
	31.07	0.14	19.5	851.4			
	1986	14.05	1.27	198.2			14655
		21.05	0.87	82.9		983.8	
28.05		2.69	151.8	821.4			
04.06		2.08	86.5	834.0			
11.06		4.04	212.7	1178.4			
18.06		4.43	543.1	2776.6			
25.06		1.54	198.6	2596.0			
02.07		4.13	212.7	1604.8			
09.07		1.96	99.0	1439.6			
16.07		1.98	280.8	1090.9			
23.07	0.95	126.7	1329.3				

такой длине личинок составляет 2.3–2.6 мм, т.е. личинкам доступны практически все размерные классы зоопланктона.

Рационы личинок леща определяли с помощью уравнения регрессии, полученного в результате экспериментальных работ (Науменко, 2007):

$$C = (0.191 \pm 0.023)W + (0.089 \pm 0.025)B_k - 1.300. \quad (3)$$

C – рацион личинок леща, кал; W – масса личинок, мг; B_k – биомасса зоопланктона, мг/м³.

Уравнение определено для личинок массой от 2.4 до 64.3 мг, биомассы зоопланктона от 0.4 до 39.0 мг/л. Критерий Фишера 56.05, степень аппроксимации 2.66, коэффициент детерминации (R^2) 0.28 ± 0.04 , обеспеченность 90% ($P = 0.95$).

Таблица 2. Интегральная “реальная” продукция зоопланктона (P_p , кал/м³) и рацион личинок леща (C , кал/м³) в прибрежной части Куршского залива (числитель – рацион, рассчитанный по экспериментальным данным, знаменатель – по балансовому равенству)

Год	Период	P_p за период	C	C/P_p , %
1984	03.05–29.05	783.9	236.6	30.0
	29.05–12.06	1566.8	720.8	46.0
	12.06–21.06	1449.9	585.9	40.4
	21.06–02.07	1705.6	806.8	47.3
	02.07–11.07	1201.9	675.4	56.4
	Всего	6708.1	3025.5	45.0
	1985	23.05–28.05	1074.8	159.0/693.5
28.05–07.06		1406.7	454.0/3328.8	32.3/236
07.06–20.06		526.5	1488.5/7623.2	283/1449
20.06–25.06		221.5	436.2/1686.8	197/763
25.06–01.07		370.2	214.5/1112.4	58/300
01.07–18.07		682.5	290.5/1570.5	43/230
18.07–31.07		851.4	764.2/4217.7	90/496
Всего	5133.6	3806.9/20232.3	74/394	

Использовали также балансовый метод, принимая активный обмен равным 1.5 от величины трат на обмен (Мельничук, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Расчет “реальной” продукции зоопланктона, доступной молоди леща, производился как подекадно, так и в целом за сезон (табл. 1). Количество продукции зоопланктона, доступной молоди рыб в литорали Куршского залива, наибольшим было в 1986 г. (14.6 ккал/м³), наименьшим – в 1985 г. (5.1 ккал/м³).

Подекадный расчет рационов и сопоставление их с величиной “реальной” продукции показал, что в 1984 г. молодь леща использовалось от 30 до 56% продукции. Рацион, рассчитанный балансовым методом, ни разу не превысил величину “реальной” продукции. В среднем за период с мая по июль молодь леща потреблялось до 45% доступной продукции зоопланктона (табл. 2).

Иная ситуация сложилась в 1985 г. Рационы личинок, рассчитанные балансовым методом, значительно превосходили величину “реальной” продукции (табл. 2). Рационы мальков, полученные исходя из наблюдаемой кормовой базы по уравнению регрессии, полученному на основании экспериментальных работ (уравнение 3), были ниже трат на обмен, что свидетельствовало о наличии пищевого лимитирования личинок. В 1985 г. у молоди леща отмечена низкая удельная скорость роста, значительно ниже, чем в 1984 г. Если учесть, что без ущерба для кормовой базы

может выедаться до 60% продукции, то в 1985 г. только 15% рациона личинки леща могли покрыть за счет продукции зоопланктона. Таким образом, в этом году должна была наблюдаться их повышенная естественная смертность. Это предположение подтверждено визуальными наблюдениями автора, когда после шторма в зарослях растительности были обнаружены в большом количестве мертвые личинки рыб. Такое явление в другие годы исследований не отмечалось. Рацион молоди леща, рассчитанный с учетом величины кормовой базы, составил в 1985 г. 74% от “реальной” продукции зоопланктона в среднем за период.

Изучение влияния обеспеченности пищей на скорость роста массы молоди леща на ранних стадиях развития показало, что кривая роста имела один подъем на этапах D_2-E и два провала на этапах C_2-D_1 и $E-F$, причем эта тенденция носила устойчивый характер и не зависела от сроков выклева личинок (рис. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Годы исследований автора в прибрежной части различались по урожайности основных промысловых рыб залива, т.е. по количеству молоди рыб, откармливавшейся в прибрежной части водоема, в основном это была молодь леща, окуня и плотвы. В период исследований температурный режим был сходным. По оценкам ихтиологов (неопубликованные данные сотрудников Атлант-НИРО канд. биол. наук О.И. Крыловой и канд. биол. наук Л.К. Самохваловой), поколения леща, плотвы и окуня 1984 г. рождения оценены как средние по урожайности. В 1985 г. на фоне средних по урожайности поколений окуня и плотвы появилось высокоурожайное поколение леща. Индекс численности его по данным учетных съемок молоди составил 2.2 ед. против 0.8 ед. в 1984 г. Поколение леща 1986 г. рождения также было оценено как высокоурожайное, но его высокая численность (2.0 ед.) связывалась не с эффективным нерестом, а с высокой выживаемостью личинок (Тэн, 1998). Таким образом, количество молоди, находившейся в прибрежной части залива, было наиболее высоким в 1985 г. В настоящее время эти поколения вышли из промысла, и их численность соответствовала оценкам по численности молоди.

Превышение суммарного рациона рыб величины интегральной продукции кормовых организмов отмечается исследователями довольно часто. Особенно это имеет место при подекадном определении пищевых потребностей рыб. В целом же за вегетационный сезон величина суммарного рациона рыб обычно не превышала интегральной продукции кормовых организмов. Погрешности определения рационов рыб и

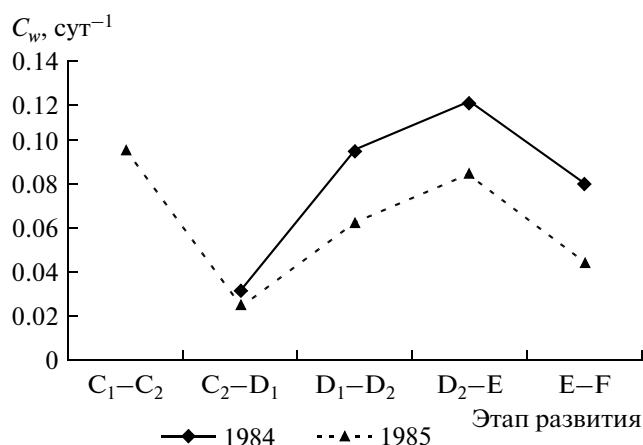


Рис. 1. Удельная скорость роста массы (C_w , сут⁻¹) молоди леща в прибрежной части Куршского залива.

кормовой базы подробно рассмотрены А.А. Умновым (1986а) на примере ихтиоценоза оз. Щучье. Большое значение имеет точность определения численности рыб и их суммарного рациона. Однако в случаях, когда наблюдается действительное несоответствие рациона рыб и кормовой базы, возможно увеличение естественной смертности рыб и снижение скорости роста отдельных особей. Оптимальным изъятием, по-видимому, следует считать не более 60% продукции кормовой базы. При такой величине элиминации зоопланктона в литорали Куршского залива наблюдалась низкая смертность молоди леща и высокая удельная скорость их роста.

Увеличение скорости роста массы личинок на этапах D_2-E и ее снижение на этапах C_2-D_1 и $E-F$ отмечено у ряда рыб на ранних стадиях (Кауфман, 1966; Шевцова, 1983 и др). По мнению Т.М. Шевцовой (1983), наличие провалов в ходе кривой роста личинок леща связано с изменением характера их питания: на этапе C_1 — переход на внешнее питание, на этапах $E-F$ — переход на потребление крупного зоопланктона и мелкого бентоса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты дают возможность сделать вывод о том, что скорость роста молоди леща в прибрежной части Куршского залива имеет прямую зависимость от величины кормовой базы и обратную — от их плотности.

Наблюдения за ростом молоди леща на ранних стадиях онтогенеза и динамикой зоопланктона в прибрежной части показали принципиальную возможность прогнозирования величины пополнения. Это представляет важным с точки зрения рационального использования запасов этой ценной промысловой рыбы, так как позволяет

выявить флюктуации урожайности поколений до того, как они проявят себя в учетных траловых уловах в возрасте 4+ и 5+ лет. Однако эта проблема требует дальнейшего изучения и накопления данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авинский В.А.* К расчету доступной для использования рыбами продукции зоопланктона // Тр. ГосНИОРХ. Л.: изд-во ГосНИОРХ, 1985. № 231. С. 121–130.
- Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.
- Аксенова Е.И., Михман А.С.* К вопросу о показателях пищевой обеспеченности рыб // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. № 1. С. 104–108.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1979а. С. 58–72.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979б. С. 169–172.
- Васнецов В.В.* Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: изд-во АН СССР, 1953. С. 41–47.
- Голубкова Т.А.* Ихтиоценоз // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: изд-во “Научный мир”, 2004. С. 135–138.
- Гутельмахер Б.Л.* Метаболизм планктона как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Л.: Наука, 1986. Т. 133. 155 с.
- Дехник Т.В., Синюкова В.И.* Исследование обеспеченности пищей личинок морских рыб как причины, определяющей их выживаемости // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. № 2. С. 335–334.
- Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г.* Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1985. С. 56–72.
- Желтенкова М.В.* Методика изучения обеспеченности рыб пищей в связи с проблемой их численности // Тр. ВНИРО. 1964. № 50. С. 89–107.
- Иванова М.Б., Крылов П.И.* Расчеты реальной продукции зоопланктона на примере озера Щучье (БАСССР) // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л.: изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1983. С. 4–11.
- Иванова М.Б., Крылов П.И.* Продуктивность зоопланктона озера Щучье // Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности. Л.: Наука, 1986. С. 65–86.
- Ивлев В.С., Зонов А.И.* Метод определения выживаемости пелагических личинок рыб в зависимости от обеспеченности их пищей // Труды Севастопольской биологической станции: Севастополь, 1964. Т. 15. С. 279–287.
- Кауфман З.С.* О росте личинок рыб // Вопросы ихтиологии. 1966. Т. 6, № 3/40. С. 519–527.
- Коблицкая А.Ф.* Определить молоди пресноводных рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 208 с.
- Крылов П.И.* Питание пресноводного хищного зоопланктона // Итоги науки и техники / ВИНТИ. Серия Общая экология. Биоценология. Гидробиология. 1989. Т. 7. 145 с.
- Крючкова Н.М.* Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука, 1989. 124 с.
- Кудринская О.И.* Степень обеспеченности пищей личинок различных видов рыб в зависимости от разветвления кормовой базы в водоеме // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. № 2 (109). С. 276–181.
- Кутикова Л.А.* Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Кутикова Л.А.* Бделлоидные коловратки фауны России М.: Изд-во “Товарищество научных изданий КМК”, 2005. 315 с.
- Липская Н.Я.* Методические рекомендации по изучению питания личинок рыб. М.: изд-во ВНИРО, 1985. 21 с.
- Липская Н.Я.* Условия питания личинок // Рыб. хоз-во. 1989. № 3. С. 40–41.
- Мануйлова Е.Ф.* Ветвистоусые рачки фауны СССР М.-Л.: Наука, 1964. 327 с.
- Мельничук Г.Л.* Методические рекомендации по применению современных методов изучения питания рыб и расчета рыбной продукции по кормовой базе в естественных водоемах. Л.: изд-во ГосНИОРХ, 1982. 26 с.
- Монаков А.В.* Питание пресноводных беспозвоночных. М.: изд-во РАН, 1998. 320 с.
- Науменко Е.Н.* Интенсивность потребления пищи лещом *Abramis brama* L. (Cypriniformes, Cyprinidae) на ранних стадиях онтогенеза в эксперименте // Биология внутренних вод, № 3. 2007. С. 65–72.
- Никольский Г.В.* Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 447 с.
- Павлютин А.П.* О трофической роли детрита (краткий обзор). Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, 1987. № 165. С. 145–151.
- Панасенко В.А.* Лещ (*Abramis brama* L.) Куршского и Вислинского заливов и пути рационального использования его запасов: Дис. ... канд.биол.наук. Калининград, Калининградский технический институт рыбной промышленности и хозяйства. 1972. 240 с.
- Половкова С.Н., Пермитин И.Е.* Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов // Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль: изд-во Ин-та биологии внутренних вод, 1981. С. 3–35.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Винберг Г.Г. и др.* Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.

- Синюкова В.И. Об обеспеченности пищей личинок рыб в Черном море // Биология моря. Киев: изд-во Наукова думка, 1969. № 17. С. 197–208.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауна мира // Фауна СССР, новая серия, № 101. ракообразные, Т. I, Вып. 2. Л.: Наука, 1976. Т. 1. № 2. 531 с.
- Тимонин А.Г., Цейтлин В.В. Размерная и весовая структура сетного зоопланктона в тропическом океане // Океанология. 1976. Т. 16. № 3. С. 508–510.
- Тэн В.В. Состояние запасов леща (*Abrams brama* (L.)) в Куршском заливе Балтийского моря в условиях регулируемого рыболовства // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в Балтийском море в 1996–1997 годах. Тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград, 1998. С. 85–90.
- Умнов А.А. Оценка пищевых потребностей рыб и их кормовой базы в озере Щучьем // Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л.: Наука, 1986а. С. 181–187.
- Умнов А.А. Балансовая модель биотического круговорота веществ в экосистеме озера Щучье // Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л.: Наука, 1986б. С. 194–202.
- Шевцова Т.М. Темп роста леща *Abramis brama* L. в озерах разного типа // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, № 5. С. 753–759.
- Boisclair D., Leggett W.C. Among-population variability of fish growth: I. Influence of the quantity of food consumed // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989a. Vol. 46. P. 457–467.
- Boisclair D., Leggett W.C. Among-population variability of fish growth: II. Influence of the prey type // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989b. Vol. 46. P. 468–482.
- Crowder L.B., McDonald M.E., Rica J.A. Understanding recruitment of Lake Michigan fishes the importance of size-based interactions between fish and zooplankton // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1987. Vol. 44, Suppl. № 2. P. 141–147.
- Dabrowski K., Takashima F., Law Y.K. Bioenergetics model of planktivorous fish feeding, growth and metabolism: theoretical optimum swimming speed of larvae // J. Fish Biol. 1988. Vol. 32, № 3. P. 443–458.
- Dussart B. Les Copepodes des eaux continentales d'Europe occidentale. Tome I. Calanoides et Harpacticoides. — Paris: Ed.N.Boubee & Cie, 1967. 197 p.
- Dussart B. Les Copepodes des eaux continentales d'Europe occidentale. Tome II. Cyclopoides et Biologie. — Paris: Ed. N. Boubee & Cie, 1969. 292 p.
- Farris D.A. The effect of the different types of growth cover on estimates of larvae fish survival // J. du Conseil permanent inter. pour. 1960. № 25. P. 294–306.
- Hjort I. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research // Rapp. proc.-verb. reun. Cons. perm. Intern. explor. Mer. 1914. Vol. 20. 223 p.
- Hjort I. Fluctuations in the year classes of important food fishes // J. Cons. inter. explor. Mer. 1926. Vol. 1. P. 5–38.
- May R.C. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept // Early life history fish. Berlin, 1974. P. 3–19.

Effect of Food Availability in Early Ontogenesis on the Rate of Growth and Numbers of Bream *Abramis brama* L. (Cypriniformes, Cyprinidae) in Kursh Bay of the Baltic Sea

E. N. Naumenko

Federal State Unitary Enterprise Atlantic Research Institute of Fishery and Oceanography,
ul. Dm. Donskogo 5, Kaliningrad, 236022 Russia

e-mail: naumenko@atlant.baltnet.ru

Abstract—On the basis of studies of zooplankton and ichthyoplankton in the coastal zone of Kursh Bay of the Baltic Sea, zooplankton production accessible for juveniles of bream *Abramis brama* L. at early stages of ontogenesis, degree of removal of food resources, and food availability of juveniles of the bream that was reflected in the rate of growth were calculated. It is concluded that the removal of more than 60% of production of food zooplankton by bream juveniles leads to an increase of their mortality at early stages and a decrease in the rate of increase in the body weight.

Keywords: early ontogenesis, *Abramis brama* L., food availability, Kursh Bay, Baltic Sea

УДК 591.147.595.36

ДИНАМИКА ГЛЮКОКОРТИКОИДОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ДЛИННОПАЛОГО РЕЧНОГО РАКА (*Astacus leptodactylus* Esch)

© 2011 г. С. М. Никитина, Н. В. Чибисова

Российский государственный университет им. Иммануила Канта

236041 Калининград, ул. А. Невского 14

*Институт океанологии им. П.П. Ширинова, Атлантическое отделение (АО ИОРАН)

236000 Калининград, пр-т Мира, 1

E-mail: swetmih@gmail.com, chibisovanv@mail.ru

Поступила в редакцию 14.09.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

Изучена динамика глюкокортикоидов (гидрокортизона и кортикостерона) в онтогенезе длиннопалого речного рака *Astacus leptodactylus* Esch. Показано, что в период эмбриогенеза происходит постепенное увеличение концентрации стероидов. В ходе постэмбрионального развития наблюдается снижение уровня глюкокортикоидов, что, вероятно, связано со стабилизацией роста молоди и достижением уровня гормонов, характерного для взрослых особей.

Взаимосвязь уровня глюкокортикоидов с физиолого-биохимическими изменениями, происходящими на отдельных этапах онтогенеза, указывает на включение этих стероидов в регуляцию процессов жизнедеятельности длиннопалого речного рака.

Ключевые слова: эмбриогенез, постэмбриональное развитие, онтогенез, стероидные гормоны, глюкокортикоиды, ракообразные, длиннопалый речной рак.

ВВЕДЕНИЕ

Наиболее изученными стероидными гормонами у ракообразных и насекомых являются экдизоны (Hoffman, Porcher, 1984). Значительно менее исследованы остальные группы стероидов. Некоторыми исследователями (De Loof, 1984; Ollevier, et al., 1986), установлено присутствие у беспозвоночных животных стероидных гормонов половых гормонов, в том числе и глюкокортикоидов, изучен их метаболизм. Показано, что активный стероидогенез наблюдается в гонадах и гепатопанкреасе ракообразных (Teshima, Kanazawa, 1971; Sandor, 1979).

Анализ динамики глюкокортикоидов у перспективных для аквакультуры беспозвоночных может быть востребован при разработке биотехники их культивирования. Отсутствие в литературе данных о содержании их в жизненном цикле высших ракообразных определило цель исследования: изучение динамики глюкокортикоидов в онтогенезе длиннопалого речного рака (*Astacus leptodactylus* Esch).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для исследования служили икра и самки, их икра и рачки длиннопалого рака, отловленные в реке Преголя Калининградской области.

Для изучения динамики стероидов в эмбриональный и постэмбриональный периоды 15 самок

и 5 самцов этого вида содержались в аквариумных условиях с постоянным протоком воды, подкармливались водорослями, рыбой и мясом. Молодь подращивалась до стадии сеголетка (корм – водоросли, хирономиды и дафнии). Стадии эмбрионального и постэмбрионального развития определялись по классификации Я.М. Цукерзиса (1970).

Стадии эмбриогенеза:

I – яйцо без признаков оплодотворения; II – формирование энтомерозодермы; III – начало гастрюляции; IV – кольцеобразная гастрюла; V – науплиальная; VI – формирование зародыша с пульсирующим сердцем; VII – пигментация глаз; VIII – пигментация покровов зародыша; IX – выклюнувшийся зародыш.

Стадии постэмбрионального развития:

I – молодые рачки, называемые в этом периоде личинкой I стадии, через 2–3 дня после вылупливания, остаются в подвешенном состоянии, прикрепленными к самке; II – рачки после первой линьки (5–8 день после вылупливания), переходят к активному питанию; III – рачки после второй линьки (18–20 день после вылупливания), переходят к самостоятельному питанию; IV – рачки после третьей линьки (32–38 день после вылупливания).

Пробы на биохимическое определение брались в соответствии со стадиями развития икры (Мажлис, 1979). Контроль за развитием рачков осу-

ществлялся визуально на икре, предварительно зафиксированной в жидкости Буэна.

Определение количественного содержания гидрокортизона и кортикостерона проводили в гонадах, икре и рачках длиннопалого рака. Стероиды из гомогенизированных тканей экстрагировали ацетоном, а затем эфиром. Препаративная очистка и разделение стероидов осуществлялись методом тонкослойной хроматографии.

Гидрокортизон и кортикостерон определяли флюориметрически после образования соответствующих производных в смеси концентрированной серной кислоты с этанолом (3 : 1). Определение проводили на спектрофлуориметре марки "Hitachi" по отношению к стандартным образцам.

В работе использовано 20 особей половозрелых раков и 238 экземпляров молоди. На основе собранного материала (195 проб) было проведено 390 количественных определений стероидов.

Проведена стандартная статистическая обработка полученных данных. Результаты считались достоверными при $P \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты исследования показали, что наибольшие концентрации глюкокортикоидов обнаружены у выключившихся рачков, снятых с плеопод самок в начале июня, которые составили 505 пмоль/г гидрокортизона и 3835 пмоль/г кортикостерона. Самые низкие — в яйцах без признаков оплодотворения (по 22 пмоль/г гидрокортизона и кортикостерона).

Результаты сравнительных исследований выявили сходную направленность изменений концентраций гидрокортизона и кортикостерона в период эмбриогенеза и на ранних стадиях постэмбрионального развития длиннопалого рака (рис. 1).

В течение длительного времени (около 4 месяцев) развитие зародышей длиннопалого рака происходит при низких температурах (1–3°C), когда происходит выход ядер на поверхность желтка, образование бластодермы и формирование первичных пирамид желтка. Затем происходит формирование зачатка энтомезодермы, головных лопастей и туловища. Концентрация гидрокортизона в этот момент составила 163, а кортикостерона — 111 пмоль/г. Максимальные концентрации стероидов во время эмбриогенеза изучаемого рака установлены на стадии развития "начало гастрюляции" в период усиленной пролиферации клеток. Далее уровень накопления глюкокортикоидов снижается и в течение последующих двух стадий развития — науплиальной и формирования зародыша с пульсирующим сердцем — практически не меняется. Вторичное повышение концентраций гидрокортизона и кортикостерона с достижением максимума на стадии выключившегося зародыша наблю-

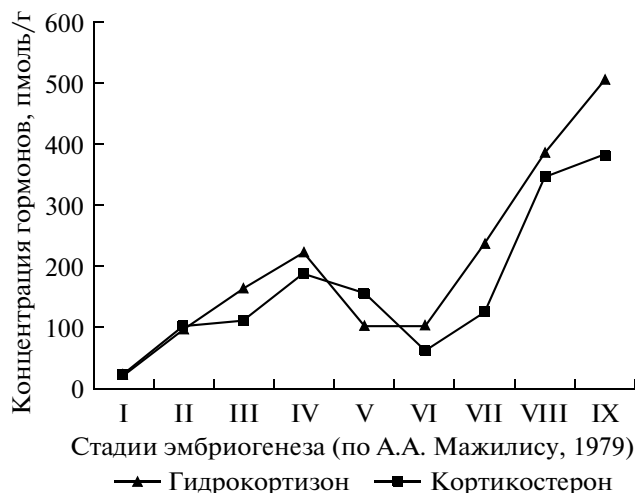


Рис. 1. Концентрация гидрокортизона и кортикостерона в период эмбриогенеза длиннопалого рака.

дается, начиная со стадии развития "пигментация глаз" и "пигментация покровов зародыша".

Период постэмбрионального развития связан с быстрым ростом молоди раков. В течение первого лета жизни молодь линяет обычно около пяти раз. По данным Г.И. Мацквичене (1979) в период постэмбрионального развития речного рака высокое содержание влаги, золы, ионов натрия и кальция отмечено в организме рачков, прошедших первую линьку.

Между содержанием минеральных веществ и уровнем накопления протеина в организме рачков в период постэмбрионального развития установлена обратная зависимость: так, снижение накопления протеина после первой линьки рачков соответствовало повышенному содержанию минеральных веществ.

Количество кортикостерона и гидрокортизона у молоди I–IV стадии развития уменьшается в течение всего периода постэмбрионального развития речного рака (рис. 2).

Максимальное количество стероидов обнаружено у молоди I стадии развития. После первой линьки (II стадия развития) отмечено снижение уровня гидрокортизона на 23.52% ($P < 0.05$) и кортикостерона на 24.14% ($P < 0.05$). Концентрация гидрокортизона в теле рачков III стадии развития в 3.5 раза выше, чем кортикостерона. Уровень стероидов достигает минимальных значений на IV стадии развития. У животных, достигших возраста одного года, концентрации глюкокортикоидов в теле равны 1.62–1.43 пмоль/г. По достижении двухлетнего возраста уровень гормонов несколько снижается, а у особей в возрасте 2–4 лет становится равным 0.62 пмоль/г тела гидрокортизона и 0.47 пмоль/г тела кортикостерона, что ниже такового у молоди I стадии развития на 83.18% ($P < 0.05$) для гидрокортизона и 92.32% ($P < 0.05$) для кортикостерона.

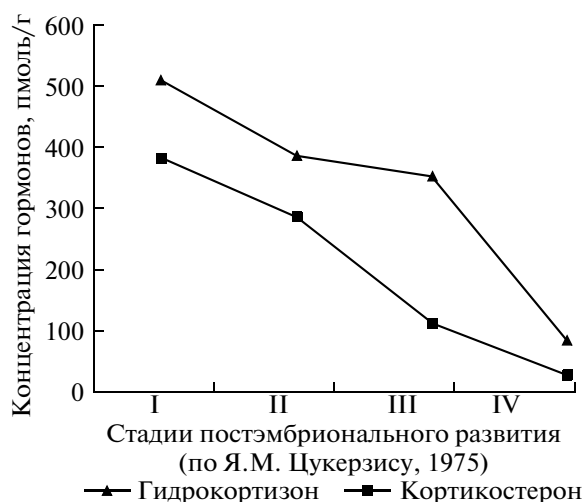


Рис. 2. Концентрация глюкокортикоидов в теле рачков длиннопалого рака на ранних стадиях постэмбрионального развития.

Таким образом, в ходе постэмбрионального развития наблюдается уменьшение уровня глюкокортикоидов, что, возможно, связано со стабилизацией роста молоди и достижением величин стероидов, характерных для взрослых особей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что в онтогенезе речного рака происходит изменение концентрации гидрокортизона и кортикостерона, с активизацией процесса накопления гормонов в период гастрюляции и перехода к самостоятельному образу жизни. В дальнейшем происходит

уменьшение уровня стероидов в ходе роста и полового созревания животных.

Взаимосвязь уровня глюкокортикоидов с физиолого-биохимическими изменениями, происходящими на отдельных этапах онтогенеза, указывает на включение этих стероидов в регуляцию процессов жизнедеятельности длиннопалого речного рака.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мажилис А.А. Эмбриональное развитие широкопалого рака // Биология речных раков Литвы. Вильнюс: Мокслас, 1979. С. 28–40.
- Мацкявичене Г.И. Некоторые особенности обмена веществ у широкопалого рака // Биология речных раков Литвы. Вильнюс: Мокслас, 1979. С. 85–120.
- Цукерзис Я.М. Биология широкопалого рака (*Astacus astacus* L.). Вильнюс: Минтис, 1970. 206 с.
- Biosynthesis, metabolism, and mode of in invertebrate hormones / Ed. Hoffman J., Porchet M. Berlin e.a.: Spriner, 1984. V. 14. P. 162–348.
- De Loof A. Evolution and Hormones controlling reproduction // Adv. Invertebrate Reprod. 1984. № 3. P. 139–149.
- Ollevier F., De Clerk D., Diederik H., De Loof A. Identification of noncysteroid steroids in hemolymph of both male and female *Astacus leptodactylus* (Crustacea) by gas chromatography–mass spectrometry // Gen. and Comp. Endocrinol. 1986. 61. № 2. P. 214–228.
- Sandor T. Steroids in invertebrates // Adv. Invertebrate Reprod. Proc. 2. Int. Symp., Davis, Calif, Aug. 27–31, 1979. New York e.a., 1981. P. 81–96.
- Teshima S., Kanazawa A. In vitro byconversion of progesterone to 17-hydroxy-progesterone and testosterone by the sliced testes of crab *Portunus trituberculatus* // Bull. Japan Soc. Sci. Fish. 1971. 37. P. 524–528.

Dynamics of Glucocorticoids in the Ontogenesis of Freshwater Crawfish *Astacus leptodactylus* Esch

S. M. Nikitina^a and N. V. Chibisova^{a,b}

^aImmanuel Kant State University of Russia, Nevskogo str. 14, Kaliningrad, 236041 Russia
e-mail: swetmih@gmail.com

^bShirshov Institute of Oceanology, Atlantic Branch, Russian Academy of Sciences (AB IO RAS), pr. Mira 1, Kaliningrad, 236000 Russia
e-mail: chibisovanv@mail.ru

Abstract—Dynamics of changes in glucocorticoid (hydrocortisone and corticosterone) levels was studied in the ontogenesis of freshwater crawfish *Astacus Leptodactylus* Esch. It was shown that steroid concentrations increase during the embryogenesis period. Decrease in the glucocorticoid levels during postembryonic development is most probably related to the stabilization of young fish growth and the attainment of hormone levels typical for adult individuals. The correlation of glucocorticoid levels with physiological–biochemical changes at different stages of ontogenesis indicates that these steroids play an essential role in the regulation of freshwater crawfish vital functions.

Keywords: embryogenesis, postembryonic development, ontogenesis, steroid hormones, glucocorticoids, crustaceans, freshwater crawfish

АДАПТАЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ

© 2011 г. Н. Д. Озернюк

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

119334 Москва, ул. Вавилова, 26

E-mail: ozernyuk@mail.ru

Поступила в редакцию 02.12.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

Приведен обзор данных о характере изменения интенсивности потребления кислорода во время раннего онтогенеза различных видов рыб (радужной форели, вьюна, данио, карпа, белого амура) носит сходный характер: этот показатель увеличивается в период эмбрионального и личиночного развития, а после перехода личинок на активное питание начинает постепенно снижаться. Данная динамика обусловлена особенностями прироста скорости потребления кислорода и массы тела в ходе ранних этапов онтогенеза рыб. Для определения оптимальных температурных условий развития был предложен метод суммарного (за определенную стадию развития) потребления кислорода, который дает возможность определить минимальные энерготраты, необходимые для протекания той или иной стадии эмбриогенеза. Анализ температурной зависимости кинетических свойств ферментов на примере константы Михаэлиса (K_m) для лактатдегидрогеназы показал, что минимум K_m , соответствующий максимальной фермент-субстратной аффинности, для зародышей разных видов рыб отличается в соответствии с различиями температурных условий развития этих видов в природе. Для зародышей одного вида, развивающихся при меняющихся температурных условиях (лососевые), этот показатель меняется в соответствии с дрейфом температуры в природе.

ДИНАМИКА ИНТЕНСИВНОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА НА РАННИХ ЭТАПАХ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Интегральной характеристикой энергетического обмена развивающегося организма служит уровень интенсивности потребления кислорода на разных этапах онтогенеза. Этот показатель существенно отличается в те или иные периоды индивидуального развития. Особый интерес представляют ранние стадии онтогенеза. В этот период (эмбриональное и личиночное развитие) происходит формирование различных систем и органов, в том числе дыхательной и кровеносной систем, связанных с энергетическим метаболизмом, интенсивность потребления кислорода заметно возрастает, тогда как на более поздних этапах (период роста) данный показатель существенно снижается по мере увеличения массы тела. Данная закономерность наиболее детально изучена на рыбах (Винберг, 1957; Devenport, Lonning, 1980; Озернюк, 1985, 2000, 2003; Озернюк, Лелянова, 1985; Радзинская и др., 2003). Следует отметить, что впервые данная зависимость была отмечена в работе Г.Г. Винберга и Л.Е. Хартовой (1953), посвященной интенсивности потребления кислорода у мальков карпа. Эта закономерность была установлена также для моллюсков (Радзинская и др. 2003), амфибий (Владимирова и др., 2000), млекопитающих (Корниенко, 1979). Подъем интенсивности потребления кислорода показан и во время зародышевого развития насе-

комых (Gromadska, 1968; Радзинская и др. 2003; Бызова, 2009). Таким образом, увеличение интенсивности потребления кислорода на ранних этапах индивидуального развития животных и последующее снижение на более поздних стадиях можно считать общей закономерностью.

Механизм увеличения интенсивности дыхания (O_2 /масса тела) на ранних стадиях онтогенеза был изучен нами на примере развития данио *Danio rerio*. Было установлено, что это увеличение объясняется разными темпами прироста скорости потребления кислорода (O_2 /особь) и массы тела в ходе развития. В период эмбрионального и личиночного развития скорость потребления кислорода увеличивается более быстрыми темпами по сравнению с приростом массы тела, что приводит к увеличению интенсивности дыхания. На более поздних стадиях (период роста), напротив, темп прироста массы тела превышает темп прироста скорости потребления кислорода, следствием чего является снижение интенсивности дыхания на данных стадиях онтогенеза. Процесс снижения интенсивности дыхания по мере увеличения массы тела у рыб продолжается на всех последующих этапах индивидуального развития (Винберг, 1957, 1966, 1976; Zotin, 1972; Зотин, 1974, 1988; Озернюк, 1985, 2000, 2003; Озернюк, Лелянова, 1985; Шмидт-Нильсен, 1987; Зотин, Зотина, 1993).

Направленность динамики интенсивности потребления кислорода у всех изученных видов рыб

Основные механизмы биохимических адаптаций к низким и высоким температурам у пойкилотермных животных (Озернюк, 2000а, 2003)

Низкие температуры	Замены аминокислот, приводящие к уменьшению жесткости молекул белков Уменьшение вязкости мембранных липидов за счет изменения их состава Биологические антифризы Низкая энергия активации ферментов (E_a) Синтез белков холодового шока Удаление внутриклеточной воды Увеличение внутриклеточной концентрации глицерина Компенсация уровня дыхания и массы митохондрий
Высокие температуры	Замены аминокислот, приводящие к увеличению жесткости молекул белков Увеличение вязкости мембранных липидов за счет изменения их состава Синтез белков теплового шока Защита аппарата синтеза белков полиаминами Увеличение ГЦ-пар и тРНК

(радужная форель, вьюн, данио, карп, белого амура) происходит на одном и том же этапе развития: при переходе личинок от эндогенного на внешнее питание (Озернюк, 1985, 2000). Переход на внешнее питание связан с быстрым увеличением массы тела, который опережает темп возрастания скорости потребления кислорода растущими рыбами.

На внутриклеточном уровне концентрация митохондрий в скелетных мышцах, составляющих основную массу тела у рыб (на примере радужной форели и данио), имеет наиболее высокие значения также на стадии перехода личинок от эндогенного к внешнему питанию (Озернюк, Леянова, 1985). Сходная зависимость была получена также для шпорцевой лягушки (Озернюк, Леянова, 1985). Таким образом, концентрация митохондрий в тканях служит одним из основных регуляторов интенсивности потребления кислорода в организме.

ОСНОВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ТЕМПЕРАТУРНЫХ АДАПТАЦИЙ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Температура среды, в которой развиваются пойкилотермные животные, часто меняется. Эти изменения могут быть регулярными или случайными, продолжительными или кратковременными, существенными или незначительными. Температурные изменения среды любого характера вызывают адаптивные ответы в организме пойкилотермных организмов прежде всего на метаболическом уровне. Для изучения этих вопросов особый интерес представляют ранние этапы онтогенеза, когда разные стадии развития тех или иных видов протекают при разных температурах среды.

В период раннего онтогенеза рыб, когда протекают процессы дифференцировки и морфогенеза различных тканей и органов, происходит становление адапционных механизмов, обеспечиваю-

щих взаимодействие развивающегося организма со средой. Наиболее детально эта проблема изучена на примере температурных адаптаций. Эволюционные (генотипические) и онтогенетические (фенотипические) адаптации обеспечивают реакции организма на долговременные и относительно кратковременные (например, сезонные) изменения температуры среды (Озернюк, 1992, 2000а, б, 2003, 2006).

Очевидно, что границы температур, в которых рыбы могут развиваться и проявлять биологическую активность, определяется эффективностью температурных адаптаций. Эти адаптации формируются на различных уровнях организации: генетическом, метаболическом, клеточном, тканевом, физиологическом, организменном (Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002; Озернюк, 2000а, б, 2003). В частности, при адаптациях к низким температурам происходят мутации, меняющие гибкость молекул белков, меняется состав мембранных липидов влияющий на их вязкость, синтезируются биологические антифризы, происходят изменения энергетического обмена. Все эти изменения носят обычно компенсаторный характер и направлены на снижение неблагоприятного действия пониженных температур на метаболизм пойкилотермных животных (таблица).

Очевидно, что перечисленные механизмы адаптаций обеспечивают выживание и нормальное развитие всех животных, сталкивающихся с изменением температурных условий. В частности, в процессе развития рыб в природных условиях организм сталкивается как с долговременными, так и с кратковременными изменениями температуры, а адапционные механизмы позволяют им выживать и размножаться в достаточно широком температурном диапазоне.

Нами был проведен анализ температурной зависимости различных показателей энергетического обмена (интенсивности потребления кислорода, содержания митохондрий, активности

некоторых ферментов) как интегральной характеристики метаболизма рыб, развивающихся в разных температурных условиях: карпа, вьюна, данио, золотой рыбки, белого амура, мозамбикской тиляпии, радужной форели, атлантического лосося, сибирской корюшки, байкальского омуля, сибирского осетра и белуги (Озернюк, 1985, 1993, 2000а, б, 2003, 2006).

ОПТИМАЛЬНЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ГОМЕОСТАЗ РАЗВИТИЯ

Для пойкилотермных организмов, температура тела которых меняется вслед за изменением температуры среды, существенное значение имеет вопрос о температурном оптимуме. Речь идет не только о методах измерения температурного оптимума, но и об изучении метаболических и физиологических процессов в области оптимальных, субоптимальных и неоптимальных температурных условий. Особый интерес эти вопросы приобретают для видов, развитие которых протекает в меняющихся температурных условиях.

Суммарное потребление кислорода — критерий оптимальных температур развития

Для определения оптимальных температур на разных стадиях развития рыб нами был разработан метод расчета суммарного потребления кислорода (Зотин, Озернюк, 1966; Озернюк, 1985; Алексеева, 1985; Алексеева, Озернюк, 1987). В основе данного метода лежит расчет скорости потребления кислорода за время, равное продолжительности той или иной стадии зародышевого развития (τ), которая зависит от температуры среды. Это может быть продолжительность одного деления дробления (τ_0), гаструляции, органогенеза или продолжительность всего периода эмбриогенеза. Данная величина получила название суммарного (за определенную стадию) потребления кислорода (O_2/τ). Поскольку продолжительность развития зависит от температурных условий, то температура, при которой отмечено минимальное суммарное потребление кислорода, рассматривается в качестве оптимальной. Зависимость суммарного потребления кислорода от температуры имеет параболический характер, а вершина параболы соответствует минимальному суммарному потреблению кислорода, т.е. оптимальной температуре с точки зрения эффективности энерготрат. При более низких и более высоких температурах энерготраты зародыша существенно возрастают. Положение минимума суммарного потребления кислорода совпадает с максимумом выживаемости зародышей и зоной нерестовых температур для того или иного вида рыб.

Зависимость суммарного потребления кислорода от температуры была продемонстрирована

для зародышей (на стадии делений дробления яиц) нескольких видов рыб, развивающихся в разных температурных условиях: белуги (*Huso huso*), радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*), кеты (*Oncorhynchus keta*), вьюна (*Misgurnus fossilis*) (Зотин, Озернюк, 1966; Озернюк, 1985; Алексеева, 1987; Алексеева, Озернюк, 1987; Зиничев, Зотин, 1988а, б). Минимум суммарного потребления кислорода для белуги, начало развития которой протекает при относительно низких температурах, расположен в районе 8–10°C, а у радужной форели и кеты — в области 4–6 и 7–9°C соответственно, тогда как у вьюна — в районе 14–16°C. Минимум суммарного потребления кислорода для зародышей разных видов рыб совпадают с оптимальными температурами, установленными другими методами.

Поскольку развитие многих видов рыб в природе протекает при меняющихся температурах среды, температурный оптимум должен меняться на разных стадиях их онтогенеза. Для изучения этой проблемы удобной моделью служат рыбы, эмбриональное развитие которых протекает длительное время. К этой категории относятся лососевые рыбы, эмбриогенез которых в природных условиях продолжается в течение нескольких месяцев при изменяющихся температурах. Например, начальные этапы эмбрионального развития радужной форели начинаются в природе при низких температурах, а заключительные — при более высоких. В начале эмбриогенеза (на стадии делений дробления) минимум суммарного потребления кислорода отмечен при 5.6°C, а на завершающей стадии (вылупление зародышей) данный показатель смещается в сторону более высоких температур (10.5°C). Направленность этого смещения коррелирует с соответствующим увеличением температуры, при которой происходит эмбриональное развитие радужной форели в природных условиях.

Сходная корреляция получена также для кеты, эмбриогенез которой, в отличие от радужной форели, протекает в природе при понижающихся температурах среды. Если в начале развития (стадия делений дробления) минимум суммарного потребления кислорода отмечен при 8.3°C, то перед вылуплением зародышей из оболочек он снижается до 5.3°C. Таким образом, данный критерий оптимальности, основанный на определении минимальных энерготрат при разных температурах развития зародышей, позволяет выявлять оптимальные условия, при которых метаболические процессы протекают при минимальных затратах энергии.

Следует отметить, что в зоне температурного оптимума большинство метаболических и физиологических процессов у пойкилотермных животных должны протекать наиболее эффективно.

Примером параметра, эффективность которого зависит от температуры среды, служит константа Михаэлиса (K_m), отражающая в конечном счете степень фермент-субстратного сродства. Показана взаимосвязь величины K_m для ряда ферментов и температуры обитания некоторых видов рыб и беспозвоночных: в зоне оптимальных температур величина K_m имеет минимальное значение (Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002).

Температурная зависимость кинетических свойств ферментов развивающихся рыб

В наших работах была изучена также температурная зависимость кинетических свойств ферментов на примере константы Михаэлиса (K_m) для лактатдегидрогеназы (ЛДГ) зародышей (стадия гастрюляции) рыб, развивающихся в природе в разных температурных условиях (Клячко, Озернюк, 1991, 1995; Озернюк, 1993, 2000; Klyachko, Ozernyuk, 1994, 1998). Было показано, что минимальная величина K_m для ЛДГ, соответствующая максимальному сродству фермента и субстрата (пирувата), для зародышей холодолюбивых рыб (атлантический лосось, радужная форель, байкальский омуль, сибирская ряпушка) находится в области низких температур (5–8°C), тогда как для зародышей теплолюбивых видов (каarp, золотая рыбка, данио) этот показатель расположен в зоне высоких температур (25–28°C), а для зародышей рыб, развивающиеся при умеренных температурах (белуга, сибирский осетр, вьюн), минимум K_m находится в районе средних температур (13–16°C).

Данные различия определяются генотипическими адаптациями ЛДГ, что отражается на особенностях первичной структуры этого фермента, адаптированной к температуре развития данных видов рыб. Это вывод подтверждается данными филогенетической реконструкции, выполненной совместно с Н.С. Мюге на основе анализа первичной структуры фермента ЛДГ- M_4 из скелетных мышц различных видов рыб, обитающих в разных температурных условиях. Показано, что при филогенетической реконструкции на основе сходства первичной структуры этот фермент у холодолюбивых и теплолюбивых рыб формирует отдельные кластеры.

Следует отметить, что положение температурного минимума K_m для этого фермента коррелирует с оптимальными температурами развития изученных видов рыб (Клячко, Озернюк, 1991, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1994; Озернюк, 2000), прежде всего, нерестовыми температурами. Данная корреляция свидетельствует о том, что температурная зависимость кинетических характеристик характеризует состояние оптимальности ферментативных реакций.

Было показано также, что положение температурного минимума K_m для ЛДГ, свидетельствующее об оптимальных температурных условиях, меняется в ходе зародышевого и личиночного развития рыб (Клячко, Озернюк, 1991, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1994). На примере радужной форели установлено, что на ранних стадиях развития (начало гастрюляции) минимум K_m находится при 5–7°C, тогда как на более поздних этапах эмбриогенеза, предшествующих вылуплению зародышей из оболочек, он сдвигается в сторону более высоких температур (9–11°C), а в скелетных мышцах личинок после перехода на внешнее питание это показатель еще больше смещается в сторону высоких температур (10–14°C). Следует отметить, что сдвиг температурного минимума K_m для ЛДГ в процессе раннего онтогенеза этого вида рыб совпадает с направлением сезонного изменения температуры, при которой протекает развитие радужной форели (Озернюк, Клячко, 1991).

При анализе механизмов, определяющих природу изменения кинетических свойств этого фермента в ходе развития было показано, что при выращивании данного вида рыб в лабораторных условиях при постоянной температуре (5°C) положение температурного минимума K_m для ЛДГ на ранних (начало гастрюляции) и на поздних (перед вылуплением зародышей) стадиях развития практически не менялось. Это означает, что процессы, обеспечивающие смещение температурного оптимума в период эмбриогенеза форели, имеют фенотипическую природу, принципиально отличаясь от межвидовых различий, формирующихся на генотипическом уровне (Клячко, Озернюк, 1991; Klyachko, Ozernyuk, 1994).

Изменение положения температурного оптимума в течение эмбрионального и личиночного развития рыб может быть связано со многими процессами, характер которых значительно меняется в ходе ранних этапов онтогенеза. Речь идет об изменении особенностей метаболических процессов во время развития, дифференцировке тканей и органов, приводящей к принципиальному усложнению строения развивающегося организма, изменении компартментализации внутриклеточных процессов, следствием которой может быть изменение характера распределения веществ, участвующих в регуляции различных биохимических и физиологических реакций и др. (Gilbert, 1997; Озернюк, 2000).

Относительно ЛДГ следует отметить, что в ходе дифференцировки различных тканей и органов происходит экспрессия специфических изоформ этого фермента: мышечной и сердечной, а также изоформы, синтезирующейся в сетчатке и гонадах. В частности, во время развития данио происходит замена сердечной изоформы ЛДГ- H_4 ,

синтезирующейся в неоплодотворенных яйцеклетках и зародышах на ранних этапах эмбриогенеза (стадия бластулы, на мышечную изоформу ЛДГ- M_4 (в качестве минорного компонента ЛДГ- H_3M_1), характерную для скелетных мышц половозрелых рыб, а мышцы личинок содержат смешанные формы ЛДГ, т.е. и H_4 и M_4 (Ozernyuk et al., 1996, Озернюк, 2000)). Было показано, что эти изоформы, будучи продуктами разных генов, отличаются по своим структурным (температура инактивации $T_{50}^{\circ C}$) и функциональным особенностям, в том числе и кинетическим свойствам (K_M для пирувата и энергия активации Аррениуса E_a).

Таким образом, метаболизм развивающихся зародышей разных видов рыб, отличающихся температурными условиями развития и обитания, адаптирован к данному фактору среды. Температурные адаптации метаболизма развивающихся зародышей носят комплексный характер, и включают как фенотипические, так и генотипические механизмы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.А. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. 1985. Т. 16. № 2. С. 177–180.
- Алексеева Т.А. Влияние температуры на потребление кислорода зародышами радужной форели // Онтогенез. 1987. Т. 18. С. 308–312.
- Алексеева Т.А., Озернюк Н.Д. Энергетический обмен и температурный оптимум развития вьюна // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. С. 525–531.
- Бызова Ю.Б. Дыхание почвенных беспозвоночных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 328 с.
- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956. 263 с.
- Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи совр. биол. 1966. Т. 61. Вып. 2. С. 274–293.
- Винберг Г.Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. № 1. С. 56–69.
- Винберг Г.Г., Хартова Л.Е. Интенсивность обмена у мальков карпа // Докл. АН СССР. 1953. Т. 89. № 6. С. 1119–1122.
- Владимирова И.Г., Злочевская М.Б., Озернюк Н.Д. Динамика интенсивности дыхания в раннем онтогенезе амфибий // Онтогенез. 2000. Т. 31. № 5. С. 350–354.
- Зиничев В.В., Зотин А.И. Зависимость суммарного потребления кислорода от температуры на разных стадиях развития тихоокеанской кеты // Онтогенез. 1988а. Т. 19. С. 217–220.
- Зиничев В.В., Зотин А.И. Избираемая температура и оптимум развития у предличинок и личинок кеты *Oncorhynchus keta* // Вопр. ихтиологии. 1988б. Т. 28. С. 164–166.
- Зотин А.И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. М.: Наука, 1988. 272 с.
- Зотин А.И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста, старения. М.: Наука, 1974. 183 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория развития, роста, старения организма. М.: Наука, 1993. 364 с.
- Зотин А.И., Озернюк Н.Д. Влияние температуры на дыхание и уровень АТФ в период дробления яиц вьюна // Докл. АН СССР. 1966. Т. 171. С. 1002–1004.
- Клячко О.С., Озернюк Н.Д. Температурные адаптации метаболизма: влияние температуры на кинетические свойства лактатдегидрогеназы (K_M) во время развития разных видов рыб // Докл. АН СССР. 1991. Т. 319. С. 1252–1255.
- Клячко О.С., Озернюк Н.Д. Биохимические механизмы адаптации зародышей разных видов рыб // ДАН. 1995. Т. 345. С. 427–430.
- Корниенко И.А. Возрастные изменения энергетического обмена и терморегуляции. М.: Наука, 1979. 160 с.
- Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 175 с.
- Озернюк Н.Д. Механизмы адаптаций. М.: Наука, 1992. 272 с.
- Озернюк Н.Д. Принципы минимизации метаболизма и оптимальные условия развития видов // Изв. РАН. Сер. Биол. 1993. № 1. С. 8–15.
- Озернюк Н.Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000. 264 с.
- Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во МГУ, 2000. 205 с.
- Озернюк Н.Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М.: Изд-во МГУ, 2003. 215 с.
- Озернюк Н.Д. Экологическая энергетика животных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 167 с.
- Озернюк Н.Д., Лелянова В.Г. Особенности энергетического обмена в раннем онтогенезе рыб и амфибий // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46. № 6. С. 778–785.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С., Алексеева Т.А. и др. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе некоторых беспозвоночных // Онтогенез. 2003. Т. 34. № 5. С. 377–381.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 567 с.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Devenport J., Lonning S. Oxygen uptake in developing eggs and larvae of the cod *Gadus morhua* L. // J. Fish. Biol., 1980. V. 64. P. 249–256.
- Gromadzka J. Respiratory metabolism of the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Ekol. Polska. 1968. V. A16. № 17. P. 375–383.
- Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation. Mechanism and process in physiological evolution. Oxford University Press, Oxford, 2002.
- Klyachko O.S., Ozernyuk N.D. The effect of temperature on the kinetic properties of lactate dehydrogenase from various fish species // Comp. Biochem. Physiol., 1994, Vol. 107B, P. 593–595.

Klyachko O.S., Ozernyuk N.D. Functional and structural properties of lactate dehydrogenase from embryos of different fishes // *Comp. Biochem. Physiol.* 1998. Vol. 119B, P. 77–80.

Ozernyuk N.D., Polosukhina E.S., Beniumov A.O., Klyachko O.S. Developmental expression of lactate dehydro-

genase isoforms in *Danio rerio*: functional and structural properties of H₄- and M₄-LDH. *Zebrafish // Development & Genetics.* Cold Spring Harbor Meeting, Cold Spring Harbor, New York. 1996. P. 67.

Zotin A.I. Thermodynamic aspects of developmental biology. Basel: S. Karger, 1972. 159 p.

Adaptive Specific Features of Energy Metabolism in Fish Ontogenesis

N. D. Ozernyuk

*Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia
e-mail: ozernyuk@mail.ru*

Abstract—A review of data on the pattern of change of the intensity of oxygen consumption during early ontogenesis of different fish species (rainbow trout, loach, zebrafish, carp, and grass carp) is provided. It has a similar pattern: this index increases in the period of embryonic and larval development and, after passing of larvae to an active feeding, it begins to gradually decline. This dynamics is determined by specific features of an increase in the rate of oxygen uptake and body weight in the course of early stages of fish ontogenesis. For determining optimal temperature conditions of development, a method of total (for a definite stage of development) oxygen uptake was suggested, which makes it possible to determine minimal energy expenditures necessary for the process of a particular stage of embryogenesis to take place. Analysis of temperature dependence of kinetic properties of enzymes with reference to the Michaelis constant (K_m) for lactate dehydrogenase demonstrated that minimal K_m , corresponding to maximal enzyme-substrate affinity, for embryos of different fish species differs in correspondence with differences in temperature conditions of development of these species in nature. For embryos of one species developing at changing temperature conditions (salmonids), this index changes in accordance with a temperature drift in nature.

Сдано в набор 12.01.2011 г.	Подписано к печати 08.04.2011 г.	Формат бумаги 60 × 88 ¹ / ₈
Цифровая печать	Усл. печ. л. 10.0	Усл. кр.-отт. 1.1 тыс.
	Тираж 102 экз.	Уч.-изд. л. 9.9
		Бум. л. 5.0
		Зак. 1297

Учредитель: Российская академия наук,
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Издатель: Российская академия наук. Издательство “Наука”, 117997 Москва, Профсоюзная ул., 90
Оригинал-макет подготовлен МАИК “Наука/Интерпериодика”
Отпечатано в ППП “Типография “Наука”, 121099 Москва, Шубинский пер., 6