

П. И. НОВИКОВ и Н. А. РУБАН

РАННИЕ СТАДИИ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СЕМГИ

В отношении семги (*Salmo salar* L.), несмотря на то, что последняя является объектом искусственного разведения, вопрос о наличии стадий в постэмбриональном развитии не был изучен. Данная работа посвящена установлению стадий для молоди этой ценной рыбы.

Для исследования была взята молодь, выращенная в 1950 г. в речных питомниках рыбоводного пункта Карелфинрыбвода на реке Кеми. В упомянутом году массовый выход личинок наблюдался 7—8 мая; они были размещены в речные питомники, установленные поблизости от порога Вочаж, в 26—27 км выше устья р. Кеми.

Молодь для исследования фиксировалась 3-процентным раствором формалина. Измерение и взвешивание рыбок произведено на фиксированном материале. Измерение производилось штангенциркулем от конца рыла до конца плавниковой каймы, а когда хвостовой плавник сформировался, от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника с точностью до одного мм.

При исследовании представилось возможным выделить четыре морфологические стадии. Последние определены на основании следующего количества личинок и мальков: первая стадия — 24, вторая — 20, третья — 49, четвертая — 40. Таким образом, для определения стадий использовано 133 рыбки.

При выполнении темы существенную помощь оказал рыбовод Карелфинрыбвода Б. Ф. Курнаев, который выполнял работы по выращиванию молоди в речных питомниках. Н. А. Рубан производила сбор молоди, ее микроскопическую обработку и зарисовку. Зарисовка производилась при помощи рисовального аппарата РА-1 под лупой (органы пищеварения) и фотоувеличителя (молодь) с последующим врисовыванием под лупой и микроскопом.

Выполненная работа представляет собой очередную тему общей программы по исследованию семги, которая проводится лабораторией Карело-Финского отделения ВНИОРХ под руководством П. И. Новикова, в некоторых пунктах в согласовании с Зоологическим сектором Карело-

Финского филиала АН СССР. Обработанный материал позволяет наметить четыре стадии постэмбрионального развития со следующей характеристикой.

Первая стадия: ранняя личинка

Продолжительность стадии: от выхода из икринки до появления лучей в хвостовом, спинном, грудном и анальном плавниках. Стадия имела длительность 5—6 дней.

Длина личинок первой стадии (в мм):

13,0—13,5	14,0—14,5	15,0—15,5	16,0—16,5	17,0—17,5	<i>n</i>
3	2	3	5	3	3
					1
					24

$M = 15,03$ мм; колебания 13,3—17,2.

Личинки имеют большой, золотистого цвета желточный мешочек овальной или яйцевидной формы. Внутри него, иногда у самого тела или немного отступя от него, помещается крупная жировая капля. Весь желточный мешок имеет сеть капилляров, кровь из которых поступает в крупную желточную вену, расположенную на вентральной стороне желточного мешка. Эта густая сеть капилляров желточного мешка является дополнительным органом дыхания рыбы. На жаберных дужках уже имеются жаберные лепестки в виде небольших выступов. В лупу хорошо видно движение крови в сосудах жаберного аппарата, тела и желточного мешка.



Рис. 1. Ранняя личинка семги (первая стадия).
Натуральная величина 15 мм.

Вдоль спины тянется общая плавниковая кайма. Она начинается с 3—4-го сомита, огибает тело рыбок и продолжается по брюшной стороне до желточного мешка. Плавниковая кайма имеет расширения в области спинного и жирового плавников, с дорзальной и вентральной стороны хвостового и в области анального плавников. У ануса заметно небольшое углубление, а от него до желточного мешка снова продолжается плавниковая кайма. Все плавники закладываются, но лучей в них еще нет. Спинной и анальный плавники в виде скопления мезенхимы с растущими в него мускульными почками. Грудные плавники в виде прозрачных округлых пластинок. Брюшные плавники в виде небольших плотных выступов ниже заднего края желточного мешка. Хвостовой плавник округлой формы. Уrostиль изогнут в дорзальном направлении; загибание его происходит еще в период эмбрионального развития. Среди скопления мезенхимы хвостового плавника уже заметны образующиеся *hypuralia*. В области жирового плавника скоплений клеточных элементов нет.

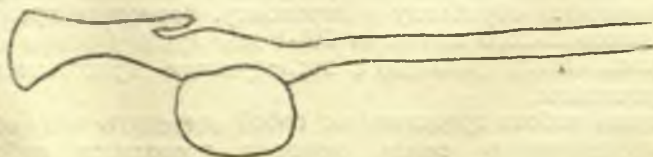


Рис. 2. Пищеварительный тракт у ранней и поздней личинки семги; округлое образование внизу — печень.

Тело личинок покрыто звездчатыми пигментными клетками, расположенными довольно редко. Сгущение их наблюдается на спине и голове (в затылочной области). Рот у личинок нижний. Передняя часть рыла притупленная. На голове имеется возвышенность в области среднего мозга. Пищеварительный тракт представляет собою прямую трубку без изгибов и петель (рис. 2). Границы между пищеводом и желудком, а также между последним и кишкой трудно различимы. Почти на границе пищевода и желудка с дорзальной стороны закладывается плавающий пузырь. На границе желудка и кишки с вентральной стороны располагается печень в виде округлого плотного образования.

Вторая стадия: поздняя личинка

Продолжительность стадии: от появления лучей в спинном, хвостовом, грудном и анальном плавниках до полного обособления спинного плавника и появления лучей в брюшных плавниках. Стадия имела длительность 15—16 дней.

Длина тела исследованных личинок второй стадии (в мм):

14,5—15,	0—15,	5—16,	0—16,	5—17,	0—17,	5—18,	0—18,
1	0	0	0	2	1	3	3
		5—19,	0—19,	5—20	n		
		3	3	4	20		

$M = 18,37$ мм; колебания 14,8—20,0.

Плавниковая кайма на спине, выше и ниже спинного плавника, стала уже, между жировым и хвостовым плавником, а также между последним и анальным плавником она осталась без изменения. Между анальным и брюшным плавниками образовался преанальный плавник. Спинной плавник стал выше, чем на предыдущей стадии; в нем уже заметны лучи. Последние имеются во всех остальных плавниках, кроме брюшных. В спинном плавнике средние лучи доходят только до половины высоты плавника, крайние же выступают немного. Можно различить неполное количество лучей в плавниках: в спинном 10—11, в анальном 8—9, в грудном 6—8. Хвостовой плавник имеет закругленную форму. Пигментация тела изменяется мало. Пигментные клетки заходят на хвостовой плавник, где располагаются по ходу лучей.



Рис. 3. Поздняя личинка семги (вторая стадия).
Натуральная величина 18 мм.

Органы пищеварения не изменили формы, но увеличились в размерах. Попрежнему пищевод, желудок и кишка без ясно выраженных границ — переходят друг в друга. Кишка прямая, без петель и изгибов. Рот нижний. Передняя часть рыла притупленная. На голове в области среднего мозга имеется возвышенность.

Для этой стадии характерно увеличение в длину желточного мешка и уменьшение его высоты. Если в первой стадии желточный мешок имеет округлую, яйцевидную форму, то во второй стадии он имеет форму более продолговатую.

Третья стадия: предмальковая

Продолжительность стадии: от времени обособления спинного плавника и появления лучей в брюшных плавниках до полного рассасывания желточного мешка и появления чешуи.

Стадия имела продолжительность 30—40 дней. Длина тела исследованных рыбок третьей стадии (в мм):

20,5—21,	0—21,	5—22,	0—22,	5—23,	0—23,	5—24,	0—24,	5—25,
1	4	4	3	6	8	6	4	6
		0—25,	5—26,	0—26,5	n			
		3	3	1	49			

$M = 23,6$ мм; колебания 21,0—26,4.

Так как формирование третьей стадии продолжительно, сравнительно с другими стадиями, рыбы в начале и в конце прохождения ее отличаются друг от друга и внешним видом и строением своих органов.

В начале третьей стадии желточный мешок сохраняется, но сильно изменяет свою форму: его каудальная часть, расположенная ниже прикрепления желточного мешка к телу, сильно уменьшается; у некоторых

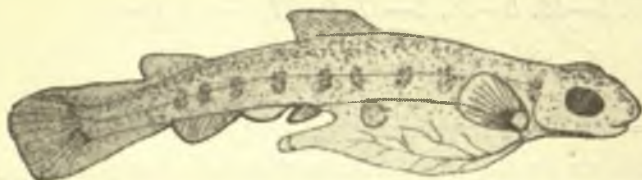


Рис. 4. Молодь семги третьей — предмальковой стадии (начало стадии). Натуральная величина 20 мм.

рыбок имеет вид тонкого придатка. Часть желточного мешка, соединенная с телом, также уменьшается. К концу стадии желточный мешок полностью рассасывается. На месте его просвечивают сквозь кожу остатки и жировая капля. Плавниковая кайма, заметная в начале стадии в области хвостового плавника, между брюшным и анальным плавниками (преанальный плавник), к концу стадии совершенно исчезает.

Хвостовой плавник, имеющий в начале прямую форму, приобретает выемку. Во всех плавниках имеются лучи. В начале число их неполно: в спинном 13, в анальном 10—11, в грудном 10—12, в брюшном до 6. В конце стадии во всех плавниках число лучей, как и у взрослой рыбы: в спинном 12—14, в анальном 9—11, в грудном 12—14, в брюшном 8—9.



Рис. 5. Молодь семги третьей — предмальковой стадии (в конце стадии). Натуральная величина 23 мм.

Пигментация тела и плавников, мало отличающаяся в начале от предыдущей стадии, к концу третьей стадии изменяется: тело у рыбок, а также спинной, хвостовой и анальный плавники приобретают розоватую окраску, что обусловлено нахождением в них мелких пигментных

клеток розовато-желтоватого цвета. Грудные и брюшные плавники пигментации не имеют.

Начинается пигментация жирового плавника. На теле появляются поперечные полосы, которые к концу стадии имеются уже у всех рыбок. Количество полос варьирует от 8 до 11. Иногда можно наблюдать слияние двух полос в одну широкую.

Поперечные полосы неравны между собой и неодинаковой формы: в хвостовой области они мельче, в средней и головной части тела крупнее, некоторые узкие, продолговатые, другие широкие почти округлой формы.

Кроме поперечных полос, на теле имеются полукруглые пятна, расположенные на спине (6 штук). Рот у рыбок нижний. Передняя часть рыла заострена. К концу третьей стадии возвышение на голове в затылочной области исчезает; контур головы очерчен плавной линией.

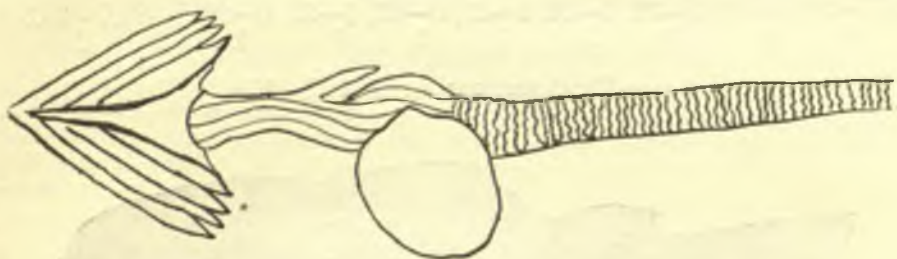


Рис. 6. Пищеварительный тракт у молоди семги в начале третьей — предмальковой стадии.

Пищеварительный тракт к концу третьей стадии изменяется: желудок, все еще имеющий вид мускулистой плотной трубки, начинает изгибаться. Примерно на уровне $\frac{2}{3}$ его длины нижний конец загибается кверху и на вентральную сторону. На границе желудка и кишечника появляются пилорические придатки, пока еще в виде небольших бугорков или небольших отростков. В связи с изгибанием желудка изменяется и форма кишки: краниальная часть ее изгибается, небольшой участок продолжает подниматься вверх, затем начинает опускаться параллельно желудку. В месте, где желудок образует изгиб, кишка снова немного изгибается и остается прямой до анального отверстия. Часть кишки, образующая изгиб, более широкая, чем остальная (рис. 7).

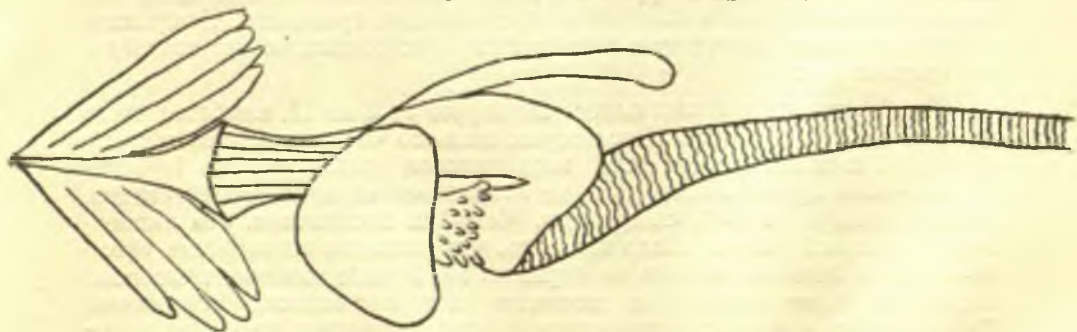


Рис. 7. Пищеварительный тракт у молоди семги в конце третьей — предмальковой стадии.

Плавательный пузырь вытянулся в длину, но сохранил вид трубки, оканчивающейся слепо. Пищевод имеет продольную складчатость, а кишечник поперечную. Жаберные тычинки все еще в виде небольших бугорков; число их не достигло постоянного количества, свойственного взрослой форме.

По внешнему виду молодь третьей стадии (предмальковой) похожа на молодь четвертой стадии, но отличается от последней отсутствием чешуи, характером пигментации и строением пищеварительного тракта.

Четвертая стадия: малек, ранний сеголеток

К этой стадии относятся рыбки в период появления чешуи.

Длина тела мальков семги ранних сеголетков четвертой стадии, в мм:

24,5—25,	0—25,	5—26,	0—26,	5—27,	0—27,	5—28,	0—28,	5—29,	0—29,5	<i>n</i>
1	4	5	5	5	7	7	2	2	2	40

$M = 26,98$ мм; колебания 24,9—29,4.



Рис. 8. Ранний сеголеток, малек семги (четвертая стадия).
Натуральная величина 27 мм.

Мальки приобретают сероватый тон. Интенсивность пигментации тела уменьшается по направлению от дорзальной стороны к вентральной. На дорзальной стороне, кроме возникших на предыдущей стадии полукруглых пятен, появились более мелкие, неправильной или овальной формы пятнышки, расположенные между полукруглыми крупными пятнами и поперечными полосками. У многих мальков наблюдается сгущение пигментных клеток вокруг поперечных полос, поэтому последние выглядят заключенными в светлый овал с темными границами. На брюшке и всех плавниках отсутствует пигментация, расположенная на вентральной стороне тела.

Количество поперечных полос варьирует от 8 до 15, наиболее часто встречается 10—12 полос. У некоторых мальков число поперечных полос на правой и левой стороне тела неодинаковое, различаясь на 1—3 полоски. Число лучей в плавниках не отличается от предыдущей стадии. Имеется чешуя с 1—3 склеритами. Чешуйки прозрачные, без пигментации, овальной формы. Надо полагать, что закладка их началась около 50-го дня с момента выхода из икринок. Жаберные тычинки приобрели вид зубчиков, но число их не достигло еще постоянного количества. Пилорические придатки вытянулись и стали заметны уже без лупы; число их увеличилось. Строение желудка и кишки не изменяется по

сравнению с предыдущей стадией, но эти органы увеличиваются в размерах (рис. 9).

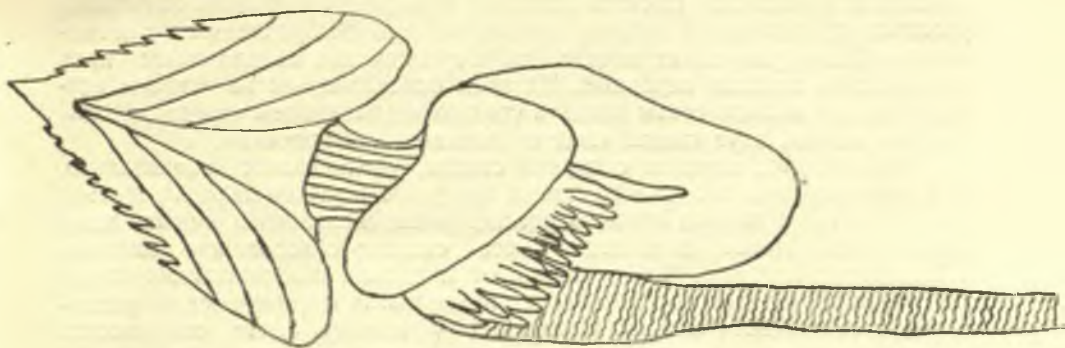


Рис. 9. Пищеварительный тракт у раннего сеголетка (четвертая стадия).

Желудок в ненаполненном состоянии имеет вид широкой мускулистой трубки, приобретающей при наполнении пищей вид овального мешочка. Характер складчатости пищевода и кишки остается без изменения.

Наблюдаются различия между прохождениями стадий сига и семги. Н. В. Европейцева [1], исследовавшая стадии развития сигов, предложила следующую классификацию. Первая стадия желточного мешочка длится 6—11 дней. Желточный мешочек у молоди семги продолжает оставаться более длительное время, чем у сигов и захватывает другие стадии. Вторая стадия у сигов начинается после резорбции желточного мешка и продолжается до начала загибания вверх уростилия; продолжительность стадии 4—7 дней. У семги загибание вверх уростилия происходит в эмбриональный период; тогда же начинается закладка плавников (в виде скопления мезенхимы). Сравнивая эмбриональное развитие рыб, Т. И. Привольнев [4] отмечает, что у рыб «форелевого типа» (куда относятся и семга) к моменту закрытия blastopora имеется хорошо развитый эмбрион, тогда как у рыб «сигового типа» формирование эмбриона начинается на стадии, когда обрастание достигло $\frac{3}{4}$ желтка. По Т. С. Рассу [5] в онтогенезе костистых рыб различимы (морфологически) четыре фазы (или этапа) развития: 1) икринки или яйца (ovum), 2) предличинки или личинки с желточным мешком (praelarva), 3) личинки (larva) и 4) малька или молоди (juvenis). В фазе предличинки, пишет Т. С. Расс, трудно выделить стадии. В фазе же личинки различимы две стадии: 1) неоформившейся личинки (larva I) с эмбриональными непарными плавниками, 2) оформившейся личинки (larva II), имеющей в непарных плавниках сформировавшиеся лучи. В фазе малька различимы две стадии: 1) переходная и 2) стадия сформировавшегося малька (сеголетки, годовики и т. д.). Если к этим стадиям подойти с точки зрения морфологической, даже первая стадия у семги не может называться предличиночной стадией, принимая во внимание, что молодь семги по выходе из икринки более развита, чем предличинки других

лососевых рыб, например сига. По выходе из икринки семожья молодь имеет закладку спинного, анального и хвостового плавников в виде скопления мезенхимы; имеется закладка брюшных плавников. Загибание уростиля происходит в эмбриональный период. Эмбриональная плавниковая складка уже имеет начало дифференцировки на плавники: края плавниковой складки неровные. На этом основании мы не считаем возможным для молодежи семги вводить стадию под названием «предличинка». Молодь первых двух стадий следует называть «личинками».

Вес личинок, начиная с первой стадии, увеличивается значительно, но с уменьшением желточного мешка вес увеличивается мало, а с третьей стадии, т. е. в период полного рассасывания желточного мешка, даже понижается. Новое повышение веса связано с переходом личинок к активному питанию. Рыбки начинают питаться, но интенсивность питания недостаточна для того, чтобы компенсировать потерю веса от рассасывания желточного мешка. Последний у молодежи семги сохраняется длительное время и все изменения в морфологическом строении, связанные с изменением стадий и формированием малька, проходят в значительной степени до резорбции желточного мешка. Длина головы увеличивается от первой к четвертой стадии, а величина глаза (диаметр глаза горизонтальный и вертикальный) наоборот, уменьшается. Весьма характерные изменения претерпевают плавники у молодежи на третьей и четвертой стадиях. Длина грудного, высота спинного и анального плавников у рыбков в четвертой стадии отличаются резким увеличением их длины и высоты сравнительно с этими же плавниками молодежи на третьей стадии. Несомненно, что более увеличенные плавники характеризуют сформировавшихся мальков четвертой стадии, как более подвижных, чем молодь предмальковой стадии, ведущая менее подвижный образ жизни. Мальки четвертой стадии, имея большие размеры плавников, могут в значительно большей степени сопротивляться течению воды, а следовательно в более широких пределах менять места обитания. Поэтому мальки этой стадии имеют большую ценность как посадочный материал, сравнительно с предыдущими стадиями.

На различных стадиях семожья молодь, начиная с момента выхода ее из икринок, находится в различных экологических условиях. Рассасывание желточного мешка длится около 30—40 дней, судя по наблюдениям за молодеью, выращиваемой в речных питомниках на реках Кемь и Выг (работы П. А. Докучаева, М. П. Виролайнена, В. Г. Мельянцева, П. И. Новикова). На основании работ Кемского и Выгского рыбоводных пунктов Карело-Финского отделения ВНИОРХ (1931—1933 и 1940 гг.), можно считать, что в реке Кемь массовый выход семожьей молодежи из икры (в естественных условиях) наблюдается не ранее, как в первой декаде мая с некоторыми колебаниями в зависимости от гидрометеорологических условий.

Известен очень растянутый во времени выход семожьей молодежи из икринок при искусственном разведении. На реках Кемь и Выг в 1932 г. единичные случаи выхода семожьей молодежи из икры наблюдались в середине марта. В апреле выход молодежи увеличился, а массовый на обеих реках начался 5 мая. Такое же явление на Кемь наблюдалось и в 1940 г.: первое появление молодежи было отмечено во второй половине апреля, массовый выход с 15 по 20 мая (П. А. Докучаев). Более поздний выход молодежи в 1940 г., надо полагать, объясняется тем, что зима 1939—1940 г. была очень холодная.

Для условий Кеми май является тем временем, когда у семожьей молоди происходит развитие самых ранних стадий. Сформировавшийся же малек появляется около середины или в конце июня. За время от момента выхода личинок из икры до стадии сформировавшегося малька происходят большие изменения температурных условий в реке.

В естественных условиях развитие семги ранних стадий происходит при более низких температурах, сравнительно со стадиями более поздними. Вышедшие из икринок личинки находятся в грунте. Ф. В. Крогиус [2] отмечает, что молодь красной (Опс. перка) выходит из грунта к моменту рассасывания желточного мешка, примерно через месяц после выхода из икринок. К числу экологических факторов мест обитания семожьей молоди, так же как и дальневосточных лососей, следует отнести фактор световой. Первые стадии постэмбрионального развития проходят в условиях полной темноты, в грунте. Но и по выходе из грунта семожья молодь придерживается затемненных участков, используя падающую тень от гальки и камней. Молодь семги ранних стадий развития ведет скрытый образ жизни и только в конце июня (для условий реки Кеми), имея размер около 30—35 мм, мальки ее могут быть обнаружены в естественных условиях. Следует иметь в виду, что кемская семга относится к крупной расе [3].

Основные выводы

1. Молоди семги на ранних этапах ее жизни свойственны следующие морфологические стадии: 1) ранняя личинка, 2) поздняя личинка, 3) предмальковая стадия, 4) ранний сеголеток (малек).

2. Так как формирование морфологических стадий во времени зависит от изменяющихся условий среды, показатель — число дней, считая от времени выхода молоди из икры, — не может характеризовать ее в морфологическом отношении, так как при разных условиях развития прохождение морфологических стадий протекает в разные сроки. На этом основании при биологических исследованиях (в естественных условиях), а также при выращивании молоди следует дополнительно отмечать для какой морфологической стадии устанавливается тот или иной факт или наблюдение. Следует отмечать, при выпуске выращенной молоди в водоем, на какой стадии производится это рыбоводное мероприятие.

3. В условиях реки Кеми развитие ранних стадий постэмбрионального развития семги падает, для основной массы молоди, на май, июнь, т. е. растягивается во времени. За такой продолжительный срок происходят значительные изменения температурных условий. Если первые стадии проходят при температурах близких к нулю или при нескольких градусах, формирование последней (четвертой) стадии наблюдается с того времени, когда температура воды поблизости от нерестилищ поднимается до 10 и более градусов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Европейцева Н. В. Морфологические черты постэмбрионального развития сига. Тр. лаборатории основ рыбоводства, II, 1949.
2. Крогиус Ф. В. Зависимость численности красной (Опс. перка) от условий размножения и биологии молоди, 1947.
3. Новиков П. И. Кемская семга. Рыбное хозяйство Карелии, в. III, 1936.
4. Привольнев Т. И. Периоды различной чувствительности в эмбриональном развитии сига и лосося и дыхание икры сига. Изв. ВНИОРХ, XXIV, 1941.
5. Расс Т. С. Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei). Зоолог. журн. XXV, в. 2, 1946.