



Аквакультура

О выживаемости эмбрионов и личинок муксуна в зависимости от времени осеменения икры после сбора

А.А. Лютиков

Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга), наб. Макарова, 26, Санкт-Петербург, 199053
E-mail: tokmo@mail.ru

Целью исследования является выяснение зависимости жизнеспособности потомства муксуна *Coregonus muksun* от времени осеменения икры после сбора.

В работе применялись классические рыбоводные **методы** – икру осеменяли сухим способом, инкубацию проводили в ситах и модифицированных аппаратах Вейса объёмом 1 л, молодь выращивали в 60-литровых бассейнах с плотностью посадки 150 экз./бассейн, личинок кормили искусственными кормами и науплиями артемии.

Исследование жизнеспособности икры муксуна (и полученных от неё личинок), осеменённой в разное время после сбора – от 0 до 220 мин, в рыбоводной практике проводятся впервые, что определяет их **новизну**.

В результате исследований установлена практически линейная зависимость выживаемости муксуна в период эмбрионального и личиночного развития от времени осеменения овулированной икры с высокой степенью достоверности аппроксимации (R^2) для эмбрионов 0,906, личинок – 0,846. Наиболее высокими показателями выживаемости характеризовались зародыши и личинки в вариантах опыта, в которых икру осеменяли в первый час после сбора. Доля выжившей в конце инкубации икры и личинок после 38 сут выращивания составила 57,5–58,9% и 78–84%, соответственно. Выживаемость эмбрионов и личинок в вариантах опытов, в которых осеменение икры проводили на 80–100 мин от момента сбора, находилась в диапазоне 40,1–42,2% и 49,4–50,1%, соответственно; на 120–160 мин – 9,4–15,3% и 45,3–47,6%; на 180–220 мин – не превышала 5,0% у икры и 45,6% у личинок.

Практическая значимость работы заключается в определении оптимального периода между сбором и осеменением икры с наименьшим риском для жизнеспособности потомства, что имеет большое значение в работах по искусственному воспроизводству и культивированию ценных видов рыб.

Ключевые слова: муксун *Coregonus muksun*, икра, эмбрионы, личинки, осеменение, инкубация, выращивание, выживаемость.

About the survival of muksun embryos and larvae of the depending on the time of insemination of the eggs after collection

Anatoliy A. Lyutikov

St. Petersburg branch of «VNIRO» («L.S. Berg «GosNIORKh»), 26, Makarov emb., St. Petersburg, Russia, 199053

The goal of the research was to study the viability of the offspring of the *Coregonus muksun* obtained from eggs inseminated at different time (–from 0 to 220 min) after collection.

Classical fish breeding **methods** were used in the work: eggs was inseminated by dry method, incubation was carried out in sieves and modified Weiss devices with a volume of 1 l, juveniles were grown in 60-liter pools with a stocking density of 150 ind./pool, artificial diet and artemia nauplii served as food.

Such studies in fish breeding practice are carried out for the first time, which determines **their novelty**.

As a **result** of the research, an almost linear dependence of the survival rate of the offspring of muksun on the time of insemination of ovulated eggs was established with a very high degree of approximation reliability (R^2) for embryos 0,906, larvae – 0,846. The best survival rate of embryos and larvae was obtained in experimental variants in which eggs were inseminated in the first hour after collection. The proportion of live eggs at the end of incubation and larvae after 38 days of rearing was 57,5–58,9% and 78–84%, respectively. The survival rate of embryos and larvae in the experimental variants in which eggs were inseminated 80–100 minutes from the moment of collection were in the range of 40,1–42,2% and 49,4–50,1%, respectively; for 120–160 minutes – 9,4–15,3% and 45,3–47,6%; for 180–220 min – the survival rate of caviar did not exceed 5,0%, larvae – 45,6%.

The practical significance of the work lies in determining the optimal period between the collection and insemination of eggs with the least risk to the viability of the offspring, which is of great importance in works on the artificial reproduction and cultivation of valuable fish species.

Keywords: muksun *Coregonus muksun*, eggs, embryos, larvae, insemination, incubation, rearing, survival.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема воспроизводства многих ценных видов рыб в настоящее время практически неразрешима без привлечения технологий искусственного рыборазведения. Между тем известно, что содержание половозрелых рыб в условиях аквакультуры может быть связано со снижением качества производимой ими икры и молоди. Причиной этому может выступать качество воды и кормов, режимы кормления, рыбоводные манипуляции, в том числе, стимулирующие созревание и овуляцию ооцитов как напрямую — с помощью гормональных инъекций, так и опосредованно — путём изменения факторов среды [Гинзбург, 1968; Schreck et al., 2001; Thorsen et al., 2003; Pavlov et al., 2004; Gagliano, McCormick, 2007; Бадрызлова, 2017].

Качественную характеристику икры можно определить как способность овулировавших ооцитов к оплодотворению и последующему развитию жизнеспособной молоди [Kjørsvik et al., 1990; Bonnet et al., 2007]. Можно предположить, что раннее осеменение овулированной икры будет способствовать повышению выживаемости потомства, и, тем не менее, в промышленном рыбоводстве практикуется осеменение партий икры, собранных от нескольких (десятков) производителей. Таким образом, икра, собранная в начале рыбоводного цикла, может длительное время до осеменения находиться вне полости самки, что, теоретически, способствует снижению её качественных характеристик. Учитывая тот факт, что икра низкого качества снижает эффективность рыбоводного мероприятия, определение оптимального периода между сбором и осеменением икры с наименьшим риском для жизнеспособности потомства имеет большое практическое значение.

В литературных источниках есть сведения о задержке овулировавших ооцитов в полости тела рыб [Коровина, 1986; Bromage et al., 1994; Rizzo et al., 2003; Pavlov et al., 2004], выдерживании икры в овариальной жидкости или физиологическом растворе [Гинзбург, 1968; Кугаевская, 1985; Stoss, 1983; Rizzo et al., 2003; Pavlov et al., 2004] и хранении овулированной икры без жидкости [Королев и др., 2018] перед осеменением, которые неизменно приводили к снижению способности икры к оплодотворению и нормальному развитию. Однако в перечисленных выше работах нет данных о выживаемости икры в ходе инкубации и личинок, полученных от подопытной икры.

Целью настоящего исследования было изучить жизнеспособность сиговых рыб на этапе эмбрионального и личиночного развития, икра которых была осеменена в разное время после сбора.

В качестве объекта исследования был выбран муксун *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) — ценный промысловый вид семейства сиговых Coregonidae, населяющий все крупные реки Сибири от Кары до Колымы, чьи природные популяции в настоящее время находятся в депрессивном состоянии и не могут быть восполнены только за счёт естественного воспроизводства.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на базе рыбоводного хозяйства ООО «Форват» (оз. Суходольское, Ленинградская обл.), в садках которого содержится маточное стадо муксуна, сформированное по технологии ГосНИОРХ [Костюничев, 2011].

Половые продукты от пяти самок в возрасте 5+–6+ лет и десяти самцов в возрасте 4+–5+ лет были получены 15 декабря 2019 г. Продолжительность сбора всей подопытной икры составила 4 мин, спермы 2 мин. Икру, объёмом 1670 мл, после отцеживания содержали в эмалированной посуде, в которой поддерживался естественный температурный режим. Сперму, объёмом 14 мл, собирали в закрывающуюся пластиковую пробирку и хранили в аналогичных с икрой температурных условиях. Активность спермиев, которую определяли сразу после осеменения каждой подопытной партии икры, была стабильна — время поступательного движения сперматозоидов составляла в среднем $96,4 \pm 5,2$ с, концентрация спермиев в эякуляте $4,1 \pm 0,19$ млн/мм³.

Икру осеменяли сухим способом в период с 0 по 220 мин от момента сбора всего объёма икры с интервалом в 20 мин. Контрольной считали партию икры, осеменённую сразу после сбора половых продуктов от всех подопытных рыб. От момента сбора икры от первой самки до осеменения икры в контроле прошло немногим более 3 мин, от последней — менее минуты.

Для каждого варианта опыта икру отбирали мерным стаканом с риской 140 мл, что эквивалентно 3,6 тыс. икринок, сперму — пипеткой объёмом 1 мл. Температура воздуха за время проведения рыбоводных манипуляций находилась в пределах 1,8–2,0 °С, воды — 0,8 °С.

Каждую подопытную порцию икры инкубировали в отдельных ситах в бассейне с проточной водой при естественном температурном режиме. Процент неоплодотворённых икринок после осеменения не учитывали. Погибшую икру, идентифицированную по белёсому оттенку, появляющемуся при коагуляции белков мёртвого эмбриона, отбирали и учитывали. Выживаемость в каждом варианте опыта определяли

в трёх повторностях под биноклем МБС-10 в пробе, состоящей из не менее 200 икринок. На 42-е сут с начала инкубации (25 января 2020 г.) икру из сит перемещали в модифицированные аппараты Вейса объёмом 1 л. После вылупления (29 апреля 2020 г.) личинок для выращивания рассаживали в экспериментальные 60-литровые бассейны по 150 экз. в каждый, нумерацию опытов при рассадке сохраняли. Личинок кормили специализированным искусственным сеговым кормом [Остроумова и др., 2018] и живыми науплиями артемии. В первую декаду кормление осуществляли с избытком, далее проводили расчёт суточных норм корма в соответствии с рекомендациями ГосНИОРХ [Сборник методических ..., 2012].

Для контроля за ростом и для корректировки суточных норм кормления еженедельно проводили взвешивания небольших выборок молоди – по 15 экз. В конце опытов определяли массу всей рыбы и отбирали пробы личинок для морфометрического анализа – не менее 30 экз. Среднесуточный прирост (ССП) рассчитывали по уравнению Г.Г. Винберга [1956]:

$$\text{ССП} = (\ln W_2 - \ln W_1) / t \times 100, \quad [1]$$

где W_1 – начальная масса; W_2 – конечная масса; t – временной период.

Среднюю индивидуальную массу рыб во время контрольных обловов определяли на живой молоди,

которую предварительно усыпляли гвоздичным маслом из расчёта 0,02 мл/л, в конце опыта для умерщвления личинок дозу анестетика увеличивали до летальной – 2 мл/л. Расчёт норм гвоздичного масла при работе с молодью рассчитывали в соответствии с «Руководством по применению ...» [Микодина и др., 2011].

Температурные условия в период проведения исследований в целом были благоприятными для инкубации икры и выращивания молоди сеговых рыб. К началу января температура воды снизилась до 0,2 °С и сохраняла это значение до начала апреля, с последующим повышением до 7,0 °С к концу месяца. В процессе выращивания личинок наблюдался плавный прогрев воды от 7,4 °С с начала мая до 15,0 °С к моменту завершения опытов – 8 июня.

Статистическую обработку материала проводили с использованием прикладной программы Stadia (версия 8.0). В качестве статистического критерия при сравнении двух выборок применяли критерий Пирсона (хи-квадрат). Различия считались значимыми при уровне $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Икра. По итогам инкубации лучшей выживаемостью характеризовалась икра муксуна, осеменённая в первый час после сбора (контроль и варианты опы-

Таблица 1. Выживаемость икры муксуна на различных этапах эмбрионального развития, осеменённой в разные сроки после сбора, в контроле (К) и опытных вариантах (№№ 1–11)

Table 1. Survival of mucksun eggs at different stages of embryonic development, inseminated at different times after collection

№	Время осеменения икры после сбора, мин	Возраст эмбриона, сут и этап эмбрионального развития				
		15 сут, Гастрюляция	23 сут, Зародышевая полоска	29 сут	38 сут	150 сут, Вылупление
		Органогенез				
Выживаемость, % от начального значения						
Смертность за период, %						
К	0	87,6±1,4 ^a	76,8±0,5 ^a	67,6±0,5 ^a	62,6±0,4 ^a	58,4±0,1 ^a
		12,4	10,8	9,2	5,0	4,2
1	20	86,5±1,2 ^a	77,2±0,6 ^a	66,6±0,5 ^a	61,2±0,4 ^a	58,6±0,1 ^a
		13,5	9,3	10,6	5,4	2,6
2	40	85,6±1,1 ^a	76,9±0,5 ^a	62,3±0,4 ^a	59,4±0,3 ^a	57,5±0,1 ^a
		14,4	8,7	14,6	5,0	1,9
3	60	88,8±1,3 ^a	77,4±0,5 ^a	66,2±0,5 ^a	62,7±0,4 ^a	58,9±0,1 ^a
		11,2	11,4	11,2	3,5	3,8
4	80	86,2±1,2 ^a	72,6±0,4 ^b	56,9±0,3 ^b	45,2±0,4 ^b	40,1±0,1 ^b
		13,8	13,6	15,7	11,7	5,1
5	100	86,7±1,1 ^a	68,9±0,6 ^b	54,7±0,5 ^b	45,1±0,5 ^b	42,2±0,1 ^b
		13,3	17,8	14,2	9,6	2,9
6	120	88,2±1,3 ^a	64,4±0,4 ^c	44,6±0,7 ^c	18,1±0,9 ^c	15,3±0,2 ^c
		11,8	23,8	19,8	26,5	2,8

№	Время осеменения икры после сбора, мин	Возраст эмбриона, сут и этап эмбрионального развития					
		15 сут, Гастрюляция	23 сут, Зародышевая полоска	29 сут		38 сут	150 сут, Вылупление
		Органогенез					
Выживаемость, % от начального значения Смертность за период, %							
7	140	82,7±1,1 ^b	56,3±0,6 ^d	33,1±0,9 ^d	12,4±0,8 ^d	9,4±0,2 ^d	
		17,3	26,4	23,2	20,7	3,0	
8	160	86,4±1,4 ^a	61,7±0,5 ^c	39,8±0,9 ^c	11,3±0,7 ^d	10,1±0,3 ^d	
		13,6	24,7	21,9	28,5	1,2	
9	180	79,2±1,7 ^{b, c}	47,5±0,4 ^e	27,8±1,1 ^e	7,3±0,7 ^e	4,9±0,2 ^e	
		20,8	31,7	19,7	20,5	2,4	
10	200	77,6±1,6 ^c	45,7±0,4 ^e	26,5±1,0 ^e	5,9±0,4 ^e	4,2±0,1 ^f	
		22,4	31,9	19,2	20,6	1,7	
11	220	75,5±1,4 ^c	43,3±0,3 ^e	24,6±1,3 ^e	1,0 *	<1,0 *	
		24,5	32,2	18,7	23,6	-	

Примечание: Средние значения признаков приведены со стандартными ошибками; если два любых средних значения в одном столбце обозначены разными буквенными индексами, то они достоверно ($p \leq 0,05$) различаются; если они обозначены одним буквенным индексом, то различий нет; * – средние значения не приводятся из-за малого количества оставшейся в инкубаторе икры.

та №№ 1–3) – 57,5–58,9% (табл. 1). Выживаемость икры, осеменённой в более поздние сроки, снижалась по мере увеличения срока хранения половых продуктов после отбора. Так, у икры, осеменённой на 80–100 мин (варианты опыта №№ 4–5), выживаемость составила 40,1–42,2%, на 120–160 мин (варианты опыта №№ 6–8) – 9,4–15,3. Самые низкие результаты инкубации (не более 5,0%) отмечены в вариантах №№ 9–11, в которых икру осеменяли через 180 мин после сбора и более.

Икра, осеменённая в первый час после отбора, характеризовалась низкой смертностью на протяжении всего периода наблюдений. В этих вариантах опыта отмечена тенденция к снижению смертности эмбрионов от этапа гастрюляции (возраст 15 сут, рис. 1.1) – 12,4–14,4%, к поздним стадиям органогенеза – 3,5–5,4% (возраст 38 сут, рис. 1.4) (табл. 1). У икры, осеменённой с 80 по 160 мин, напротив, наблюдалась повышенная гибель эмбрионов начиная от этапа гастрюляции – 11,8–17,3% до формирования органов у зародыша – 9,6–28,5%.

Наибольшая смертность в различные периоды эмбрионального развития муксуна отмечена у икры, осеменённой со 180 по 220 мин – на этапе гастрюляции доля погибших икринок в вариантах №№ 9–11 составляла 20,8–24,5% против 11,8–17,4% у икры в вариантах №№ 1–8. На последующих этапах эмбриогенеза икра, осеменённая через 180 мин и более, характеризовалась наименьшей жизнестойкостью. В процессе формирования зародышевой полоски (возраст 23 сут, рис 1.2) доля погибшей икры

составляла 31,7–32,2%, в то время как смертность остальной экспериментальной икры на данном этапе не превышала 26,4% при среднем значении 15,2%.

Начиная с этапа формирования у зародыша глазных бокалов (возраст 29 сут, рис. 1.3), смертность осеменённой после 180 мин икры была сопоставима с таковым показателем у икры, осеменённой с 120 по 160 мин, и в среднем равнялась 19,2 и 21,6%, соответственно. К этапу закладки сердечной трубки (возраст 38 сут, рис 1.4) доля погибшей икры в обсуждаемых вариантах опыта составила в среднем 21,6 и 25,2%, соответственно.

Обсуждая результаты выживаемости икры муксуна на 15 сутки развития, необходимо отметить, что с увеличением периода между сбором и осеменением икры повышается доля неоплодотворённых икринок, которые в нашем опыте не учитывались. По сведениям Л.В. Кугаевской [1985] при осеменении икры муксуна в интервале от 3 до 30 мин после отцеживания доля неоплодотворённой икры не превышает 4% и повышается до 14–16% при осеменении икры через 90–105 мин. Стоит полагать, что в наших исследованиях повышение смертности икры, осеменённой в относительно поздние сроки, может быть связано с присутствием в «погибшей» икре неоплодотворённых яиц. Известно, что партеногенетическое дробление неоплодотворённой икры у муксуна, которое внешне похоже на развитие оплодотворённых яиц, соответствует по продолжительности временному интервалу с момента активации до завершения органогенеза у нор-

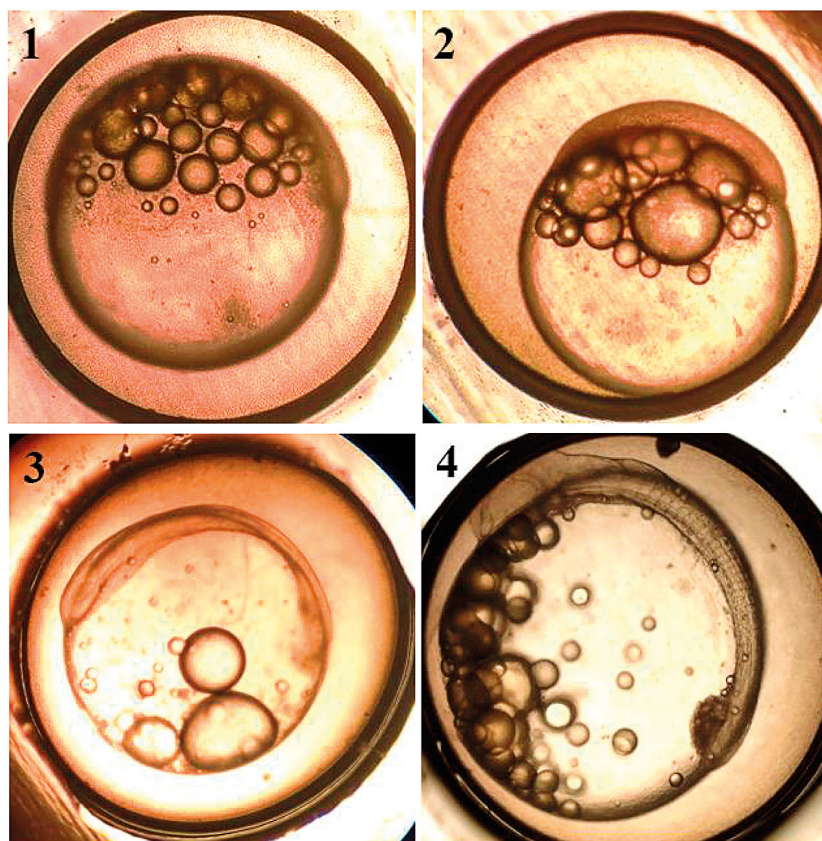


Рис. 1. Этапы эмбрионального развития икры муксуна во время контрольных определений выживаемости зародышей: 1. Возраст 15 сут – обрастание бластодермой около 40% желтка (гастрюляция); 2. 23 сут – формирование зародышевой полоски; 3. 29 сут – формирование глазных пузырей, закладка слуховых плакод (органогенез), сегментация туловища 6–10 пар сомитов; 4. 38 сут – закладка сердечной трубки, образование «хвостовой почки» 22–28 пар сомитов

Fig. 1. Stages of embryonic development of muksun eggs during control determinations of embryonic survival: 1. Age 15 days – fouling with blastoderm about 40% of the yolk (gastrulation); 2. 23 days – formation of the germinal streak; 3. 29 days – formation of eye vesicles, laying of auditory placodes (organogenesis), segmentation of the trunk of 6–10 pairs of somites; 4. 38 days – the laying of the heart tube, the formation of a “tail bud” 22–28 somite pairs

мально развивающихся икринок [Смешливая, Семенченко, 2015], что затрудняет её идентификацию.

Наибольшая смертность икры муксуна в эксперименте соответствовала периоду от начала органогенеза до начала кровообращения и также находилась в зависимости от времени осеменения икры после сбора. Доля погибшей в указанный период икры, осеменённой с 0 по 60 мин после отцеживания, составила 59–65%, от общего количества погибших за инкубацию икринок, с 80 по 100 мин – 66–71%, с 120 по 160 мин – 77–83% и с 180 по 220 мин – 73–75%, соответственно. Снижение доли погибшей икры, осеменённой через 180 мин и более, в сравнении с таковым показателем, полученным для икры, осеменённой с 120 по 160 мин, можно объяснить высокой смертностью икринок на этапе гастрюляции, достигавшей 25%.

В целом, динамика гибели икры муксуна в период эмбрионального развития согласуется с литературными и полученными нами ранее данными для

икры других видов сиговых, пик смертности которой также приходился на этапы формирования зародыша и органогенеза (первые 40 сут развития) и находился в пределах 70% от всей погибшей за инкубацию икры – нельмы *Stenodus leucichthys nelma* [Лютиков, 2016], сига *C. lavaretus* [Шибяев, 2016], байкальского омуля *C. migratorius* [Черняев, 2017].

Исследование влияния сроков осеменения икры после сбора на выживаемость эмбрионов муксуна в конце инкубации выявило практически линейную зависимость исследуемых параметров с высокой степенью достоверности аппроксимации – $R^2 = 0,906$ (рис. 2).

Личинки. Результаты подращивания личинок в бассейнах показали, что контрольная и подопытная молодь по длине, массе, среднесуточному приросту биомассы и коэффициенту упитанности достоверно не различалась (табл. 2 и 3). Тенденция к более быстрому набору массы личинками из

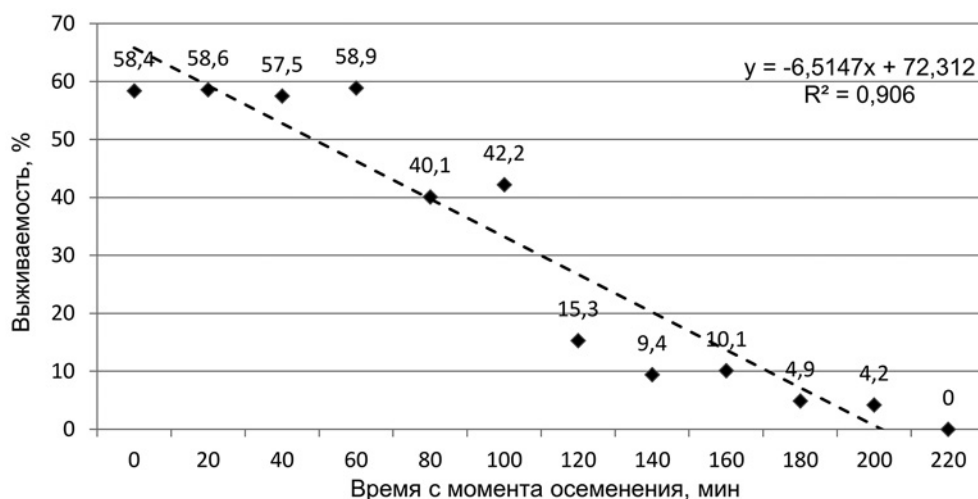


Рис. 2. Зависимость выживаемости икры муксуна (на завершающем этапе эмбриогенеза) от времени её осеменения после сбора

Fig. 2. Graph of the dependence of the survival of muksun eggs (at the final stage of embryogenesis) on the time of egg insemination after collection

Таблица 2. Морфологические показатели личинок муксуна после 38 сут выращивания в контроле (К) и опытных вариантах (№№ 1–11). Начальная масса личинок 6,7 мг

Table 2. Morphophysiological and fish breeding parameters of muksun larvae after 38 days of rearing. The initial mass of larvae is 6,7 mg

№	Время осеменения икры после сбора, мин	<i>l</i> , мм	<i>C_v</i>	<i>m</i> , мг	<i>C_v</i>	<i>K_{уп}</i>	<i>C_v</i>
К	0	22,1±0,39	9,8	128,7±6,64	22,6	1,19±0,02	8,8
1	20	22,3±0,40	10,4	132,4±6,42	25,9	1,19±0,02	9,2
2	40	22,2±0,40	10,2	130,2±6,60	23,6	1,19±0,02	8,6
3	60	22,1±0,41	9,9	126,5±5,46	22,9	1,17±0,02	8,7
4	80	22,2±0,39	10,5	129,9±5,83	25,4	1,19±0,02	9,0
5	100	22,2±0,37	10,3	131,8±6,15	29,7	1,20±0,02	9,4
6	120	22,5±0,44	10,5	134,0±7,04	32,2	1,18±0,02	9,2
7	140	22,2±0,39	10,6	129,6±6,42	30,1	1,18±0,02	9,6
8	160	22,1±0,41	10,9	129,4±6,83	34,6	1,20±0,02	9,8
9	180	22,4±0,42	10,6	134,0±6,14	36,2	1,19±0,02	9,6
10	200	22,6±0,44	10,7	135,1±5,61	35,4	1,17±0,02	10,1

Примечания: *l* – длина личинки без хвостового плавника; среднее *C_v* – коэффициент вариации; *m* – масса личинки; *K_{уп}* – коэффициент упитанности по Фультону; значения *l*, *m* и *K_{уп}* приведены со стандартными ошибками

вариантов опыта №№ 9–10 может быть связана с их повышенной смертностью (до 34% – наивысший показатель в эксперименте), которая привела к снижению плотности посадки рыб в бассейнах и, как следствие, обеспечению более благоприятных условия для роста молоди. С другой стороны, высокая вариабельность средней индивидуальной массы личинок (35,4–36,2%) в обсуждаемых вариантах эксперимента позволяет рассматривать снижение плотности посадки как отрицательный фактор, при котором молодь в бассейнах испытывает сложности

с поиском корма. Данное обстоятельство могло стать причиной появления более крупных питающихся особей и отстающих, имеющих трудности с нахождением искусственных гранул.

Некоторые авторы также считают, что высокая вариабельность размеров личинок при искусственном разведении свидетельствует об ухудшении жизнестойкости выращиваемой молоди, т. е. о снижении качества потомства [Залепухин, Пономарева, 2010], что соответствует результатам наших исследований, в которых вариабельность массы тела личинок имеет

Таблица 3. Рыбоводные показатели личинок муксуна после 38 сут выращивания

Table 3. Fish breeding parameters of muktun larvae after 38 days of rearing

№	мин	Среднесуточный прирост, %	Ихтиомасса, г	Выживаемость, %
К	0	8,0	50,2	78
1	20	8,1	53,6	81
2	40	8,0	54,7	84
3	60	7,9	50,0	79
4	80	8,0	49,4	76
5	100	8,0	50,1	76
6	120	8,1	47,6	71
7	140	8,0	45,4	70
8	160	8,0	45,3	70
9	180	8,1	45,6	68
10	200	8,1	44,6	66

обратную корреляционную зависимость с выживаемостью молоди ($R = -0,90$).

Наибольшей выживаемостью характеризовались личинки, полученные от икры, осеменённой с 0 по 60 мин после сбора, – 78–84% (табл. 3, рис. 3). С увеличением времени от момента отцеживания икры до её осеменения выживаемость вылупившейся из этой икры молоди снижалась. Так, доля выживших личинок, полученных от осеменённой на 80–100 мин икры, составляла 76%; на 120–160 мин – 70–71%; на 180–200–66–68%.

Повышенная смертность, доходящая до 60–65% от общего количества погибших личинок, наблюдалась на 17–22 сут выращивания, что соответствует периоду, на котором личинки муксуна завершают потребление материала желточного мешка и переходят на питание только внешней пищей [Смольянов, 1966].

Как правило, после резорбции желточного мешка личинки гибнут не столько от голодания, сколько от адаптации к новому типу корма – искусственному, который может не соответствовать их потребностям. Другой причиной повышенной смертности сиговых в указанный период выступает наличие морфофизиологических дефектов (уродств) у молоди [Широбоков, 1988]. Однако визуальный осмотр погибших личинок в наших опытах не выявил у них признаков отклонения в развитии, что говорит о физиологической полноценности выращиваемых рыб, в т. ч. полученных от икры, осеменённой в поздние сроки.

Высокие показатели выживаемости и средней индивидуальной массы молоди в бассейнах №№ 1–3 и контроле позволили получить наибольшую ихтиомассу в эксперименте, равную 50,0–54,7 г. Наименьшей ихтиомассой характеризовались личинки из

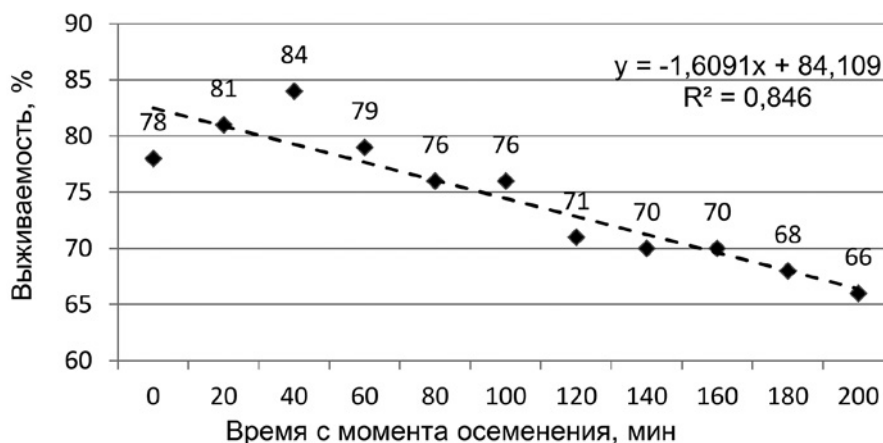


Рис. 3. Выживаемость личинок муксуна, полученных из икры, осеменённой в разное время после сбора

Fig. 3. Survival of muktun larvae obtained from eggs inseminated at different times after collection

бассейнов №№ 6–10–44,6–47,6 г, у личинок из бассейнов №№ 4–5 обсуждаемый показатель имел промежуточные значения в эксперименте – 49,4–50,1 г.

Анализ жизнеспособности личинок муксуна также показал наличие обратной зависимости выживаемости молоди от времени осеменения икры, от которой эта молодь получена, при высокой степени достоверности – $R^2 = 0,846$ (рис. 3).

В целом, результаты настоящей работы согласуются с материалами, полученными нами ранее на икре пеляди [Королев и др., 2018], осеменение которой через 60 мин после сбора приводило к повышению смертности эмбрионов в 1,5–2,0 раза по сравнению с икрой, осеменённой в течение первого часа. Снижение оплодотворяющей способности и жизнестойкости икры в первый час после овуляции наблюдается у карпа *Cyprinus carpio* [Коровина, 1986], белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* [Макеева и др., 1987], полосатого окуня *Morone saxatilis* [Stevens, 1966], *Prochilodus marginatus* [Rizzo et al., 2003]. Однако в исследованиях с перечисленными видами рыб овулировавшая икра находилась в полости яичника, а снижение её качества, по мнению некоторых авторов, было связано с асфиксией, вызванной отсутствием связи икры с кровеносными сосудами [Коровина, 1986; Макеева и др., 1987]. Можно полагать, что и в нашем случае основным фактором, влияющим на ухудшение качественных характеристик яиц муксуна, хранящихся до осеменения вне полости тела самок, является прекращение участия организма рыбы в гомеостазе икры.

В заключении считаем необходимым отметить отсутствие в литературе информации о подобных исследованиях, касающихся выживаемости, роста и физиологического состояния потомства, полученного от икры, осеменённой в разное время после сбора, что усложняет анализ и интерпретацию результатов настоящей работы. Тем не менее, полученные нами данные позволяют достоверно установить, что смертность икры муксуна, динамика элиминации зародышей в процессе развития, а также смертность личинок напрямую связаны со временем выдерживания собранной (отцеженной) икры до осеменения.

ВЫВОДЫ

1. Повышение временного интервала от момента сбора икры до её осеменения с 0–60 по 180–200 мин снижает выживаемость зародышей от 57,5–58,9% до 4,2–4,9%, личинок – от 78–84% до 66–68%.
2. Влияние сроков осеменения икры после сбора на выживаемость потомства муксуна имеет практически линейную отрицательную зависимость со степе-

ню достоверности аппроксимации (R^2) для эмбрионов 0,906 и 0,846 для личинок.

Практические рекомендации

Для повышения эффективности искусственного воспроизводства и культивирования муксуна в промышленных условиях осеменение сдвоенной (сцеженной) овулированной икры следует проводить не позднее 60 мин после сбора.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность коллективу ООО «Форват» в лице начальников смены № 1 Иванова А.В. и смены № 2 Плавкова Е.А., а также заведующему лаборатории аквакультуры Санкт-Петербургского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга) Костюничеву В.В. за помощь в организации и проведении исследований.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы были соблюдены.

Финансирование

Работы финансировались рыбоводным хозяйством ООО «Форват» в рамках договора о научно-техническом сотрудничестве с Санкт-Петербургским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга).

ЛИТЕРАТУРА

- Бадрылова Н.С. 2017. Эксперимент по подрачиванию молоди судака в садках с использованием искусственных стартовых кормов // Мат. II Межд. научн.-практ. конф. «Актуальные направления научных исследований: перспективы развития». Чебоксары: Изд-во Интерактив плюс. С. 122–127.
- Винберг Г.Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Белорусский гос. ун-т. 251 с.
- Гинзбург А.С. 1968. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М.: Наука. 359 с.
- Залепухин В.В., Пономарева Е.Н. 2010. Изменчивость размеров икринок и личинок как отражение эндогенной разнокачественности у рыб // Вестник Южного научного центра РАН. Т. 6. № 2. С. 45–51.
- Королев А.Е., Лютиков А.А., Костюничев В.В. 2018. Выживаемость икры гибрида пеляди и чира (*Coregonus peled* × *C. nasus*), осеменённой в разное время после сбора // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 5. № 2 (18). С. 33–36.
- Костюничев В.В. 2011. Индустриальные технологии в холодноводной аквакультуре России // Матер. междунар. науч.-практ. конф. «Аквакультура Европы и Азии: реалии

- и перспективы развития и сотрудничества». Улан-Удэ, оз. Байкал, 1–7 авг. 2011 г. Тюмень: Госрыбцентр. С. 90–93.
- Коровина В.М. 1986. Последствия «перезревания» икры в эмбриогенезе костистых рыб // Труды зоол. института АН СССР. Т. 154. С. 115–123.
- Кугаевская Л.В. 1985. Биологические аспекты совершенствования технологии промышленного сбора и инкубации икры сиговых рыб // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Вып. 233. С. 85–97.
- Лютиков А.А. 2016. Биологические основы культивирования нельмы *Stenodus leucichthys nelma* в раннем онтогенезе. Автореф. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 24 с.
- Макеева А.П., Емельянова Н.Г., Веригин Б.В. 1987. О качестве икры, продуцируемой дальневосточными растительноядными рыбами в условиях их заводского воспроизводства // Вопросы ихтиологии. Т. 27. № 5. С. 809–822.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Пьянова С.В., Коуржил Я., Гамачкова Й. 2011. Руководство по применению анестетика «гвоздичное масло» в аквакультуре. Аквакультура. Выпуск 6. М.: Изд-во ВНИРО. 58 с.
- Остроумова И.Н., Костюничев В.В., Лютиков А.А., Богданова В.А., Шумилиа А.К., Данилова Т.П., Филатова Т.А. 2018. Включение в стартовые корма для сиговых рыб (Coregonidae) бактериальной биомассы и белковых гидролизатов // Вопросы рыболовства. Т. 19. № 1. С. 82–98.
- Сборник методических рекомендаций по индустриальному выращиванию сиговых рыб для целей воспроизводства и товарной аквакультуры. 2012. / Под ред. А.К. Шумилиной. СПб.: ГосНИОРХ. 289 с.
- Смешливая Н.В., Семенченко С.М. 2015. Развитие неоплодотворённых яиц сиговых рыб // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 2. № 1 (5). С. 85–92.
- Смольянов И.И. 1966. Эмбриональное развитие муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Вопросы ихтиологии. Т. 6. № 1. С. 59–70.
- Черняев Ж.А. 2017. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Товарищество научных изданий КМК. 329 с.
- Шибяев Л.В. 2016. Эколого-биологические и биотехнические основы воспроизводства сига (*Coregonus lavaretus* L.) Куршского залива Балтийского моря. Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Калининград: КГТУ. 24 с.
- Широбоков И.И. 1988. Оценка причин смертности личинок сиговых рыб // Тез. 4-й Всесоюзной конф. по раннему онтогенезу рыб. Ч. 2. Мурманск: Б. и. С. 140–142.
- Bonnet E., Fostier A., Bobe J. 2007. Characterization of rainbow trout egg quality: a case study using four different breeding protocols, with emphasis on the incidence of embryonic malformations // Theriogenology. V. 67. P. 786–794.
- Bromage N., Bruce M., Basavaraja N., Rana K. 1994. Egg quality determinants in finfish: the role of overripening with special reference to the timing of stripping in the Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* // J. World Aquacult. Soc. V. 25. No. 1. P. 13–21.
- Gagliano M., McCormick M.I. 2007. Maternal condition influences phenotypic selection on offspring // J. Animal Ecol. V. 76. P. 174–182.
- Kjørsvik E., Mangor-Jensen A., Holmefjord I. 1990. Egg quality in fishes // Adv. Mar. Biol. V. 26. P. 71–113.
- Pavlov D., Kjørsvik E., Refsti T., Andersen Ø. 2004. Chapter 5. Brood stock and egg production // Culture of cold-water marine fish. / Moksness E., Kjørsvik E., Olsen Y. (eds.). Oxford: Blackwell Publ. P. 129–203.
- Rizzo E., Godinho H.P., Sato Y. 2003. Short-term storage of oocytes from the neotropical teleost fish *Prochilodus marginatus* // Theriogenology. V. 60. No. 6. P. 1059–1070.
- Schreck C.B., Contreras-Sanchez W., Fitzpatrick M.S. 2001. Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny // Aquaculture. V. 197. P. 3–24.
- Stevens R.E. 1966. Hormone-induced spawning of striped bass for reservoir stocking // Progr. Fish-Culturist. V. 28. Iss. 1. P. 19–28.
- Stoss J. 1983. Fish gamete preservation and spermatozoan physiology // Fish Physiology Part B. V. 9. Reproduction. Pt. B. / Hoar W.S., Randall D.J., Donaldson E.M. (eds.). New York: Acad. Press. P. 306–350.
- Thorsen A., Trippel E.A., Lambert Y. 2003. Experimental methods to monitor the production and quality of eggs of captive marine fish // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 33. P. 55–70.

REFERENCES

- Badryzlova N.S. 2017. An experiment on rearing juvenile zander in cages using artificial starter feed // Mat. of the II Intern. scient-pract. conf. «Actual directions of scientific research: development prospects». Cheboksary: Interactive Plus Publishing House. P. 122–127. (in Russ.).
- Vinberg G.G. 1956. Intensity of metabolism and nutritional needs of fish. Minsk: Belarusian State University. 251 p.
- Ginzburg A.S. 1968. Fertilization in fish and the problem of polyspermy. Moscow: Nauka. 359 p. (in Russ.).
- Zalepukhin V.V., Ponomareva E.N. 2010. Variability in the size of eggs and larvae as a reflection of endogenous heterogeneity in fish // Bull. of the Southern Scientific Center of RAS. V. 6. No. 2. P. 45–51. (in Russ.).
- Korolev A.E., Lyutikov A.A., Kostyunichev V.V. 2018. Survival of eggs of a hybrid of peled and whitefish (*Coregonus peled* × *C. nasus*), inseminated at different times after collection // Vestnik rybokhozyaysvennoy nauki. V. 5. No. 2 (18). P. 33–36. (in Russ.).
- Kostyunichev V.V. 2011. Industrial technologies in cold-water aquaculture in Russia // Mater. intl. scientific-practical. conf. «Aquaculture of Europe and Asia: realities and prospects for development and cooperation». Ulan-Ude, oz. Baikal, 1–7 Aug. 2011 Tyumen: Gosrybtsentr. P. 90–93. (in Russ.).
- Korovina V.M. 1986. Consequences of «overripe» caviar in the embryogenesis of bony fish // Proc/ of the Zoological Institute of the AS USSR. V. 154. P. 115–123. (in Russ.).
- Kugaevskaya L.V. 1985. Biological aspects of improving the technology of industrial collection and incubation of whitefish eggs // Proc. of GosNIORKh. Iss. 233. S. 85–97. (in Russ.).
- Lyutikov A.A. 2016. Biological bases for the cultivation of nelma *Stenodus leucichthys nelma* in early ontogenesis. PhD Abstr. Moscow: VNIRO. 24 p. (in Russ.).

- Makeeva A.P., Emelyanova N.G., Verigin B.V. 1987. On the quality of caviar produced by Far Eastern herbivorous fishes in the conditions of their factory reproduction // Journal of Ichthyology. V. 27. No. 5. P. 809–822. (in Russ.).
- Mikodina E. V., Sedova M. A., Pyanova S. V., Kourzhil Ya., Gamachkova Y. 2011. Guidelines for the use of the anesthetic «clove oil» in aquaculture. Aquaculture. Iss. 6. Moscow: VNIRO Publish. 58 p. (in Russ.).
- Ostroumova I.N., Kostyunichev V.V., Lyutikov A.A., Bogdanova V.A., Shumilina A.K., Danilova T.P., Filatova T.A. 2018. Inclusion of bacterial biomass and protein hydrolysates into starter feeds for whitefishes (Coregonidae) // Problems of Fisheries. V. 19. No. 1. P. 82–98. (in Russ.).
- Shumilina A.K. (ed.). 2012. Guidelines for the industrial cultivation of whitefish for the purposes of reproduction and commercial aquaculture. St. Petersburg: GosNIORKH. 289 p. (in Russ.).
- Smeshlivaya N.V., Semenchenko S.M. 2015. Development of unfertilized eggs of whitefish // Vestnik rybokhozyaystvennoy nauki. V. 2. No. 1 (5). P. 85–92. (in Russ.).
- Smolyanov I.I. 1966. Embryonic development of muksun *Coregonus muksun* (Pallas) // Journal of Ichthyology V. 6. No. 1. P. 59–70. (in Russ.).
- Chernyaev Zh.A. 2017. Reproduction of whitefish. Ecological and physiological features of reproduction and development. Moscow: Association of scientific publications KMK. 329 p.
- Shibaev L.V. 2016. Ecological, biological and biotechnical bases for the reproduction of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in the Curonian Lagoon of the Baltic Sea. PhD Abstr. in biology. Kaliningrad: KSTU. 24 p. (in Russ.).
- Shirobokov I.I. 1988. Evaluation of the causes of mortality of whitefish larvae // Abstr/ of the 4th All-Union Conf. on early fish ontogenesis. Pt. 2. Murmansk. W.I. P. 140–142. (in Russ.).
- Bonnet E., Fostier A., Bobe J. 2007. Characterization of rainbow trout egg quality: a case study using four different breeding protocols, with emphasis on the incidence of embryonic malformations // Theriogenology. V. 67. P. 786–794.
- Bromage N., Bruce M., Basavaraja N., Rana K. 1994. Egg quality determinants in finfish: the role of overripening with special reference to the timing of stripping in the Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* // J. World Aquacult. Soc. V. 25. No. 1. P. 13–21.
- Gagliano M., McCormick M.I. 2007. Maternal condition influences phenotypic selection on offspring // J. Animal Ecol. V. 76. P. 174–182.
- Kjørsvik E., Mangor-Jensen A., Holmefjord I. 1990. Egg quality in fishes // Adv. Mar. Biol. V. 26. P. 71–113.
- Pavlov D., Kjørsvik E., Refsti T., Andersen Ø. 2004. Chapter 5. Brood stock and egg production // Culture of cold-water marine fish. / Moksness E., Kjørsvik E., Olsen Y. (eds.). Oxford: Blackwell Publ. P. 129–203.
- Rizzo E., Godinho H.P., Sato Y. 2003. Short-term storage of oocytes from the neotropical teleost fish *Prochilodus marginatus* // Theriogenology. V. 60. No. 6. P. 1059–1070.
- Schreck C.B., Contreras-Sanchez W., Fitzpatrick M.S. 2001. Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny // Aquaculture. V. 197. P. 3–24.
- Stevens R.E. 1966. Hormone-induced spawning of striped bass for reservoir stocking // Progr. Fish-Culturist. V. 28. Iss. 1. P. 19–28.
- Stoss J. 1983. Fish gamete preservation and spermatozoan physiology // Fish Physiology Part B. V. 9. Reproduction. Pt. B. / Hoar W.S., Randall D.J., Donaldson E.M. (eds.). New York: Acad. Press. P. 306–350.
- Thorsen A., Trippel E.A., Lambert Y. 2003. Experimental methods to monitor the production and quality of eggs of captive marine fish // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 33. P. 55–70.

Поступила в редакцию 30.08.2022 г.
Принята после рецензии 27.10.2022 г.