

УДК 597.015—14

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗВИТИЯ ГОЛЬЯНА
PHOXINUS PHOXINUS (L.) (CYPRINIDAE)

С. Г. Соин, А. О. Касумян, Н. И. Пащенко

Проведен эколого-морфологический анализ эмбрионального, личиночного и малькового периодов развития гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.). Икра мезоплазматическая, средний диаметр зрелых ооцитов равен 1,13 мм. Эмбриональный период, включающий 9 этапов, продолжается около 11 сут при температуре воды 15–16°, вылупление предличинки из яйцевых оболочек происходит в возрасте 4 сут. Личиночный период развития включает шесть этапов и длится около 1,5 месяцев. При достижении длины 17–20 мм молодь гольяна переходит в мальковый период развития.

Приводятся и обсуждаются данные по экологии молоди гольяна, особенностям реакции ее на свет, стайному поведению и т. д. Приведена характеристика брачного наряда гольяна, выявлены сроки нереста.

Гольян *Phoxinus phoxinus* (L.) является одним из широко распространенных в умеренной зоне Европейского и Азиатского континентов видов карповых рыб. В небольших речках и ручьях с быстрым течением и каменистым или песчаным дном он достигает высокой численности (Тугарина, Антипова, Ростовцева, 1965) и поэтому может оказывать определенное влияние на популяции других видов рыб, в том числе и промысловых. Так, известно (Никольский и др., 1947; Никольский, 1971; Захарченко, 1973; Тяптиргянов, Кириллов, 1975), что гольян служит объектом питания многих хищных рыб — гольцов рода *Salvelinus*, хариуса *Thymalus thymalus* (L.), налима *Lota lota* (L.), щуки *Esox lucius* L., окуня *Perca fluviatilis* L. С другой стороны, наряду с питанием водорослями, детритом, водными безпозвоночными, личинками и имаго многих насекомых (Базикалова, Вилисова, 1959; Заболоцкий, 1959; Леванидов, 1959; Тугарина, Антипова, Ростовцева, 1965; Rehulka, 1970) половозрелые особи гольяна широко используют в пищу икру, вылупившихся предличинки и скатывающуюся молодь таких ценных видов рыб, как хариус, байкальский омуль *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi), форель *Salmo trutta* L. (Базикалова, Вилисова, 1959; Тугарина и др., 1965; Helland, 1973–1974). Благодаря своей многочисленности в реках и ручьях, где происходит нерест этих видов рыб, гольян может оказывать лимитирующее действие на их воспроизводство (Волкова, Кожов, 1966). Простота содержания гольяна в лабораторных условиях обусловила широкое использование его во многих экспериментальных работах, посвященных изучению особенностей поведения, физиологии, биохимии и токсикологии рыб.

Несмотря на ту важную роль, которую играет гольян в различных водных, главным образом речных, экосистемах, многие стороны его биологии остаются до настоящего времени практически неисследованными. Это относится и к процессу его развития, по которому в литературе имеются лишь фрагментарные данные. Так, по сведениям Фроста (Frost, 1943), икра гольяна имеет диаметр 1,3–1,4 мм, вылупившиеся эмбрионы светобоязливы и прячутся под камни. Несколько более подробные данные приводятся в работе С. Г. Крыжановского (1949), который отметил, что икра гольяна из

оз. Байкал слабо клейкая, ее диаметр (без оболочки) равен 1,17 мм, она желтого цвета и по соотношению в ней плазмы и желтка — мезоплазматическая. При температуре воды 18° вылупление зародышей, которые к этому времени еще совершенно лишены пигмента, происходит на 5-е сут. Железы вылупления расположены на голове и передней части желточного мешка. Появление пигмента в глазах происходит на 7-е сутки. Отмечено также, что при температуре воды 7° вылупление зародышей наблюдается на 12-е сут.

Цель настоящей работы состоит в выяснении эколого-морфологических особенностей развития голяна на ранних этапах онтогенеза.

Материал и методика

Сбор материала проводили в р. Сетунь (Московская обл.) и р. Амата (Латвийская ССР). Голяна отлавливали волокушей. Половые продукты получали от зрелых производителей. Икру осеменяли спермой от нескольких самцов и инкубировали в приклеенном состоянии в проточной воде при температуре воды от 10 до 16°. Рисунки выполнены с живых объектов с помощью рисовального аппарата РА-1, установленного на микроскопе МБИ-1 с использованием окуляров 7× и 5× и объективов 8× и 7×. Эмбрионов и личинок обездвигивали 5%-ным водным раствором уретана. Мальков зарисовывали при малом увеличении микроскопа или штативной лупы (20×) сразу после фиксации их 5%-ным формалином, приготовленным на физиологическом растворе. В основу выделения этапов развития голяна положена теория этапного развития рыб (Васнецов, 1953; Крыжановский и др., 1953). Буквенные обозначения этапов даны по В. В. Васнецову (1953).

Результаты исследований Биология размножения

Большинство особей голяна достигает половой зрелости в 3-годовалом возрасте (Стариков, Топорков, 1965). По данным С. Г. Крыжановского (1949), в р. Сетунь нерест его наступает при достижении температуры воды 7°. По нашим наблюдениям, в реках Сетунь и Амата текущие самцы впервые появляются на нерестилищах в первой декаде мая при температуре воды 10°, а текущие самки — при 11–12°. В это же время были обнаружены и первые кладки икры, которую голян откладывает на каменистое дно в местах с хорошим насыщением воды кислородом, главным образом на перекатах и в протоках. Нерест растянутый, порционный, приурочен к весенне-летнему периоду и продолжается около 2 месяцев, с мая до июля. Проведенный нами макроскопический анализ гонад текущих самок обнаружил присутствие в них по крайней мере трех разных генераций ооцитов, различающихся как по размерам, так и по окраске. Абсолютная плодовитость голяна колеблется в пределах 740–1774 (Солдатов, 1924), 225–552 (Никольский и др., 1947), 213–858 икринок (Стариков, Топорков, 1965), 348–726 (наши данные). По сведениям ряда авторов (Frost, 1943; Стариков, Топорков, 1965), а также по нашим наблюдениям, первыми на нерестилищах появляются наиболее крупные рыбы, затем уступающие им по размерам.

Для голяна характерно появление в нерестовый период брачного наряда, который особенно сильно развит у самцов и в меньшей степени у самок. В это время голова рыб покрывается жемчужной сыпью, представляющей собой заостренные конусообразные эпителиальные образования, покрытые роговым веществом (Суворов, 1948). По нашим наблюдениям, появление жемчужной сыпи свойственно главным образом самцам, у самок она встречается очень редко и бывает слабо выраженной. Нами обнаружено, что в топографии бугорков жемчужной сыпи на го-

лове самцов прослеживается определенная закономерность: 4—5 наиболее крупных бугорков образуют дугу над глазами, 4, реже 3 крупных бугорка располагаются симметрично между носовыми отверстиями и 2 крупных бугорка располагаются роstralнее носовых отверстий. Размеры остальных бугорков закономерно уменьшаются в каудальном направлении (рис. 1). В нерестовый период изменяется и окраска рыб, как самцов, так и самок, но у последних эти изменения менее выражены. Спина самцов становится более темной, бока приобретают интенсивный желто-зеленый, а чаще темно-зеленый цвет. Голова рыб сильно пигментируется меланофорами, особенно вокруг глаз и на конце рыла, появляются меланофоры и на жаберной перепонке. Основания грудных и брюшных плавников, лучи которых утолщаются и тем самым поддерживают их постоянно в расправленном состоянии, а также основание анального плавника окрашиваются в молочно-белый матовый цвет. Верхние углы жаберных крышек становятся беловато-голубыми с ярким жемчужным отливом. Это делает самцов голяна хорошо заметными в воде даже с большого расстояния и, по-видимому, связано с осуществлением

важной сигнальной функции в нерестовом поведении этого вида. Необходимо отметить, что на нерестилищах нами отлавливались текущие самцы голяна, которые резко отличались друг от друга по окраске. У одних рыб радужина глаза, губы, брюшко, ventральная часть хвостового стебля, а также небольшие участки на основании брюшных, грудных и анального плавников становятся ярко-красными. У других рыб эритрофоры практически отсутствуют, а на их месте располагается большое количество меланофоров. В окраске самок преобладают мягкие пастельные тона желтого и коричневого цветов, однако у некоторых самок нами отмечалось наличие интенсивной пигментации головы и окрашивание в красный цвет радужины глаз, губ и участков тела у основания плавников.

Особенности развития Эмбриональный период

Эмбриональный период характеризуется эндогенным питанием зародыша за счет желтка яйца.

I этап. Набухание икринки, появления перивителлинового пространства, образование бластодиска. Зрелая икра голяна имеет средний диаметр 1,13 мм. После попадания икринок в воду происходит их активация и оводнение пространства между оболочкой икринки и цитоплазматической мембраной, покрывающей желток, т. е. образуется перивителлиновое пространство. Через 30 мин (здесь и далее указывается среднее время, полученное в результате обобщения данных наблюдений за несколькими

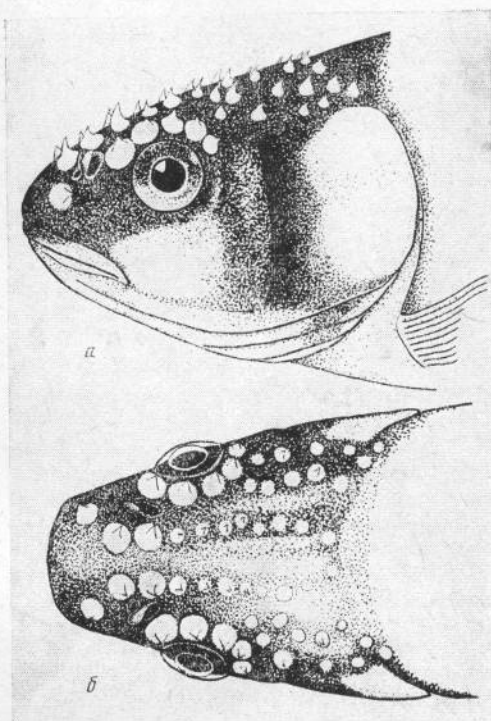


Рис. 1. Голова самца голяна в брачном наряде. а — сбоку, б — сверху

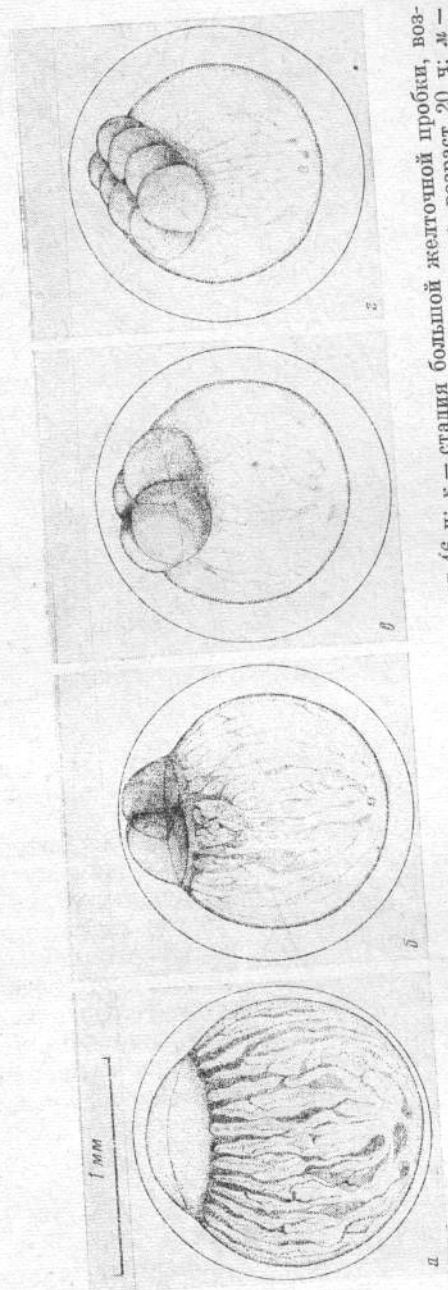
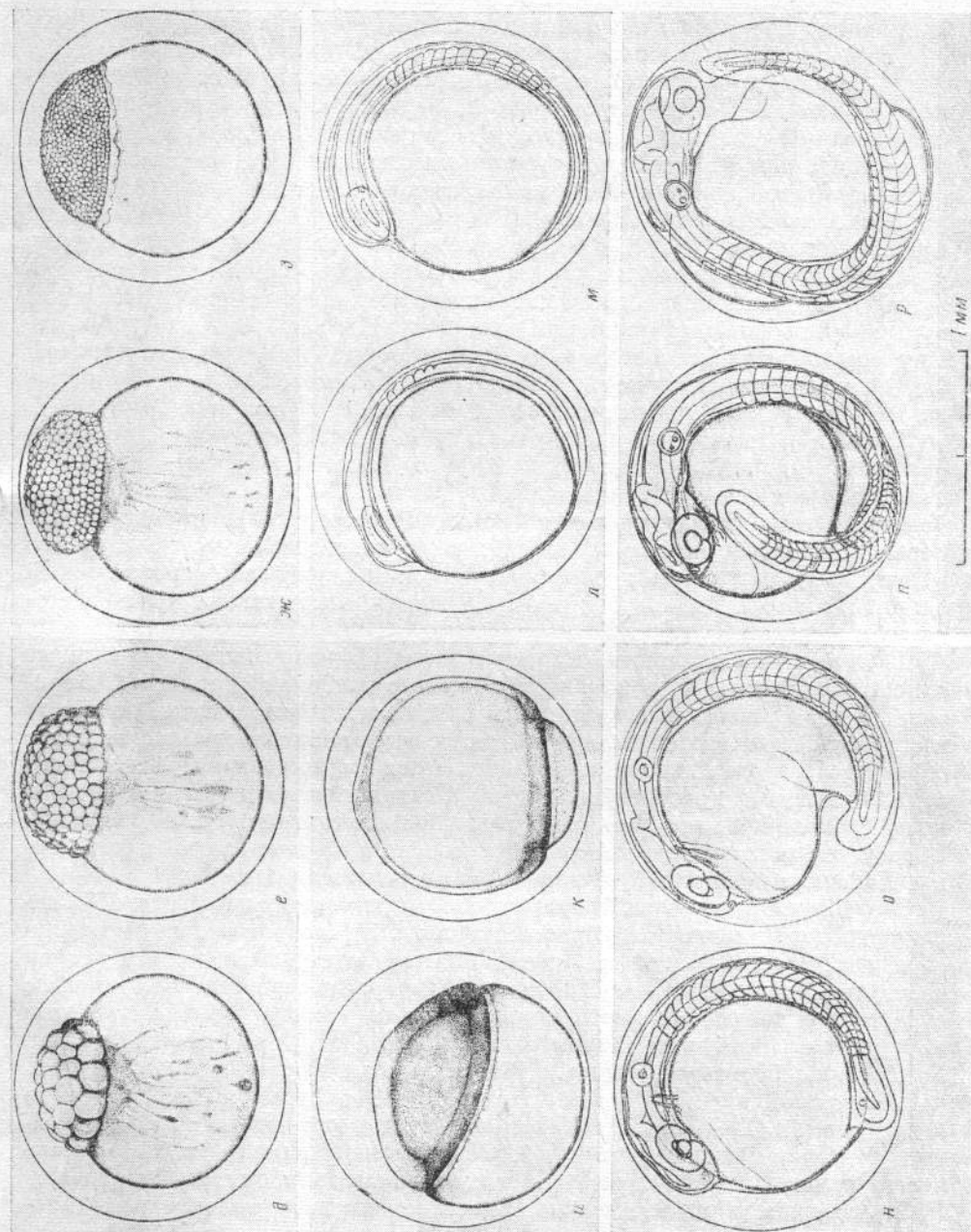


Рис. 2. Эмбриональный период развития голыяна. *а* — набухание и начало агрегации цитоплазмы, возраст 0,5 ч; *б* — стадия двух blastomerov, возраст 2 ч; *в* — стадия четырех blastomerov, возраст 2 ч 35 мин; *г* — стадия восьми blastomerov, возраст 3 ч; *д* — стадия крупноклеточной морулы, возраст 4 ч; *ж* — стадия мелкоклеточной морулы, возраст 5 ч; *з* — стадия средноклеточной морулы, возраст 8 ч 30 мин; *и* — стадия колоклеточной морулы, возраст 10 ч; *к* — начало образования, возраст 16 ч; *л* — стадия большой желточной пробки, возраст 19 ч; *м* — начало органогенеза, возраст 20 ч; *н* — образование глазных бокалов, возраст 25 ч; *о* — образование хрусталика и слуховых капсул, возраст 1 сут 16 ч; *п* — обособление и хвостовой части зародыша от желточного мешка, возраст 2 сут; *р* — зародыш перед вылуплением, возраст 3 сут; *с* — зародыш перед вылуплением, возраст 4 сут



партиями развивающейся икры) при температуре воды 15° перивителлиновое пространство достигает максимальных размеров, а диаметр набухшей икринки становится равным 1,3 мм. Одновременно с набуханием икринки на анимальном полюсе начинается концентрация цитоплазмы. Цитоплазматические тяжи, идущие к анимальному полюсу, пронизывают всю толщу желтка, особенно многочисленны они у поверхности (рис. 2, а). Из концентрирующейся на анимальном полюсе цитоплазмы формируется вначале плоский, а затем выпуклый бластодиск.

II этап. Дробление. В возрасте 2 ч при температуре воды 15° наступает стадия двух бластомеров (рис. 2, б), еще через 35 мин — стадия 4 бластомеров (рис. 2, в). В возрасте 3 ч образуется 8 бластомеров (рис. 2, г). Происходит дальнейшая концентрация цитоплазмы на анимальном полюсе, тяжи ее смещаются к центру яйца, становятся менее мощными и многочисленными. Стадия 32 бластомеров наступает к 4 ч 20 мин с момента осеменения икры (рис. 2, д). В возрасте 5 ч число клеток еще больше увеличивается, размеры их уменьшаются (стадия крупноклеточной морулы), клеточный пласт имеет вид сильно возвышающегося над желтком бугорка с неровной поверхностью (рис. 2, е). В возрасте 8 ч 30 мин наступает стадия мелкоклеточной морулы. Бластодиск имеет куполообразный вид и сильно возвышается над поверхностью желтка. Клетки плотно прилегают друг к другу, бластоцель не прослеживается (рис. 2, ж).

III этап. Бластуляция. На этом этапе края бластодиска становятся пологими и общая высота его уменьшается (рис. 2, з, возраст 10 ч). По данным Гринкауса (1972) и Балларда (Ballard, 1973), во время прохождения этого этапа меняются свойства клеток бластодиска и происходит их первичная дифференцировка. В основании бластодиска, на границе его с желтком, в результате дробления образуется перибласт — многоядерный синцитий, который находится в тесном контакте с клетками края бластодиска и желтком.

IV этап. Гастрюляция. На этом этапе формируются зародышевые пласты. В возрасте 16 ч начинается процесс эпиболлии (рис. 2, и). Перибласт в виде узкой полосы, выступающей за край бластодиска, движется в сторону вегетативного полюса, за ним следуют клетки эпибласта. Далее образуется зародышевое кольцо. Начинается формирование утолщенного сектора, который преобразуется затем в зародышевый щиток. Через 19 ч после осеменения наступает стадия большой желточной пробки (рис. 2, к). Образуется зачаток тела зародыша, состоящий из экто-, мезо- и энтодермы. Хорошо выделяется будущая головная часть эмбриона.

V этап. Органогенез. К возрасту 20 ч при температуре воды 16° бластодерма почти полностью обрастает желток. В головном отделе зародыша образуются глазные пузыри. Прослеживаются контуры хорды, в передней части тела появляется первый сомит. По прошествии еще 3 ч процесс обрастания завершается и желточная пробка замыкается. Прогибанием наружной стенки глазных пузырей вовнутрь образуются глазные бокалы. Хрусталики еще отсутствуют. Происходит дифференцировка передней части нервной трубки на три отдела. Число сомитов увеличивается до пяти (рис. 2, л). В возрасте 25 ч происходит увеличение в высоту головного отдела эмбриона (рис. 2, м). Образовались глазные бокалы, развивается хрусталик. Становятся заметными закладки обонятельных плакод. Число сомитов увеличивается до 15, сегментация совершается в каудальном направлении. В возрасте 1 сут 5 ч происходит дальнейшая дифференциация отделов головного мозга. В зачатках органов слуха образуются полости. Число сомитов увеличивается до 18. В хвостовой почке виден Купферов пузырек.

VI этап. Начало подвижного состояния эмбриона и пульсация сердца. В возрасте 1 сут 16 ч при температуре воды 15,6° число сомитов равно 23. Они становятся длиннее и толще (рис. 2, н), приобретают способность к сокращению. К 2-суточному возрасту (рис. 2, о) хвостовой отдел эмбрио-

на обособляется от желточного мешка, который принимает грушевидную форму. Хвостовой отдел короткий, изогнут на брюшную сторону, Купферов пузырь уже не виден. Эмбрион ворочается в оболочке, изгибая тело, что приводит к перемешиванию перивителлиновой жидкости и тем самым способствует газообмену с окружающей средой. Головной отдел эмбриона увеличивается, он плотно прилегает к желточному мешку. Головной мозг приобретает изгиб, он уже дифференцирован на передний, промежуточный, средний, продолговатый мозг и мозжечок. Еще через 9 ч хвостовой отдел значительно удлиняется. Полости в слуховых капсулах увеличиваются, в каждой из них появляется пара отолитов. Сердце в виде прямой трубки находится в полости перикарда, оно еще не пульсирует.

Пульсация сердца начинается в возрасте 2 сут 11 ч. Форменных элементов крови еще нет. Эмбрионы периодически энергично меняют свое положение в оболочке. У них значительно увеличились размеры обонятельных капсул, полностью сформированы хрусталики. Заметен зачаток кишечника.

VII этап. Начало зародышевого кровообращения. Форменные элементы крови появляются в возрасте 3 сут при температуре воды 16° при наличии 23 сегментов в туловищном отделе и 14 — в хвостовом, сегментация которого еще не завершилась. Пигмент полностью отсутствует. Слуховые капсулы заметно увеличились, округлились, отолиты стали крупнее. Голова и передняя часть желточного мешка усеяны железами выплупления, которые на рисунке не изображены (рис. 2, *н*). Задний конец тела окаймляет неширокая общая непарная плавниковая складка. Обращает внимание относительно слабое по сравнению с эмбрионами карповых рыб других экологических групп развитие на этом этапе кровеносной системы (кровеносная система зародышей на наших рисунках не изображена). Кровь бесцветна.

VIII (A_1) этап. Выплупление зародыша из оболочки. В возрасте около 4 сут начинается выплупление зародышей (на рис. 2, *р*, изображен зародыш на стадии, близкой к выплуплению). Разновременность выплупления зародышей из разных икринок одной порции икры при температуре 16° может достигать 12 ч. У выплупивших из оболочки эмбрионов, именуемых теперь предличинками (рис. 3, *а*), хвостовой отдел выпрямляется, в нем имеется 15 сомитов, в туловищном — 23. Длина предличинки 3,6 мм. Голова спереди несколько обособлена от желточного мешка. Рот нижний, нефункционирующий. К этому времени формируются жаберные щели и зачатки жаберных крышек. Грудные плавники отсутствуют. Общая плавниковая складка стала значительно шире, она еще не дифференцирована. Пренатальная плавниковая складка очень узкая. Дыхание предличинки на этом этапе осуществляется кювьеровыми протоками и нижней хвостовой веной. Кювьеровы протоки довольно широкие. Нижняя хвостовая вена, проходящая под миотомиями, не образует разветвленной сосудистой сети в плавниковой складке. Кровь бесцветна, содержит малое количество форменных элементов. Пигментация тела совершенно отсутствует.

После выплупления предличинки рассеиваются по дну аквариума. Они лежат на боку совершенно спокойно, не реагируя на свет, колебания воды и звуки. При прикосновении к ним наблюдается вялый, заторможенный ответ. При создании в аквариуме тока воды предличинки переносятся им в любом положении, что свидетельствует об отсутствии у них чувства равновесия. Изредка предличинки совершают резкие судорожные движения, которые предохраняют их в природе от заноса частицами грунта, поскольку в первое время после выплупления предличинки, располагающиеся в щелях между камнями, малоподвижны. Пигментация глаз предличинки начинается на 2-й день после выплупления — появляется меланин, а на 3-й день — гуанин (рис. 3, *б*).

IX (A_2) этап. Формирование ротового аппарата. На 5-е сут после выплупления при температуре воды 16° предличинки гольяна достигают

длины 6,5—7,2 мм (рис. 3, в). К этому времени существенно изменяется их морфология и поведение. Желточный мешок приобретает сигарообразную форму и заметно уменьшается в размерах. Голова обособляется от желточного мешка. Грудные плавники имеют вид округлых лопастей. Удлиняется и расширяется плавниковая складка тела. Начинает формироваться нижний рот, становится заметным зачаток нижней челюсти. В течение этого этапа происходит интенсивное развитие жаберного аппарата, появляется зачаток плавательного пузыря, скрытый пигментными клетками. Образуется зачаток плечевого пояса. Дифференцируются полукруглые каналы. Отверстия обонятельных ямок увеличиваются, дно их углубляется. Глаз заметно пигментируется, приобретая почти черную окраску. Пигментные клетки, имеющие звездчатую форму, располагаются на голове, вдоль спины, по вентральному краю хвостового стебля, в большом количестве располагаются над зачатком плавательного пузыря, вдоль кишечной трубки. Единичные меланофоры располагаются вдоль боковой линии. Сегментальные сосуды охватывают все миотомы, Кювьеровы протоки уменьшаются в размерах. Кровь оранжевая.

Предличинки становятся более активными, чаще перемещаются по дну аквариума, при этом движутся они не поднимаясь в толщу воды, что в естественных условиях предохраняет их от сноса течением. При передвижении предличинки еще не способны поддерживать тело спиной вверх.

Предличинки голяна, как это свойственно предличинкам большинства литофильных видов рыб, обладают отрицательной реакцией на свет (Крыжановский, 1946; Бабурина, 1961), которая становится все заметнее по мере увеличения количества пигмента в глазах. Наблюдения за реакцией предличинок и личинок на свет проводили при неярком солнечном освещении в небольшом плоском аквариуме, одну половину которого затеняли после того, как помещенная в него молодь распределялась на дне аквариума случайным образом. Через 15 мин после затенения производили подсчет особей на освещенной и затененной частях дна. Результаты подсчетов, усредненные и выраженные в процентах, представлены на рис. 4.

Опыты показали, что к концу этапа A_2 интенсивность отрицательной реакции на свет достигает своего максимума. Предличинки прячутся под камни, в затененных углах аквариума образуют скопления, которые могут являться следствием не только их отрицательного фоторефлекса, но еще и стремлением уйти в укрытие, т. е. тигмотаксиса (Суханова, 1959). Предличинки становятся восприимчивыми к потоку воды — проявляют реореакцию, начинают воспринимать колебания воды.

В возрасте 6 сут с момента выхода из оболочки предличинки находятся на стадии, близкой к превращению в личинку. В это время у них сильно увеличивается преанальная плавниковая складка, общая непарная плавниковая складка слабо дифференцирована на зачатки спинного, хвостового и анального плавников. Хвостовая лопасть становится асимметричной по форме, в ней заметны скопления скелетогенной ткани. Задний конец хорды прямой. Лопасть грудного плавника приобретает некоторую подвижность. Рот становится передне-нижним. Жаберные крышки еще не полностью прикрывают жаберный аппарат. Глаза слабо подвижны.

Находясь в аквариуме в спокойном состоянии, предличинки неподвижно лежат на брюхе на затененных участках дна. Потревоженные, они быстро всплывают над дном, передвигаясь при этом толчками, держась в толще воды наклонно, головой вверх.

На 7-й день после вылупления при температуре воды 16° предличинки голяна начинают заполнение плавательного пузыря воздухом, продолжаясь у особей из одной партии икры в течение суток. При этом предличинки всплывают над дном, рывками поднимаются к поверхности воды и заглатывают воздух. Заполнив плавательный пузырь, предличинки еще некоторое время предпочитают находиться в затененной половине аквариума (рис. 4).

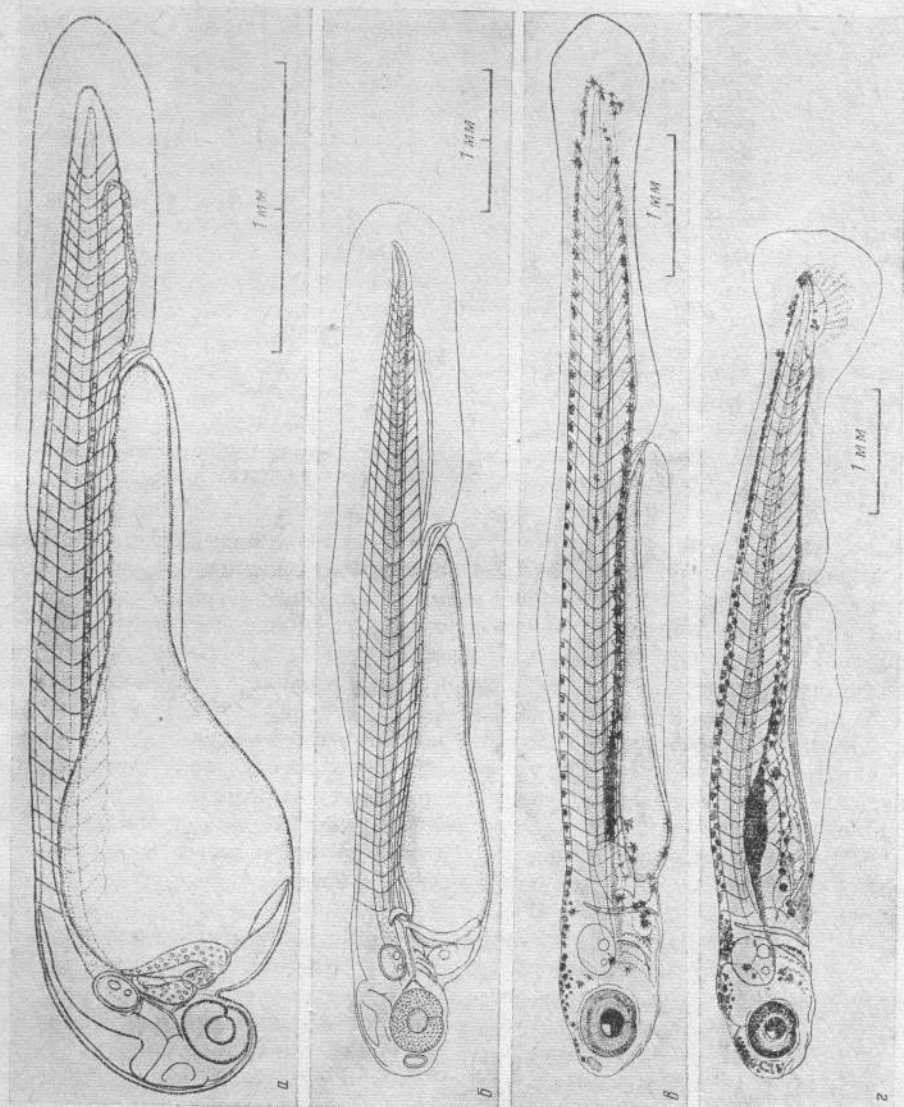


Рис. 3. Эмбриональный и личиночный периоды развития гольяна. *а* — этап VIII, выплывшаяся предличинка, возраст 4 сут 3 ч, длина тела 3,7 мм; *б* — этап VIII, начало пигментации глаз, возраст 1 сут с момента выплывения, длина тела 6,0 мм; *в* — этап IX, формирование ротового аппарата, возраст 4 сут с момента выплывения, длина тела 7,2 мм; *г* — личинка на этапе B, возраст 7 сут с момента выплывения, длина тела 7,4 мм

Личиночный период

Личиночный период начинается с момента перехода развивающегося организма на внешнее (экзогенное) питание. Такой организм в течение всего периода обладает провизорными личиночными органами.

X (B) этап. Эндогенно-экзогенное питание. Через несколько часов после заполнения плавающего пузыря воздухом личинки голяна переходят на питание внешним кормом. К этому времени (рис. 3, *г*) размеры желточного мешка резко сокращаются, он становится слабо заметным.

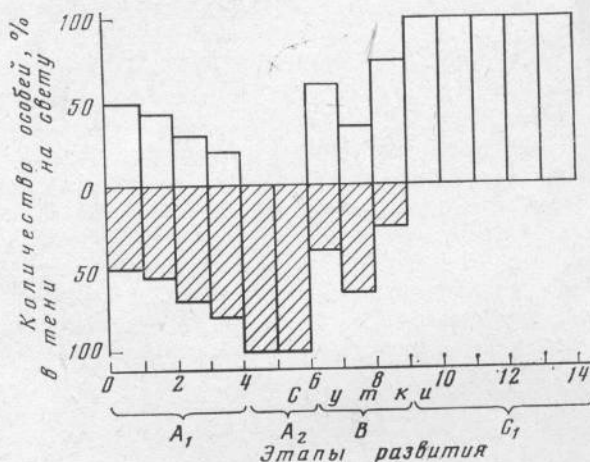


Рис. 4. Реакция голяна на свет на последних эмбриональных и первых личиночных этапах развития

В кишечнике, совершающем перистальтические движения, хорошо заметны кормовые организмы (главным образом водоросли), его внутренние стенки складчатые. Под передней частью кишечника располагается печень. Жаберные лепестки увеличиваются, становятся разветвленными. Жаберная крышка не прикрывает полностью жаберный аппарат. Глаза у личинок крупные, подвижные, орган обоняния представлен неглубокой ямкой, треугольной в очертаниях, с широкой ростральной и узкой каудальной частями. Хвостовая лопасть округлая и асимметричная по форме, в ней заметны сгущения скелетогенной ткани, начинается формирование мезенхимных лучей. Задний конец хорды остается прямым. Преанальная складка широкая. Глаза сильно пигментированы. Меланофоры звездчатой формы располагаются на голове, дорсальной и вентральной сторонах тела и вдоль боковой линии. Сегментальные кровеносные сосуды имеются во всех миотомах.

С переходом на внешнее питание реакция личинок на свет становится положительной (рис. 4). Личинки активно преследуют, схватывают и поедают сравнительно крупные кормовые объекты как в толще воды, так у поверхности и у дна, при этом они совершают разнообразные движения в горизонтальной и вертикальной плоскостях. Опыт с движущейся бумажной лентой с поперечными полосами, подложенной под прозрачное дно аквариума, позволил выявить у личинок на этом этапе наличие хорошо выраженной оптомоторной реакции, проявляющейся в следовании личинок за черными полосами на бумаге. Наличие этой реакции свидетельствует о способности личинок к ориентации в потоке воды. В реке молодь голяна на этом этапе можно встретить в местах с замедленным течением, где они образуют небольшие скопления и стайки.

XI (C₁) этап. Экзогенное питание. На 8–9-е сут с момента вылупления при достижении длины 7,0–8,0 мм у личинок (рис. 5, *а*) полностью

исчезает желточный мешок и они переходят исключительно на экзогенный тип питания. У личинок этого этапа развития в общей непарной плавниковой складке на месте зачатков спинного и анального плавников образуются скопления мезенхимы, продолжается рост числа и размеров лепидотрихий в хвостовом плавнике. Этот плавник асимметричен по форме, хотя изгиб заднего конца хорды еще слабо заметен. Грудные плавники становятся более подвижными. Жаберная крышка еще не полностью прикрывает жаберные дуги. Крупные меланофоры звездчатой формы располагаются продольными рядами вдоль дорсальной и вентральной поверхностей тела. Менее выражен ряд меланофоров вдоль боковой линии. Большое количество меланофоров располагается над плавательным пузырем, вдоль верхней стенки кишечника, в конце хвостового отдела и в хвостовой лопасти. Кровь оранжево-красная.

В реке личинки голяна на этапе C_1 держатся стайками в местах с небольшой скоростью течения — вблизи берегов, у водной растительности, за валунами, в заливчиках и омутах. Рыбы в стайке характеризуются единством поведения, ориентации, одновременной реакцией на раздражители, т. е. обладают основными атрибутами стаи (Мантейфель, Радаков, 1960; Радаков, 1972).

XII (C_2) этап. Образование непарных плавников. На 12–14-й день после вылупления и на 4–5-й день с момента перехода на внешнее питание личинки достигают длины 8,0–9,0 мм. К этому времени происходят большие изменения в их строении (рис. 5, б). Задний конец хорды приобретает хорошо выраженный изгиб. Лопасть хвостового плавника становится почти гомоцеркальной, лепидотрихии в ней становятся членистыми. В основании зачатков спинного и анального плавников идет дифференциация скелетогенной мезенхимы. Дифференциация элементов анального плавника слегка опережает дифференциацию элементов спинного. Непарная плавниковая складка в каудальном отделе становится узкой. Плавательный пузырь по-прежнему однокамерный. Обонятельная ямка приобретает округлые очертания. Пигментация тела по сравнению с таковой личинок предыдущего этапа практически не изменилась, лишь несколько увеличилось общее число пигментных клеток. Жаберные крышки полностью прикрывают жаберные дуги.

Места обитания личинок на этапе C_2 те же, что и на этапе C_1 . В связи с дифференцировкой хвостовой лопасти личинки способны к более быстрым и разнообразным движениям, чем на предыдущем этапе.

XIII (D_1) этап. Появление второго отдела плавательного пузыря, закладка брюшных плавников. На данном этапе у личинок, достигших длины 9,0–10,5 мм (рис. 5, в; таблица), появляется и заполняется газом передняя камера плавательного пузыря. Начинается формирование лепидотрихий в спинном и анальном плавниках. Хвостовой плавник гомоцеркальный, лучи в нем окостеневают. Конец хорды еще больше загибается вверх. Развиваются тела и верхние дуги позвонков. Обонятельная капсула становится глубже. Усиливается пигментация личинок. Боковой ряд меланофоров становится более четко выраженным. В хвостовом плавнике увеличивается скопление крупных меланофоров.

В связи с усложнением осевого скелета и скелета плавников личинки этапа D_1 становятся более подвижными и получают возможность выходить на участки реки с более быстрым течением.

XIV (D_2) этап. Образование парных плавников. По достижении длины 11,5–13,5 мм (таблица) личинки голяна переходят на данный этап развития (рис. 5, г). Закачивается формирование лепидотрихий в спинном и анальном плавниках, они становятся членистыми. В хвостовом плавнике лепидотрихии разветвляются. Спинной и анальный плавники почти обособлены от общей плавниковой складки, увеличиваются в размерах брюшные плавники, однако лопасти их не выходят за край преанальной плавниковой складки, которая еще очень широка. В парных плавни-

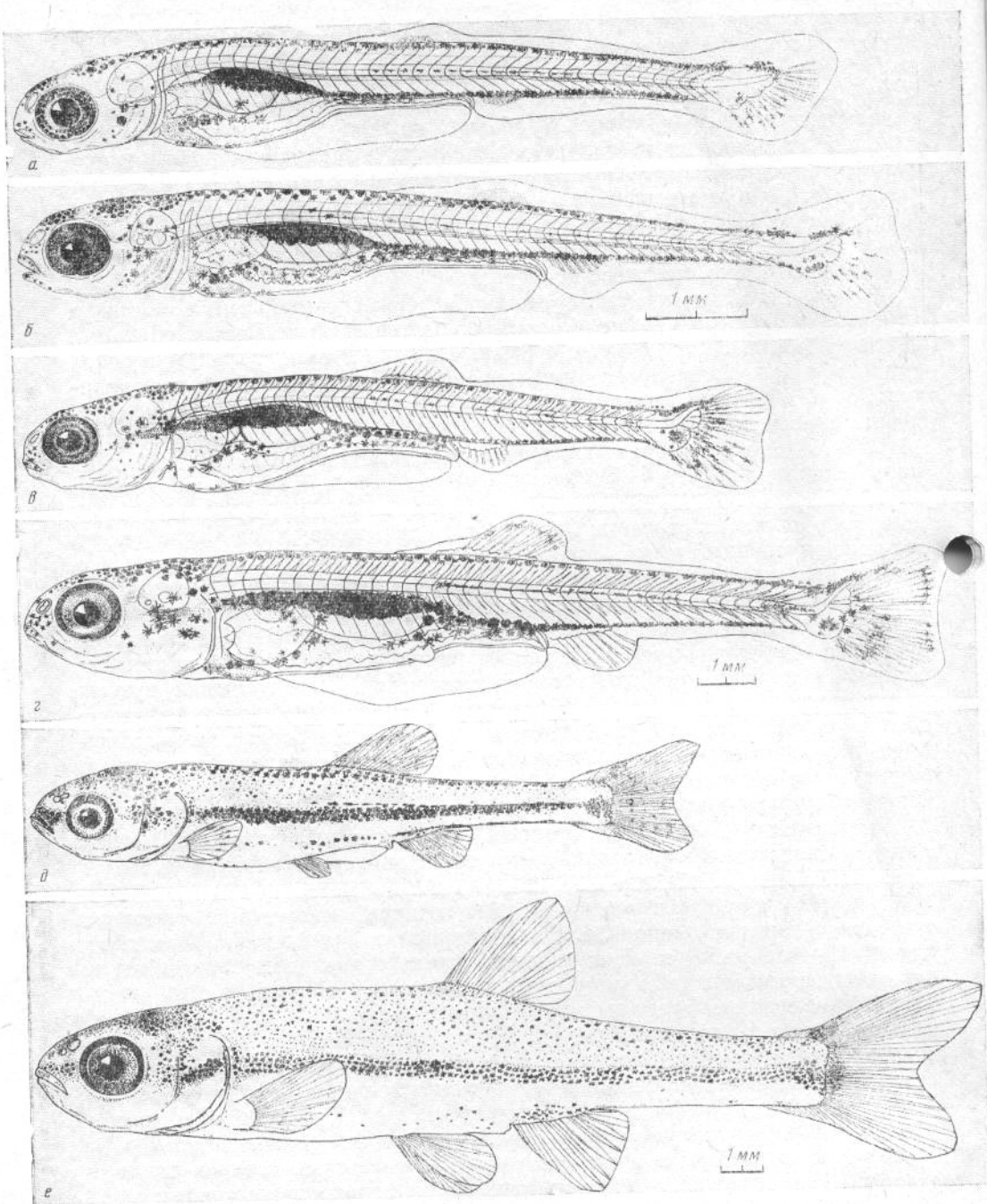


Рис. 5. Личиночный и мальковый периоды развития голяня. а — личинка этапа C_1 , возраст 8 сут с момента вылупления, длина тела 8,0 мм; б — личинка этапа C_2 , возраст 12 сут с момента вылупления, длина тела 9,0 мм; в — личинка этапа D_1 , возраст 17 сут с момента вылупления, длина тела 12,5 мм; г — личинка этапа D_2 , возраст 24 сут с момента вылупления, длина тела 15,2 мм; д — личинка этапа E , возраст 1 месяц с момента вылупления, длина тела 15,5 мм; е — малек этапа F , возраст 1,5 месяца с момента вылупления, длина тела 21,5 мм

ках начинается закладка мезенхимных лучей. Хвостовой плавник гомотеркальный. Рот становится конечным. Усиливается пигментация личинок вследствие увеличения числа и размеров пигментных клеток. Происходят значительные морфологические изменения в обонятельной капсуле: углубляется дно, увеличивается ее объем, закладывается первая обонятельная складка. Отверстие обонятельной капсулы становится эллипсоидным, длина его превосходит ширину примерно в 2 раза. В средней части медиального и латерального краев отверстия обонятельной капсулы начинается образование утолщений.

Длина голяна на личиночных и мальковых этапах развития

Показатель	Этапы развития							
	<i>B</i>	<i>C</i> ₁	<i>C</i> ₂	<i>D</i> ₁	<i>D</i> ₂	<i>E</i>	<i>F</i>	<i>G</i>
Колебания длины, мм	6,0—7,5	6,5—9,0	7,5—10,5	8,5—12,0	10,5—16,0	14,0—18,5	15,5—28,0	26,0
Средняя длина, мм	6,8	7,7	8,9	10,0	13,3	16,2	20,2	—

Личинки этапов развития *D*₁ и *D*₂ образуют совместные стайки, которые держатся главным образом в прибрежной зоне реки, днем в солнечную погоду часто заходят в мелководные заливчики, откуда быстро уплывают в случае опасности.

XV (*E*) этап. Завершение формирования непарных и парных плавников. При длине тела 15,0—16,5 мм (таблица) и в возрасте около одного месяца при температуре воды 12—16° молодь голяна переходит на последний этап личиночного периода развития (рис. 5, *д*). В течение этого этапа резко увеличиваются размеры непарных плавников, костные лучи в них становятся разветвленными. Брюшные плавники приобретают подвижность, лопасти их выходят за край преанальной плавниковой складки. Грудные плавники смещаются ближе к брюшку — в положение, характерное для взрослых рыб. Увеличивается число меланофоров на спине и боках, особенно четко выделяются темная пигментная полоса на боках и черное пятно в основании хвостового плавника, характерные для личинок. Жаберные крышки, бока и брюшко почти сплошь покрыты гуанином. На этом этапе еще больше, чем на этапе *D*₂ увеличивается объем обонятельной капсулы, развивается центральная обонятельная складка, к концу этапа появляются зачатки еще двух боковых складок, симметрично примыкающих к центральной. Входное отверстие капсулы приобретает сложные очертания, в целом оно еще больше вытягивается в продольном направлении, утолщения на дорсальном и вентральном краях отверстия капсулы начинают преобразовываться в выросты, вытягивающиеся навстречу друг другу, расстояние между ними сокращается, и к концу этапа они соприкасаются и далее срастаются. Таким образом происходит дифференциация обонятельного отверстия на вводное (переднее) и выводное (заднее) отверстия, причем последнее по своим размерам несколько превосходит переднее.

Личинки этого этапа держатся вместе с личинками предыдущих двух этапов развития и мальками.

Мальковый период

Мальковый период начинается со времени исчезновения личиночных органов и приобретения основных черт взрослого организма.

XVI (*F*) этап. Начало формирования чешуйного покрова. В возрасте 1,5 месяца при длине 17,0—20,0 мм (таблица) наступает первый этап малькового развития. К этому времени заканчивается полная редукция преанальной плавниковой складки (рис. 5, *е*), на боках появляется очень

мелкая и еще трудноразличимая чешуя. Хвостовой плавник вильчатый. Глаза по-прежнему очень крупные. Парные обонятельные отверстия имеют овальные очертания, выводные отверстия по своим размерам превосходят вводные. К концу этапа на образовавшейся на предыдущем этапе развития перемычке начинается рост клапана в виде паруса. В начале этапа в капсуле мальков насчитывается 3 складки, а к концу образуется перообразная обонятельная розетка из 7 складок. Спина мальков темная с коричневым оттенком, вдоль середины тела располагается широкая черная полоса. В центре хвостового плавника имеется черное пятно, что отличает мальков голяна от молоди других видов рыб.

XVII (G) этап. Завершение формирования чешуйного покрова. В возрасте 2—2,5 месяца, когда мальки достигнут длины 28—30 мм, вся поверхность их тела покрывается мелкой чешуей, за исключением ventральной области, более широкой в туловищном отделе и узкой в хвостовом, которая остается непокрытой чешуей и у взрослых особей. В органах обоняния парусообразная пластинка на перемычке между вводным и выводным отверстиями сильно увеличивается. Вводное отверстие приобретает вид широкой воронки, а заднее вытягивается и принимает вид поперечной щели. Число складок в обонятельной розетке продолжает увеличиваться, однако оно еще намного меньше, чем у взрослых рыб. Пигментация мальков сходна с таковой взрослых особей.

В реке мальки голяна, как и личинки, держатся стаями, число рыб в которых колеблется от нескольких десятков до сотен, а в отдельных случаях и нескольких тысяч особей. Молодь этого возраста способна выходить на участки реки с относительно высокими скоростями течения. В потоке воды границы стаяк очень четкие, особи в них ориентированы параллельно друг другу. В стоячей воде стайки менее плотны и имеют размытые очертания.

Стайки молоди голяна, как и многих других видов карповых рыб, весьма разнообразны по возрастному и размерному составу. В реке практически невозможно отыскать стаю молоди, состоящую из рыб, находящихся на одном этапе развития. Проведенный анализ состава отловленных из реки стай показал, что в пределах одной стаи могут одновременно находиться личинки и мальки голяна трех-пяти, не всегда смежных, этапов развития, различающиеся по длине тела в 2—3 раза. Модальный размерный класс молоди в таких стаях не всегда бывает четко выраженным. В составе некоторых стай была найдена молодь других видов рыб — плотвы *Rutilus rutilus* (L.), ельца *Leuciscus leuciscus* (L.), головля *Leuciscus cephalus* (L.), верховки *Leucaspius delineatus* (Heckel). Разнокачественность стай молоди голяна объясняется, по-видимому, значительной продолжительностью нерестового периода этого вида, что обуславливает наличие в реке одновременно большого количества молоди разных этапов и периодов развития, которая занимает в реке сходные биотопы. Схожестью местообитаний молоди разных видов рыб объясняется и присутствие их в стаях голяна.

Биологическое значение неоднородных стай молоди карповых рыб огромно и основано на том, что молодь разного возраста, находящаяся в пределах одной стаи, значительно различается по своим морфофункциональным характеристикам, в том числе и по степени развития органов чувств. За счет этого особи старшей возрастной группы получают возможность раньше и с большего расстояния находить места скоплений кормовых организмов или замечать опасность и демонстрировать при этом хорошо выраженные оборонительные реакции. Особи младших возрастных групп, еще неспособные проявлять столь совершенно многие поведенческие реакции, но уже обладающие хорошо выраженными имитационными рефлексам (Богомолова и др., 1958; Лещева, 1968), будут подражать поведению старших партнеров по стае и таким образом уходить вслед за ними, спасаясь от опасности (Дислер, 1960). Для осуществления этого эффекта, как показали специально проведенные эксперименты на молоди

гольяна по влиянию состава стаи на ее оборонительную реакцию на феромон тревоги (Касумян, Пащенко, 1977; Малюкина и др., 1977), необходимо, чтобы численность поведенчески активной, т. е. старшей по возрасту группы молоди составляла более чем треть от общего количества особей в стае. Образование молодью неоднородной стаи является важным адаптивным свойством, расширяющим ее сенсорные диапазоны и направленным на обеспечение успешного выживания молоди в естественных биотопах.

Выводы

1. Гольян относится к литофильной группе рыб с порционным икрометанием в течение весенне-летнего периода и относительно низкой абсолютной плодовитостью. Самцы гольяна в это время приобретают брачный наряд, который может варьировать по характеру проявления. Появление брачного наряда свойственно и самкам, но в меньшей мере.
2. Средний диаметр зрелых ооцитов гольяна равен 1,13 мм. Эмбриональный период, включающий 9 этапов, продолжается около 11 сут при температуре воды 15–16°, вылупление предличинок из яйцевых оболочек происходит в возрасте 4 сут.
3. Личиночный период развития включает 6 этапов и длится около 1,5 месяца. Продолжительность этапа смешанного питания (этап В) очень невелика и занимает 1–2 сут, поскольку количество желтка у предличинок к моменту перехода на внешнее питание незначительно.
4. При достижении длины 17–20 мм молодь гольяна переходит в мальковый период развития. При размерах 28–30 мм в возрасте 2–2,5 месяца покрытые тела молоди чешуей соответствует таковому у взрослых особей.
5. Молоди гольяна на последних эмбриональных и первых личиночных этапах развития характерно изменение проявления реакции на свет. На этапе А₁ через несколько дней после вылупления предличинок по мере пигментации глаз развивается отрицательная реакция на свет, которая достигает своего максимального проявления на этапе А₂. К моменту заполнения воздухом плавательного пузыря интенсивность этой реакции снижается, а с переходом личинок полностью на экзотенный тип питания их реакция на свет становится положительной.
6. В естественных биотопах молодь гольяна, начиная с этапа В, ведет стайный образ жизни. В состав стай входят особи гольяна 3–5 смежных этапов личиночного и малькового периодов развития, а также молодь некоторых других видов карповых рыб. Обнаруженная неоднородность стай имеет важное адаптационное значение в жизни молоди.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабурина Е. А. Развитие глаз и их функции у литофильных карповых рыб.— Тр. ин-та морфол. животных АН СССР, 1961, вып. 33, с. 111–150.
- Базикалова А. Я., Вилисова И. К. Питание бентосоядных рыб Малого моря.— Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, 1959, т. 17, с. 382–497.
- Богомолова Е. М., Саакян С. А., Козаровицкий Л. М. Подражательные условные рефлексы у рыб.— В кн.: Тр. Совещ. по физиол. рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 51–54.
- Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 207–217.
- Волкова Л. А., Кожов М. М. О поведении некоторых рыб оз. Байкал.— Вопр. ихтиологии, 1966, т. 6, вып. 1, с. 120–126.
- Дислер Н. Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1960, 310 с.
- Заболоцкий А. А. Бентос р. Подчерем и его роль в питании молоди семги.— Изв. Всес. н.-и. ин-та озери. и речн. рыбн. х-ва, 1959, т. 48, с. 44–64.
- Захарченко Г. М. Питание налима *Lota lota* (L.) в верховьях Печоры.— Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 2, с. 371–373.
- Касумян А. О., Пащенко Н. И. Формирование оборонительного поведения в онтогенезе гольяна.— В кн.: Управление поведением животных. М.: Наука, 1977, с. 134–136.

- Крыжановской С. Г.* Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinidae и Siluroidei).— Тр. ин-та морфол. животных АН СССР, 1949, вып. 1, с. 5—333.
- Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н.* Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб.— Тр. ин-та морфол. животных АН СССР, 1953, вып. 10, с. 3—138.
- Леванидов В. Я.* Питание и пищевые отношения рыб в предгорных притоках нижнего течения Амура.— Вopr. ихтиологии, 1959, вып. 13, с. 139—156.
- Лещева Т. С.* Образование оборонительных рефлексов при подражании у личинок плотвы *Rutilus rutilus* (L.).— Вopr. ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 6, с. 1052—1056.
- Малюкина Г. А., Касумян А. О., Марусов Е. А., Пащенко Н. И.* Феромон тревоги и его значение в поведении рыб.— Ж. общ. биол., 1977, т. 38, № 1, с. 123—131.
- Мантейфель Б. П., Радаков Д. В.* Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб.— Успехи соврем. биол., 1960, т. 50, вып. 3(6), с. 362—370.
- Никольский Г. В.* Частная ихтиология. 2-е изд., испр. и доп. М.: Высшая школа, 1971, 471 с.
- Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Т. И., Пикулева В. А.* Рыба бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. природы, 1947, 225 с.
- Радаков Д. В.* Стайность рыб как экологический фактор. М.: Наука, 1972, 174 с.
- Солдатов В. К.* Рыбы реки Печоры.— Тр. Северной н.-промысл. экспедиции, 1924, вып. 17, с. 1—74.
- Стариков П. С., Топорков П. Г.* К биологии обыкновенного голяна Большой реки.— Изв. Биол.-геогр. н.-и. ин-та при Иркутск. гос. ун-те, 1965, т. 18, вып. 1—2, с. 102—107.
- Суворов Е. К.* Основы ихтиологии. Л.: Советская наука, 1948, 579 с.
- Суханова Е. Р.* Размножение кубанского рыбака и шемаи и биология их молоди в речной период жизни.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1959, т. 26, с. 44—95.
- Тринкаус Дж. П.* От клеток к органам. М.: Мир, 1972, 285 с.
- Тугарина П. Я., Антипова Н. Л., Ростовцева Л. А.* К питанию голяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейнах Байкала и Иркутского водохранилища.— Изв. Биол.-геогр. н.-и. ин-та при Иркутск. гос. ун-те, 1965, т. 18, вып. 1—2, с. 108—134.
- Тяптыргянов М. М., Кириллов А. Ф.* Биология карповых Вилюйского водохранилища.— В кн.: Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975, с. 92—94.
- Ballard W. W.* Morphogenetic movements in *Salmo gairdneri* Richardson.— J. Exp. Zool., 1973, v. 184, № 1, p. 27—48.
- Frost W. E.* The natural history of the minnow *Phoxinus phoxinus* (L.).— J. Animal Ecol., 1943, v. 12, n. 2, p. 139—162.
- Helland M.* Observation preliminaires sur la competition interspecifique entre le vairon *Phoxinus phoxinus* (L.) et l'alevin de truite commune *Salmo trutta* L.— Bull. franç. piscicult., 1973—1974, v. 46, n. 250, p. 5—46.
- Rehulka J.* Rust, rozmnořování a potrava štřevle potoční (*Phoxinus phoxinus*) v podmínkách potoka Horiny.— Acta Univ. Agr., 1970, v. 18, n. 3, p. 479—493.

Биологический факультет
Московского государственного
университета

Поступила в редакцию
8.III.1980 г.