

Т. В. ЛУГОВАЯ

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И РАННЕЕ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ
РАЗВИТИЕ ЧЕРНОМОРСКОЙ СМАРИДЫ (*SMARIS*
CHRYSELIS C. V.)

Смарида является одной из массовых прибрежных форм Черного моря. Однако биология этой рыбы и, в частности, биология ее размножения и развития изучена чрезвычайно слабо. Краткие сведения о биологии размножения смариды Адриатического моря имеются в работах Ло-Бianко (LoBianco, 1909) и Рафаэля (Raffaele, 1888). Санчо (Sanzo, 1939) описал икру и личинки *Smaris insidiator*, вида, который не встречается ни в Черном, ни в Адриатическом морях. Этот вид интересен тем, что в отличие от всех других видов рода *Smaris* имеет пелагическую икру. Зей (Zei, 1949, 1951) проделал искусственное оплодотворение и детально описал развитие *Smaris smaris* и гибридов *Smaris smaris* и *Smaris chryselis* Адриатического моря.

Таблица 1

Характеристика рыб

Пол	L, см	l, см	P, г
♀	12,5	10,4	15 850
♂	14,8	12,3	23 100
♂	14	11,5	19 470
♂	14,2	11,7	20 400

Икра и личинки смариды Черного моря не описаны, хотя З. М. Пчелина (1949) и находила мальков 14—15 см длины. Сведений о биологии развития *Smaris chryselis* Черного моря в литературе нет.

Целью настоящей работы явилось изучение эмбрионального и раннего постэм-

брионального развития *Smaris chryselis*. Мы провели искусственное оплодотворение и проследили развитие смариды в аквариумных условиях.

Наблюдения за развитием икры и личинок смариды проводились в течение нерестового сезона 1956—1957 гг. в районе Евпатории (1956 г.) и в районе Бельбека (1957 г.).

Оплодотворение производилось непосредственно в море, использовались живые рыбы, только что вынутые из воды. Икра одной самки оплодотворялась молоками 3—4 самцов.

В условиях эксперимента удалось вывести несколько серий личинок. Всех их описывать не имеет смысла, поэтому более подробно остановимся на наиболее удавшейся серии. Оплодотворение было сделано 25 июня в районе Бельбека. Характеристика использованных рыб для этой цели приведена в табл. 1.

Температура поверхностного слоя воды в среднем была равна 21,6°. Икра у смариды донная, клейкая. Неоплодотворенная икра сразу

же склеивается, при этом в значительной степени деформируясь. Распределить ее в один слой по дну чашки Петри (с которыми мы работали) очень трудно. Икринки, попадающие в воду, отделяются одна от другой и, спустя несколько секунд, прикрепляются ко дну. Такие икринки имеют совершенно гладкую округлую форму.

Исходя из указанных выше особенностей мы производили оплодотворение мокрым способом, что давало меньший процент гибели икры, чем оплодотворение сухим способом Врасского. Икра инкубировалась в чашках Петри до выклева личинок. Выклюнувшиеся личинки переносились в кристаллизаторы с высотой водяного столба от 5 до 10 см. Все время инкубации велось тщательное наблюдение за изменением температуры воды.

В течение периода инкубации наблюдался большой отход икры. Наибольший отход происходил на этапе дробления. Это можно объяснить целым рядом обстоятельств. Дробление начинается у всех, без исключения, целых икринок независимо от того, оплодотворены они или нет. На стадии 8—16 бластомеров прекращается партеногенетическое развитие неоплодотворенной икры, после чего она отмирает. Часть икринок погибает в результате деформации, обусловленной их склеиванием. Всего на первом этапе развития гибнет от 30 до 40% икры. На этапе гастрюляции отход икры значительно меньше — 10—15% от оставшейся икры. На этапе сформировавшегося эмбриона со времени его подвижности и до выклева опять происходит массовое отмирание икры. Гибель на этом этапе достигает 50%, причем отмирают в первую очередь деформированные икринки.

Следует отметить, что длительность инкубационного периода *Smaris chryselis* колеблется в зависимости от температуры воды. Даже при незначительном диапазоне температур различия между только что выклюнувшимися личинками были весьма существенными. При низких температурах личинки выклевались более развитыми. Различие выражалось, прежде всего, в размерах грудных плавников, наличии или отсутствии ротовой щели, расположении пигментных пятен на теле и интенсивности пигментации глаз.

При средней температуре 20,3° развитие длилось 116 час. (5 суток). При температуре 20,7° развитие происходит в течение 96 час. (4 суток). Наконец, при 21,0° инкубация длится 84 часа (3,5 суток).

Зей (Zei, 1951) указывает, что период развития яиц *Smaris chryselis* ограничен 5—7 сутками, при этом данных о влиянии температуры он не приводит, но высказывает предположение, что в естественных условиях период развития более длителен, так как на глубине 30 м, где нерестится окунь, температура, примерно, на 5° ниже по сравнению с условиями эксперимента.

Зрелые яйца *Smaris chryselis* округлой формы имеют гладкую упругую оболочку. Желток однородный, плотный. Икра содержит жировую каплю, правильной круглой формы светло-желтого цвета с глянцевым блеском.

Были проделаны многочисленные промеры икры смариды. Размеры развивающихся яиц *Smaris chryselis* изменяются в пределах 0,84—0,92 мм.

Диаметр жировой капли в среднем равен 0,20 мм, изменяясь в пределах 0,19—0,21 мм. Жировая капля играет, по-видимому, роль гидростатического аппарата в постэмбриональном развитии.

Процесс разбухания как оплодотворенных, так и неоплодотворенных яиц в воде происходит очень быстро. Образующаяся перивителли-

новая щель широкая и составляет, примерно, $\frac{1}{3}$ объема икринки. Диаметр желтка колеблется от 0,48 до 0,52 мм.

При температуре, равной в среднем $21,0^{\circ}$, через 1 ч. 30 м. образуется первая борозда дробления. Через 2 часа после оплодотворения основная часть икры находится на стадии 16—32 бластомеров (рис. 1, 1), а через 3,5—4 часа яйца проходят стадию бластомерной бластулы (рис. 1, 2). В следующие 4—4,5 часа происходит преобразование перибластической бластулы в бластулу эпителиальную и начинается образование желтка (рис. 1, 3, 4). Через 15 час. после оплодотворения, когда бластодерма охватывает весь желток, отчетливо выявляется зародышевая полоска (рис. 1, 5). В возрасте 17—18 час. начинается сегментация тела, обозначаются 2—3 сегмента.

Через 19—20 час. от момента оплодотворения хорошо обозначаются 7—8 сегментов (рис. 1, 6).

К концу первых суток развития число миотомов увеличивается до 13—15 (рис. 1, 7), образуется хвостовая почка.

Через 29 час. после оплодотворения $\frac{1}{3}$ тела уже отделена от желтка, и с этого момента отмечается первое движение эмбриона (рис. 1, 8). Зародыш слабо шевелит хвостом, вздрагивает всем телом. Движение носит судорожный характер.

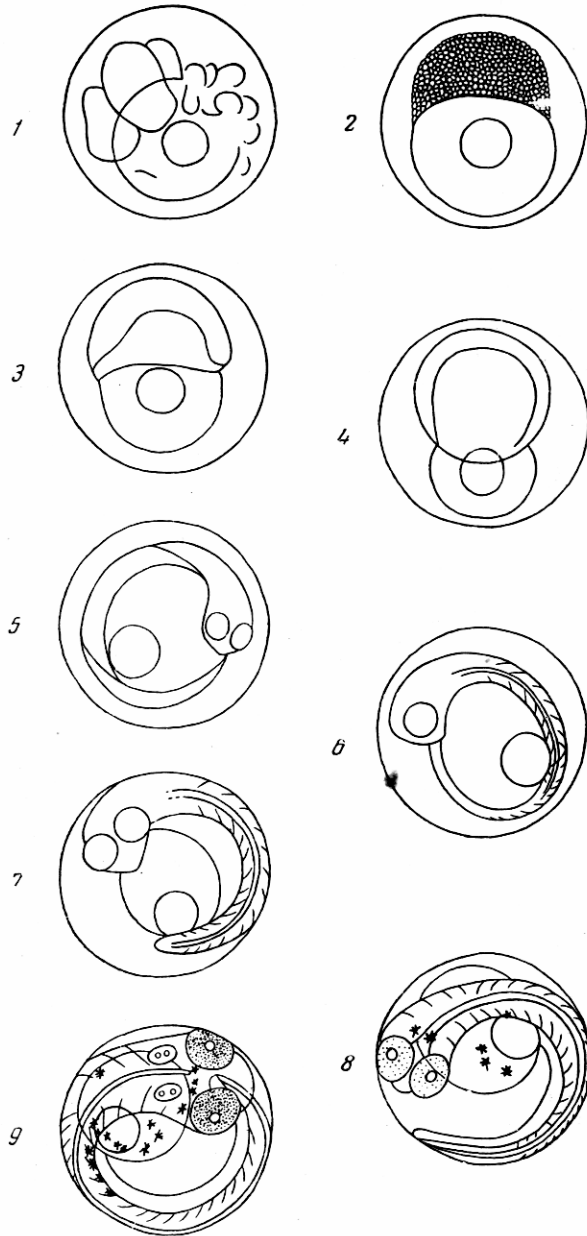


Рис. 1. Эмбриональное развитие черноморской смирды: 1 — стадия дробления; 2 — стадия перибластической бластулы; 3 и 4 — эпителиальная бластула, начало гастрюляции; 5 — формирование глазных бочалов; 6 — начало сегментации тела; 7 — образование хвостовой почки; 8 — начало пигментации; 9 — сформированный эмбрион

В возрасте 35 час. от момента оплодотворения начинает слабо пульсировать сердце. Движения зародыша становятся все более энергичными, эмбрион часто поворачивается в оболочке. По мнению некоторых исследователей (Крыжановский, Дислер и Смирнова, 1953; Смирнов, 1953), движение эмбриона способствует интенсификации дыхания, так как перемешивание вокруг желтковой жидкости усиливает газообмен между зародышем и окружающей икринку морской водой. К этому же времени $1/2$ часть тела уже отделена от желточного мешка.

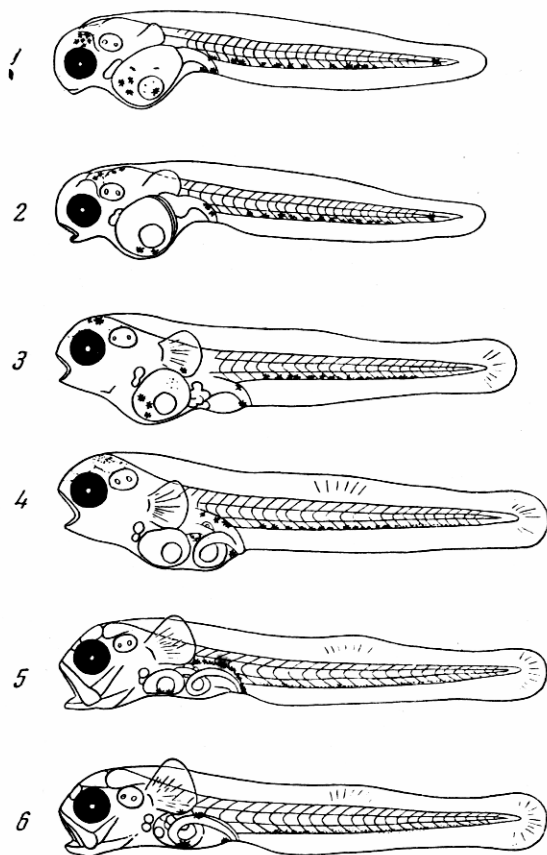


Рис. 2. Раннее постэмбриональное развитие смирды Черного моря

1 — только что вылупившаяся личинка; 2 — личинка в возрасте 12 часов; 3 — личинка на вторые сутки развития; 4 — личинка на третьи сутки развития; 5 — личинка на четвертые сутки развития; 6 — личинка на пятые сутки развития

Пигментация зародыша начинается в возрасте 55—56 час. На этой стадии развития наблюдается 18—20 миотомов. Зародыш очень подвижен. Сердце сокращается 77—80 раз в минуту. Появляется точечный и звездчатый пигмент в затылочной области и на брюшной стороне тела зародыша. Единичные пигментные пятна располагаются на желточном мешке. Начинается пигментация глаз равномерно распределенным черным точечным пигментом. Хорошо обозначаются отоцисты (рис. 1,9).

Формирование зародыша заканчивается через 82—84 часа (на четвертые сутки инкубационного развития). К этому времени хвост эмбриона заходит за голову, сердце пульсирует с частотой 85—88 ударов в минуту, число миотомов увеличивается

до 23—25, отчетливо обозначаются мозговые пузыри. Пигментация глаз становится более интенсивной, пигментные пятна на теле зародыша отчетливо выражены, намечаются грудные плавники.

Выклев начинается в возрасте 83—85 час. и обычно бывает растянут на 5—6 час.

Вылупившиеся личинки очень малы, беспомощны. Средняя длина только что вылупившихся личинок 2,68 мм. Преанальная часть содержит 5—6 миотомов и составляет около 39% общей длины тела (рис. 2, 1). Постанальный отдел длиннее, содержит 19—21 миотом.

Желточный мешок средней величины принимает овальную форму. Его диаметр равен 0,48 мм.

Жировая капля расположена в нижней части желточного мешка и несколько сдвинута к его заднему краю. Размеры жировой капли остаются без изменения (в среднем 0,20 мм). На желточном мешке видны рудименты эмбриональной подкишечно-желточной вены.

Кишечник открывается позади желточного мешка в первой трети тела.

Плавниковая кайма начинается от вершины головы и оторачивает все тело, немного суживаясь к хвосту.

Грудные плавники малы и неподвижны. Слуховые пузырьки расположены позади глаза. У только что вылупившихся личинок сердце однокамерное, расположено сверху и впереди желточного мешка. Частота биения сердца повышается до 100—107 ударов в минуту.

Никаких специальных органов дыхания только что выклюнувшиеся личинки не имеют. По-видимому, дыхание осуществляется за счет густой сетки тончайших кровеносных сосудов, оплетающих желточный мешок.

Пигмент распределяется следующим образом: часть крупных звездчатых хроматофоров располагается над глазом, три пигментные пятна — на желточном мешке и одно — на жировой капле. Вдоль брюшной стороны тела располагается 12 или 15 звездчатых пятен меланина; одно более крупное пятно лежит на хвостовой части. Несколько пигментных клеток имеется на кишечнике. Глаз пигментирован густым меланином. Плавниковая кайма совершенно не пигментирована.

Первые 30—40 мин. после выклева личинки лежат спокойно на дне. Время от времени их хвостовой отдел вздрагивает, при этом наблюдаются движения плавниковой каймы. Благодаря хорошей пигментации глаза личинки вскоре после выклева хорошо реагируют на свет. Через 45—60 мин. личинки начинают всплывать к поверхности воды. Этому движению способствует расположение жировой капли на желточном мешке, которая облегчает головной отдел тела. Благодаря жировой капле и при помощи движения плавниковой каймы личинка может всплывать вертикально вверх даже до развития органов руления (грудные плавники). Движение личинки вверх носит штопорообразный характер.

Достигнув поверхности воды, личинка падает вниз под некоторым углом ко дну. Едва касаясь головой дна, личинка снова быстро всплывает к поверхности. Положительная реакция на свет играет в этом процессе главную роль. В затемненных аквариумах подобных движений не наблюдалось.

Биологический смысл таких «свечей» для личинок, выклюнувшихся из демерсальной икры, в частности для личинок судака, описан Крыжановским и др. (1953).

Личинки не имеют органов дыхания. Находясь же все время в активном состоянии, они тем самым обеспечивают себе наилучшие условия аэрации. Падение на дно под углом является важным фактором для рассеивания личинок по водоему, тем самым избегается скученность и, таким образом, массовая гибель.

После нескольких подъемов (3—5) личинки ложатся на дно и спокойно лежат в течение 15—20 сек., слабо подергивая хвостом.

Уже через 12—15 час. после выклева личинки изменяются (рис. 2,2), голова заметно отделяется от желточного мешка, образуется ротовая щель. Несколько увеличиваются в размере грудные плавники. Желточный мешок частично резорбируется, принимая при этом округлую форму. Размеры жировой капли не изменяются. Кишечник образует

расширение позади желточного мешка, сердце еще полностью разделено, но перемычка между предсердием и желудочком более сужена. Пигментные пятна в затылочной области уменьшаются в размерах.

Движение личинок носит прежний штопорообразный характер по вертикали вверх. Личинки становятся более подвижными, положительно реагируют на свет. При затемнении сосуда личинки собираются в более светлой части его. Новый подъем начинается еще до достижения личинкой дна.

На вторые сутки после вылупления голова личинки еще более обособляется (рис. 2, 3). Желточный мешок заметно уменьшается, ротовая щель широко открыта, но рот еще неподвижен.

Значительно увеличиваются в размере и приобретают подвижность грудные плавники. Однако как органы руления они еще не функционируют. Закладываются лучи хвостового плавника.

Отчетливо обозначена печень, и начинается образование петли кишечника. Перегородка между желудочком и предсердием почти полностью сформирована, сохранилась лишь небольшая щель.

Хроматофоры в затылочной области сливаются в одно большое пятно. На брюшной стороне хроматофоры распадаются на ряд мелких, образуя сплошной пигментный ряд. Движения по-прежнему штопорообразны.

На третьи сутки после вылупления желточный мешок уже в значительной степени резорбируется, уменьшается жировая капля (рис. 2, 4).

Сердце становится двухкамерным. Оформляется петля кишечника, отчетливо обозначаются доли переднего, среднего и продолговатого мозга. Еще более увеличиваются в размерах грудные плавники, намечаются лучи в спинном плавнике.

Движения личинок становятся определеннее. С этого времени личинка приобретает возможность двигаться в толще воды в горизонтальном направлении, лишь изредка поднимаясь к поверхности.

Увеличивается относительное расстояние от глаза до отоцистов.

Движение ротовой щели по-прежнему не носит ритмичного характера.

Пигмент в затылочной области почти весь исчезает. Остается меланин на кишечнике и сохраняется в прежнем виде вентральный пигментный ряд.

На четвертые сутки развития длина тела личинки почти не изменяется (рис. 2, 5), рост личинки в длину прекращается. Сохраняются лишь незначительные остатки желточного мешка и уменьшается в размерах жировая капля. В головном отделе к этому времени уже сформировались мозговые пузыри, отоцисты отодвинулись еще более назад.

С этого же времени начинают развиваться челюстные кости: отчетливо видны *dentale* и *maxilla*. С развитием челюстных костей приобретает способность к выдвиганию рта вперед, в результате чего развиваются хватательные движения.

Пигмент в затылочной области исчезает совершенно. Характер остальной пигментации не изменился.

Личинки с этого времени не совершают вертикальных подъемов в верхние слои воды, а плавают преимущественно в горизонтальном направлении. Функции рулей поворота принимают на себя грудные плавники, которые значительно увеличиваются в размерах и принимают наклонное положение по отношению к боковой линии тела.

Движения личинки становятся быстрыми и энергичными с резкой сменой направлений.

На пятые-шестые сутки личинки морфологически мало изменяются (рис. 2, 6).

Исчезает желточный мешок, предельно уменьшается жировая капля, резко выделяются мозговые доли. Еще более увеличиваются в размерах грудные плавники. Пигментация остается без изменений.

Личинки свободно плавают в толще воды по всем направлениям, иногда поднимаются к поверхности воды по наклонной прямой, при этом активно двигая грудными плавниками. Движение рта более ритмично и носит ярко выраженный хватательный характер.

На пятые-шестые сутки развития происходит полное рассасывание желточного мешка и жировой капли.

Личинки в аквариумных условиях не переходят на внешнее питание и погибают.

Изменение меристических показателей развивающейся личинки приведено в табл. 2.

Таблица 2

Изменение меристических показателей развивающейся личинки (в мм) в 1957 г.

Измерение	28. VI	29. VI		30. VI	1. VII	2. VII	3. VII
	12 час.	12 час.	19 час.	12 час.	12 час.	12 час.	12 час.
Общая длина	2,64	2,68	2,84	2,92	3,12	3,12	3,12
Преанальное расстояние	0,92	1,04	1,12	1,12	1,12	1,12	1,12
Постанальное расстояние	1,80	1,64	1,72	1,80	2,00	2,00	2,00
Диаметр желточного мешка	0,40	0,60	0,40	0,32	0,20	—	—
Диаметр жировой капли	0,20	0,20	0,20	0,16	0,12	0,01	0,08
Диаметр глаза	0,20	0,20	0,20	0,20	0,22	0,24	0,24
Длина головы	0,36	0,40	0,52	0,48	0,48	0,60	0,60

Экспериментальным путем Зейем (1951) были получены личинки *Smaris smar* и гибриды *Smaris smar* и *Smaris chryselis* (рис. 3). Отличия в признаках гибридных личинок и чистопородных личинок *Smaris smar* Зей принимал, как характерные черты для личинок *Smaris chryselis*.

На основании наших экспериментальных наблюдений за развитием личинок *Smaris chryselis* мы произвели сопоставление признаков гибридных личинок и чистопородных личинок *Smaris chryselis*. Необходимо отметить, что Зей в своей работе приводит только один рисунок, не указывая при этом возраст личинки. В качестве отличительных признаков автор обращает внимание на расположение хроматофоров, не останавливаясь ни на морфологическом, ни на анатомическом строении личинки.

В тексте Зей не дает описания к данному рисунку, но описывает только что выклюнувшуюся гибридную личинку тоже только по расположению пигментных пятен.

Исходя из сказанного выше, ясно, что сопоставление чистокровных личинок *Smaris chryselis* Черного моря с гибридными личинками *Smaris smar* ♀ *Smaris chryselis* ♂ ограничено сравнением расположения пигментных пятен.

Только что вылупившиеся чистокровные личинки *Smaris chryselis* содержат на вершине головы 5—6 хроматофоров, которые исчезают полностью только на вторые-третьи сутки. У гибридных личинок лишь иногда присутствует 1 хроматофор, который может разделяться на 2 или максимум на 3 маленьких пятнышка. У гибридных личинок отсутствует очень характерный для *Smaris chryselis* хроматофор на хвосте. На вентральной стороне тела *Smaris chryselis* имеется 12—15 звездчатых пигментных пятен, в то время, как у гибридных личинок их значительно больше.

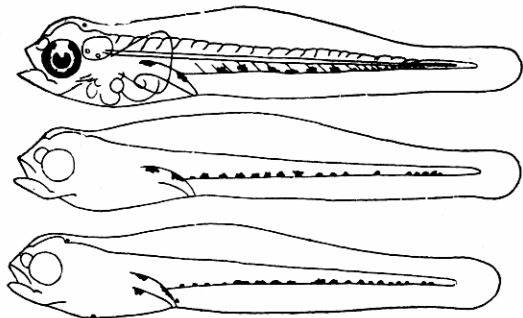


Рис. 3. Гибридные личинки *Smaris smar* и *Smaris chryselis* (по Zei, 1951)

Зей (1951) в своей работе дает описание планктонных стадий личинок *Smaris chryselis*, найденных в летнем планктоне. Одна из таких личинок длиной 3,8 мм изображена на рис. 4.

Сравнивая эту личинку с почти одноразмерными личинками, изображенными на рис. 2 (3,12 мм), видим, что приведенная Зеем планктонная личинка очень мало напоминает личинку, полученную экспериментальным путем.

Экстерьер планктонной личинки совершенно отличен от экстерьера искусственно выведенной личинки.

Несмотря на более позднюю стадию развития планктонной личинки (о чем говорит хорошо развитая нижняя челюсть, обособление хвостового плавника, развитие уростила) личинка содержит целый ряд признаков, характеризующих более раннюю стадию развития.

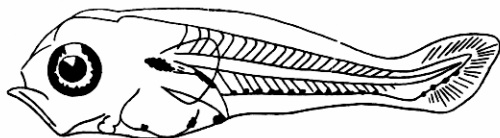


Рис. 4. Планктонная личинка *Smaris chryselis* (по Zei, 1956)

Кишечник еще не образует петлю, сердце однокамерное, грудной плавник мало развит.

В пигментации заметны также большие различия. В хвостовой части у планктонной личинки отчетливо видны 4 хроматофора, которых нет у личинок, полученных экспериментальным путем. На вентральной стороне тела планктонной личинки видны 12—13 четко определенных хроматофоров, тогда как у искусственно полученных личинок вентральный пигментный ряд представлен полосой рыхло расположенного меланина.

В результате приведенного сопоставления мы считаем возможным предположить, что найденная Зеем в планктоне личинка принадлежит к другому виду.

ЛИТЕРАТУРА

- Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidea). Тр. Ин-та морфологии животных, 1953, вып. 10.
- Пчелина З. М. Личинки и мальки рыб в районе Новороссийской бухты. Тр. Новороссийск. биол. ст., 1949, т. II, вып. 3.
- Смирнов А. И. Биология размножения и развития черноморской султанки. (*Mullus barbatus ponticus* Essipov). Бюлл. Моск. об-ва испытат. прир. Отд. биол., 1953, т. LVIII, 4.
- Lo Bianco. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del Golfo di Napoli. Mith. Zool. St. Neapel, 1909.
- Raffaele F. Le uova galleggianti e le larve dei Teleostei nel Golfo di Napoli Mit. Zool. St. Neapel., 1888, v. 8.
- Sanzo L. Uova e larve di *Smaris insidiator* C. V. Riv. Comitato talassografico Italiano memoria CCLXII. Venezia, 1939.
- Zei M. Ova and developmental stages of *Maena smaris* (L) and *Maena ohryselis* (C. V.) Acta adriatica, 1949, v. IV, N 5.
- Zei M. Iadranske girice (*Maenidae*) Slovenska Akademija Znanosti in umetnosti Razred za prirodoslovne in medicinske vede Institut la biologijo, 1951, 1, Deva 3.
-