

ПРОВ 68

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 2010

ТРУДЫ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

Том X



Севастопольская
Биологическая станция
Библиотека
№ 13251

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · 1958

Н. Н. ГОРБУНОВА

**РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЧЕРНОМОРСКОГО ШПРОТА
SPRATTUS SPRATTUS PHALERICUS (RISSO)**

Черноморскому шпроту, наиболее многочисленному обитателю Черного моря после хамсы, посвящено значительное число работ, с несомненностью доказывающих существование запасов, которые могли бы быть использованы промыслом (Antipa, 1906; Devedjian, 1926; Пилявская, 1937; Водяницкий, 1939, 1954; Малятский, 1940; Голенченко, 1940, 1948; Расс, 1949; Стоянов, 1950, 1953; Асланова, 1954).

Как объект самостоятельного рыболовства черноморский шпрот промысливается у берегов Румынии и Болгарии. Например, в течение последних пяти лет шпрот является наиболее многочисленным видом в Сталинском и Бургасском рыболовецких участках, где в апреле и мае он составляет около 93% общего улова (Стоянов, 1953). Имеется также указание Деведжен (Devedjian, 1926), что шпрот массами встречается у берегов Турции, где систематически производится его лов.

У наших берегов специального промысла шпрота не существует и он вылавливается большей частью как примесь в уловах хамсы. Недостаточное использование запасов черноморского шпрота промыслом можно объяснить двумя причинами. Значительно затрудняет промысел отсутствие до сего времени разноглубинного пелагического трала; другая, более существенная причина заключается в еще недостаточном знании биологии черноморского шпрота. Большая часть имеющихся в литературе сведений о биологии черноморского шпрота основана на сборах в прибрежных районах. О поведении шпрота в открытом море нам известно, к сожалению, еще очень мало, хотя черноморский шпрот относится к типичным представителям пелагофильной группы рыб открытого моря (Водяницкий, 1939; Малятский, 1940). Так же мало известно нам о распределении шпрота в период размножения; в то же время точное знание районов скопления шпрота в период нагула и размножения является необходимым ориентиром для организации промысла.

Учитывая большое практическое значение черноморского шпрота как возможного промыслового объекта, мы сделали попытку несколько расширить представления об условиях размножения и развития икры и личинок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили сборы икры и личинок шпрота в течение двух зимних сезонов 1952/53 и 1953/54 гг. в северо-западном районе, у берегов Крыма и Кавказа.

Во всех районах, за исключением юго-восточного побережья Кавказа, сбор ихтиопланктона производился посредством вертикальных ловов по горизонтам 100—50, 50—25, 25—10 и 10—0 м, а у южных берегов Крыма также в слое 200—100 м.

Северо-западный район

Сборы ихтиопланктона в этом районе проводились с 10 по 20 апреля и с 31 октября по 4 ноября 1954 г. Всего было взято 90 проб.

Крымский район

Здесь были произведены наиболее подробные исследования. У южного берега Крыма с 4 по 27 декабря 1952 г. и с 13 по 15 февраля 1953 г. проводились сборы материала по двум разрезам от мыса Айя и от мыса Айтодор на расстоянии 50 миль от берега. С 31 октября по 4 ноября 1954 г. проводились сборы материала по разрезам от мыса Айя и от мыса Сарыч на расстоянии до 80 миль от берега. Всего у южного берега Крыма было собрано 186 проб.

31 марта и 1 апреля 1953 г. было сделано 6 проб в районе мыса Меганом.

Кавказский район

У берегов Северного Кавказа сборы ихтиопланктона производились с 19 по 25 января 1953 г. в районе от мыса Утриш до Геленджикской бухты по 5 разрезам. В этом районе собрано 69 проб.

Для лова икры и личинок шпрота применялась обычная ихтиопланктонная сетка диаметром 80 см, описанная в инструкции Т. С. Рассы (1939). Количество пойманной икры и личинок просчитывалось в каждой пробе. Икра измерялась, и определялись стадии развития. Личинки также измерялись. При измерении личинок шпрота делались следующие промеры:

L — абсолютная длина тела от конца рыла до конца плавниковых лучей в хвостовом плавнике.

l — длина тела от конца рыла до начала плавниковой каймы.

O — продольный диаметр глаза.

ao — длина рыла, от конца рыла до переднего края глаза.

C — длина головы, от конца рыла до начала грудных плавников.

AA — антеанальное расстояние, от конца рыла до конца ануса.

A — длина анального плавника.

AD — антедорзальное расстояние, от конца рыла до начала спинного плавника.

D — длина спинного плавника.

H — высота тела перед спинным плавником.

h — высота хвостового стебля.

слух. кап. — продольный диаметр слуховой капсулы.

max. — длина верхней челюсти.

mand. — длина нижней челюсти.

io — ширина межглазничного пространства.

Все приводимые в тексте процентные выражения отдельных частей тела даны в отношении к *l*.

Для качественной характеристики питания личинок черноморского шпрота на различных этапах развития было исследовано содержимое кишечника 37 личинок.

Кроме экспедиционных сборов, проводились лабораторные работы по инкубированию икры и выращиванию личинок.

УСЛОВИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИКРЫ И ЛИЧИНОК

Черноморский шпрот (килька, сардель, сардинка) *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) является одним из подвигов *Sprattus sprattus* (L.), широко распространенного у берегов Европы от Гибралтарского пролива до Лофотенских и Фарерских островов. Типичный представитель южно-бореальной ихтиофауны, он в Средиземное и Черное моря проник из Атлантики в период ледникового похолодания. При последующем потеплении климата шпрот не погиб, как это произошло с другими бореально-атлантическими видами, а приспособился к жизни в своеобразных условиях Черного моря, о чем свидетельствует широкое распространение и большая численность этого вида.

Скопления шпрота в открытом море, нахождение икры и личинок над большими глубинами вдали от берега и ряд других факторов говорят о том, что черноморский шпрот — житель открытого моря. По-видимому, обитание его приурочивается к зоне с постоянно низкими температурами, которая расположена примерно на глубине от 50 до 100 м; именно наличие такой экологической ниши, в которой шпрот не встречает конкурентов, и позволило ему так широко распространиться по всей акватории Черного моря.

Черноморский шпрот достигает половой зрелости уже в годовалом возрасте (Асланова, 1954; Стоянов, 1953), но отмечены случаи созревания половых продуктов и до достижения годовалого возраста. В наших материалах шпрот, выловленный 16 января 1953 г., длиной 65—75 мм, что соответствует годовалому возрасту (Алеев, 1953), имел уже зрелые половые продукты на III—IV—V стадиях.

Типичный представитель бореальной ихтиофауны, шпрот в Черном море размножается преимущественно в самое холодное время года. Масовое икрометание наблюдается с ноября по март, когда температура воды у поверхности колеблется от 7 до 11°. Начало и конец нереста шпрота трудно выделить, так как икра встречается почти круглый год. Большую растянутость нереста можно объяснить как порционным икрометанием, так и неодновременным созреванием отдельных особей и стад в силу большого разнообразия внешних условий (Смирнов, 1950; Алеев, 1952; Асланова, 1954).

Нерестится шпрот, по-видимому, на всем пространстве Черного моря. Существует мнение, что в период икрометания шпрот держится разреженно, не образуя больших скоплений, хотя и различаются районы с большой и меньшей численностью икры (Павловская, 1952; Асланова, 1954).

Хеглунд (Höglund, 1938) при изучении вертикального и горизонтального распределения икры и личинок шпрота в проливах Скагеррак и Каттегат приходит к выводу, что районы с наибольшей концентрацией икры являются основными районами промысла шпрота и что уловы от 100 и выше икринок под 1 м² должны рассматриваться уже как районы основных нерестилищ. В некоторых районах Черного моря плотность икры шпрота превышает даже 200 шт. под 1 м² (табл. 1). В районе южного берега Крыма в декабре и феврале 1952/53 гг. наибольшее количество икры вылавливалось на расстоянии от 5 до 20 миль от берега, над глубинами от 300 до 1 тыс. м. Ближе к берегу, а также по мере удаления в открытое море количество икры уменьшалось (табл. 1).

Таблица 1

Распределение икры шпрота над различными глубинами
(средний улов под 1 м² поверхности моря в штуках)

Район	Время сбора	До 100 м	От 100 до 500 м	От 500 до 1000 м	Свыше 1000 м
Северо-западный район	Ноябрь	2	10	16	—
Южно-Крымский район	Ноябрь	—	35	7	—
	Декабрь	68	168	266	140
	Февраль	20	46	—	18
Северо-Кавказский район	Январь	5	20	26	94

В ноябре 1954 г. в районе южного берега Крыма наибольшее количество икринок вылавливалось над глубинами от 100 до 500 м на расстоянии 5—10 миль от берега; дальше в открытое море количество икры уменьшалось. В северо-западном и Северо-Кавказском районах количество икринок под 1 м² увеличивалось с увеличением глубины.

В толще воды икра шпрота распределяется неравномерно во всем 100-метровом слое воды. Преобладающее ее количество вылавливается в горизонте 25—50 или 50—100 м в зависимости от времени сбора (табл. 2).

Таблица 2

Вертикальное распределение икры шпрота в % от общего улова
(в числителе — под 1 м², в знаменателе — в 1м³)

Район	Время сбора	0—10 м	10— 25 м	25— 50 м	50— 100 м	100— 200 м
Северо-западный район	Ноябрь	1	11	44	44	—
		0,10	0,73	1,76	0,88	—
Южно-Крымский район	Ноябрь	2,80	15,60	48,60	33	—
		0,28	1,04	1,94	0,66	—
Там же	Декабрь	4,10	9,80	17,40	66,20	2,50
		0,40	0,70	0,70	1,30	0,03
Там же	Февраль	1,40	4,70	11,40	82,50	—
		0,14	0,30	0,40	1,60	—
Северо-Кавказский район	Январь	2,30	1,40	5,50	90,80	—
		0,20	0,10	0,20	1,80	—

В ноябре, т. е. в начале нереста, основная масса икры развигалась в горизонте от 25 до 100 м; ниже 50 м количество икры немного уменьшалось. Такое распределение икры наблюдалось и в северо-западном районе и в районе южного берега Крыма. В декабре, январе и феврале в районах южного берега Крыма и Северного Кавказа наибольшее количество икры вылавливалось в слое воды 50—100 м. В верхних, выше 50 м, слоях воды

количество икры резко снижается; ниже 100 м вылавливались лишь единичные икринки. Распределение икры шпрота преимущественно в слое воды ниже 25—50 м является характерным и практически не изменяется в течение всего периода нереста как при наличии температурного скачка, так и при наступлении гомотермии.

Имеющиеся в литературе сведения о нахождении икры черноморского шпрота (Водяницкий, 1936; Косякина, 1938; Пчелина, 1940; Павловская, 1952, 1954; Асланова, 1954) и наши наблюдения показывают, что икрометание этого вида происходит также преимущественно в слое 25—100 м.

Кроме того, икрометание шпрота в этом слое подтверждается еще и физическими свойствами икры, ее пловучестью (Зайцев, 1954). После вымета икра шпрота не опускается, а наоборот, поднимается или остается в том же горизонте, где была выметана.

Такое распределение икры в толще воды характерно для черноморского шпрота и связано с особыми, свойственными Черному морю гидрологическими условиями, с существованием ниже 40—50 м зоны с постоянно низкими температурами воды. Поиск взрослой рыбы и установление районов нереста посредством лова икринок давно уже известен как один из методов биологической разведки (Веденский, 1949), оправдавший себя в практике рыбного промысла. Распределение взрослого шпрота в местах скопления икры еще не исследовалось, и этот раздел исследований теснейшим образом связан с изучением поведения черноморского шпрота в период нереста, с изучением его нерестовых миграций.

Работы в северо-западном районе в апреле 1954 г. показали, что, несмотря на массовый нерест шпрота в этом районе, личинки почти не встречаются. Только на станциях с глубинами более 200 м, на выходе в открытое море, ловились единичные экземпляры. Также, при переходе из Керчи в Ялту, наибольшее количество личинок, до 30 шт. под 1 м² поверхности воды, вылавливалось над глубинами, близкими к 1 тыс. м. При приближении к берегу, с уменьшением глубины число личинок уменьшалось.

На основании этих данных пока предварительно можно сказать, что личинки шпрота размером до 20—30 мм также держатся в открытом море над значительными глубинами и реже встречаются у берегов. Исследование вертикального распределения личинок шпрота в толще воды не показало особой приуроченности к какому-либо горизонту. Личинки встречались примерно в равном количестве во всех горизонтах от 0 до 100 м.

РАЗВИТИЕ ИКРЫ И ЛИЧИНОК

Период инкубации икры черноморского шпрота при температуре колебавшейся в течение развития от 5 до 13°, продолжался 8 дней. Величина икринок одинакова во всех районах Черного моря, но несколько варьирует в ходе нереста (табл. 3).

В начале нереста, в ноябре, величина икринок меньше, что связано с более быстрым развитием при более высокой температуре воды в этот период. С дальнейшим понижением температуры воды развитие икры замедляется и удлиняется также период разбухания икры, что и приводит к увеличению средних размеров. Длина только что выклюнувшихся эмбрионов, развивающихся при температуре от 5 до 13°, колеблется от 2,80 до 3,68 мм (*L*) или от 2,72 до 3,56 мм (*l*). Желточный мешок большой и составляет вначале 35,8%. Голова предличинки плотно прижата к переднему краю желточного мешка. Хорошо выражена плавниковая кайма и зачатки

Таблица 3

Величина икринок черноморского шпрота (в мм)

Район	Время сбора	Средняя величина в мм	Колебания в размерах в мм
Северо-западный район	Ноябрь	1,05	0,98—1,12
Южно-Крымский район	Ноябрь	1,06	0,92—1,15
	Декабрь	1,12	1,02—1,19
	Февраль	1,15	1,06—1,19
Северо-Кавказский район	Январь	1,14	1,03—1,19
Юго-восточный район Кавказа	Январь	1,13	1,02—1,18

грудных плавников. В туловищном отделе до ануса насчитывается 34—36 миотомов. Антеанальное расстояние составляет 84—89%. Продольный диаметр глаза 6—7%. Глаза еще бесцветные. Пигментные клетки в форме небольших точек рассеяны по спинной стороне тела, от заднего края глаза примерно до середины тела (рис. 1, а). На этом этапе развития предличинки держатся в толще воды большую часть времени неподвижно, лишь изредка перемещаясь посредством очень быстрых волнообразных движений всем туловищем. Жидкость, заполняющая кровеносные сосуды и сердце, еще не окрашена, поэтому трудно проследить развитие кровеносной системы. Желтый и красный пигменты, участвующие в усвоении кислорода поверхностью тела, отсутствуют. Уже на второй день желточный мешок заметно уменьшается, составляя 31,8%. Голова несколько приподнимается над желточным мешком, но ротовая ямка остается по-прежнему не обозначенной. Распределение пигментных клеток на теле предличинки остается прежним (рис. 1, б). На третий день желточный мешок уменьшается до 27%. Антеанальное расстояние сокращается, а общая длина предличинки увеличивается. Пигментация со спинной стороны уменьшается и появляются пигментные клетки вдоль кишечной трубки. К шестому дню желточный мешок почти рассасывается и составляет лишь 23%. Увеличивается общая длина предличинки. Антеанальное расстояние сокращается до 79,5%. Голова полностью отделилась от желтка, хорошо выражена ротовая ямка, но рот еще закрыт, т. е., несмотря на сильно уменьшившиеся запасы желточного мешка, предличинка еще не перешла к самостоятельному питанию. Увеличивается число пигментных клеток вдоль кишечной трубки. Появляются пигментные клетки по внешнему краю глаз.

В табл. 4 приводятся данные по росту предличинки в течение первого этапа развития.

Наблюдения за ростом предличинки показали, что при питании исключительно за счет запасов желточного мешка интенсивный рост наблюдается в течение 4—5 дней, затем замедляется или приостанавливается. В некоторых случаях наблюдается даже уменьшение размера. Замедление или остановку роста вызывает, по-видимому, недостаток желточного питания. Этот момент в развитии является переходным к новому этапу — смешанного питания.

Полностью желточный мешок рассасывается при длине около 6 мм. На этом этапе развития еще сохраняется эмбриональная плавниковая

трубки доходит только до середины тела, навстречу ему от ануса идет ряд пигментных клеток по нижнему краю кишечной трубки, но также доходит только до середины тела.

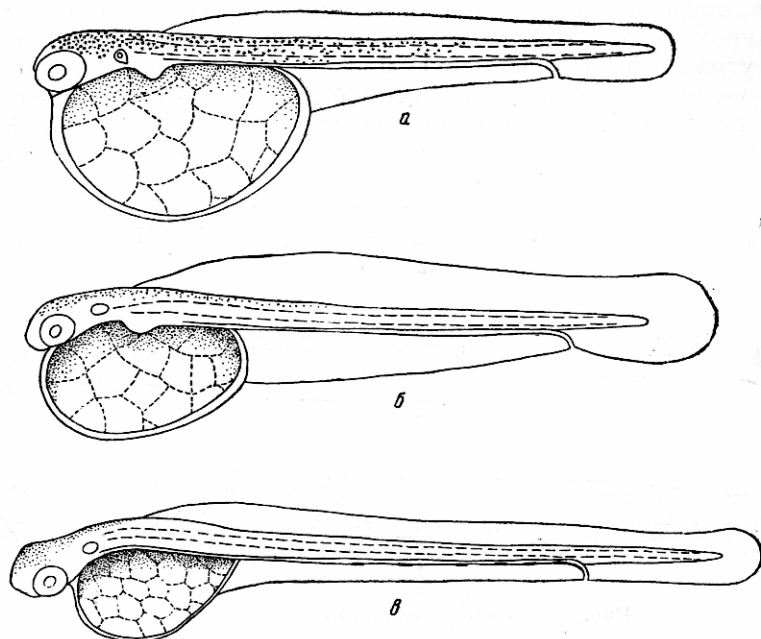


Рис. 1. Предличинки черноморского шпрота

a — однодневная, длиной 3,1 мм (*L*) и 2,96 мм (*l*); *b* — двухдневная, длиной 3,8 мм (*L*) и 3,7 мм (*l*); *v* — шестидневная, длиной 4,5 мм (*L*) и 4,3 мм (*l*).

При длине около 10 мм уже наблюдается небольшое скопление мезенхимы на месте будущих спинного и анального плавников и по нижнему краю хвостового плавника (рис. 2, *a*). Плавниковая кайма еще сохраняется

Таблица 5

черноморского шпрота (в % к *l*)

личинки в мм											
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
80—81	81—83	80—82	79—82	80—83	82—84	82	—	—	80,5	—	79,2
2,8—3,2	2,7—4,4	3,0—4,3	2,7—3,2	2,9—3,5	3,0—3,4	—	—	—	4,3	—	4,4
3,8—4,6	2,9—4,4	3,6—4,3	2,8—4,5	3,7—4,7	3,4—4,0	4,9	—	—	—	—	4,4
1,8—2,4	2,0—2,9	2,3—3,2	2,5—3,7	2,8—3,7	3,5—4,0	3,6	—	4,0	4,5	—	4,3
10,2—13,9	10,5—11,7	11,2—14,4	11,2—14,0	12,4—15,0	11,8—14,1	13,6	—	14,9	—	—	—
64—66	62—67	61—67	61—65	56—62	72—64	58	—	62	58	—	—
5,7—9,0	7,0—10,5	7,7—14,4	7,9—12,8	—	—	—	—	14,9	9,4	—	—
—	2,3—2,5	2,1—4,6	2,8—6,4	5,8—5,9	5,2—5,8	5,5	—	—	—	—	—

но уже близка к полному исчезновению. Пропорции тела несколько изменяются (табл. 5). Уменьшается относительная величина глаз, слуховой капсулы, антеанального расстояния. Передвижение, как и на предыдущем этапе, осуществляется путем волнообразных движений всего тела.

У личинок длиной 11,5 мм мышечная ткань несколько уплотняется, личинки утрачивают стекловидную прозрачность (рис. 2, б). В спинном плавнике имеется закладка 7 птеригофор, в хвостовом плавнике видна закладка гипуралий. В анальном плавнике закладка птеригофор задерживается. На этом этапе развития, благодаря уплотнению тканей и

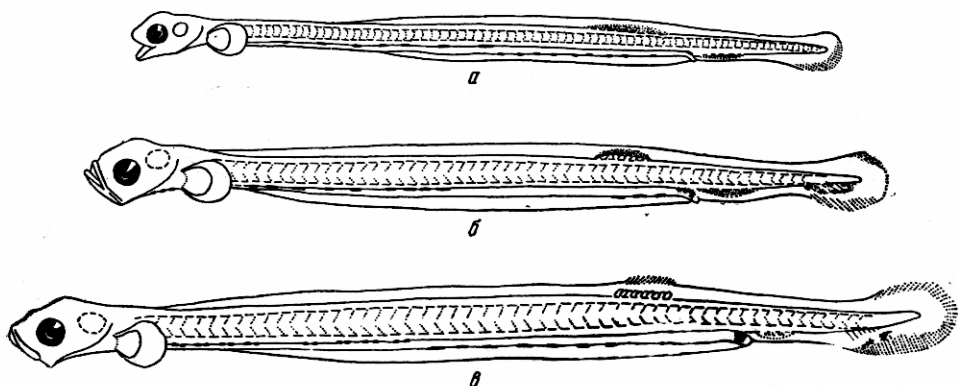


Рис. 2. Личинки черноморского шпрота.

а — длиной 10,3 мм (L) и 10,1 мм (I); б — длиной 12,3 мм (L) и 11,8 мм (I); в — длиной 18,8 мм (L) и 13,3 мм (I).

формированию спинного и хвостового плавников, личинка получает возможность передвигаться более активно. Пигментация несколько усиливается, появляются пигментные клетки по нижнему краю хвостового плавника и над анусом.

При длине 13—14 мм имеется закладка уже 9 птеригофор в спинном плавнике и намечается закладка 4 птеригофор в анальном плавнике. По нижнему краю хвостового плавника продолжается формирование гипуральных пластинок, намечается изгиб последнего удлиненного хвостового позвонка-уростилья. В грудных плавниках не заметно никакой перестройки, а брюшных плавников нет совсем (рис. 2, в).

При длине 14—15 мм число птеригофор в спинном плавнике увеличивается до 11, а в анальном плавнике до 7. По своему строению личинки длиной 14—15 мм почти не отличаются от личинок длиной 13—14 мм.

У личинок длиной 17—18 мм уже насчитывается в спинном и анальном плавниках по 13 птеригофор (рис. 3, а). Формирование хвостового плавника почти заканчивается; последний позвонок-уростиль изогнут вверх, и к нему снизу примыкают гипуральные пластинки. В спинном и хвостовом плавниках появляются мягкие лучи, не соединенные друг с другом и, по-видимому, лишенные упругости. В грудном плавнике также появляются мягкие, отделенные друг от друга лучи.

У личинок длиной 19—20 мм хвостовой плавник почти полностью сформирован. В спинном и анальном плавниках имеется уже полное число лучей, в D — 17 и в A — 19 (рис. 3, б). Брюшные плавники еще отсутствуют. Прозрачная хорда почти закрыта мышечным слоем. Пропорции тела, характерные для личиночного периода развития, сменяются

новыми, свойственными малькам. Увеличивается относительная величина глаз, рыла, головы, сокращается антеанальное и антедорзальное расстояния (табл. 6).

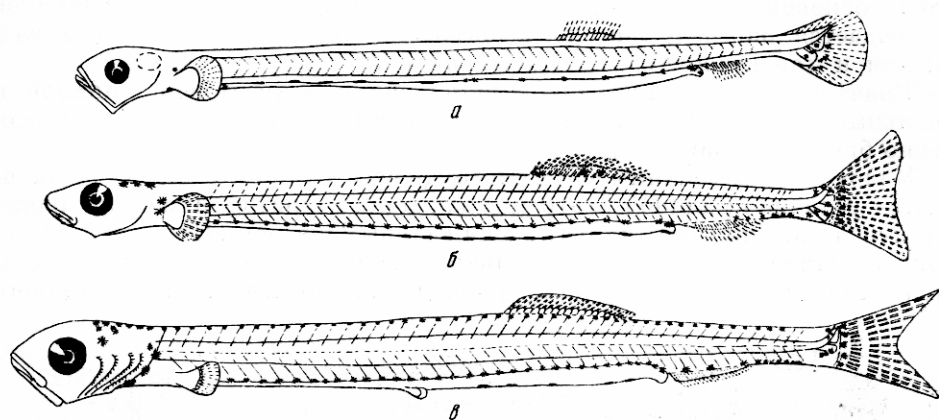


Рис. 3. Личинки черноморского шпрота.

а — длиной 18,7 мм (L) и 17,7 мм (l); б — длиной 22,5 мм (L) и 20,8 мм (l); в — длиной 24,1 мм (L) и 22,7 мм (l).

У личинок длиной 22—23 мм хвостовой плавник почти полностью сформирован, в спинном и анальном уже имеется полное число лучей: в спинном 16, в анальном 20. Грудные плавники поставлены вертикально с небольшим наклоном вперед. Появляются зачатки брюшных плавников.

Таблица 6

Пропорции тела мальков и взрослых особей черноморского шпрота (в % к l)

Промеры	Длина в мм							
	20	30	40	50	60	70	80	90
AA	76	—	—	69—73	71—74	68	74	72—74
O	7,2	—	—	7,5—7,9	6,6—8,1	7,1—7,3	6,4	6,0—6,5
ao	8,5	—	—	8,5—11,1	8,0—10	8,9—9,5	8,6	8,5—8,9
C	26,8	—	—	27,5—29,5	26,2—28,6	25,5—27,2	26,3	24,7—25,5
AD	60	—	—	53—55	53—55	55—56	54	53—56
C*	26,8	—	—	28,5—30,1	27,8—30,1	27,7—28,2	27,6	26,7—27,8
H	10,2	—	—	15,6—16,2	15,4—18,8	16,4—17,2	18,3	17,7—19,6
h	6,0	2	—	7,3—8,1	7,2—8,3	6,9—7,0	7,2	7,6—7,7
Верхняя челюсть	11,9	—	—	10,8	10,4—11,6	10,0—11,4	—	10,0—10,8
Нижняя челюсть	12,8	—	—	12,6—13,4	12,5—13,9	12,6—12,9	12,0	11,5—12,2
io	4,2	—	—	3,9—4,5	4,3—5,3	4,3—4,6	4,4	3,9—4,4

* До плавников

Антевентральное расстояние 45,1%. Изменяется характер пигментации. Личиночная пигментация исчезает, появляются пигментные клетки по спинной стороне, у основания спинного плавника, появляется мелкоточечная пигментация по спинной стороне и более интенсивная пигментация на хвосте (рис. 3, в).

При длине 24—25 мм период личиночного развития заканчивается; малек почти полностью сформирован. Формирование непарных и парных

плавников уже закончено. Имеются уже обособленные желудок и кишечник. Пигментация так называемого диффузного типа с более интенсивным скоплением пигментных клеток по спинной, брюшной сторонам тела и вдоль боковой линии (рис. 4). В закладке и формировании плавников наблюдается определенная последовательность, вызванная общим развитием и характером взаимоотношений с внешней средой.

Вначале формируются непарные плавники — хвостовой, спинной и анальный, значительно отстают от них своим развитием грудные, и особенно брюшные плавники.

Уплотнение мезенхимы на месте будущего спинного плавника начинается у личинок длиной 8—10 мм; закладка птеригофор и формирование лучей заканчивается по достижении длины 22—25 мм. Положение спинного плавника за это время несколько изменяется, он как бы передвигается к середине тела, расстояние от конца рыла до первого луча спинного

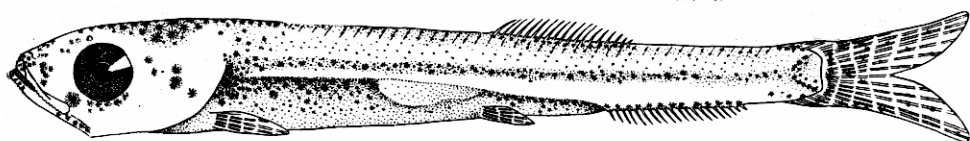


Рис. 4. Личинка черноморского шпрота длиной 26,4 мм (L) и 24,3 мм (I).

плавника сокращается с 65% при длине 8—9 мм до 58—60% при длине 20 мм и до 53% у взрослых рыб. Спинной плавник, расположенный почти на уровне центра тяжести, служит главным образом для сохранения прямолинейности движения и для фиксации положения середины тела при поворотах (Васнецов, 1941, 1948).

С небольшим отставанием от спинного плавника начинается закладка и формирование анального плавника, развитие которого также заканчивается при длине 22—25 мм. Анальному плавнику отводятся функции руля вертикальных поворотов, способствующего подъему передней части тела.

Формирование хвостового плавника начинается почти одновременно или даже немного раньше, чем формирование спинного плавника, при длине 8—9 мм. Вначале замечается скопление мезенхимы по нижней лопасти хвостового плавника, под последним позвонком хвостового отдела.

Таким образом, хвостовой, спинной и анальный плавники, способствующие одновременно поступательному движению и поворотам рыбы, начинают развитие раньше, чем грудные и брюшные, которым приписывается функция рулей глубины и поворотов.

Грудные плавники в виде двух мягких округлых лопастей закладываются еще у эмбрионов до вылупления. Они расположены в горизонтальной плоскости и плотно прижаты к желточному мешку. В течение предличиночного этапа развития плоскости грудных плавников продолжают сохранять горизонтальное положение. К концу рассасывания желточного мешка грудные плавники начинают менять положение, передний край плоскости плавника приподнимается и образует острый угол с горизонтальной плоскостью тела. К концу личиночного периода развития плоскости грудных плавников поставлены почти вертикально с небольшим наклоном вперед. Такое положение плавников сохраняется и у взрослых рыб. Закладка лучей в грудных плавниках начинается при длине 16—18 мм. При этом мягкая, мышечная часть лопасти уменьшается и

появляются упругие костные лучи. Брюшные плавники появляются еще позже, почти в конце личиночного периода, при длине 22 мм. К 24 мм длины в брюшных плавниках уже появляются лучи.

У личинок черноморского шпрота с момента выклева до окончания личиночного развития можно различить пять этапов.

Первый этап — предличиночный, начинается с момента выклева. Питание исключительно за счет запасов желточного мешка. Предличинка слабоподвижна, перемещается посредством волнообразных движений всего тела. Тело почти прозрачное. Пигментация эмбрионального типа. Глаза лишены пигмента. Ротовая ямка закрыта. Заканчивается с переходом на частичное самостоятельное питание.

Второй этап — предличиночный со смешанным питанием. Для развития личинок уже недостаточно только желточного питания, они начинают заглатывать и мелкий малоподвижный планктон. Эмбриональная пигментация сменяется распределением пигментных клеток, которое свойственно личинкам в течение всего личиночного периода развития. Глаза пигментированы, рот открыт. Слабое передвижение осуществляется при помощи волнообразных движений всего тела.

Третий этап — личинки переходят целиком на самостоятельное питание. Происходит закладка непарных плавников, однако еще слабо способствующих активному передвижению. Пигментация личиночного типа.

Четвертый этап — происходит дальнейшее формирование парных и непарных плавников. К концу этапа хвостовой, спинной и анальный плавники почти полностью развиты и участвуют в поступательном движении и поворотах личинки. Мускулатура тела уплотняется.

Пятый этап — окончание личиночного периода развития. Формирование парных и непарных плавников закончено. В плавниках уже имеется полное число лучей. Изменяются пропорции тела. Пигментация диффузного типа.

ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК

Анализ кишечника 37 личинок черноморского шпрота длиной от 6 до 24 мм показал, что в течение личиночного периода, начиная уже с 6 мм, личинки питаются фито- и зоопланктоном.

В пищевых остатках преобладали мелкие *Copepoda*, главным образом *Oithona minuta* и науплиальные стадии *Copepoda*, среди них также науплии *Calanus helgolandicus*.

В кишечниках личинок встречены также *Pseudocalanus* и яйца *Copepoda*. Растительные остатки встречаются реже; из диатомовых водорослей — *Skeletonema costatum*, *Coscinodiscus*.

Из 37 вскрытых кишечника 9 были пустыми. В остальных кишечниках находилось различное количество зоопланктонных организмов от 1 до 22 шт. в одном кишечнике размером от 0,02 до 0,04 мм.

Состав пищевых объектов личинок и взрослого шпрота различаются. Если личинки питаются мелкими *Copepoda* и их науплиусами, то основу питания взрослого шпрота составляет *Calanus helgolandicus* (Кусморская, 1954).

Качественный характер питания черноморского шпрота на различных периодах развития представляется следующим. Предличиночный период — желточное питание и малоподвижный фито- и зоопланктон.

Личиночный период — слабо- и активноподвижный зоопланктон.

Мальковый период и период половозрелости — зоопланктон.

УСЛОВИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ШПРОТА В БАЛТИЙСКОМ, СЕВЕРНОМ И СРЕДИЗЕМНОМ МОРЯХ

Вид *Sprattus sprattus* (L.) в пределах ареала образует три подвида, незначительно различающихся по морфологическим признакам и особенностям биологии. Половой зрелости шпрот в северных районах достигает в возрасте 2 лет и даже на третьем году жизни. В южных районах, в Черном и Средиземном морях, шпрот достигает половой зрелости к концу первого года жизни. Икрометание всюду порционное; имеются данные (Heidrich, 1925; Morigawa, 1954), что у балтийского шпрота нерест одной особи продолжается в течение 2—3 недель, причем число отдельных порций доходит до 8—9, а промежутки между отдельными выметами равняются 8—10 дням.

Черноморский шпрот, по-видимому, также выметывает икру в 7—9 порций (Асланова, 1954).

Таблица 7

Температура воды в период массового нереста шпрота
в различных районах

Район	Температура воды в °С	Литературные ссылки
Фарерские острова	5,5—8	V. Taning, 1936
Центральная часть Балтийского моря	8—11	Z. Mulicki, 1939
Северное море и Ла-Манш	8—11	L. Fade, 1920
Черное море	8—10	Р. Павловская, 1952, 1954; Н. Асланова, 1954; на- ши данные
Адриатическое море	8—10	L. Fade, 1920
Средиземное море (французское побережье)	Ниже 12	J. Furnestin, 1948

Сроки нереста тесно связаны со временем, в течение которого наблюдается наиболее благоприятная для развития икры температура воды. Икрометание всюду в северных и южных районах проходит при температуре от 8 до 12° (табл. 7). Лишь в немногих случаях отмечалось икрометание при температуре 16—18° (Mankowski, 1958; Павловская, 1954).

Сроки нереста шпрота в результате строгой приуроченности к определенному диапазону температур воды смещаются в пределах ареала с весенне-летнего сезона на зимний по мере продвижения с севера на юг (табл. 8).

В районе Фарерских островов икрометание начинается раньше, чем в более южных районах. Имеется указание на нахождение в районе Фарерских островов личинок шпрота меньше 7 мм уже в апреле; это дало возможность предполагать, что икрометание начинается в марте (Taning, 1936). Более подробных сведений о сроках нереста шпрота у Фарерских островов, основанных на сборах выметанной икры или лове взрослых особей со зрелыми половыми продуктами, в литературе не было встречено. Икра шпрота может развиваться при солености от 5 до 30‰. В слабосоленой воде (Балтийское и Черное моря) не только нормально живет взрослый шпрот, но и размножается при солености 6—7‰ и даже 4—5‰. Районы нереста шпрота расположены главным образом в открытом море вдали от берегов, но не исключается икрометание и в прибрежных районах, однако в значительно меньшем размере.

Независимо от глубины и расстояния от берега развитие икры шпрота происходит не в поверхностных горизонтах, а в более глубоких. Так, например, в Балтийском море наибольшее количество икры шпрота встречается в слое от 20 до 40 м, в проливах Скагеррак и Каттегат—в горизонте 10—20 м, в Черном море наибольшее количество икры вылавливается в горизонте 50—100 м.

Таблица 8

Сроки размножения шпрота в различных районах

	Время икрометания, месяцы											
	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Фарерские острова												
Северная часть Балтийского моря												
Средняя и западная часть Балтийского моря												
Проливы Скагеррак и Каттегат												
Северное море												
Ла-Манш												
Черное море												
Средиземное море												

Величина икринок шпрота варьирует от самой мелкой в Ла-Манше, 0,91—1,03 мм, до самой крупной в центральной части Балтийского моря, 1,22—1,68 мм. Шнейдер (Schneider, 1908) считает, что одним из признаков морфологической специфики балтийского шпрота является значительно большая, чем в других районах, величина икринок. Сопоставление размеров икры и солености воды по отдельным районам показало закономерное увеличение размера икринок по мере понижения солености (табл. 9).

Таблица 9

Величина икринок шпрота по различным районам

Район	Величина икры в мм	Соленость в ‰
Балтийское море	1,0—1,7	6—8
Черное море	0,9—1,23	17—18
О-в Гельголанд	0,88—1,13	35,2
Ла-Манш	0,91—1,03	35
Немецкая бухта	0,82—1,23	—
Средиземное море	0,96—1,08	37

Различия в размерах икры шпрота по отдельным районам ареала не имеют в данном случае таксономического значения и обусловлены, по-видимому, только условиями обитания, главным образом соленостью и температурой.

Уловы икринок различаются по отдельным районам. Наибольшее количество икринок под 1 м² поверхности моря вылавливается в Северном море, у норвежского и датского берегов, в проливах Скагеррак и Каттегат, в южной и центральной частях Балтийского моря. В Средиземном море уловы икры шпрота не велики и случайны.

Длина выклеывающихся личинок различается по отдельным районам. В Балтийском море величина только что выклюнувшихся личинок колеблется от 3,07 до 3,6 мм. В Кильской бухте длина только что выклюнувшихся личинок 2,9 мм (Mogawa, 1954), в Северном море 3,37 мм, в Средиземном море 2,25 мм (D'Ancona, 1931—1932), в северных районах в связи с более продолжительным периодом инкубации и большой величиной икры личинки при выклеве несколько крупнее, чем в Средиземном и Черном морях. Также и в дальнейшем развитие личинок в северных областях происходит замедленно и морфологические изменения наступают при достижении больших размеров, чем у личинок в южных районах, развивающихся при более высоких температурах. Сравнение развития личинок шпрота в различных районах ареала представляется затруднительным, так как в литературе встречается слишком мало данных. Более подробное описание развития дано для средиземноморского шпрота (Fage, 1920, 1938) и атлантического (Lebour, 1921).

Рассасывание желточного мешка происходит у личинок атлантического шпрота в районе Фарерских островов при длине 5—6 мм (Taning, 1936), у северноморского при длине около 5 мм (Ehrenbaum, 1908), у балтийского при длине 5—6 мм (Казанова, 1952) и у средиземноморского при длине 4,7 мм (Fage, 1920).

Несколько отстает у черноморского шпрота закладка непарных и парных плавников. У средиземноморского шпрота при длине 10 мм уже хорошо различима закладка спинного плавника; на месте анального и хвостового плавников заметно уплотнение мезенхимы. У черноморского шпрота при той же длине закладка всех непарных плавников несколько отстает и наблюдается лишь легкое уплотнение мезенхимы.

При длине 16,4 мм у средиземноморского шпрота лучи в спинном и анальном плавниках ясно обозначены, а у личинок черноморского шпрота при этой длине происходит еще только закладка птеригофор, причем имеется еще неполное их число. Брюшные плавники появляются у средиземноморского шпрота при длине 18 мм, у черноморского — при длине 18—20 мм и у атлантического шпрота — при длине 17,25—20 мм.

В поведении личинок шпрота в различных районах ареала также наблюдается много общего. Личинки атлантического шпрота свободно распределяются в 200-метровом слое воды; ниже этой глубины личинок шпрота не было встречено. В 200-метровом слое воды распределяются они неравномерно и предпочитают глубины больше 25—30 м, примерно до 100 м; ниже количество их резко уменьшается (Fage, 1920).

В районе Фарерских островов наблюдалось свободное распределение личинок шпрота до глубины 75 м; несколько большее количество личинок вылавливается в слое 40—65 м, а ниже 75 м количество их убывает (Taning, 1936). Личинки, как и икра шпрота, для своего развития предпочитают глубокие, более холодные горизонты, с температурой воды 8—11°. Личинки шпрота встречаются как в прибрежных, так и открытых водах, но несколько преобладают в открытых водах, вдали от берегов.

Исследование питания личинок атлантического шпрота на ранних стадиях показало, что фитопланктон заглатывается личинками как до, так и после рассасывания желточного мешка, примерно до длины 8,5 мм. Более крупные переходят на питание малоподвижным, мелким планктоном, а малышки питаются взрослыми формами *Copepoda* и *Cirripedia* (Lebour, 1920).

Как в развитии, так и в поведении личинок шпрота п/в *Sp. sp. sprattus* (L.), *Sp. sp. balticus* (G. Schneider), *Sp. sp. phalericus* (Risso) наблюдается много общих черт, которые, несмотря на изменяющиеся условия окружающей среды в пределах большого ареала, мало изменяются. Различия в сроках нереста по мере продвижения с севера на юг, увеличение размера икры с уменьшением солёности и увеличение скорости развития икры и личинок в южных районах относятся к эколого-физиологическим изменениям и, по-видимому, слабо отражаются на морфологии икры и личинок шпрота.

ВЫВОДЫ

1. Уловы икры и личинок подтверждают многочисленность шпрота в Черном море и приуроченность его обитания к открытым водам. Существуют районы больших и меньших скоплений икры, что, несомненно, соответствует и скоплениям взрослых особей.

В начале нереста наибольшие скопления икры наблюдаются ближе к берегу, на расстоянии 5—10 миль, а затем зона интенсивного нереста расширяется до 20—30 миль и дальше, в открытое море.

В толще воды икра шпрота распределяется неравномерно во всем 100-метровом слое воды. Преобладающее ее количество вылавливается в горизонтах 25—50 м или 50—100 м, в зависимости от времени сбора.

2. Развитие личинок черноморского шпрота с момента выклева до окончания личиночного периода развития подразделяется на 5 этапов, которые характеризуются морфологическими различиями и качественно различными взаимоотношениями с внешней средой.

В закладке и формировании плавников наблюдается определенная последовательность: закладка спинного плавника начинается у личинок длиной 8—10 мм, закладка птеригофор и формирование лучей заканчиваются по достижении длины 22—25 мм. С небольшим отставанием от спинного плавника начинаются закладка и формирование анального плавника, развитие которого также заканчивается при длине 22—25 мм. Формирование хвостового плавника начинается почти одновременно или даже немного раньше, чем формирование анального плавника, при длине 8—9 мм. Закладка лучей в грудных плавниках начинается при длине 16—18 мм, закладка брюшных плавников происходит при длине 22 мм.

3. В питании личинок длиной от 6 до 24 мм преобладали мелкие *Copepoda*, главным образом *Oithona minuta* и науплиальные стадии *Copepoda*. Качественный состав питания черноморского шпрота на различных этапах развития представляется различным.

4. Сравнение условий нереста и развития подвидов *Sp. sp. sprattus* (L.), *Sp. sp. balticus* (G. Schneider), *Sp. sp. phalericus* (Risso) подтверждает большое сходство их морфологии и биологии. Сроки нереста, величина икры, скорость развития икры и личинок изменяются закономерно по мере изменения температуры, солёности и других внешних факторов.

ЛИТЕРАТУРА:

- Алеев Ю. Г. О типе нереста *Sprattus sprattus phalericus* (Risso). Докл. АН СССР, 1952, т. LXXXII, в. 2.
Алеев Ю. Г. О строении отолигов и темпе роста черноморского шпрота. Докл. АН СССР, 1953, т. 93, в. 5.

- Асланова Н. Е. Шпрот Черного моря. Тр. ВНИРО, 1954, т. 28.
- Васнецов В. В. Функция плавников костистых рыб. Докл. АН СССР, 1941, т. 31, в. 5.
- Васнецов В. В. Особенности движения и деятельности плавников леща, воблы и сазана в связи с питанием. В кн. «Морфол. особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.
- Веденский А. П. Опыт поисков скоплений минтая по плавающей икре. Изв. ТИНРО, 1949, т. 29.
- Водяницкий В. А. Наблюдения над пелагическими лйцами рыб Черного моря. Тр. Севастопольск. биол. ст. АН СССР, 1936, т. 5.
- Водяницкий В. А. К изучению биологии пелагической области Черного моря. Природа, 1939, № 4.
- Водяницкий В. А. О проблеме биологической продуктивности водоемов и в частности Черного моря. Тр. Севастопольск. биол. ст. АН СССР, 1954, т. 8.
- Голенченко А. П. Шпрот в Черном море. Рыбн. хоз-во, 1940, № 6.
- Голенченко А. П. Рыбные богатства Черного моря и перспективы их освоения. Рыбн. хоз-во, 1948, № 4.
- Зайцев Ю. П. Определение плавучести пелагической икры некоторых черноморских рыб. Докл. АН СССР, 1954, т. 94, № 3.
- Казанова И. И. Материалы по размножению рыб Балтийского моря. Докл. ВНИРО, 1952, в. 1.
- Косыкина Е. Г. Пелагическая икра рыб в районе Новороссийска. Тр. Новороссийск. биол. ст., 1938, т. 2, в. 2.
- Кусморская А. П. Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами. Тр. ВНИРО, 1954, т. XXVIII.
- Малытский С. М. Материалы по экологии населения пелагиали Черного моря. Тр. Новороссийск. биол. ст., 1940, т. 2, в. 3.
- Павловская Р. М. О размножении черноморского шпрота. Докл. АН СССР, 1952, т. LXXXII, в. 1.
- Павловская Р. М. Размножение шпрота, ставриды и барабули в Черном море. Тр. ВНИРО, 1954, т. 28.
- Пилевская А. Е. Неиспользуемые ресурсы шпрота в северо-западной части Черного моря. Рыбн. хоз-во, 1937, № 8.
- Пчелина З. М. Личинки и мальки рыб в районе Новороссийской бухты. Тр. Новороссийск. биол. ст., 1940, т. 2, в. 3.
- Расс Т. С. Инструкция по сбору икринок и мальков рыб. ВНИРО, 1939.
- Расс Т. С. Ихтиофауна Черного моря и ее использование. Тр. Ин-та океанол., 1949, т. 4.
- Смирнов А. И. Порционность икротетания пелагофильных рыб Черного моря. Докл. АН СССР, 1950, т. LXX, в. 1.
- Стоянов С. Черноморский шпрот. Природа и знание, 1950, кн. 1.
- Стоянов С. Черноморский шпрот. Тр. ин-та зоол. Болгар. АН, 1953, № 3.
- D'Alessona. Clupeoidei. Fauna e Flora del Golfo di Napoli, 1931—1932. Monogr., 1938.
- Antipa G. Die Clupeinen des westlichen Teiles des Schwarzen Meeres und der Donaumündungen. Denkschr. d. Mathemat. Naturwissensch. Klasse d. K. Akad. d. Wissenschaft, 1906, Bd. 78.
- Apstein C. Die Verbreitung der pelagischen Fischeier und Larven in Baltsee und den angrenzenden Meeresteilen. Wiss. Meeresunt., Kiel., 1911, Abt. 20.
- Bjerkан K. The Biological condition of the Sprat Stock along the Norwegian Coast. Rap. et procès-verbaux des Réunions, Conseil Permanent Intern. pour l'explor. de la mer, 1950, v. 126.
- Borcea J. Note sur l'esprot de la Mer Noire. C. R. Acad. Sci. de Roumanie, 1936, т. 1.
- Devédjian K. Pêche et pêcheries en Turquies, Constant., 1926.
- Ehrenbaum E. Eier und Larven von Fischen. Nordisches Plankton, 1908.
- Fage L. Engraulidae, Clupeidae. Rep. of the Dan. Oceanogr. Exped. 1908—1910, to the Mediter. and the Adjacent Seas, 1920, v. 11, Biol., N 6.
- Fage L. A propos du sprat de la Mer Noire. «Grigor Antipa», Hommage à son oeuvre, 1938.
- Furnestin J. Observations sur le sprat des côtes méridionales de France. Rev. Trav. off. Pêches Marit., 1948, t. 14, N 1—4.
- Heidrich H. Ueber die Fortpflanzung von Clupea sprattus L. in der Kieler Bucht. Wissensch. Meeresunt. 1925, Abt. Kiel, Bd. 20.
- Höglund E. Über die Horizontale und vertikale Verteilung der Eier und Larven des Sprötes (Cl. sprattus L.), im Skagerrak — Kattegatgebiet. Svenska Hydrogr. Biol. Kommis. Skrifter, 1938, S. Biol., Bd. 2.
- Lebour M. The larval and postlarval stages of the pilchard, Sprat and Herring, from Plymouth District. Journ. Mar. Biol. Ass., 1921, v. 12, N 3.

- M a n k o w s k i W. The quantitative distribution of Eggs and Larvae of *Clupea sprattus* L., *Gadus morhua* L. and *Onos cimbrius* L. in the gulf of Gdansk in 1938, 1946 and 1947. Journ. Conseil, 1948, v. 15, № 3.
- M o r a w a Fr. Laichen, Laichebedingungen und Laichplätze des Sprottes dargestellt auf Grund von Untersuchungen in der Kieler Bucht. Zschr. f. Fisch. u. deren Hilfswiss., 1954, Bd. 2.
- M u l i c k i Z. The Distribution of the sprat in the Middle Baltic during the summer of 1939. Journ. Conseil, 1939, v. 15, № 2.
- S c h n e i d e r G. Die Clupeiden der Ostsee. Rap. et procès-verbaux, 1908, t. 9.
- T a n i n g V. Young Herring and Sprat in Faroese Waters. Meddel. f. Kommis. f. Havund. 1936, Ser. Fisk. 10, N 3.