

Т. В. ДЕХНИК.

О СУТОЧНОМ РИТМЕ РАЗМНОЖЕНИЯ И СТАДИЙНОСТИ РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ РЫБ

Изучение закономерностей индивидуального развития рыб с выявлением особенностей приспособительного характера находит все более широкое отражение в отечественной литературе. Этой проблеме посвящены многие фундаментальные работы советских ученых, представляющие большую ценность в теоретическом отношении и содержащие важные практические выводы (работы В. В. Васнецова, С. Г. Крыжановского, Т. С. Рассы, Н. Л. Гербильского, Б. С. Матвеева, Т. А. Детлаф, А. С. Гинзбург, М. Ф. Вернидуб и др.).

Проблема стадийности раннего онтогенеза разрабатывается на основе глубоких экспериментальных исследований. Накоплен богатейший фактический материал по морфо-физиологическим особенностям эмбрионального развития рыб и других животных. Большое место в этой области занимает изучение периодов повышенной чувствительности к внешним раздражителям.

В настоящем сообщении изложены данные по ритму размножения и развития некоторых морских рыб в естественных условиях обитания.

В основу работы положены непрерывные многосуточные наблюдения, выполненные летом 1957 г. в западной части Черного моря. Сбор проб производился в одной точке моря регулярно с четырехчасовыми промежутками. Каждые новые сутки наблюдения начинались на час раньше с таким расчетом, чтобы получить представление о последовательности развития за каждый час. Наблюдения проводились на точке, расположенной по траверзу мыса Лукулл, в 14 милях от берега (с 5 по 12 июля и с 5 по 8 августа) и в районе Кара-Дага (с 17 по 21 августа).

Выбранный район (на траверзе мыса Лукулл) характеризуется преобладанием максимально слабых (для прибрежных вод Черного моря) течений и вместе с тем является одним из основных районов нереста массовых видов рыб. Слабое прибрежное течение при наличии местных циклонических течений обеспечивало возможность наблюдений за последовательной сменой этапов эмбриогенеза в пределах отдельных генераций. (В отличие от общепринятого значения термин «генерация» применяется в данном случае для обозначения единовременного вымета икры, который последовательно прослеживается в планктоне по этапам развития — от оплодотворения до выклева эмбриона). Принос развивающейся икры из других районов в этих условиях делается незначительным.

Проведенные летом 1957 года наблюдения позволили проследить за развитием нескольких генераций черноморской хамсы (от момента оплодотворения до выклева зародыша) с учетом убыли на разных этапах

эмбрионального развития в зависимости от условий среды. Кроме того, получены некоторые данные о ритме размножения и развития черноморской барабули. Нерест ставриды в 1957 г. в районах наших наблюдений был чрезвычайно слабый. Икра ее встречалась в уловах редко, и последовательность развития отдельных генераций ставриды не могла быть прослежена. По многим другим рыбам, икринки которых спорадически появлялись в уловах, можно было уловить лишь ритм появления их первых стадий в планктоне.

В настоящей статье не затрагивается вопрос убыли яиц, т. к. он рассматривается в специальной работе.

В эмбриональном развитии изученных видов рыб, так же, по-видимому, как и всех костистых рыб, может быть выделено шесть последовательных этапов, резко разграничивающихся морфологически. Процессы развития, протекающие в пределах этапов, отличаются качественной определенностью.

I этап — дробление. Начинается от момента оплодотворения и продолжается до образования многоклеточного зародышевого диска или blastomerной бластулы (рис. 1а—б).

II этап — эпителиальная бластула. Характеризуется смещением blastомеров в поверхностный слой и образованием многослойной пластинки, прикрывающей blastоцель (рис. 1в).

III этап — гастрюляция. Начинается с обрастания желтка blastодиском и продолжается до замыкания желточной пробки. На этом этапе происходит первичная закладка зародышевых органов (рис. 1 г-д-е).

IV этап — зародышевая полоска. Обособляется головной конец, нервная трубка, начинается сегментация тела. Этап продолжается до образования хвостовой почки (рис. 1 ж-з).

V этап — рост хвостового отдела. Начинается с отделения хвостового отдела от желтка и продолжается до начала пульсации сердца (эмбрион хамсы к этому времени охватывает $\frac{2}{3}$ поверхности желтка). На этом этапе происходит дифференцировка мезотомов, образуются зачатки кровеносных сосудов, кишечник и другие органы (рис. 1 и-к-л).

VI этап — подвижный эмбрион — от начала пульсации сердца до выклева. На этом этапе происходит рост и окончательное формирование заложенных зачатков личиночных органов (рис. 1 м).

Выделенные этапы близко совпадают с качественно определенными понятиями ступеней эмбрионального развития Б. С. Матвеева (1956). В отличие от предложенной Б. С. Матвеевым системы процесс формирования зиготы (I этап) объединен с процессом дробления, а во II этап выделен качественно новый процесс топографического перемещения клеток анимального полюса — эпителиальная бластула.

Последовательность генераций развивающейся икры хамсы в планктоне может быть показана в виде схемы (рис. 2). В июле прослежено развитие семи генераций, в августе — одной. Все другие сборы хамсы в августе носили спорадический характер и не могут быть представлены в виде последовательной смены этапов развития. Кружками обозначены предполагаемые ступени развития, наблюдения в эти часы не могли быть проведены по той или иной причине. Вместе с тем эти предполагаемые ступени вполне достоверны, т. к. последующие часы наблюдений показывают дальнейшие стадии развития данной генерации. (Термин стадия, следуя С. Г. Крыжановскому, употребляется в смысле момента развития).

Продолжительность развития в пределах отдельных генераций или длительность инкубационного периода различна. Она находится в прямой

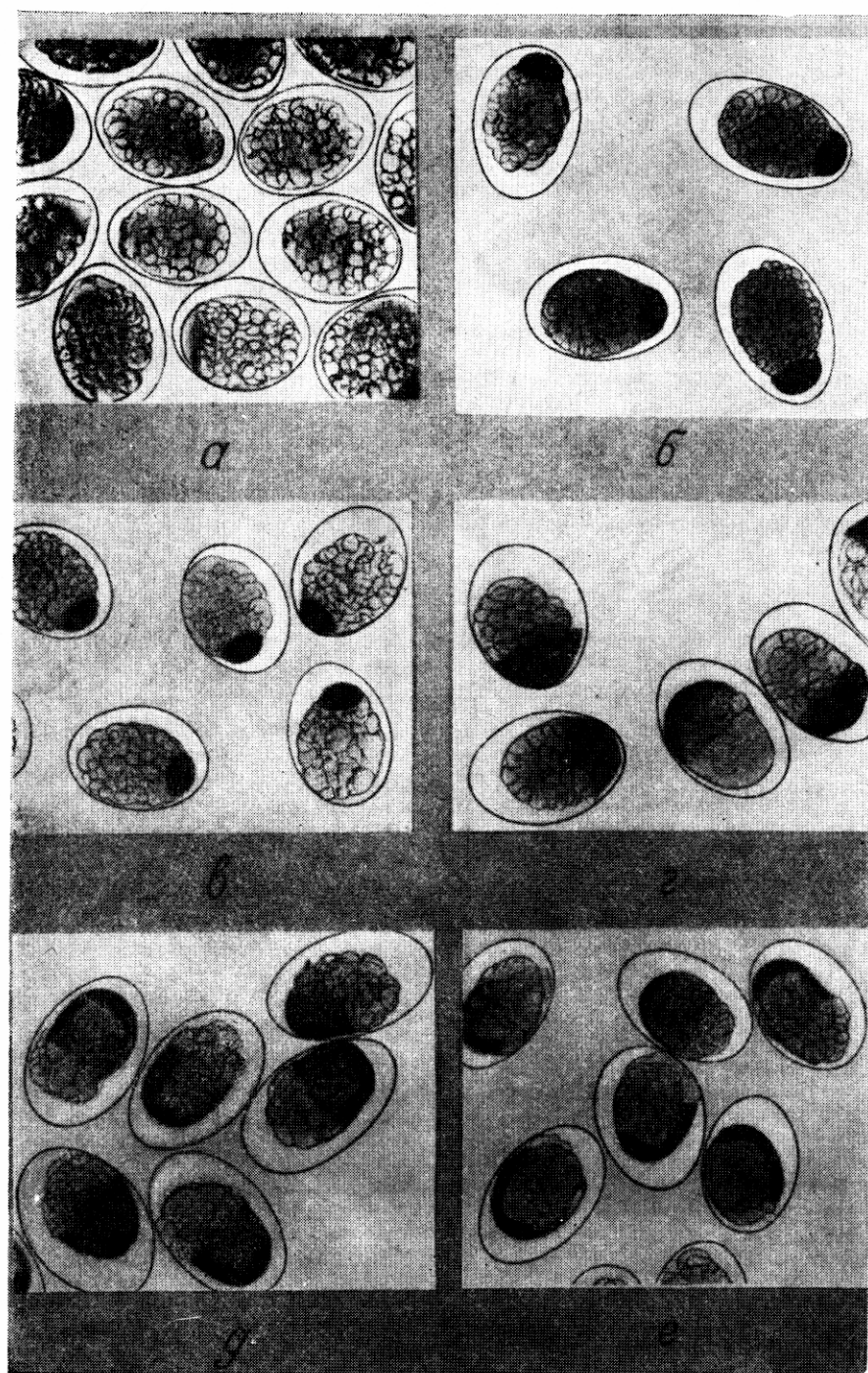
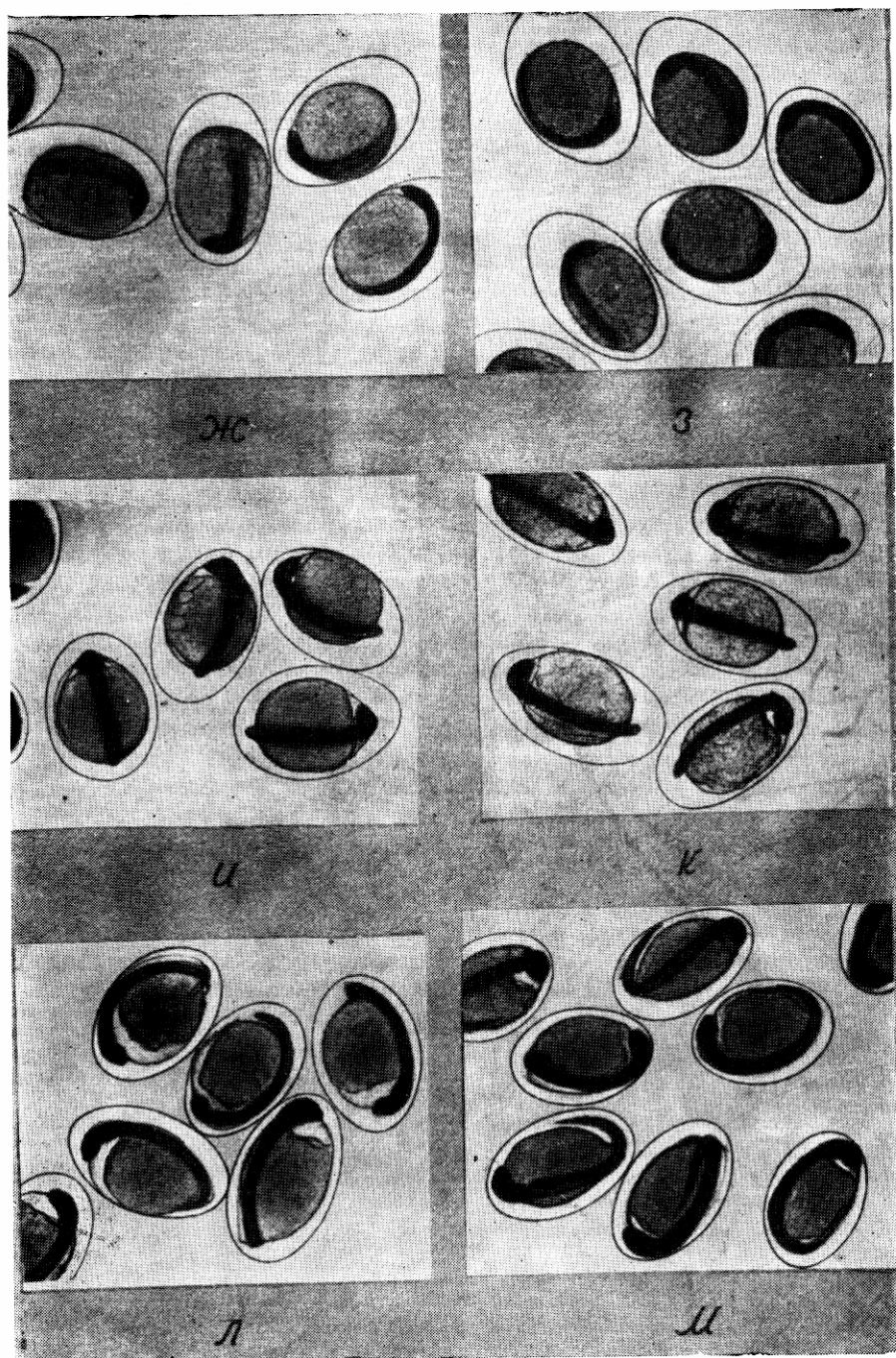


Рис. 1. Этапы эмбрионального развития черноморской хамсы.

Микрофото Б. Г. Шейнина.

а—б — I этап (а — только что выметанные икринки,
б — blastomeric blastula).



в — II этап (эпителиальная бластула).
 г—д—е — последовательные стадии III этапа (гастрюляция).
 ж—з — последовательные стадии IV этапа (зародышевая полоска).
 и—к—л — последовательные стадии V этапа (рост хвостового отдела).
 м — VI этап (сформированный эмбрион).

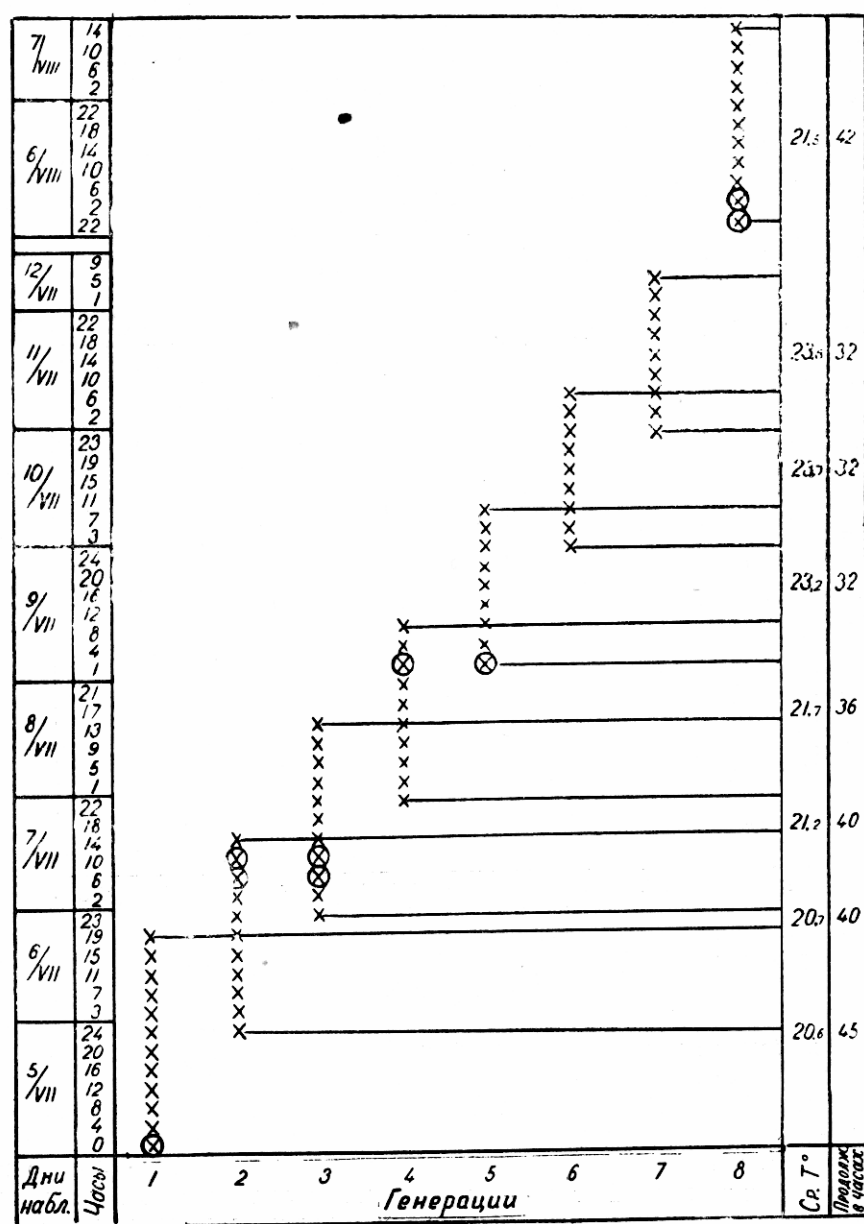


Рис. 2. Последовательность генераций хамсы в планктоне.

зависимости от температуры воды, в пределах которой протекает развитие каждой генерации. При средней температуре 20,6—20,7° эмбриональное развитие хамсы длится 40—45 часов. При повышении температуры на 1° (до 21,7°) период развития сокращается до 36 часов; при дальнейшем повышении температуры еще на 1° (до 23,7—23,8°) длительность эмбрионального развития сокращается до 32 часов. Продолжительность развития восьмой генерации, определяемая 42 часами при средней темпера-

туре $21,5^{\circ}$, следует, по-видимому, отнести за счет резкого снижения температуры во время прохождения пятого этапа развития (рис. 3).

Показанное чередование генераций икры хамсы в планктоне приводит к выводу о том, что вымет и оплодотворение яиц происходит закономерно в ночные часы и в очень узкий отрезок времени. Только что выметанные яйца с обозначающимся протоплазматическим куполом на анимальном полюсе встречаются в планктоне в период времени от 22 до 24 часов. В последующие ближайшие часы — до 3—4 часов вылавливаются яйца на этапе дробления.

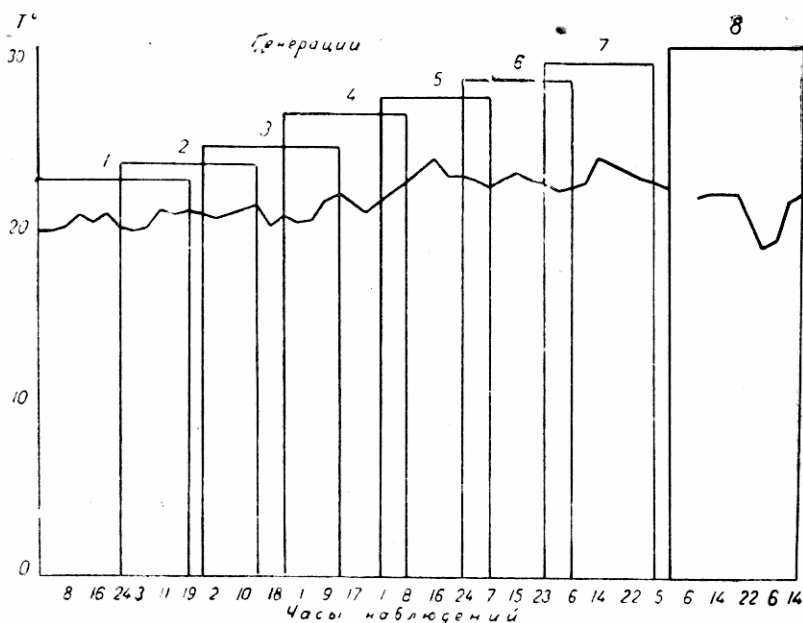


Рис. 3. Изменение температуры воды на поверхности в период наблюдений.

Рассмотрим последовательность эмбрионального развития на примере первой генерации (рис. 4). Наблюдения были начаты 5 июля в 4 часа. Выловленная в это время икра находилась на стадии blastomeric blastula — в конце I этапа развития, следовательно, выметана она была на 4—5 часов ранее. Через четыре часа (очередной сбор проб в 8 час.) все яйца перешли во второй этап — epithelial blastula. В течение следующих четырех часов (8—12) яйца проходили этап gastrulation. IV этап развития — формирование зародышевой полоски — продолжался в течение 7—8 последующих часов. Через сутки от вымета развивающиеся яйца перешли в V этап развития (рост хвостового отдела), продолжительность которого составляла в первой генерации около 15 часов. К 15 часам следующих суток яйца перешли в VI этап (подвижный эмбрион), и в промежуток времени между 19 и 23 часами развитие закончилось, произошёл выклев эмбрионов. Таким образом, развитие икры первой генерации при средней температуре $20,6^{\circ}$ продолжалось около 45 часов.

Последовательность развития других генераций аналогична первой. Различия касаются длительности общего периода развития и соответственно отдельных этапов, что, как было показано, находится в за-

висимости от температуры. Обращает внимание то обстоятельство, что наиболее подвержен влиянию температуры V этап развития, в то время, как продолжительность других этапов при температурном диапазоне 20—24° остается без значительных изменений.

Продолжительность отдельных этапов при температуре 20—24° может быть выражена следующими цифрами:

I этап — 4—6 часов

II » — 4—5 »

III » — 5—6 »

IV » — 7—8 »

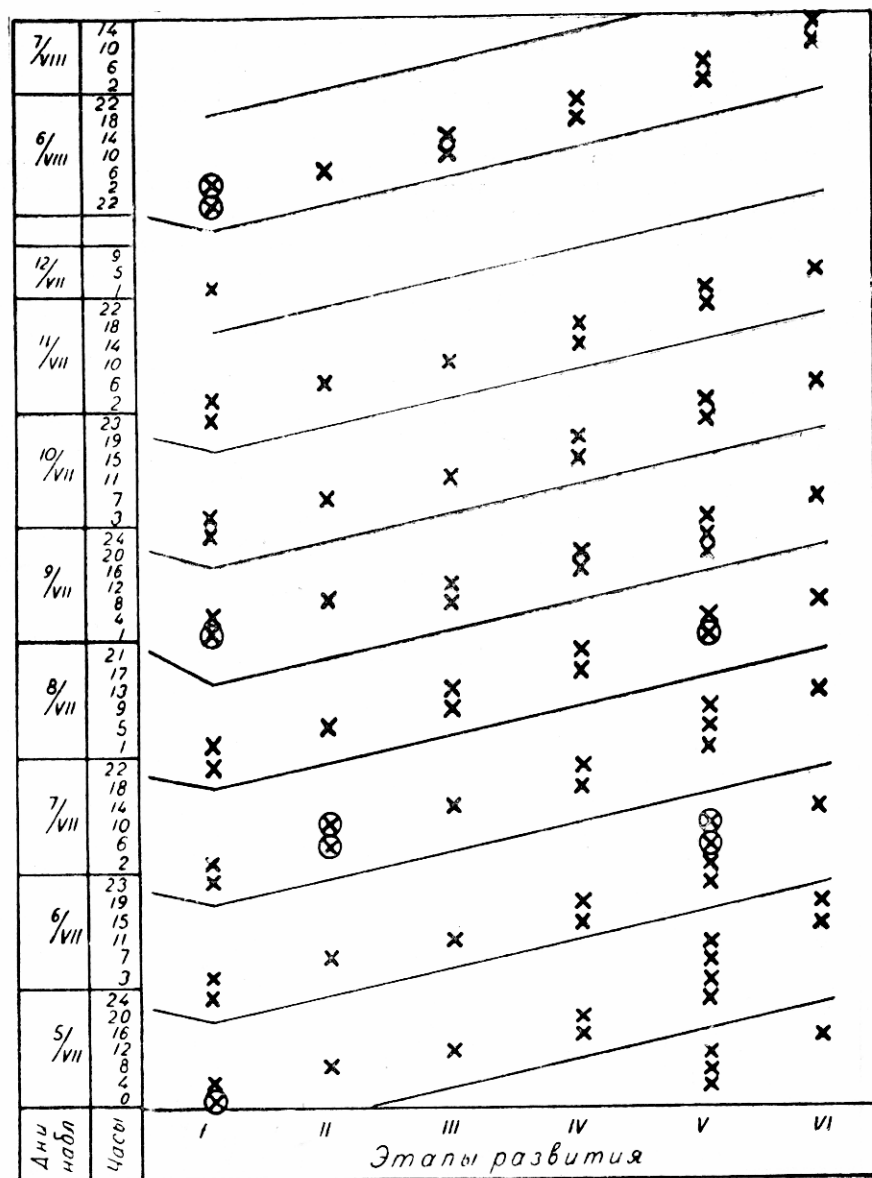


Рис. 4. Последовательность этапов развития хамсы в пределах отдельных генераций

V » — 8—15 »

VI » — 4—5 »

Таким образом, в планктоне при температурном диапазоне 20,6 — 23,8° закономерно встречаются развивающиеся яйца хамсы двух этапов, один из которых является этапом генерации ближайших ночных часов и другой — генерации предшествующей ночи. В отдельных случаях улавливаются яйца трех этапов, два из которых смежные. Это наблюдается тогда, когда часть яиц обгоняет в развитии основную массу или, напротив, развитие какой-то части отдельной генерации несколько задерживается. В определенный отрезок времени в планктоне встречаются яйца хамсы только одного этапа развития — обычно IV или иногда III или V. Этот отрезок времени находится в соответствии с длительностью периода развития каждой отдельной генерации и изменяется от 4 до 14 часов (при температурном диапазоне 20—24°). Например, выклев личинок второй генерации произошел в период времени от 14 до 18 час. До появления новой партии икры (в 22 ч.) в течение четырех часов в планктоне находились яйца только одной третьей генерации. Или, далее, развитие шестой генерации протекало в течение 32 часов и закончилось соответственно в промежуток времени от 6 до 10 часов. С этого времени до ночных часов, (в данном случае до 1 ч.) в планктоне находились яйца только одной седьмой генерации. В отдельных случаях, при относительно низких средних температурах, когда эмбриональное развитие затягивается, следующая выметываемая порция икры появляется в планктоне сразу же после выклева эмбрионов предыдущих генераций (1, 2 и 3 генерации).

Последовательность этапов эмбрионального развития хамсы в пределах суток показана на рис. 5. Здесь приводятся суммарные по всем гене-

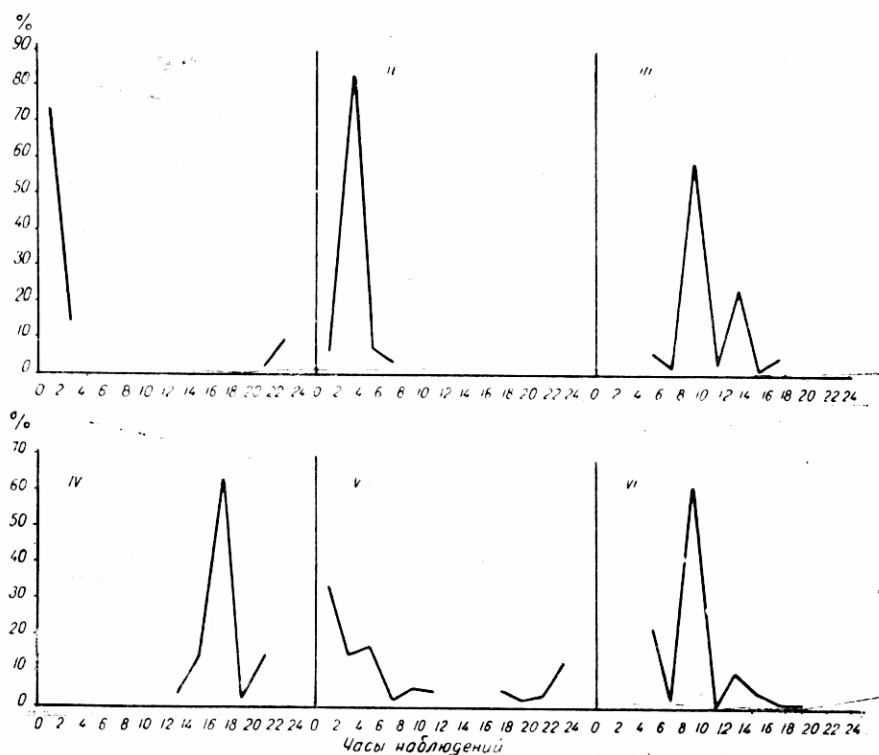


Рис 5. Суточная последовательность этапов эмбрионального развития хамсы.

рациям данные. Процент встречаемости по часам рассчитан для каждого этапа.

Анализ приведенных данных приводит к следующим результатам. Икра хамсы на I этапе развития встречается в планктоне в промежуток времени от 22 до 4 часов следующего дня с максимумом от 0 до 2. В остальные часы суток икра хамсы I этапа развития в планктоне не встречается. II этап развития смещается на промежуток времени от 0 до 8 с максимумом от 2 до 4. Икра хамсы на III этапе развития встречается в планктоне Черного моря в промежуток времени от 4 до 18 с максимумом от 8 до 10. Максимальное количество икры хамсы на IV этапе развития встречается в планктоне от 16 до 18 с общим интервалом времени от 12 до 22. Икра хамсы на V этапе развития соответственно его длительности встречается почти на протяжении суток с небольшим дневным промежутком (от 12 до 16). Наибольшая встречаемость VI этапа приходится на промежуток времени от 8 до 10 с общим интервалом от 4 до 20.

Характерно последовательное смещение максимума встречаемости от I к IV этапу. Максимальное количество икры VI этапа совпадает с максимумом III этапа, а вершина IV этапа приходится на те часы суток, когда икры на всех других этапах развития в планктоне нет. Это обстоятельство было подчеркнуто ранее на основании данных, сведенных в рис. 4.

Показанное чередование этапов эмбрионального развития черноморской хамсы находится в соответствии со строго выраженным ритмом ее размножения.

Данные С. М. Малятского (1940) по времени икротетания черноморской хамсы неполностью совпадают с нашими наблюдениями. Это может быть отнесено, по-видимому, за счет методических погрешностей в анализе собранных материалов. Так, например, икра 0 стадии, по Малятскому встречается в промежуток времени от 0 до 4 (48% по отношению к другим стадиям в эти часы), от 8 до 12 (2%) и от 20 до 0 (1% в том же сопоставлении). А в каком соотношении распределена икра этой стадии в указанных промежутках времени — не показано. А между тем это бы и отразило ритм ее появления в планктоне. При этом 0 стадией Малятский обозначает неоплодотворенную икру без признаков дробления, тогда как только что выметанная развивающаяся икра (на начальных стадиях I этапа) также не имеет признаков дробления и служит основным показателем времени нереста. Количество икры этих стадий всегда очень мало в уловах, т. к. период их прохождения крайне непродолжителен и измеряется, по-видимому, минутами. Икра 4-й стадии развития (эта стадия совпадает с нашим VI этапом), которая по Малятскому встречается в промежуток времени от 20 до 0, по-видимому, относится к 3-й стадии схемы Т. С. Расса (1938, 1946) или к V этапу по принятой нами схеме. Границу этих этапов для черноморской хамсы на фиксированном материале (без предварительных наблюдений за ее развитием в эксперименте) определить трудно и поэтому возможно их совмещение.

Остальные, приведенные С. М. Малятским данные, могут быть соответственно разобраны.

Из других рыб с пелагической икрой с 9 по 12 июля прослежено развитие двух полных и двух неполных генераций черноморской барабули (*Mullus barbatus ponticus*). В остальное время наблюдений икра барабули встречалась нерегулярно.

Развитие прослеженных генераций икры барабули при температуре 23,2—23,8° продолжается в течение 32—36 часов. Каждая новая порция икры (генерация) появляется в планктоне в период времени от 20 до 23 ч. (рис. 6). Таким образом, вымет яиц и их оплодотворение продолжается у барабули так же, как и у хамсы, в течение короткого времени и по сравнению с хамсой несколько сдвинуты на сумеречные часы.

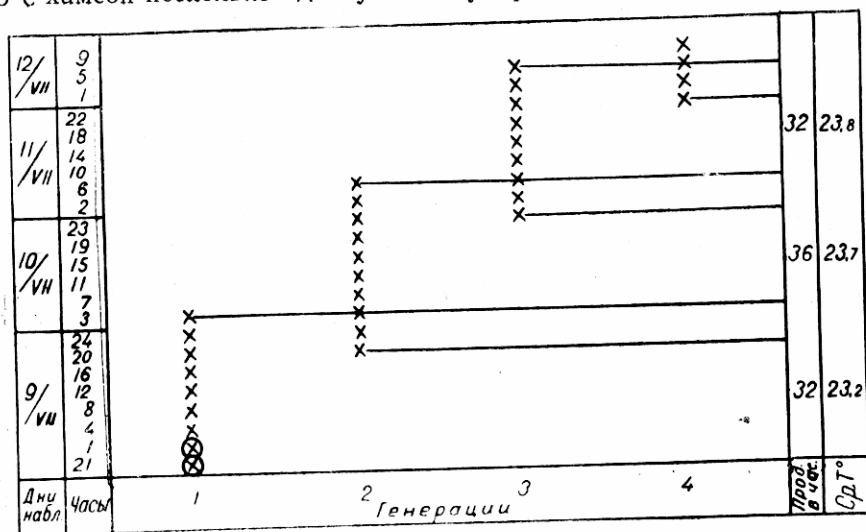


Рис. 6. Последовательность генераций икры барабули в планктоне.

В последовательном чередовании этапов развития в пределах отдельных генераций обнаруживается определенная закономерность (рис. 7). Продолжительность каждого из первых четырех этапов для всех прослеженных генераций остается без изменений и составляет 4 часа. Длительность VI этапа так же неизменна и составляет 8 часов, а продолжительность

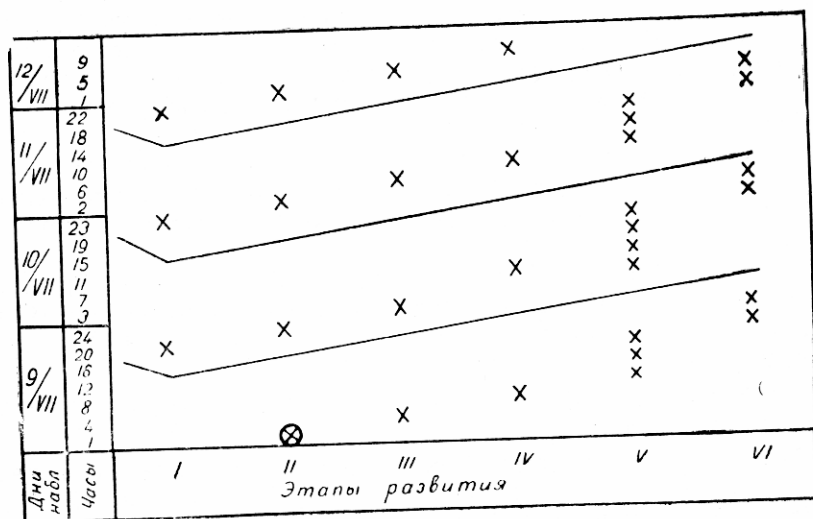


Рис. 7. Последовательность этапов развития барабули в пределах отдельных генераций

ность V этапа, как и у хамсы, не постоянна. При данной температуре она изменяется в пределах от 12 до 16 ч.

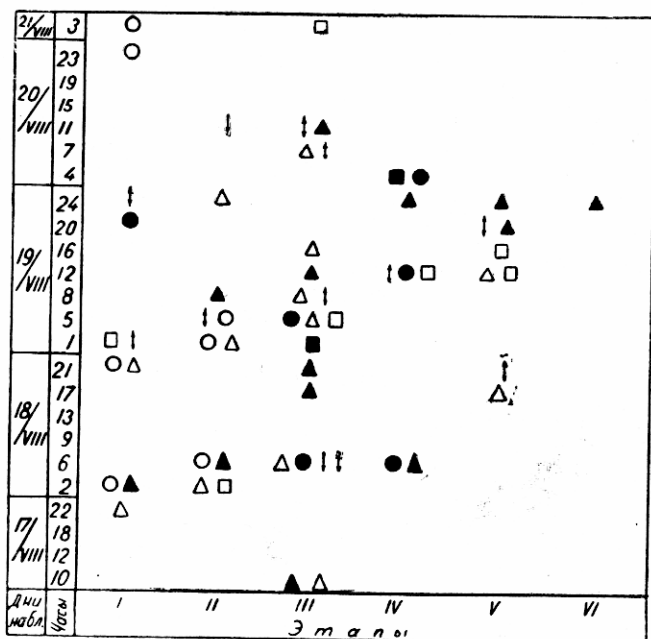
Соответственно суточному ритму размножения и длительности развития отдельных генераций в планктоне закономерно чередуются этапы эмбрионального развития барабули. I этап совмещается во времени с последними стадиями V этапа предыдущего вымета, II и III — с VI этапом. Прохождение IV и начальных стадий V этапов развития происходит в промежуток времени от выклева эмбрионов предыдущей генерации до появления новой, т. е. в то время, когда яиц других генераций в планктоне нет.

Близкая последовательность эмбрионального развития была выявлена, как известно из изложенного ранее, и для черноморской хамсы.

Некоторое представление о суточном ритме размножения нескольких литоральных видов рыб дают материалы, изложенные на рис. 8. На рисунке приведены данные о встречаемости в планктоне икринок следующих видов рыб (по этапам развития): *Serranus scriba*, *Mugil auratus*, *Callionymus lyra*, *Uranoscopus scaber*, *Ctenolabrus rupestris*, *Solea nasuta*, *Sargus annularis* и *Arnoglossus Kessleri*.

Материалы по этим рыбам собраны в районе Карадага в конце августа 1957 г. В это время основной нерест многих прибрежных видов закончился, и развивающаяся икра появлялась в планктоне нерегулярно и в небольших количествах.

Чрезвычайно характерным моментом, который может быть отмечен на основании проведенных наблюдений, является появление яиц первого



Условные обозначения:

- △ *Serranus scriba*
- *Mugil auratus*
- *Callionymus lyra*
- *Uranoscopus scaber*
- ▲ *Ctenolabrus rupestris*
- *Sargus annularis*
- ◊ *Solea nasuta*
- † *Arnoglossus Kessleri*

Рис. 8. Встречаемость в планктоне икринок некоторых литоральных рыб по этапам развития.

этапа развития неизменно в ночное время. Все одиннадцать случаев встречаемости яиц I этапа относятся к периоду времени от 21 до 3 ч. Ни в какое другое время яйца на I этапе развития всех перечисленных видов не встречались.

Из изложенного следует, что вымет и оплодотворение яиц приурочены, по-видимому, у многих рыб Черного моря к наступлению темноты или сумеречному времени.

Связывание этого явления с наибольшей чувствительностью первых стадий развития к свету, которые в этом случае приходятся на темное время суток, вряд ли может быть обоснованным. В эмбриональном развитии хамсы, например, наиболее чувствителен к условиям среды III этап (гастрюляция). Именно на этом этапе наблюдается максимальное отмирание яиц. В то же время прохождение III этапа эмбриогенеза хамсы приходится на часы самого высокого стояния солнца, т. е. на время максимальной солнечной радиации.

По-видимому, правильное объяснение этого явления в исторически сложившихся особенностях взаимоотношений между полами.

Приведенные наблюдения позволяют прийти к следующим выводам:

1. В эмбриональном развитии рассмотренных видов рыб, так же, по-видимому, как и всех костистых рыб, может быть выделено шесть этапов, характеризующихся отчетливо выраженной качественной определенностью. Длительность каждого этапа различна по видам и в пределах вида изменяется в зависимости от температуры.

2. В размножении хамсы и развитии ее яиц существует строго выраженный ритм. Вымет и оплодотворение яиц происходит в узкий отрезок времени — от 22 до 24 часов. В остальные часы суток в планктоне встречаются развивающиеся яйца двух генераций — генерации ближайших ночных часов и генерации предшествующей ночи.

3. Продолжительность развития выметанных яиц хамсы находится в прямой зависимости от температуры воды, в пределах которой протекает развитие каждой генерации. При изменении средней температуры от 20,6 до 23,8° длительность развития отдельных генераций изменяется соответственно от 45 до 32 ч.

4. Вымет и оплодотворение яиц, по-видимому, для многих пелагических рыб приурочены к наступлению темноты или сумеречному времени.

ЛИТЕРАТУРА

- Малятский С. М., 1940. В какие часы происходит икрометание у черноморского анчоуса. Тр. Карадаг. биол. ст. в. 6.
- Матвеев Б. С. 1956. Учение об этапности (стадийности) индивидуального развития животных. Пробл. эмбриол. Тр. совещ. эмбр., Ленинград.
- Расс Т. С., 1933. Инструкция по сбору и технике количественной обработки икры и мальков морских рыб. Инстр. Гос. океан. инст. Сектор ихтиол., Москва.
- Расс Т. С., 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб. Зоол. ж., т. XXV, в. II.