

Т. В. ДЕХНИК

ЭТАПЫ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ И СУТОЧНЫЙ РИТМ
РАЗМНОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ РЫБ ЧЕРНОГО МОРЯ

Методом многосуточных наблюдений за развивающейся в море пелагической икрой и личинками рыб удастся выявить ритм появления в планктоне только что выметанных икринок различных рыб и проследить за их развитием от оплодотворения до выклева эмбриона.

Наблюдения, проведенные нами в 1957—1958 гг., позволили установить суточный ритм размножения черноморской хамсы (*Engraulis encrasicolus ponticus*) и проследить за ходом эмбрионального развития хамсы в пределах одновременных суточных выметов или генераций (Дехник, 1959). В этом сообщении отмечено, что вымет и оплодотворение икринок черноморской хамсы происходят ночью в течение короткого времени — от 22 до 24 час. Там же указано, что появление икринок на первых стадиях развития некоторых других черноморских рыб приурочено к сумеречному или ночному времени. Однако суточный ритм размножения этих рыб и развитие выметанных икринок в море не прослежены.

В результате наблюдений, проведенных летом 1959 г. в районе Крыма, получены новые данные по суточному ритму размножения черноморской ставриды, барабули, каменного окуня, морского ерша, морской коровки и частично данные по ритму размножения морского карася и кефали (сингиля).

Наряду с изучением суточной периодизации размножения морских рыб и вопросов колебаний численности икринок и личинок в процессе развития, необходимо обратить внимание на выявление этапов эмбрионального и постэмбрионального развития морских рыб, характеризующихся морфологическими особенностями и спецификой взаимосвязи со средой.

Теория этапности развития рыб, разработанная В. В. Васнецовым (1948, 1953), в настоящее время получила широкое развитие в работах его сотрудников и прежде всего в работах С. Г. Крыжановского (1949, 1953, 1956). Однако этапность эмбрионального развития рыб, особенно морских видов, остается неизученной.

Б. С. Матвеев (1956) сделал попытку «наметить общие процессы в индивидуальном развитии различных животных, объединяющиеся специфическими приспособлениями к условиям существования». В эмбриональном развитии рыб Матвеев различает шесть этапов, разграничивающихся морфологически.

Этапы эмбрионального развития, выделенные нами для черноморской хамсы (Дехник, 1959) и прослеженные для других видов рыб, как показано ниже, в основном совпадают со схемой этапности эмбриогенеза Матвеева. В отличие от предложенной Матвеевым системы процесс формирования зиготы, трудно прослеживаемый в экспедиционных условиях, мы объединяем с процессом дробления, а во II этап выделяем качественно новый про-

цесс топографического перемещения клеток анимального полюса — эпителиальную бластулу.

Под термином «этап», как это введено Васнецовым, понимаются интервалы развития, имеющие определенные биологические качества. Термин «стадия» употребляется в понимании Крыжановского (1956) для обозначения каждого данного момента развития.

Выделенные этапы характеризуются определенными качественными процессами, морфологическими особенностями и прослеживаются у разных видов с некоторой видовой спецификой. Развитие в пределах этапов и на переходах от одного этапа к другому характеризуется постепенностью. Процессы роста (количественные изменения) тесно переплетаются с процессами дифференцировки (качественными изменениями).

Таким образом, понятие этапности развития, в отличие от первоначальной трактовки Васнецова, приобретает новое содержание, отчетливо сформулированное Крыжановским и его учениками (1953). «В течение каждого этапа происходят и количественные и качественные, и постепенные, и скачкообразные изменения, в пределах определенной меры не изменяющие, однако, основного качества, характеризующего этап. Только после достижения меры количество переходит в новое основное качество, организм переходит на новый этап развития. Все основные предпосылки для перехода в новое качество, на новый этап развития создаются на предшествующем этапе развития: по сравнению с ними последние изменения, обуславливающие возникновение нового качества и переход на следующий этап развития, могут быть ничтожны, как капля, переполняющая чашу. Окончание старого этапа развития есть в то же время начало нового этапа развития».

В настоящем сообщении приводятся данные по эмбриональному развитию пяти видов морских рыб: ставриды, барабули, хамсы, морского ерша, морского карася.

Эмбриональное развитие ставриды, хамсы и карася прослежено на икринках, собранных в море, барабули и морского ерша — на искусственно оплодотворенных икринках.

Процесс развития по этапам показан на микрофотографиях развивающихся икринок. Для всех видов принято увеличение 1×43 . Наблюдающиеся на рисунках в пределах вида различия в величине икринок объясняются тем, что для фотографирования каждой последующей стадии использовали новый объект. Колебания размеров икринок, наблюдающиеся не только для вида в целом, но и в пределах одной порции икринок, выметанных одной самкой, при 43 кратном увеличении, дают заметные различия.

Необходимо отметить, что к настоящему времени многие стороны биологии размножения и развития морских рыб, и в частности рыб Черного моря, изучены с большой полнотой и описаны в многочисленных работах.

По-видимому, наименее разработанными остаются сейчас вопросы периодизации размножения и развития в естественных условиях обитания, колебания численности икринок и личинок в процессе развития и факторы, определяющие выживание морских рыб на ранних этапах онтогенеза.

Данные по суточному ритму размножения и этапам эмбрионального развития некоторых морских рыб, изложенные в настоящем сообщении, являются одной из ступеней в разработке поставленных задач.

СТАВРИДА — *TRACHURUS MEDITERRANEUS PONTICUS* ALEEV

В Черном море ставрида размножается с конца мая по август при температуре воды $17,0-25,7^\circ$ (Дехник и Павловская, 1950). Массовый нерест ставриды наблюдается в июле — августе. Мелкие сферические икринки

с относительно крупной жировой каплей распределяются в теплых горизонтах до слоя температурного скачка (Косякина, 1938; Дехник и Павловская, 1950; Ревина, 1958). Ниже слоя скачка встречаются мертвые выпадающие из планктона икринки.

Наблюдения за эмбриональным развитием ставриды проводили в лабораторных условиях с нормальным суточным освещением на икринках, выловленных в море в период от 22 до 23 час. В это время в планктоне икринки ставриды находятся на начальных стадиях развития.

Температура воды в опытах изменялась от 19,5 до 20,6°.

В эмбриональном развитии ставриды, как и у черноморской хамсы, может быть выделено шесть этапов, каждый из которых характеризуется качественно определенным процессом.

I этап — дробление (рис. 1, а, б, в), начинается от оплодотворения и заканчивается образованием многоклеточного зародышевого диска или blastomerной бластулы. Процесс дробления при температуре 19,6° продолжается около 4 час.

II этап — эпителиальная бластула (рис. 1, г), характеризуется смещением blastomer в поверхностный слой и образованием многослойной пластинки, прикрывающей blastocel. Этот процесс при температуре 20,6° продолжается около 2 час.

III этап — гастрюляция (рис. 1, д, е). Начинается увеличением диаметра blastodiska. Через 1,5—2 часа от начала обрастания при температуре 20,6°, когда blastoderma охватывает около $\frac{1}{3}$ поверхности желтка, начинается инвагинация краев blastodiska и образование краевого узелка. Одновременно с подворачиванием blastodiska продолжается его рост. Через 8,5 час. от начала этапа на вегетативном полюсе остается небольшая желточная пробка, составляющая около $\frac{1}{10}$ поверхности желтка. Головной конец зародышевой полоски не достигает анимального полюса. Появляются зачатки зародышевых органов: нервный тяж, мозговые пузыри, глазные бокалы. Перед замыканием желточной пробки намечаются туловищные миотомы.

Этап гастрюляции заканчивается замыканием blastopora. При температуре 20,6—20° этап гастрюляции продолжается около девяти часов.

IV этап — зародышевая полоска (рис. 1, ж, з). После замыкания blastopora зародыш увеличивается в размере. Образуется купферов пузырек. Головной конец зародыша отчетливо обособляется и достигает анимального полюса. Начинается дифференцировка туловищных миотомов. Обособляются глазные бокалы, мозговые доли, появляются зачатки слуховых капсул.

IV этап — при температуре 20,0—19,4° длится около 6 час.

V этап — рост хвостового отдела (рис. 1, и, к). Начинается отделением хвоста от желтка. К этому времени эмбрион охватывает немногим более $\frac{1}{2}$ поверхности желтка. Появляется черный пигмент на теле зародыша и на жировой капле. С ростом хвостовой почки происходит дифференцировка хвостовых миотомов, образуются зачатки кровеносных сосудов, сердца, кишечника, печени. Намечается плавниковая кайма. Этап продолжается до начала пульсации сердца. К этому времени зародыш охватывает около $\frac{2}{3}$ поверхности желтка.

Данный этап при температуре 19,4—20,4° длится около 7 час.

VI этап — подвижный эмбрион (рис. 1, л, м). Почти одновременно с пульсацией сердца начинается слабое движение эмбриона. Время от времени эмбрион подергивается. По мере роста зародыша и дальнейшего формирования заложенных зачатков личиночных органов движения эмбриона становятся энергичнее. Перед выклевом хвост зародыша почти смыкается с головой,

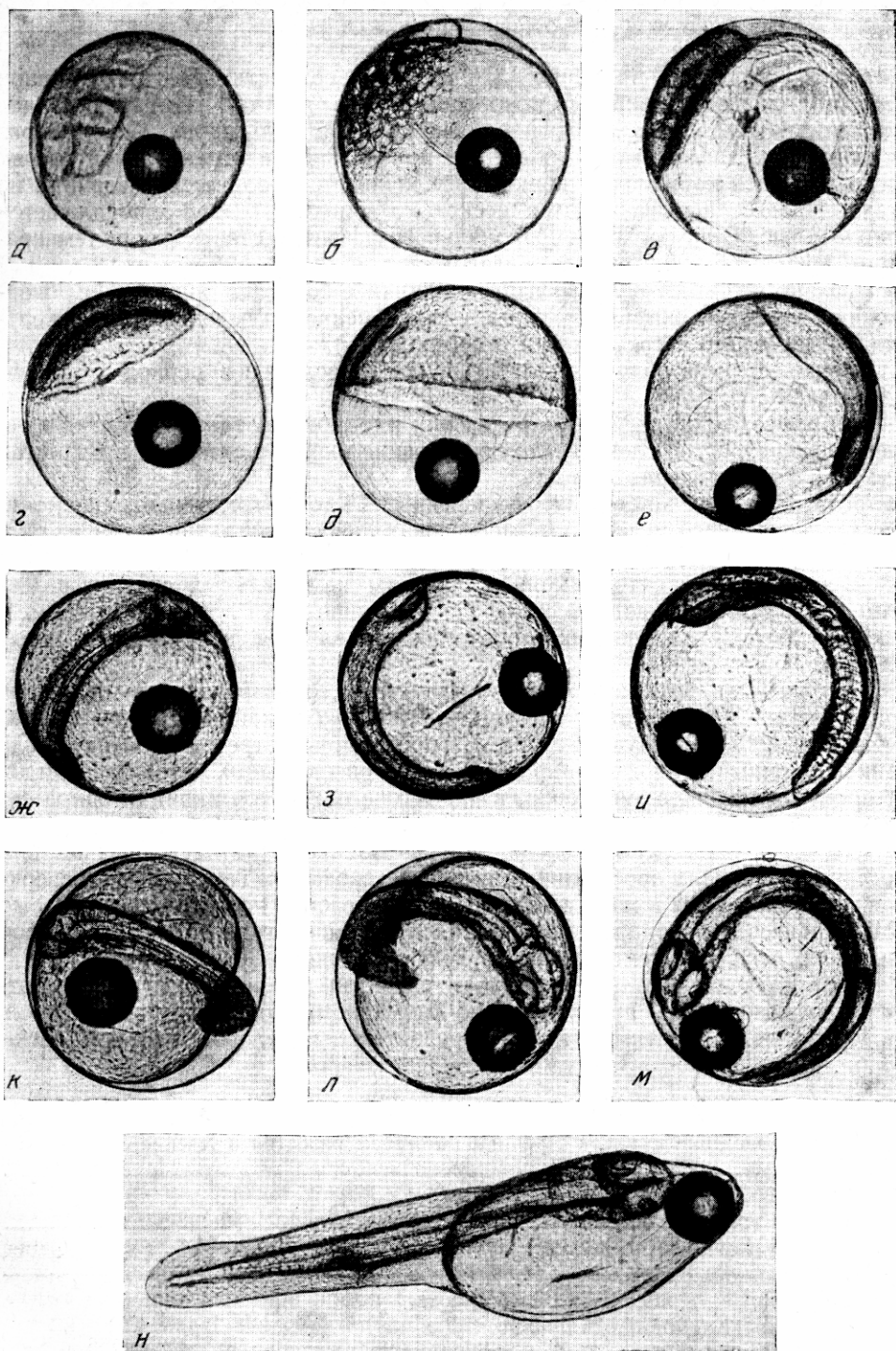


Рис. 1. Этапы эмбрионального развития черноморской ставриды

а, б, в — последовательные стадии развития I этапа (дробление); *г* — II этап (эпителиальная бластула); *д, е* — две стадии III этапа (гастроляция); *ж, з* — две стадии IV этапа (зародышевая полоска); *и, к* — две стадии V этапа (рост хвостового отдела); *л, м* — две стадии VI этапа (подвижный эмбрион); *н* — только что выклюнувшаяся предличинка ставриды

остается свободной примерно $\frac{1}{10}$ часть поверхности желтка. Эмбрион вместе с желтком свободно поворачивается в яйцевой оболочке, сердце интенсивно пульсирует. Перед выклевом сердце пульсирует 120—150 раз в минуту. В заглазничной области, в преанальной и антеанальной частях тела появился коричневый пигмент. Увеличивается количество меланина на теле. Процесс выклева длится несколько минут. VI этап продолжается около 8 час. Весь процесс эмбрионального развития ставриды при температуре воды 19,5—20,6° продолжался около 36 час.

Только что выклюнувшиеся предличинки с большим яйцевидным желточным мешком и жировой каплей, расположенной у переднего края желтка, имеют длину в среднем 1,87 мм (рис. 1, н).

Суточный ритм размножения ставриды прослежен в период с 23 по 29 июля.

Из приведенной схемы распределения икринок по этапам развития в течение суток (рис. 2) следует, что поступление икринок ставриды в планктон имеет суточную периодичность.

Каждые сутки в промежуток времени от 16 до 24 час. в планктоне появляется новая порция икринок, последовательность развития которой прослеживается при дальнейших наблюдениях.

В другое время суток икринки ставриды на начальных стадиях развития в планктоне не встречаются. По указанию Е. Г. Косякиной (1938), икра ставриды на стадиях дробления появляется в планктоне после 19 час.

Так же, как это было отмечено для хамсы, одновременно в планктоне развиваются икринки двух суточных порций — ближайшего суточного вымета и вымета предыдущих суток. В определенный отрезок времени, когда инкубационный период икринок вымета предшествующих суток закончился и произошел выклев эмбрионов, в планктоне находятся икринки одной суточной порции вымета ближайших суток.

За время наблюдений прослежено за развитием пятисуточных порций икринок от начала дробления до выклева зародыша. Температура поверхностного слоя воды в море в этот период постепенно повышалась от 23,1 до 24°. Процесс эмбрионального развития при температуре 23,1—23,4 длился около 35 час., при температуре 23,4—24,3° — около 30 час.

Распределение икринок по этапам развития в течение суток более отчетливо может быть прослежено по суммарному количеству икринок из поверхностных десятиминутных горизонтальных уловов икорной сетки (табл. 1).

Таблица 1

Распределение икринок ставриды по этапам развития в течение суток

Этап	Часы наблюдений											
	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	2	4
I	—	—	—	—	—	7	34	828	995	1	—	—
II	—	—	—	—	—	—	—	—	35	409	156	—
III	830	185	18	—	—	—	—	—	—	217	864	1271
IV	22	80	2456	78	23	—	—	—	—	—	—	3
V	—	—	—	9	1395	28	834	73	—	—	—	—
VI	—	—	—	—	—	—	120	578	336	12	3	1

Дата наблю- дений	Часы наблю- дений	Суточные порции икры						
		1	2	3	4	5	6	7
29. VII	15							V
	11							IV
	07							—
	04						VI	II, III
28. VII	21						VI	II
	19						V	I
	16						V	
	11						IV	
	07						III, IV	
	02							
27. VII	22						VI	—
	18						V, VI	I
	14						IV	
	10						III	
	06						III	
	03						VI	II
26. VII	23						VI	I
	19						V	I
	15						V	
	11						IV	
	07						III	
	04						VI	II, III
25. VII	24						VI	I, II
	20						V	I
	16						IV, V	
	11						IV	
	08						III, IV	
	05						VI	III, IV
24. VII	01						VI	II, III
	21						V	I
	17						V	I
	13						IV	
	09						III, IV	
	06						III	
23. VII	02						VI	II, III
	22						VI	I
	18						V	I
	14						IV, V	
	10						IV, V	

Рис. 2. Суточный ритм размножения и последовательность развития выметанных икринок черноморской ставриды

Икринки на I этапе развития, как было отмечено выше, встречались в период времени от 16 до 24 час. с максимальным распределением от 20 до 24 час. В сумеречное время (от 16 до 20 час.) икринки на начальных стадиях развития встречались единично. Следовательно, нерест ставриды происходил в основном в темное время суток — от 20 до 24 час.

Икринки на II этапе развития соответственно малой длительности его (см. стр. 234) встречались на протяжении небольшого отрезка времени — от 22 до 04 час. следующих суток с максимумом от 24 до 2 час. Икринки на III этапе развития встречались в планктоне от 22 до 12 час. следующих суток. Максимум распределения икринок на этапе гастрюляции приходится на промежуток времени от 22 до 8 час. следующих суток. Икринки ставриды на IV этапе развития встречались от 4 до 16 час. с максимумом распределения в отрезок времени от 10 до 12 час. Встречаемость наибольшего

количества икринок на V этапе развития сдвигается соответственно на промежуток времени от 14 до 20 час. и на VI этапе развития — от 20 до 24 час.

Обращает на себя внимание, с нашей точки зрения, важный в биологическом отношении момент — совпадение процесса вымета икринок и выклева эмбрионов с темным временем суток. Естественно, что такое совпадение наблюдается при рассматриваемых температурных условиях ($23,0-24^{\circ}$), так как при более низкой температуре или при более высокой — период развития икринок соответственно удлиняется или укорачивается и такого совпадения не будет. В данном случае важно то, что совпадение вымета икринок и выклева эмбрионов с темным временем суток наблюдается в июле и, несомненно, в августе со среднемесячной температурой воды, приближающейся к указанной, т. е. в период массового нереста ставриды в Черном море.

МОРСКОЙ ЕРШ — SCORPAENA PORCUS L.

Развивающиеся икринки морского ерша встречаются в планктоне Черного моря с июня по сентябрь (Косякина, 1938; Виноградов, 1948). Массовый нерест происходит в июле-августе.

Икринки слабо эллипсоидальной формы, без жировой капли, имеют очень тонкую и нежную оболочку. Порция икринок выметывается в большом слизистом мешке, из которого отдельные икринки легко выпадают и продолжают развиваться во взвешенном состоянии, изолированно (Водяницкий, 1930; Водяницкий и Казанова, 1954).

Слизистая оболочка, в которую заключены выметанные икринки, по-видимому, является приспособлением для предохранения икринок, имеющих очень тонкую оболочку, от механических воздействий при развитии.

Эмбриональное развитие морского ерша прослежено на искусственно оплодотворенных икринках.

Выделенные шесть этапов отчетливо прослеживаются также на фиксированном материале, собранном при многосуточных наблюдениях.

На микрофотографиях живых икринок показаны отдельные стадии эмбриогенеза.

Температура воды во время развития икринок в лабораторных условиях изменялась от $20,5$ до $22,2^{\circ}$.

Яйца морского ерша относятся к типу телolecитальных, мезоплазматических. Диск дробления занимает очень небольшую часть по отношению к диаметру желтка. Желточная оболочка почти примыкает ко вторичной яйцевой оболочке, перивителлиновая щель очень мала.

I этап — дробление (рис. 3, а) при указанной температуре продолжается около 8 час.

II этап — развитие эпителиальной бластулы (рис. 3, б, в) заканчивается через 7 час. от последних стадий I этапа.

Ко времени обрастания бластодиском около $\frac{1}{5}$ поверхности желтка (через 21 час от начала развития при температуре $20,5-21,8^{\circ}$) начинается подворачивание края бластодиска — гастрюляция (рис. 3, г). Когда бластодерма покрывает около половины поверхности желтка, обозначается головной конец зародыша, который почти достигает анимального полюса (рис. 3, д).

Незадолго перед замыканием желточной пробки появляются зачатки глазных бокалов, 5 туловищных миотомов, купферов пузырек (рис. 3, е). Этап гастрюляции заканчивается замыканием бластопора в возрасте около 29 час.

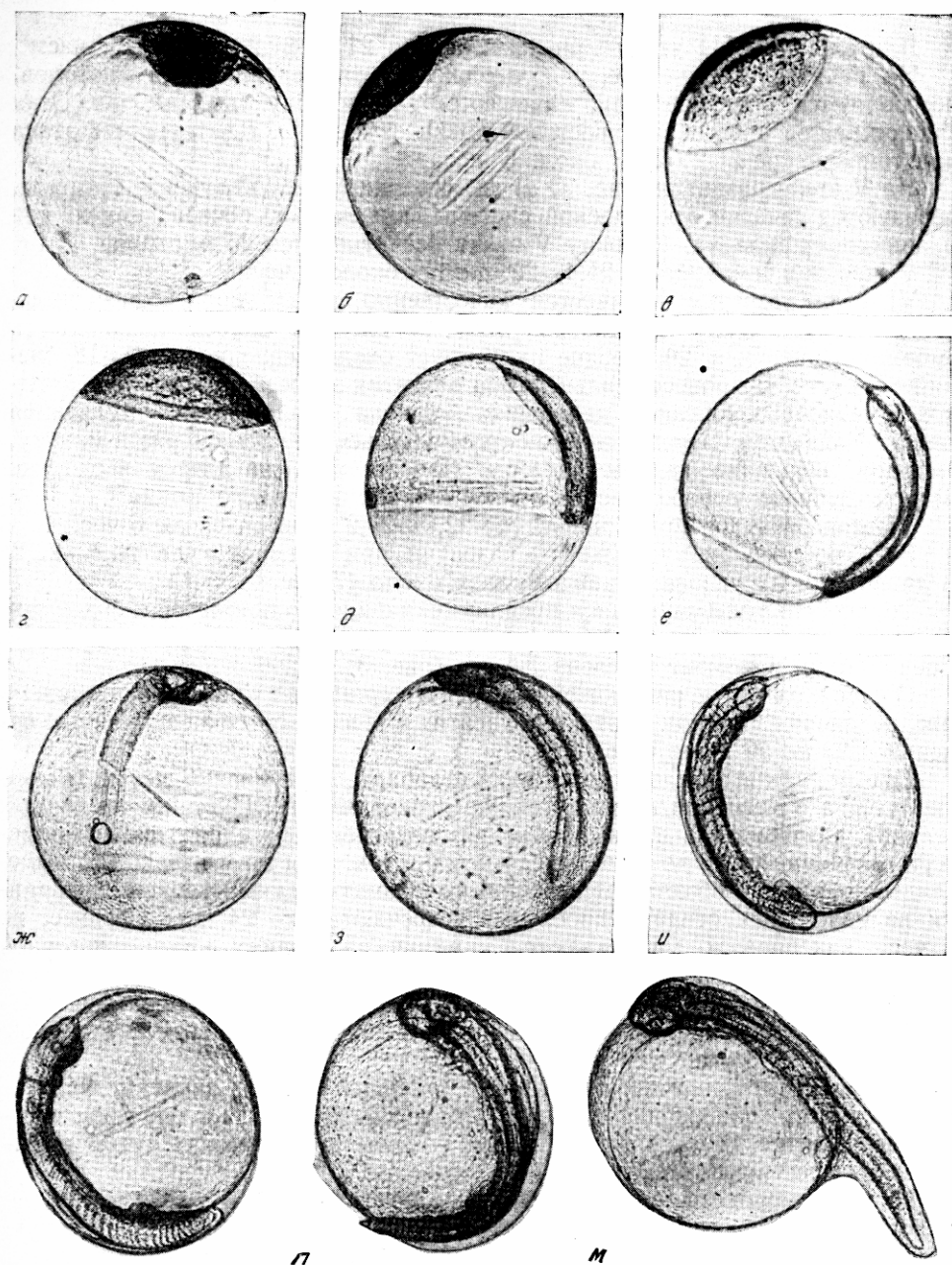


Рис. 3. Этапы эмбрионального развития морского ерша

а — I этап (бластомерная бластула); *б, в* — две стадии II этапа (эпителиальная бластула); *г, д, е* — три стадии III этапа (гастрюляция); *ж, з* — две стадии IV этапа (зародышевая полоска); *и* — начало V этапа (отделение хвоста от желтка); *к, л* — VI этап (*к* — начало пульсации сердца, *л* — выклев, видна надорванная оболочка); *м* — только что выклюнувшаяся предличинка морского ерша

Длительность III этапа при температуре 21,8—21,2° около 14 час.

На IV этапе (рис. 3, ж, з) продолжается дифференцировка миотомов, обособляются мозговые доли, намечаются зачатки слуховых капсул. Этап заканчивается отделением хвостовой почки от желтка. Длительность этапа при температуре 21,2—21,4° около 6 час.

На V этапе развития (рис. 3, и) дифференцируются хвостовые миотомы, образуются зачатки кровеносной системы, кишечника, печени, намечается плавниковая складка. К концу V этапа насчитывается 25 миотомов.

V этап при температуре 21,4—22° длится около 6 час.

VI этап развития начинается качественно новым процессом — пульсацией сердца и почти одновременным появлением слабой подвижности эмбриона (рис. 3, к, д). Сердце пульсирует очень медленно — 17—18 биеаний в минуту. В процессе дальнейшего развития и роста заложенных зачатков личиночных органов движения эмбриона усиливаются, пульсация сердца учащается. Перед выклевом сердце пульсирует 53—55 раз в минуту, эмбрион энергично двигает хвостом. Процесс выклева длится несколько минут. Эмбрион освобождается от оболочки с головного конца.

VI этап развития при температуре 22,0—22,2° длится около 6 час.

Весь процесс эмбрионального развития при температуре 20,5—22,2° в лабораторных условиях продолжался около 47 час.

Только что выклюнувшаяся предличинка с плотно прижатой к большому желточному мешку головой совершенно лишена пигмента. Средняя длина предличинок в момент выклева 1,6 мм (рис. 3, м).

О суточном ритме размножения морского ерша дает представление схема распределения икринок по этапам развития в течение суток за период наблюдений с 23 по 29 июля (рис. 4).

Так же, как это было отмечено для ставриды, поступление икринок морского ерша в планктон имеет суточную периодичность. Икринки на первых стадиях развития (на этапе дробления) встречаются в планктоне в промежуток времени от 18 до 4 час. следующих суток. При этом только что выметанные икринки с обозначаемым протоплазматическим куполом и икринки на начальных стадиях дробления встречаются до 24 час. Позднее, до 4 час., как правило, улавливаются икринки на стадиях крупноклеточной и мелкоклеточной морулы. По указанию Е. Г. Косякиной (1938), нерест морского ерша начинается около 19 час. В другое время суток последовательно прослеживаются дальнейшие стадии развития рассматриваемой суточной порции.

Таким образом, каждые сутки в определенный отрезок времени в планктон поступает одна порция икринок. Одновременно в планктоне прослеживается развитие двух суточных порций — вымета ближайших суток и вымета предшествующих суток.

Икринки морского ерша, по сравнению со ставридой, в одних и тех же условиях развиваются в течение более продолжительного времени, в первую очередь за счет более длительного процесса гастрюляции. Как видно из рассматриваемой схемы суточных порций, продолжительность эмбрионального периода развития морского ерша в море при температуре 23,1—24,3° составляет 42—45 час.

Распределение икринок морского ерша по этапам развития в течение суток прослежено по суммарным поверхностным уловам икорной сетки за время наблюдений (табл. 2).

Наибольшее количество икринок на I этапе развития встречалось в промежуток времени от 22 до 4 час. Распределение икринок на последующих этапах развития соответственно смещалось во времени. Максимальное количество икринок на II этапе развития вылавливали от 24 до 2 час. Икринки

Дата наблю- дений	Часы наблю- дений	Суточные порции икры							
		1	2	3	4	5	6	7	8
29.VII	15							VI	III
	11							VI	-
	07							-	-
	04							V	I
28.VII	21							IV	I
	19							-	
	16							III	
	11							-	
	07						V	-	
	02						IV	II	
27.VII	22						IV	I	
	18						III	I	
	14						II		
	10						III		
	06					V	II, III		
	03					IV	II		
26.VII	23					IV	I		
	19					III, IV			
	15				VI	-			
	11				VI	III			
	07				V	II			
	04				V	II			
25.VII	24				IV	I			
	20				IV	I			
	16				III				
	11			VI	III				
	08			-	II, III				
	05			V	II				
24.VII	01				IV	I			
	21			III, IV	I				
	17		VI	III					
	13		V	III					
	09		V	III					
	06		V	II					
23.VII	02		IV	-					
	22	VI	IV	I					
	18	-	III	I					
	14	V	III						
	10	V	II						

Рис. 4. Суточный ритм размножения и последовательность развития выметанных икринок морского ерша

на III этапе, продолжительность развития которого наибольшая (см. стр. 230), встречаются почти круглосуточно. Максимум распределения икринок на III этапе развития приходится на промежуток времени от 2 до 6 час. причем в этот отрезок времени встречаются икринки преимущественно на первых стадиях III этапа (начало обрастания желтка бластодиском). Икринки на IV этапе развития встречались от 14 до 4 час. с максимумом от 20 до 24 час., на V этапе — от 2 до 14 час., с максимумом от 4 до 8 час. и на VI этапе — от 10 до 22 час. с максимумом от 14 до 16 час.

БАРАБУЛЯ — MULLUS BARBATUS PONTICUS ESS.

Икринки барабули встречаются в планктоне с середины мая по сентябрь (Водяницкий, 1930; Косякина, 1938; Данилевский, 1939; Виноградов,

Т а б л и ц а 2

Распределение икринок морского ерша по этапам развития
в течение суток

Этап	Часы наблюдений											
	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	2	4
I	—	—	—	—	—	—	12	30	816	—	625	—
II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1219	109	122
III	29	57	71	115	113	46	114	41	—	—	787	737
IV	—	—	—	—	1	—	4	50	36	11	4	—
V	13	4	3	3	—	—	—	—	—	—	10	22
VI	—	—	4	1	72	1	1	2	—	—	—	—

1948; Дехник и Павловская 1950). Массовый нерест барабули наблюдается в июле.

Мелкие сферические икринки с жировой каплей распределяются в поверхностных слоях воды преимущественно вблизи берегов.

Эмбриональное и постэмбриональное развитие черноморской барабули детально описано Смирновым (1953). В нашем сообщении внимание обращено на выявление этапов эмбрионального развития и описание суточного ритма размножения барабули в дополнение к некоторым сведениям, опубликованным ранее (Дехник, 1959). Описанные для ставриды и морского ерша этапы эмбрионального развития отчетливо прослеживаются и в развитии барабули. Различия касаются, как это было отмечено ранее, длительности того или иного этапа и соответственно степени формирования зародышевых органов.

Эмбриональное развитие барабули прослежено в лабораторных условиях на искусственно оплодотворенных икринках и параллельно на икринках, собранных в море в период времени от 21 до 28 час., когда в планктоне встречаются икринки на первых стадиях развития.

Развитие икринок барабули происходило при температуре воды 22,1—23,4°. Процесс дробления blastomer до образования blastomeric blastula (I этап) при указанной температуре длится 4 часа (рис. 5, а, б). Эпителиальная blastula (II этап) формируется в течение 2—2 час. 30 мин. (рис. 5, в). Через 10 час. от начала развития blastoderm охватывает около 1/3 поверхности желтка. Отчетливо заметно зародышевое утолщение (рис. 5, г). Гастрюляция начинается почти одновременно с увеличением диаметра blastodisk, с процессом обрастания желтка.

Через 16 час. от начала развития на вегетативном полюсе остается небольшая желточная пробка. Головной конец зародыша обособлен очень слабо; глазные пузыри, мозговые доли не выражены. Миотомы не дифференцируются (рис. 5, д). Таким образом, зародыш барабули к концу III этапа развития значительно менее развит, чем зародыш ставриды.

Этап гастрюляции продолжался 10—10 час. 30 мин.

После замыкания blastopore, на IV этапе развития (рис. 5, е) обозначаются глазные бокалы, намечается 5 туловищных сомитов (в возрасте 17—18 час.). В конце IV этапа развития (перед отделением хвостовой почки от желтка) насчитывается 11 сомитов. Хорошо выражены глазные бокалы, формируются мозговые доли, обозначается купферов пузырек. На теле и на жировой капле появляется черный пигмент (рис. 5, ж).

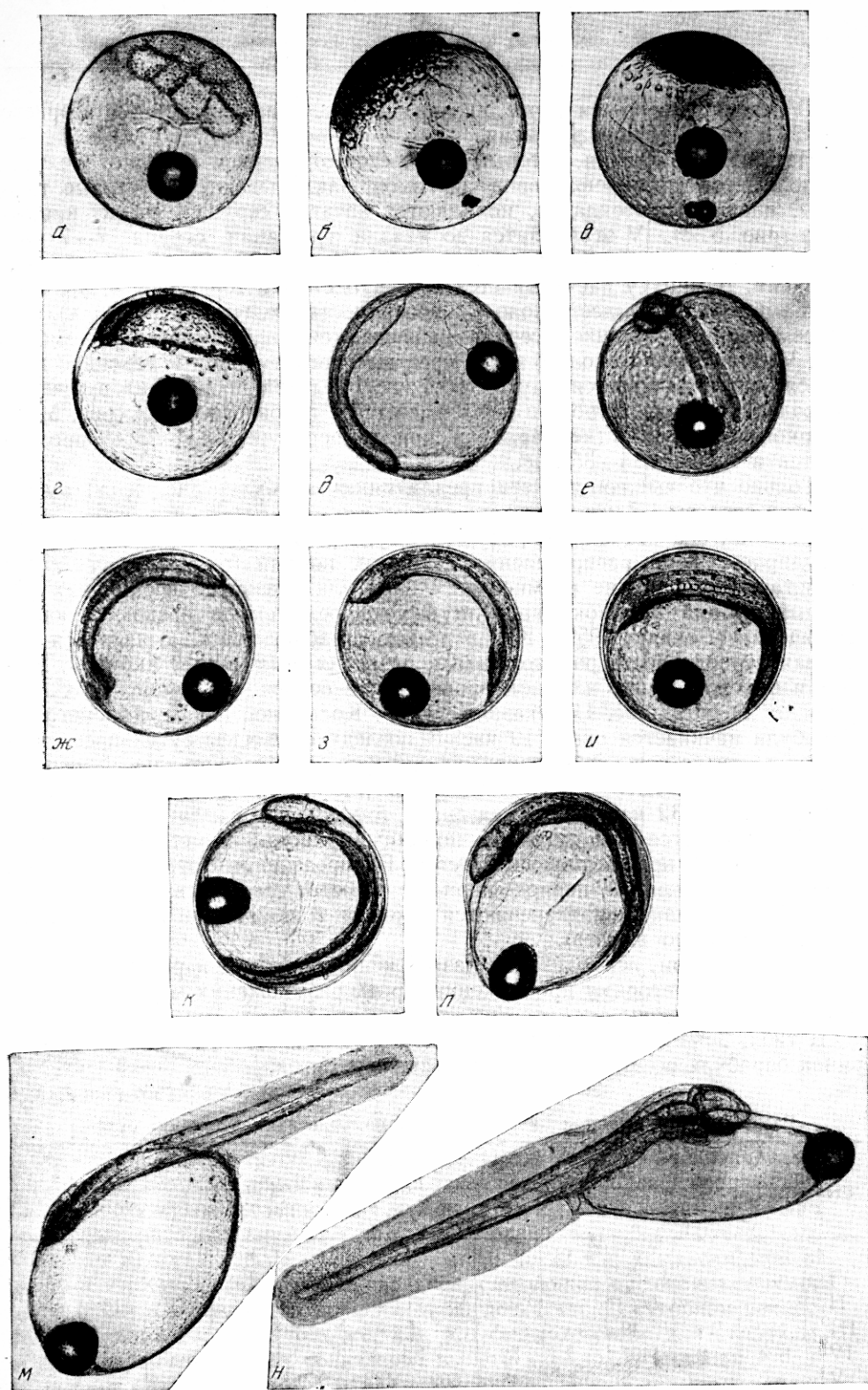


Рис. 5. Этапы эмбрионального развития черноморской барабули

а, б — две стадии I этапа (дробление); в — II этап (эпителиальная бластула); г, д — две стадии III этапа (гастрюляция); е, ж — две стадии IV этапа (зародышевая полоска); з — V этап (перед пульсацией сердца); и, к, л — последовательные стадии VI этапа (и — зародыш перед выклевом, к — начало выклева, видна надорванная оболочка, л — момент выклева); м — только что выклюнувшаяся предличинка барабули; н — предличинка через сутки от выклева

IV этап продолжается 5 час. 30 мин.— 6 час. и заканчивается в возрасте 21—22 часа от начала развития.

На V этапе развития, который начинается отделением хвоста от желтка, продолжается дифференцировка миотомов, закладываются слуховые капсулы, плавниковая складка, появляются зачатки сердца, печени, кишечника (рис. 5, з). V этап длится до начала пульсации сердца 7—7 час. 30 мин. Пульсация сердца начинается в возрасте 28—29 час. от начала развития. В минуту насчитывается 110—115 биений сердца. К этому времени эмбрион охватывает около $\frac{2}{3}$ поверхности желтка (рис. 5, и, к). Одновременно с пульсацией сердца наблюдаются слабые движения эмбриона. VI этап длится около 6 час. Перед выклевом эмбрион интенсивно двигается, переворачивается внутри оболочки. Выклев происходит в течение нескольких минут. Зародыш выклевывается с головного конца (рис. 5, л). Эмбриональное развитие барабули при температуре 22,1—23,4° продолжается в течение 34—35 час.

Только что выклюнувшиеся предличинки барабули (рис. 5, м) имеют длину в среднем 1,7 мм.

В планктоне икринки барабули в период наблюдений встречались не регулярно. Схема распределения суточных порций (рис. 6) дает общее представление о ритме размножения барабули. Развитие нескольких суточных порций икринок барабули было прослежено в предшествующем сообщении (Дехник, 1959). Как в прежних наблюдениях, выявляется суточная периодичность размножения и развития выметанных икринок. Вымет и оплодотворение икринок происходят в основном в промежуток времени от 20 до 24 час. По указанию Е. Г. Косякиной (1938), икрометание барабули начинается около 19 час. В последующие часы суток прослеживается развитие каждой суточной порции икринок. Эмбриональный период при температуре 23,1—24,3°, как это следует из приведенной схемы, продолжается 28—32 часа. При указанной температуре в планктоне закономерно развивается две суточные порции икринок — вымета ближайших суток и вымета предшествующих суток. В определенный отрезок времени, когда инкубационный период икринок вымета предшествующих суток закончился, в планктоне встречаются икринки только одной суточной порции (ближайшего вымета).

Таким образом, периодизация размножения барабули и развитие ее икринок в море повторяют прослеженный ритм размножения и развития для ставриды и скорпены.

В табл. 3 показана последовательность встречаемости в планктоне икринок барабули по этапам развития в течение суток.

Таблица 3

Распределение икринок барабули по этапам развития в течение суток

Этап	Часы наблюдений												
	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	2	4	6
I	—	—	—	—	—	—	—	65	260	—	—	—	—
II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31	18	—	—
III	180	14	49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	127
IV	4	2	1407	2	52	—	—	—	—	—	—	—	—
V	—	—	3	1	46	509	133	959	—	—	—	—	—
VI	—	—	—	—	—	—	—	87	39	1	—	—	3

Дата наблю- дений	Часы наблю- дений	Суточные порции икры						
		1	2	3	4	5	6	7
29.VII	15						V	
	11						IV	
	07						III, IV	
	04						II	
28.VII	21						VI	I
	19						V	
	16						IV, V	
	11						IV	
	07						III	
	02					VI	II	
	02					VI	I	
27.VII	22					V		
	18					IV, V		
	14					III, IV		
	10					III		
	06					II		
	03					I		
	23							
26.VII	19				VI			
	15				V			
	11				IV			
	07				-			
	04				-			
25.VII	24				II			
	20			V	-			
	16			V	I			
	11			IV				
	08			III				
	05		VI	III				
	01		-	II				
	01							
24.VII	21		V					
	17		V					
	13		IV					
	09							
	06							
	02							
23.VII	22	VI						
	18	V						
	14	IV						
	10	III						

Рис. 6. Суточный ритм размножения и последовательность развития выметанных икринок барабули

Максимальное количество икринок на I этапе развития вылавливалось от 22 до 24 час. Встречаемость икры на II этапе развития соответственно сдвигается на промежуток времени от 24 до 4 час., на III этапе — от 4 до 12 час. с максимумом распределения от 4 до 8; на IV этапе — от 6 до 16 час. с максимумом от 10 до 12 час.; на V этапе — от 10 до 22 час. с максимумом от 16 до 22 час. и на VI этапе — от 20 до 6 час. следующих суток с максимумом распределения в промежуток времени от 20 до 24 час. В суточном распределении икринок барабули так же, как это было отмечено для ставриды, обращает на себя внимание совпадение вымета икринок и выклева эмбриона с темным временем суток. И в данном случае такое совпадение наблюдается в период наиболее интенсивного нереста барабули в Черном море (июль).

МОРСКОЙ КАРАСЬ — *SARGUS ANNULARIS* L.

Икринки морского карася встречаются в планктоне Черного моря с июня по сентябрь (Водяницкий, 1930; Косякина, 1938; Дехник и Павловская, 1950). Нерест происходит в прибрежной зоне. Икринки с мелкой жировой каплей развиваются преимущественно в поверхностных горизонтах.

По наблюдениям Косякиной (1938), нерест морского карася начинается приблизительно около 19 час. Водяницкий (1930) наблюдал икрометание карася в 20 час.

Эмбриональное развитие морского карася прослежено в лабораторных условиях на икринках, собранных в море. Температура воды в опыте изменялась от 23,4 до 24,2°. К сожалению, первые стадии развития икринок проследить не удалось, и в настоящем сообщении приводятся данные по развитию икринок карася от эпителиальной бластулы (II этап, рис. 7, а). Представлялось целесообразным показать на микрофотографии отдельные стадии развития икринок карася для того, чтобы и на этом примере проследить выделенные этапы эмбрионального периода.

III этап развития (рис. 7, б), как и у других видов рыб, изученных нами, заканчивается замыканием желточной пробки. К моменту замыкания бластопора (начало IV этапа, рис. 7, в) отчетливо обособляется головной конец зародыша, глазные бокалы, нервный тяж. Намечаются туловищные сегменты, образуется купферов пузырек. На теле зародыша и на желтке появляется черный пигмент. В конце IV этапа обособляются слуховые капсулы, хрусталик глаза, намечается характерное заглазничное скопление черного пигмента. Насчитывается 16—17 миомеров (рис. 7, г).

На V этапе развития, который начинается образованием хвостовой почки и отделением хвоста от желтка (рис. 7, д), происходит дифференцировка хвостовых миотомов, закладка сердца, печени, кишечника, намечается плавниковая складка. К началу пульсации сердца эмбрион охватывает немногим более $\frac{1}{2}$ поверхности желтка. Эмбрион время от времени подергивается. Перед выклевом сердце пульсирует 67—70 раз в минуту, зародыш принимает характерную пигментацию (рис. 7, е).

Только что выклюнувшиеся предличинки карася имеют длину в среднем 1,8 мм (рис. 7, ж).

Из приведенной схемы распределения икринок морского карася в планктоне (рис. 8) и из данных табл. 4 можно лишь в самых общих чертах уловить периодизацию его размножения и последовательность развития икринок. Икринки морского карася на I этапе развития встречались в планктоне от 18 до 22 час.

Таблица 4

Распределение икринок морского карася по этапам развития в течение суток

Этап	Часы наблюдений												
	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	2	4	6
I	—	—	—	—	—	—	16	94	—	—	—	—	—
II	—	—	—	—	—	—	—	28	190	6	—	—	—
III	—	16	—	—	—	—	—	—	—	7	81	66	—
IV	32	—	40	42	—	—	—	—	—	—	—	—	—
V	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—
VI	—	—	—	—	6	—	12	2	—	—	—	—	—

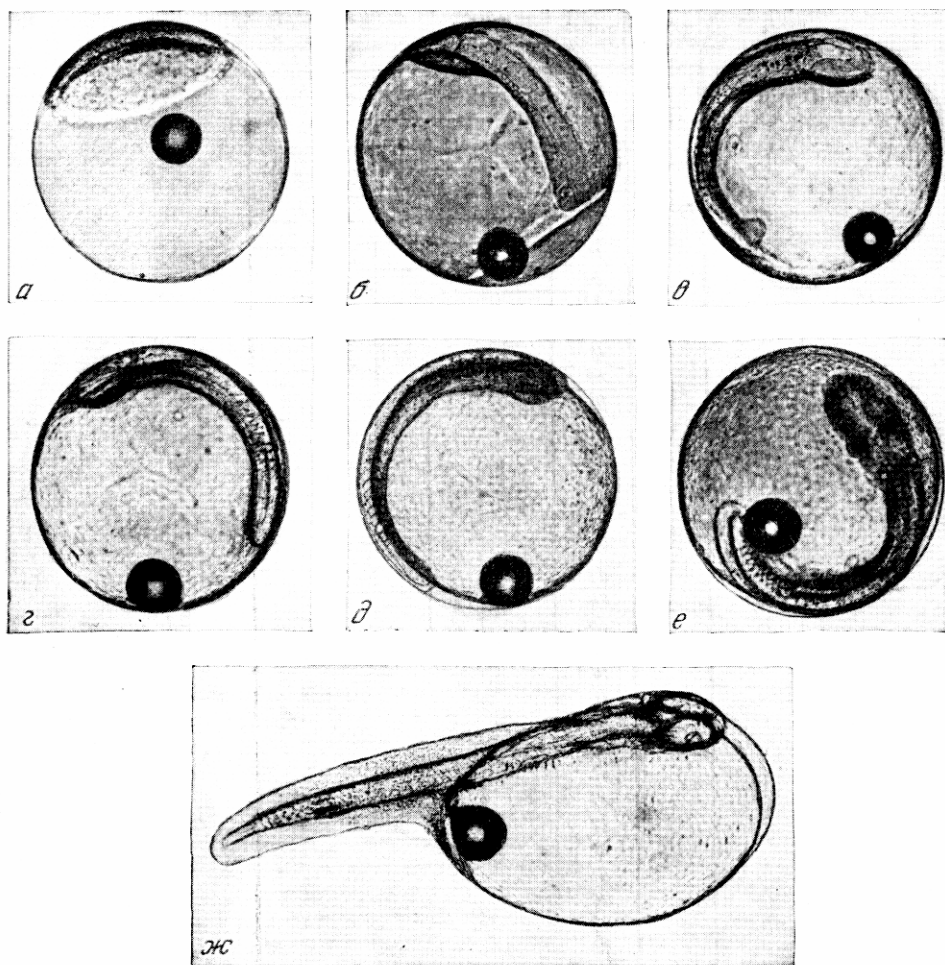


Рис. 7. Некоторые стадии эмбрионального развития морского карася

a — II этап (эпителиальная бластула); *б* — III этап (на вегетативном полюсе небольшая желточная пробка); *в, г* — две стадии IV этапа (зародышевая полоска); *д* — начало V этапа (отделение хвоста от желтка); *е* — VI этап (зародыш перед выклевом); *ж* — только что выклюнувшаяся предличинка морского карася

Встречаемость икринок на последующих стадиях развития соответственно сдвигается во времени суток. Выклев эмбрионов также, как это было отмечено для ставриды и барабули, происходит в основном в темное время суток.

ХАМСА — ENGRAULIS ENCRASICHOLUS PONTICUS ALEX.

Для уточнения опубликованных нами ранее данных по этапам эмбрионального развития черноморской хамсы, показанных схематически на микрофотографиях фиксированных формалином икринок, представляется целесообразным дать описание хода эмбриогенеза хамсы по экспериментальным наблюдениям с приведением микрофотографий живых развивающихся икринок.

Дата наблю- дений	Часы наблю- дений	Суточные порции икры				
		1	2	3	4	5
29. VII	15					VI
	11					-
	07					-
	04					III
28. VII	21					II
	19					I
	16					
	11				IV	
	07				III, IV	
	02				-	
27. VII	22			VI	I	
	18			VI	I	
	14			-		
	10			-		
	06			III		
	03			III		
26. VII	23			II		
	19		VI	I		
	15		-			
	11		IV			
	07		IV			
	04		III			
25. VII	24		II			
	20		I			
	16					
	11					
	08					
	05					
24. VII	01	II				
	21	I				
	17					
	13					
	09					
	06					
23. VII	02					
	22					
	18					
	14					
	10					

Рис. 8. Последовательность развития нескольких суточных порций икринок морского карася

Эмбриональное развитие хамсы рассматривалось в лабораторных условиях на икринках, собранных в море, в промежуток времени от 23 до 24 час. В это время выловленные икринки хамсы находились на начальных стадиях развития.

Температура воды в опыте изменялась от 22 до 23,4°.

I этап развития продолжался около 4 час. В 2 час. 50 мин. следующих суток икринки были на стадии blastomerной blastулы (рис. 9, а).

Эпителиальная blastула (II этап развития, рис. 9, б) при температуре воды 23,2° формировалась в течение 3 час.

Приблизительно через 7 час. от начала развития (5 час. 45 мин.— 6 час.) начался процесс обрастания желтка blastодиском. Почти одновременно происходит подворачивание краев blastодиска и образование краевого (зародышевого) утолщения (рис. 9, в).

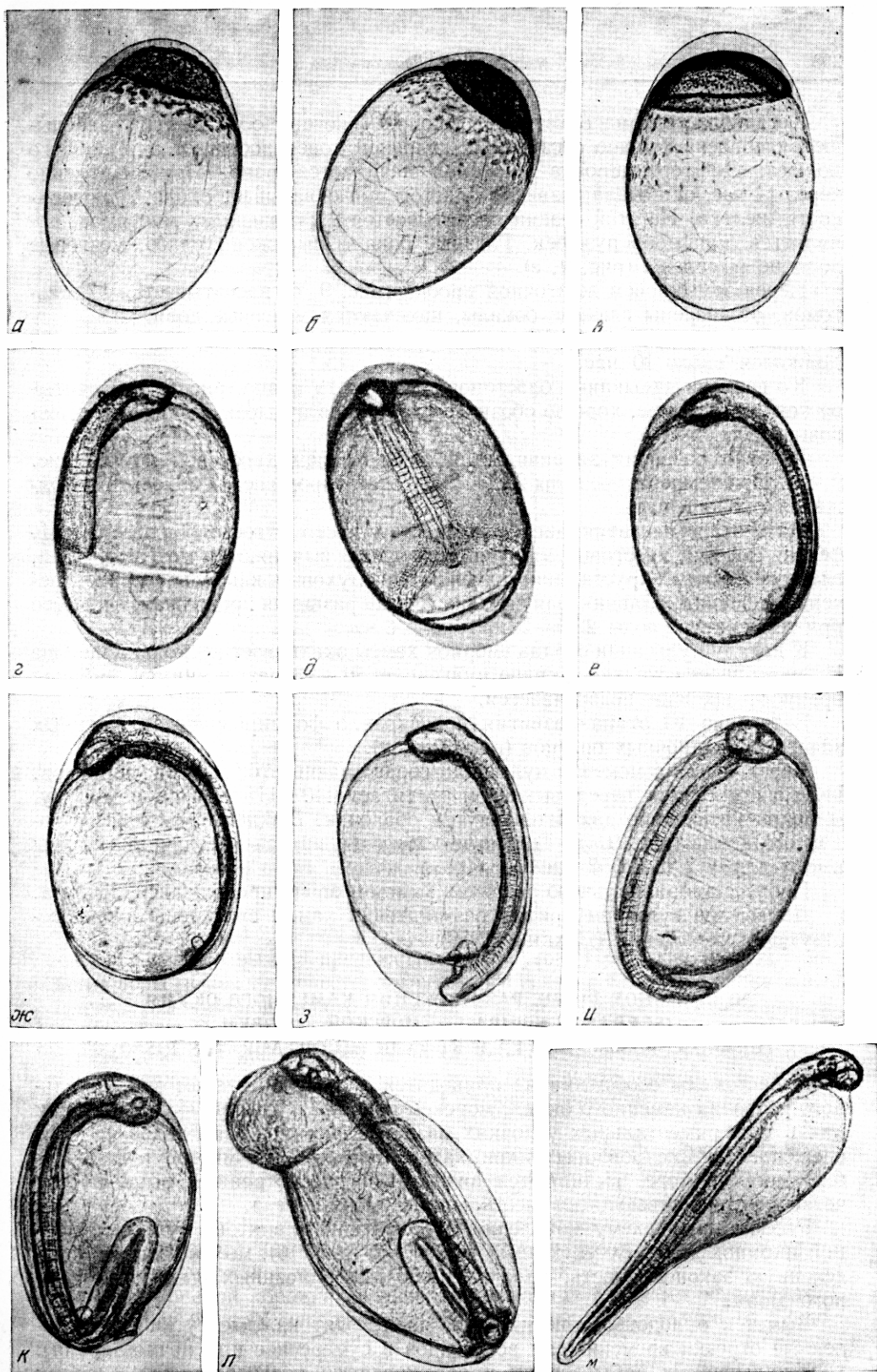


Рис. 9. Этапы эмбрионального развития черноморской хамсы

а — I этап (бластомерная бластула); б — II этап (эпителиальная бластула); в, г, д — три стадии III этапа (гастрляция); е — IV этап (зародышевая полоска); ж, з — две стадии V этапа (рост хвостового отдела); и, к, л — три стадии VI этапа (и — начало пульсации сердца; к — зародыш перед выклевом; л — момент выклева); м — только что выклюнувшаяся предличинка хамсы

Когда бластодерма охватывает около $\frac{1}{3}$ поверхности желтка, зародышевая полоска хорошо обозначена, головной конец достигает анимального полюса. Дифференцировка миотомов начинается рано. Приблизительно через 14 час. от начала развития бластодерма охватывает около $\frac{2}{3}$ поверхности желтка. На этой стадии насчитывается 9 туловищных миотомов, появляются купферов пузырьки. Глазные бокалы выражены слабо, мозговые доли не выявлены (рис. 9, з).

Перед замыканием желточной пробки (рис. 9, д) насчитывается 17 миотомов, обозначены глазные бокалы, намечаются мозговые доли.

Процесс гастрюляции (III этап) при температуре воды 23,2—22° продолжался около 10 час.

Ко времени замыкания бластопора (начало IV этапа, рис. 9, е) насчитывается 20 миотомов, хорошо обозначен купферов пузырек, выявляются мозговые доли.

IV этап развития заканчивается образованием хвостовой почки (рис. 9, ж). При температуре воды 23,1—22,5° этап зародышевой полоски продолжался около 6 час.

На V этапе развития (рис. 9, з) вместе с ростом хвостового отдела дифференцируются хвостовые миотомы, отчетливо выявляются мозговые доли, глазные бокалы, хрусталики; намечаются слуховые капсулы, сердце, печень, кишечник, плавниковая складка. V этап развития продолжался в опыте при температуре воды 22,5—22,8° около 6 час.

К началу пульсации сердца эмбрион хамсы охватывает несколько меньше $\frac{1}{2}$ поверхности желтка. Сердце пульсирует 91—93 раза в минуту; эмбрион время от времени подергивается.

В течение VI этапа развития происходило формирование заложенных зачатков личиночных органов (рис. 9, и, к).

Через 4 часа с момента пульсации сердца начинается выклев эмбрионов. Пульсация сердца перед выклевом достигает 110—115 ударов в минуту. Эмбрион интенсивно двигается внутри оболочки. Выклев происходит с головного конца (рис. 9, л). Только что выклюнувшиеся предличинки хамсы имеют длину 2,28—2,52 мм (рис. 9, м).

Процесс эмбрионального развития хамсы в опыте продолжался 33 часа.

Данные по суточному ритму размножения хамсы приведены в предшествующем сообщении (Дехник, 1959).

О СУТОЧНОМ РИТМЕ РАЗМНОЖЕНИЯ КАМЕННОГО ОКУНЯ (*SERRANUS SCRIBA L.*), МОРСКОЙ КОРОВКИ (*URANOSCOPUS SCABER L.*) И КЕФАЛИ (*MUGIL AURATUS RISSO*)

В настоящем сообщении не приводятся данные по этапам эмбрионального развития камЕННОГО окуня, морской коровки и кефали — сингиля, так как в экспериментальных условиях развитие икринок этих видов не прослежено. На фиксированных икринках, собранных при многосуточных наблюдениях в море, выявляются аналогично рассмотренным выше видам, четко разграничивающиеся шесть этапов эмбриогенеза.

Рассматривая схему появления и развития в планктоне суточных порций икринок для трех указанных видов рыб (рис. 10), мы наблюдаем определенную закономерность, прослеженную для описанных выше рыб Черного моря.

Вымет и оплодотворение икринок происходят каждые сутки в определенные отрезки времени (для всех видов в сумеречное или ночное время). При дальнейших наблюдениях прослеживаются последовательные стадии развития каждой суточной порции икринок. Одновременно в планктоне

Дата наблю- дений	Часы наблю- дений	Суточные порции икры																	
		<i>Serranus scriba</i>							<i>Uranoscopus scaber</i>							<i>Mugil auratus</i>			
		1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4
29.VII	15							V							V	—			
	11							—							V	IV			
	07							IV							V	III			III
	04							III							V	II			II
28.VII	21							I							IV	I			I
	19							I							—			—	
	16														—			V	
	11														—			IV	III
27.VII	07							IV							III				
	02							III							V	II			V
	22							I							—	I			V
	18														IV				V
26.VII	14							IV							—				—
	10							III							—				III
	06							II							V	III			II
	03														V	V	I		I
25.VII	23							V							IV, V	I			V
	19							VI							—				V
	15							—							—				—
	11							V							III				III
24.VII	07							IV							III				II, III
	04							III, IV							V	II			I
	24							II							V	I			I
	20							I							—				
23.VII	16							IV							IV				
	11							IV							III				
	08							III, IV							III				
	05							III							II				
22.VII	01							II							I				
	21							V							—				
	17							V							IV				
	13							IV, V							III				
21.VII	09							III, IV							II				
	06							III, IV							II				
	02							II							I				
	22							I							I				
20.VII	18														—				
	14														III				
	10														IV				
	07																		

Рис. 10. Суточный ритм размножения и последовательность развития выметанных икринок каменного окуня, морской коровки и кефали (сингиля)

при температуре воды 23,1—24,3° развиваются две суточные порции вымета ближайших суток и вымета предшествующих суток. При более низкой температуре воды (в начале нерестового сезона) в связи с более продолжительным процессом эмбрионального развития в планктоне одновременно может проследиваться развитие трех суточных порций.

В период наших наблюдений икринки каменного окуня на I этапе развития встречались в промежуток времени от 16 до 2 час. следующих суток. Максимальное количество икринок на I этапе развития вылавливали от 20 до 24 час. (табл. 5).

Встречаемость икринок на последующих этапах развития соответственно сдвигается во времени, как это отчетливо выявляется из приведенных данных.

Для *Serranus scriba* может быть отмечено прослеженное для ставриды, барабули и морского карася совпадение процесса вымета икринок и процесса выклева эмбрионов с темным временем суток.

Икринки морской коровки на начальных стадиях развития встречаются в планктоне от 20 до 4 час. следующих суток, преимущественно от 22 до 2 час. (табл. 6).

Встречаемость икринок на последующих этапах развития в планктоне соответственно сдвигается во времени.

ВЫВОДЫ

1. В эмбриональном периоде развития некоторых морских рыб отчетливо выявляются шесть этапов, характеризующихся определенными биологическими особенностями: 1 — этап дробления; 2 — этап эпителиальной бластулы; 3 — этап гастрюляции; 4 — этап зародышевой полоски; 5 — этап роста хвостового отдела; 6 — этап подвижного зародыша.

Выклюнувшиеся эмбрионы в период желточного питания (предличинки) должны быть выделены в самостоятельный этап постэмбрионального периода развития (Расс, 1946; Матвеев, 1956; Гербильский, 1956; Дехник, 1960).

2. В размножении морских рыб и в развитии выметанных икринок наблюдается определенная закономерность. Вымет икринок многих летне-нерестующих рыб Черного моря происходит каждые сутки в определенные отрезки времени (для всех рассмотренных видов в сумеречное или ночное время).

В течение суток последовательно прослеживается развитие каждой суточной порции икринок от этапа дробления до выклева эмбриона. Одновременно в планктоне развиваются икринки двух суточных порций — вымета ближайших суток и вымета предшествующих суток. Суточный ритм размножения отчетливо выявляется для рыб с коротким периодом эмбрионального развития (30—40 час). Для рыб с более продолжительным периодом эмбриогенеза развитие в пределах суточных порций проследить значительно труднее.

3. Изучение суточного ритма размножения и этапности эмбрионального развития в пределах суточных порций икринок является необходимой ступенью в разработке проблемы колебаний численности морских рыб на ранних этапах онтогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

- Васнецов В. В. (ред.). 1948. Сб. «Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития». Изд-во АН СССР.
- Васнецов В. В. 1953. Этапы развития костистых рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд-во АН СССР.
- Виноградов К. А. 1948. О сроках икротетания, о личинках и мальках рыб в Черном море у Карадага. — Докл. АН УССР, № 1.
- Водяницкий В. А. 1930. Пелагические яйца и личинки рыб в районе Новороссийской бухты. — Работы Новорос. биол. станции, вып. 4.
- Водяницкий В. А. и Казанова И. И. 1954. Определитель пелагических икринок и личинок рыб Черного моря. — Труды ВНИРО, т. XXVIII.
- Данилевский Н. Н. 1939. Биология черноморской султанки. — Труды научн. рыбохоз. и биол. станции Грузии, т. 2.
- Дехник Т. В. 1959. О суточном ритме размножения и стадийности развития некоторых морских рыб. — Труды Севаст. биол. станции АН СССР, том. XII.
- Дехник Т. В. и Павловская Р. М. 1950. Распределение икры и личинок некоторых рыб Черного моря. — Труды АзЧерНИРО, вып. 14.
- Косякина Е. Г. 1938. Пелагическая икра рыб в районе Новороссийска. — Труды Новорос. биол. станции, т. II, вып. 2.
- Крыжановский С. Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб. — Труды ИМЖ АН СССР, вып. 1.
- Крыжановский С. Г. 1956. Материалы по развитию сельдевых. — Там же, вып. 17.
- Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (*Percoidei*). — там же, вып. 10.
- Матвеев Б. С. 1956. Учение об этапности (стадийности) развития животных. «Проблемы современной эмбриологии». — Труды совещ. эмбриол. Изд. Ленингр. ун-та.
- Расс Т. С. 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб. — Зоол. журн., т. XXV, вып. II.
- Ревина Н. И. 1958. К вопросу о размножении и выживании икры и молоди крупной ставриды в Черном море. — Труды АзЧерНИРО, вып. 17.
- Смирнов А. И. 1953. Биология размножения и развития черноморской султанки (*Mullus barbatus ponticus* Essipov). — Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, т. LVIII (4).