

ПРОВ 98

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

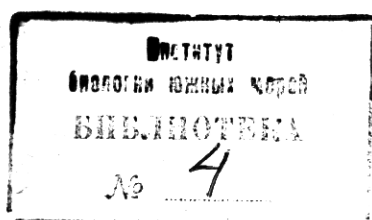
БИОЛОГИЯ МОРЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 38

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ
РЫБ И КАЛЬМАРОВ



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1976

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЧЕРНОМОРСКИХ BLENNIIDAE

Э. М. Калинина

В Черном море семейство Blenniidae — морские собачки — представлено двумя родами: *Blennius* и *Coryphoblennius* и восьмью видами: *Blennius sphynx* Valenciennes, *Bl. pavo* Risso, *Bl. tentacularis* Grunich, *Bl. sanguinolentus* Pallas, *Bl. zvonimiri* Kolombatovic, *Bl. ocellaris*, L., *Bl. trigloides* Valenciennes, *Coryphoblennius galerita* (L.). Это небольшие рыбки до 20 см, которые обитают в узкой прибрежной зоне и откладывают донную икру. Ранние стадии онтогенеза черноморских собачек до настоящего времени изучены слабо. Впервые Б. С. Москвин (1940) наблюдал нерест собачек в Новороссийской бухте и описал икринки двух видов: *Bl. pavo* и *Bl. sphynx*. З. М. Пчелина (1940) приводит сведения о распределении личинок собачек в планктоне у Новороссийска и об их общей численности без конкретного указания видовой принадлежности. С. Г. Соин (1961) описал развитие эмбриональной дыхательной системы двух видов черноморских собачек. О развитии Blenniidae из Средиземного моря имеются данные в работах Гуитела (Guitel, цит. по Padoa, 1956), Циприа (Cipria, 1936, 1938), Ло Бианко (Lo Bianco, 1908—1909), Падоа (Padoa, 1956). Некоторые сведения о биологии размножения черноморских собачек и об их систематических признаках на ранних стадиях развития опубликованы нами ранее (Калинина и др., 1970; Калинина, Салехова, 1971). В настоящей работе излагаются результаты изучения эмбрионального и постэмбрионального развития пяти видов: *Bl. zvonimiri*, *Bl. sphynx*, *Bl. sanguinolentus*, *Bl. pavo*, *Bl. tentacularis*¹.

Нерест морских собачек у Крымского побережья наблюдается с середины апреля по конец сентября. Икра демерсальная, нерестилища располагаются в бухтах в прибрежной полосе на мелководьях с песчано-каменистым дном. Собачки избегают участков дна, покрытых растительностью или сильно заиленных. Чаще нерестилища располагаются в непосредственной близости к берегу на глубинах 0,5—1,0 м. Крупные особи *Bl. sanguinolentus* устраивают гнезда дальше — до 5—10 м. *Bl. tentacularis* размножается на глубинах 5 м и более. Устройством гнезд и их охраной занимаются самцы, которые на 1,5—2,0 см крупнее самок. Гнезда располагаются под камнями, нижняя поверхность которых тщательно очищается от водорослей и грязи. Кладки икры имеют вид округлых желтоватых лепешек диаметром 10—15 см. Икринки в гнездах размещаются плотным слоем в один ряд. Иногда самцы *Bl. sphynx* и *Bl. pavo* устраивают свои гнезда в узких расщелинах и в углублениях камней. Самец постоянно находится в таком гнезде или около него, а в момент серьезной опасности сам прячется в гнездо. *Bl. tentacularis* откладывает икру внутрь пустых створок мидий или устриц. У всех видов морских собачек привлечение самок в гнездо и откладка икры происходит в светлое время суток и длится несколько часов.

¹ Исследования производили на живом материале.

В период постройки гнезд и их охраны самцы собачек приобретают брачный наряд, превращаясь в ярких пестрых рыбок. На голове, теле и на плавниках появляется множество мелких полос и пятен красного, фиолетового, розового и зеленоватого цвета. Головной гребень у *Bl. ravo* приобретает ярко-красную окраску. Замечено, что брачный наряд наблюдается только в период постройки гнезда или его охраны. У самцов, лишенных гнезд, брачная окраска быстро исчезает (в течение суток).

В гнездах собачек обычно инкубируется одновременно до шести кладок икры, так как в течение нерестового сезона самец привлекает в свое гнездо несколько самок. Самки собачек откладывают в течение нереста несколько порций икры, а интервал между двумя порциями составляет по нашим наблюдениям у *Bl. ravo* 10—12 дней. Каждая новая кладка икры плотно прилегает к уже имеющимся, и получается сплошное поле, в котором икра находится на разных стадиях развития. Если икра первой кладки частично повреждена беспозвоночными и между икринками имеются пустые места, то новая самка старается отложить икру в эти пустоты и таким образом заполнить все гнездо. Поэтому часто встречаются гнезда, в которых между икринками с хорошо развитыми эмбрионами вкраплена икра на ранних стадиях развития. Такой способ откладки икры не является случайным. Как показали наши наблюдения, при инкубации икры собачек и бычков в море икринки чаще всего обьедаются беспозвоночными по краям кладки. Следовательно, для рыб с литофильной икрой целесообразно компактное расположение икринок на минимальной площади поверхности камня.

В отличие от многих видов рыб у морских собачек овариальная икра имеет не круглую, а овальную форму. Это объясняется тем, что вторичная оболочка образуется только на одной половине овоцита, которой икринка и приклеивается при нересте.

Форма оплодотворенной икры морских собачек сферическая, сверху приплюснутая, сбоку икринки имеют эллиптическую форму. Диаметр икры черноморских собачек изменяется от 0,65 до 1,35 мм. Верхняя часть оболочки прозрачная, нижняя утолщенная — полупрозрачная. Желток однородный с большим количеством мелких жировых капель. В икринках есть жироподобные включения—бесцветные или сиреневато-фиолетовые. Перивителлиновое пространство невелико, и желток почти вплотную прилегает к оболочке. Анимальный полюс расположен снизу. Желток имеет разнообразную окраску: бесцветную, желтоватую или розоватую. У всех видов собачек на третий или четвертый день развития на поверхности желточного мешка появляются клетки темного пигмента, которые затем концентрируются в пятна, исчезающие перед выклевом. Эмбрион накануне выклева хорошо развит. У него крупные пигментированные глаза, большие грудные плавники, элементы крови окрашены, на поверхности желточного мешка — густая сеть кровеносных сосудов.

Личинки черноморских собачек имеют характерные признаки и легко отличаются от личинок других семейств. У них вытянутое прогонистое тело, анус располагается в передней части, антеанальное расстояние составляет 30—40% общей длины. Глаза у личинок крупные, с блестящей радужной оболочкой, челюсти оформлены и подвижны. Грудные плавники крупные, округлые, хорошо развитые. На верхней и нижней челюстях у личинок очень рано появляются зубы. Пигментация личинок своеобразная: цепочка темных клеток располагается по нижней части хвоста и на верхней части кишечника, на голове — скопление темного пигмента. На вторые сутки после выклева личинки переходят на внешнее питание.

***Blennius zvonimiri* Kolombatovic** — эндемик средиземноморского бассейна и за его пределами не отмечен. Для Черного моря этот вид описан сравнительно недавно (Сластененко, 1934), первоначально как *Bl. ponticus*, а затем переопределен А. Н. Световидовым как *Bl. zvonimiri*

(Световидов, 1964). По сравнению с другими видами собачек *Bl. zvonimiri* встречается в прибрежной части Черного моря реже, но ареал его шире: прибрежная зона Крыма, Кавказа, Болгарии, Румынии. Это небольшая собачка 5—6 см длиной, которая от других видов отличается своими крупными заглазничными щупальцами с тремя-четырьмя пальцевидными отростками. Обитает в узкой прибрежной зоне на каменистом грунте среди скал, часто в бухтах, но опресненных районов избегает. По данным Ж. М. Георгиева (1960), у берегов Болгарии размножение этого вида наблюдается с мая по август. Икринки откладываются в створки моллюсков и в расщелины камней и скал. У берегов Крыма гнезда этого вида встречаются с июня по август на глубине 0,5—1,0 м. Каждое гнездо содержит две-три кладки, количество икринок в каждой кладке 200—300. Самец в брачном наряде пестро окрашен: основной тон тела зеленовато-оливковый с семью-восьмью темными полосами; по всей поверхности тела и головы покрыт мелкими сине-фиолетовыми пятнами, а на нижней стороне тела — мелкими красноватыми.

Развитие икры и личинок этого вида изучено впервые. Икринки *Bl. zvonimiri* округлые, слегка приплюснутые, мелкие: шириной 0,8 и высотой 0,6 мм. Перивителлиновое пространство очень мало, и желток почти вплотную прилегает к оболочке; форма желтка почти округлая, размеры $0,6 \times 0,65$ или $0,6 \times 0,7$ мм. Желток светлый, прозрачный, на анимальном полюсе несколько небольших оранжево-желтых капель жира и фиолетовые капли включений.

Наблюдения за эмбриональным развитием икринок этого вида были начаты на вторые сутки после оплодотворения (опыты проводились при температуре 20—22°С). К этому времени вся поверхность желтка обрастает бластодермой и появляется первичная зародышевая полоска 0,3 мм длиной и 0,1 мм толщиной. В передней части зародышевой полоски различимы небольшие расширения — мозговые пузыри. На поверхности желточного мешка появляются одиночные звездчатые меланофоры. Размеры желточного мешка в этот период $0,5 \times 0,6$ мм. На анимальном полюсе располагаются капли жира и пигмента (рис. 1, а).

На третьи сутки развития эмбрион охватывает 2/3 желточного мешка. Начинается сегментация тела, насчитывается пять-шесть сегментов. Количество темных клеток на поверхности желточного мешка увеличивается.

На четвертые сутки развития эмбрион заполняет 3/4 желточного мешка. Размеры желточного мешка немного уменьшаются — до 0,4 мм в высоту и 0,5 мм в ширину. У эмбриона вычленяется хвостовой отдел. В глазах формируются хрусталики и появляются мелкие клетки темного пигмента. Сердце пульсирует с частотой 90—100 ударов в минуту. На поверхности желточного мешка много меланофоров (рис. 1, а, б).

На пятые сутки развития эмбрион достигает длины 1,8 мм. В туловище насчитывается восемь сегментов, в хвосте — семнадцать, сегментация хвостового отдела продолжается. Желточный мешок приобретает округлую форму и имеет диаметр 0,4 мм. На хвостовой части тела различима узкая плавниковая кайма. Сердце в виде трубочки, ритм биения увеличивается до 150 ударов в минуту. Эритроциты приобретают розоватый цвет и благодаря этому хорошо обозначаются Кювьеровы протоки, хвостовая вена и хвостовая артерия. Появляются зачатки грудных плавников в виде небольших бугорков. Кишечник имеет вид тонкой прямой трубки. Количество меланофоров на желточном мешке уменьшается, несколько меланофоров видно на кишечнике, в глазах появляются пигменты (рис. 1, в).

На седьмые-восьмые сутки развития длина эмбриона увеличивается до 2,2 мм. Форма головы округлая, через прозрачные покровы головы просматриваются отделы мозга. Значительную часть головы занимают округлые, вполне пигментированные глаза с голубой радужной оболочкой. Сразу

за глазами располагается небольшая слуховая капсула. В туловищной части по-прежнему восемь сегментов, в хвостовой — двадцать. Плавниковая складка, окружающая тело и хвост, становится выше. Анус располагается в передней части тела, антеанальное расстояние составляет 30—32 % длины. Желточный мешок сохраняет округлую форму. От множества капелек жира цвет желтка ярко-желтый. Грудные плавники хорошо оформлены и

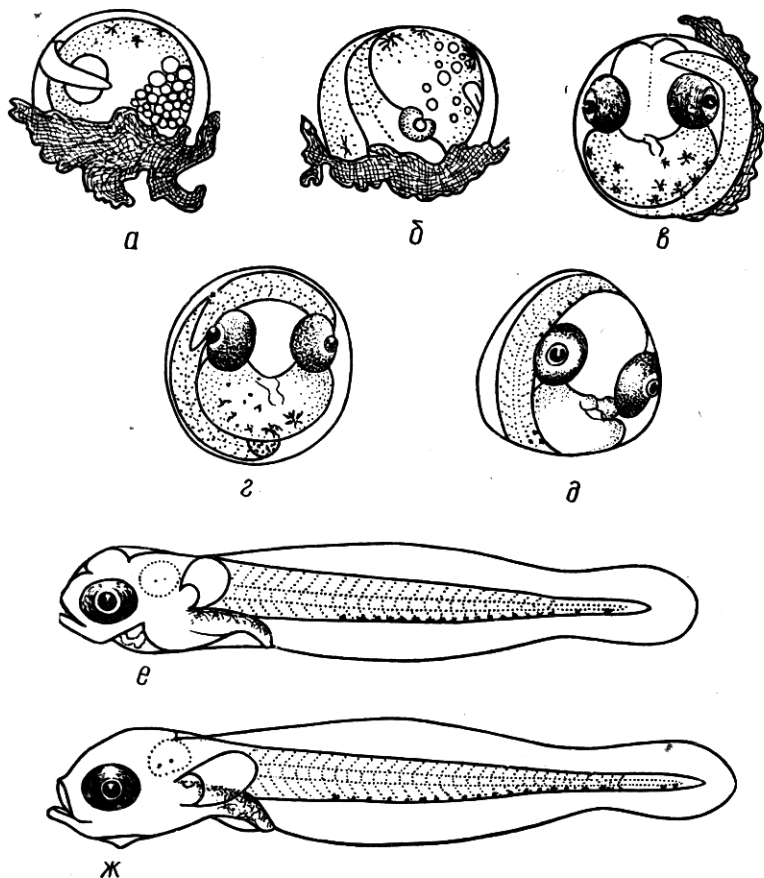


Рис. 1. Развитие икринок и личинок *Bl. zvonimiri*:

а — формирование зародышевой полоски; б — отчленение хвостового отдела; в — начало пигментации глаз; г — эмбрион с пигментированными глазами; д — эмбрион перед выклевом; е — личинка длиной 2,6 мм; ж — личинка длиной 3,0 мм.

прикрепляются вертикально. Отдельные клетки темного пигмента располагаются на поверхности желточного мешка и на кишечнике (рис. 1, г).

Период инкубации длится девять суток. Перед выклевом эмбрион настолько увеличивается в объеме, что икринка принимает слегка угловатую форму. Длина эмбриона 2,3—2,5 мм. Голова округлая, рот не прорвался, значительную часть головы занимают подвижные глаза диаметром 0,25 мм. Радужная оболочка серебристо-голубая, хрусталик темный. Тело окружает высокая плавниковая складка. Эритроциты приобретают яркую окраску. Кювьеровы протоки на желточном мешке значительно уменьшаются. Ритм биения сердца увеличивается до 200 ударов в минуту. С поверхности желточного мешка клетки темного пигмента исчезают полностью. Меланофоры располагаются на верхней части кишечника и в виде цепочки по нижней части хвоста (рис. 1, д).

Выклюнувшиеся личинки имеют размеры тела 2,6—2,8 мм (рис. 1, е). В хвостовой части двадцать пять сегментов, в туловищной — девять, анус — в передней части тела, антеанальное расстояние увеличивается до 35% длины. Тело окружено высокой плавниковой складкой, из которой вычленилась хвостовая лопасть. Верхняя и нижняя челюсти оформлены и подвижны. Желточный мешок округлый, небольшой, диаметром 0,2 мм, с двумя-тремя крупными жировыми каплями. Личинки подвижные, все время плавают в толще воды, в возрасте двух суток приступают к внешнему питанию.

На вторые сутки личинки достигают длины 3,0 мм (рис. 1, ж). Плавательный пузырь заполняется воздухом. Желток почти весь исчезает, в брюшной полости еще различимы несколько капелек жира. Крупные меланофоры появляются на верхней поверхности головы, а на нижней — мелкий точечный пигмент. Грудные плавники крупные, округлые, подвижные, окрашены в желтоватый цвет с коричневыми черточками вдоль лучей плавников.

Blennius sphynx Valenciennes — одна из самых мелких черноморских собачек. Размеры тела у половозрелых особей всего 5—6 см. Этот вид населяет узкую прибрежную полосу у берегов Крыма, Кавказа, Румынии, Болгарии и Турции, но избегает участков с пониженной соленостью и отсутствует в дельте Дуная и в Одесском заливе. *Bl. sphynx* является средиземноморским эндемиком и в своем распространении ограничен водами Средиземноморского бассейна (Steinitz, 1950). Сведения о размножении и развитии этого вида немногочисленны. Кладки *Bl. sphynx* были впервые найдены на скалах Средиземного моря Гуителом (цит. по Padoa, 1956). Им подробно описано поведение самцов и самок на местах нереста. Ло Бианко (Lo Bianco, 1908, 1909) описал малька этого вида размером 12,5 мм. Сведения об икре и личинках *Bl. sphynx*, найденных в Новороссийской бухте, дают З. М. Пчелина (1940) и Б. С. Москвин (1940). Этими авторами описаны сроки и места нереста, строение икринок и распределение личинок в планктоне. По данным Ж. М. Георгиева (1960), у берегов Болгарии личинки этого вида встречаются в планктоне с мая по сентябрь. По нашим наблюдениям у берегов Крыма икрометание у *Bl. sphynx* происходит с мая по сентябрь в непосредственной близости от берега. Гнезда, как правило, устраиваются в небольших кавернах и расщелинах камней. Самец постоянно находится в норке или около, аэрирует и очищает икру и бдительно охраняет ее от врагов. Все обследованные гнезда показали полное отсутствие мертвой или объединенной икры. В каждом гнезде развивается от одной до четырех кладок, а каждая кладка содержит 600—700 икринок. Самцы с началом нерестового периода приобретают брачный наряд и из серо-коричневых становятся бледно-розоватыми с многочисленными голубовато-зеленоватыми полосками, а на брюшной части появляется рисунок из мелких голубоватых пятен.

Икринки овальные, снизу уплощенные, сверху выпуклые. Из всех черноморских видов собачек. *Bl. sphynx* имеет самую мелкую икру. Ее размеры 0,64—0,75 мм в ширину и 0,5—0,55 мм в высоту. Желток ярко-желтого цвета и состоит из мелких округлых гранул; размеры желтка 0,6 × 0,5 мм. У икринок этого вида в отличие от других видов собачек есть крупная жировая капля диаметром 0,19—0,22 мм. В некоторых икринках наряду с одной крупной каплей имеются три-четыре мелкие. Перивителлиновое пространство узкое, и желток почти прилегает ко вторичной оболочке. Цветной пигмент в желтке отсутствует. Развитие икры в море происходит при температуре 15—25° С. Развитие икры, по нашим наблюдениям, происходило при температуре 20—22° С и длилось восемь с половиной суток.

В конце первых суток развития в икринках образуется эпителиальная бластула. Бластодиск повернут к анимальному полюсу, форма бластодиска уплощенная, он занимает 1/6 часть желтка (рис. 2, а).

На вторые сутки развития наступает гастрюляция. Размеры желтка уменьшаются до $0,45 \times 0,50$ мм; $2/3$ желтка обросли бластодермой. Намечается зародышевая полоска. В конце вторых суток обрастание заканчивается и желточная пробка исчезает.

На третьи сутки зародышевая полоска утолщается и по длине составляет половину диаметра желточного мешка. В ее головном конце намечаются глазные бокалы. Размеры рассасывающегося желточного мешка составляют $0,3 \times 0,4$ мм. В теле эмбриона намечаются первые миотомы. На

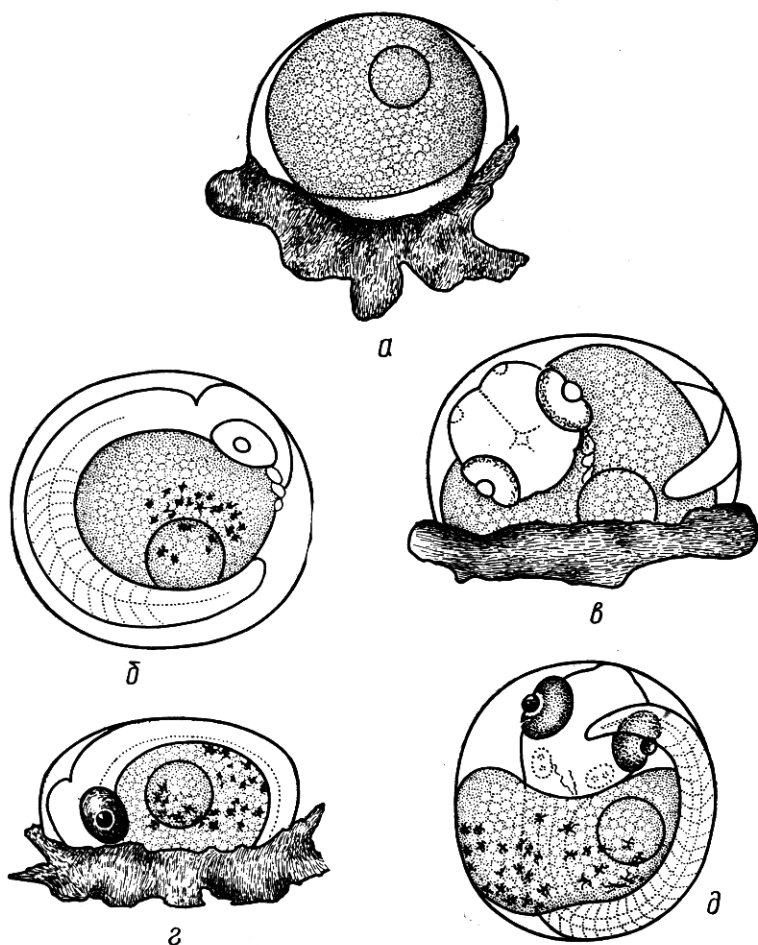


Рис. 2. Развитие икринок *Bl. sphynx*:

а — эпителиальная бластула; *б* — отчленение хвостового отдела; *в* — начало пигментации глаз; *г* — подвижный эмбрион; *д* — эмбрион накануне выклева.

поверхности желточного мешка, по обе стороны от эмбриона, возникают группы точечных меланофоров.

В конце четвертых суток развития происходит отчленение хвостового отдела эмбриона. В это время он охватывает $3/4$ желточного мешка, число миотомов увеличивается до 10. Меланофоры на поверхности желточного мешка из точечных превращаются в звездчатые (рис. 2, *б*).

В возрасте пяти суток у эмбриона образуется сердце, которое гонит бесцветную кровяную плазму, ритм его сокращений — 50 ударов в минуту. На поверхности желточного мешка появляются кровеносные сосуды. Эмбрион приобретает подвижность, активно изгибая хвостовую часть тела. В глазах появляется пигмент (рис. 2, *в*).

В конце пятых суток эмбрион достигает длины 1 мм. Голова плотно прижата к желточному мешку. Число сердечных сокращений увеличивается до 80—90 ударов в минуту. Закладываются кровеносные сосуды — передние кардинальные вены, хвостовая вена и хвостовая артерия. Сердце становится двухкамерным. В туловищной части эмбриона различимы 6 миотомов, в хвостовой — 15. Через каждые 10—15 сек наблюдается сокращение хвостовой части тела (рис. 2, з).

На шестые сутки эмбрион достигает длины 1,2 мм. Количество сегментов в хвосте увеличивается до 20. Дифференцируется плавниковая кайма на хвостовой части тела. На нижней части туловища появляется несколько звездчатых меланофоров.

В конце седьмых суток длина эмбриона около 2 мм. Форма головы становится округлой, она несколько приподнимается над поверхностью желточного мешка, в ее нижней части намечается ротовая ямка. Большую часть головы занимают крупные глаза, радужная оболочка которых принимает голубовато-серебристую окраску. Кишечник в виде прямой трубки. Антеанальное расстояние составляет 40% длины тела. Желточный мешок изменяет свои очертания: по направлению к задней части тела он выпуклый, а передняя его поверхность плоская или даже слегка вдавленная. Сформированы грудные плавники, которые прикрепляются вертикально, но еще неподвижны. Размеры жировой капли уменьшаются до 0,14 мм. Кровь приобретает красный цвет. Пульсация сердца до 140—150 ударов в минуту. Темные пигментные клетки располагаются на кишечнике, грудных плавниках и верхней части желточного мешка (рис. 2, д).

На восьмой день инкубации длина эмбриона увеличивается до 2,2—2,3 мм, хвостовая часть удлинняется и доходит до головы. Кровеносная сосудистая система на желточном мешке достигает наибольшего развития. В нижней части желточного мешка отдельные сосуды сливаются в желточную вену, которая впадает в предсердие. У эмбриона, искусственно извлеченного из икринки, виден небольшой головной синус. В области кишечника много темного пигмента. Появляется цепочка темных клеток по нижнему краю хвоста.

Инкубационный период у этого вида длится 8—10 суток. Длина выклюнувшейся личинки 2,4—2,6 мм. В туловище семь сегментов, в хвостовой части — двадцать один. Тело личинок окаймляет высокая плавниковая складка, которая начинается сразу за головой. Глаза крупные, подвижные, за ними просматривается прозрачная слуховая капсула с двумя отолитами. Желточный мешок у выклюнувшихся личинок имеет овальную форму размером 0,3 × 0,15 мм. Антеанальное расстояние составляет до 40% длины тела. Грудные плавники широкие, округлые, подвижные, их задний край не доходит до ануса. На голове, передней части туловища и на грудных плавниках много клеток желто-оранжевого пигмента. Темные клетки располагаются на кишечнике, две-три крупные звездчатые клетки имеются на голове (рис. 3, а).

Личинки в возрасте одних суток достигают 2,7—2,8 мм. Голова выпрямляется, рот становится подвижным. На нижней челюсти можно различить мелкие зубы, которые у данного вида появляются раньше, чем у других. Размеры желточного мешка и жировой капли за первые сутки после выклева уменьшаются примерно вдвое. Грудные плавники из округлых становятся широкими, треугольными и своим задним краем доходят почти до ануса. Количество черного и желтого пигмента на теле и плавниках увеличивается. Только хвостовая часть тела остается прозрачной, непигментированной (за исключением цепочки темных клеток по нижней части хвоста).

Через три дня после выклева личинки *Vl. sphynx* в аквариальных условиях достигают 3,0 мм, причем 1,1 мм приходится на туловище, а 1,9 мм — на хвостовую часть. Желточный мешок рассосался полностью, жировая капля едва заметна. Челюсти у личинок оформлены, подвижны, личинки пи-

таются внешней пищей. Желто-черная пигментация передней части тела усиливается, на верхней части кишечника очень густо располагаются черные звездчатые клетки (рис. 3, б).

Личинки *Bl. sphynx* длиной 5,2 мм, выловленные из моря, имеют короткую по сравнению с другими собачками хвостовую часть тела. Антеанальное расстояние составляет 40 % длины тела. Плавниковая складка еще сохраняется, но она разделена на лопасти. Уростиль изгибается вверх. На жаберной крышке видны четыре-пять шипов. Грудные плавники округлые, подвижные, с большими основаниями. Обильный желто-коричневый пигмент расположен на верхней части кишечника, голове и грудных плавниках.

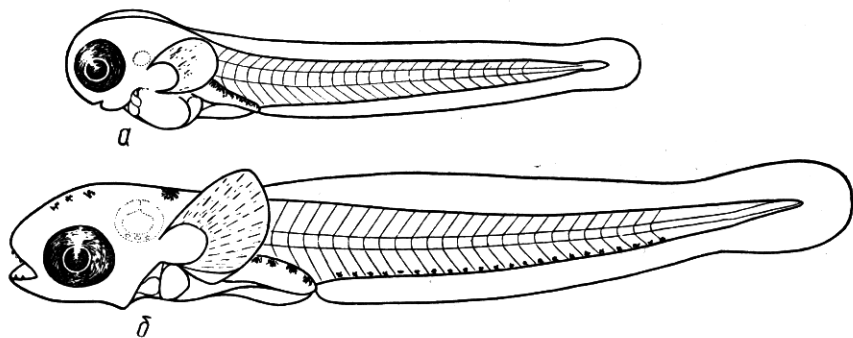


Рис. 3. Личинки *Bl. sphynx* различной длины, мм:
а — 2,7; б — 3,0.

***Blennius sanguinolentus* Pallas** — наиболее крупная собачка, вселившаяся в Черное море из Средиземного. Взрослые экземпляры достигают длины 25 см. Среди черноморских *Blenniidae* этот вид многочислен и населяет всю акваторию Черного моря, включая опресненные участки у Одессы и Керченского пролива; живет у скалистых берегов среди растительности и встречается до глубины 50 м и более. Кроме Средиземноморского бассейна этот вид обитает в Атлантике вдоль западного побережья Африки до Гвинейского залива. Описание эмбриональных и личиночных стадий этого вида из Средиземного моря дано у Ло Бианко (Lo Bianco, 1908—1909) и Циприа (Cipria, 1938). Итоги наблюдения за развитием черноморской популяции этого вида приводятся в литературе впервые. По срокам нереста (с начала апреля по конец июня) *Bl. sanguinolentus* опережает другие виды черноморских *Blenniidae*. Температура воды в период икрометания колеблется от 10 до 23° С. Инкубация икры в зависимости от температуры длится 12—20 дней.

Икра этого вида довольно крупная, слегка приплюснутая, ее ширина 1,2—1,35 мм, высота 0,8—0,9 мм. Желток имеет светло-желтую окраску и содержит многочисленные мелкие капли жира и каплевидные включения, окрашенные в сиреневый цвет.

Уже с середины апреля под камнями в непосредственной близости к берегу можно обнаружить кладки этого вида, похожие на округлые желтоватые лепешки. Самки обладают значительной плодовитостью и одновременно откладывают от 2500 до 4400 икринок. Наши наблюдения показали, что при инкубации в естественных условиях в море икра *Bl. sanguinolentus* в течение 11—12 дней благополучно развивается и выклева достигают около 80 % отложенной икры.

Экспериментальные наблюдения за развитием икры проводились при температуре от 17,5 до 20° С. Через несколько часов после оплодотворения (5—6 ч) икринки находятся на стадии морулы. Клетки морулы очень мелкие и занимают 1/5 желтка. У анимального полюса просматриваются многочисленные жировые капли желтого цвета и ярко-сиреневые включения.

В течение вторых суток развития происходит обрастание желтка бластодермой (рис. 4, а).

На третьи сутки закладывается узкая зародышевая полоска длиной 1 мм, а по обе стороны от нее на поверхности желточного мешка появляется несколько точечных меланофоров (рис. 4, б).

На четвертые сутки развития передняя часть зародышевой полоски утолщается и формируются глазные бокалы. Число темных пигментных

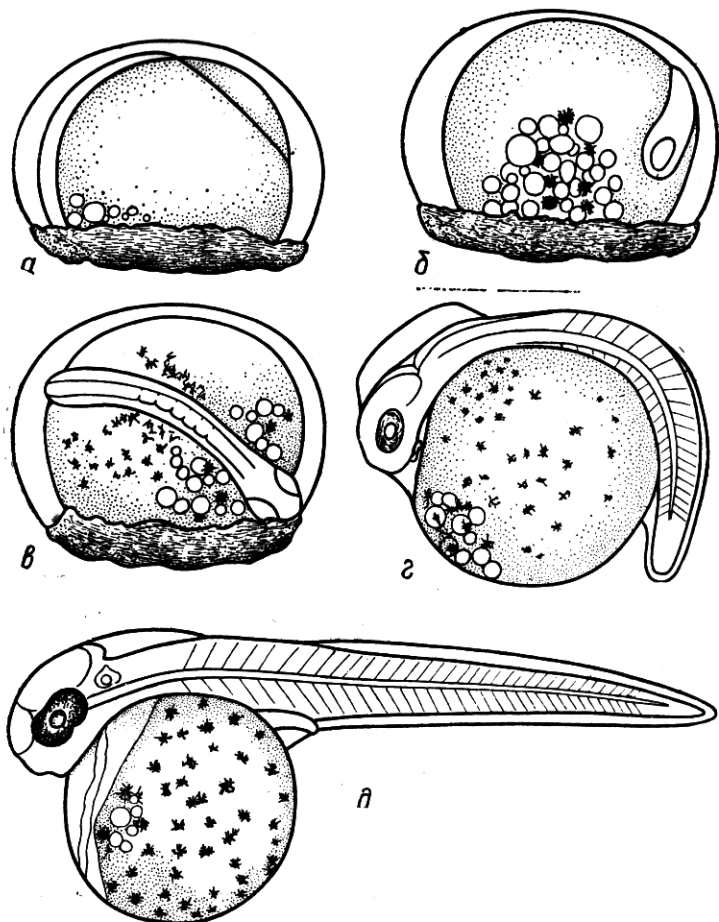


Рис. 4. Развитие икринок *Bl. sanguinolentus*:
а — гастрুলация; б — формирование зародышевой полоски; в — закладка
первых сегментов; г — отчленение хвостового отдела; д — подвижный
эмбрион.

клеток на желточном мешке увеличивается, из мелких точечных они становятся звездчатыми. В конце четвертых суток эмбрион охватывает 3/4 желточного мешка, в теле его начинается закладка первых сегментов (рис. 4, в).

На пятые сутки развития длина эмбриона увеличивается до 1,5 мм. Происходит отчленение хвостового отдела, в глазных бокалах формируются хрусталики. Над головой эмбриона образуется большой головной синус. В кардинальной полости закладывается сердце. Ритм сердечных сокращений достигает 80 ударов в минуту. Желточный мешок овальный, размером $0,8 \times 0,5$ мм, его поверхность обильно усеяна звездчатыми меланофорами (рис. 4, г).

На седьмые сутки развития длина эмбриона 2,1 мм. В его туловище различимы семь сегментов, в хвосте — восемнадцать. Появляется гемный пиг-

мент в глазах. В передней части головы закладываются обонятельные плакоды, а позади глаз видны слуховые капсулы. Головной синус заметно уменьшается в размерах. На поверхности желточного мешка закладывается сеть кровеносных сосудов. Ритм биения сердца увеличивается до 100 ударов в минуту. На хвостовой части эмбриона образуется узкая плавниковая кайма. Время от времени эмбрион производит подергивание хвостовой частью (рис. 4, *д*).

На девятые сутки развития длина эмбриона 3,5 мм. Головной синус исчез. Сформировались небольшие грудные плавники. Желточный мешок

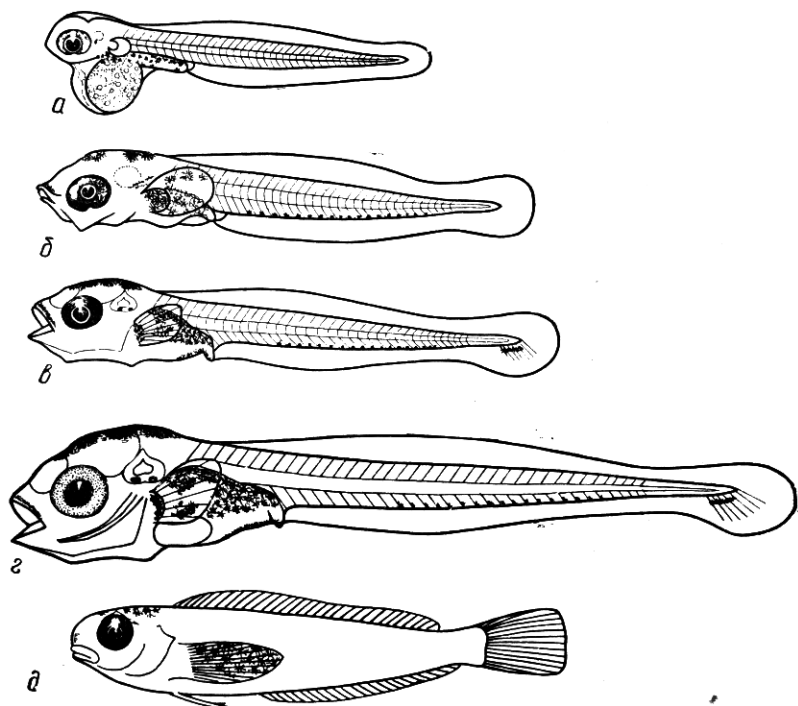


Рис. 5. Эмбрион и личинки *Bl. sanguinolentus*:

а — эмбрион длиной 3,5 мм; личинки длиной, мм: *б* — 4,8; *в* — 5,4; *г* — 6,5; *д* — 25.

становится округлым, его диаметр 0,4 мм (рис. 5, *а*). Ритм биения сердца увеличивается до 160 ударов в минуту.

Длина выклюнувшихся личинок от 4,8 до 5,2 мм. Голова у них округлой формы, челюсти оформлены, рот открыт и подвижен. Туловище состоит из семи сегментов, хвост — из двадцати восьми, сегментация хвоста еще не завершилась полностью. Тело окружает высокая и тонкая плавниковая складка, из которой уже вычленилась хвостовая лопасть. Слуховая капсула крупная — 0,25 мм, в ней просматриваются полукружные каналы и два отолита. Грудные плавники округлой формы, их задний край доходит почти до ануса. Жаберные крышки прикрывают жаберные дуги. Личинка сильно пигментирована меланофорами, больше всего их на кишечнике, верхней челюсти, голове и на основаниях грудных плавников. На каждой лопасти грудного плавника темный пигмент располагается в виде двух симметричных пятен. По нижней части хвоста проходит цепочка меланофоров (рис. 5, *б*).

На вторые сутки после выклева личинки имеют размеры 5,2—5,4 мм. Желточный мешок рассасывается почти полностью. В туловище насчитывается девять сегментов, в хвосте — двадцать семь. Плавательный пузырь заполнен воздухом. Пигментация личинок усиливается. Личинки приступают к самостоятельному питанию (рис. 5, *в*).

При длине тела 6,5 мм пигментация личинок заметно усиливается. На верхней челюсти появляется темное пятно. Вся туловищная часть личинки густо покрыта меланофорами. Грудные плавники удлинняются, темный пигмент на них своим очертанием напоминает бабочку (рис. 5, з).

При размерах 1,0—1,2 мм *Bl. sanguinolentus* имеют все признаки мальков. Профиль головы у них округлый, рот конечный. Тело прогонистое, антеанальное расстояние составляет 30%. Парные и непарные плавники имеют вполне оформленные лучи. Спинной и анальный плавники низкие, анальный начинается сразу за анусом, начало спинного плавника лежит на одной вертикали с анальным. Над позвоночником слабо просвечивается пигментный ряд клеток. У живого малька все тело полупрозрачное, а брюшной отдел голубовато-серебристый. На верхней части головы темный пигмент в виде плотной шапочки. Мальки *Bl. sanguinolentus* в это время своей формой тела, длинными грудными плавниками и поведением напоминают летучих рыб. Небольшими стайками они быстро плавают у самой поверхности, а при серьезной опасности выпрыгивают из воды и пролетают некоторое расстояние над поверхностью. Ночью мальки хорошо ловятся на свет.

Тело мальков при размерах 20—25 мм становится вальковатым, верхний профиль головы округлый, рот маленький, нижний. Спинной плавник продвигается вперед и начинается сразу за головой, его передняя часть ниже задней. Парные плавники покрыты сеткой темных пигментных клеток. Окраска тела мальков еще пелагическая. Их тело и хвостовая часть полупрозрачные, почти без пигмента. На голове коричневые и черные пигментные клетки (рис. 5, д). Таких полупрозрачных мальков удавалось ловить в прибрежной зоне у камней. Потревоженные, они не прячутся под камни, а спасаются бегством в толщу воды, время от времени выпрыгивая на поверхность. Продолжительность пелагической стадии у личинок и мальков этого вида полтора-два месяца. Мальки переходят к прибрежному донному образу жизни при размерах тела 25—28 мм.

Blennius ravo Risso в Черном море менее многочислен, чем *Bl. sphynx* или *Bl. tentacularis*, живет в непосредственной близости к берегу, часто в бухтах. В Черном море обитает вдоль всего побережья за исключением опресненных участков. Помимо Средиземноморского бассейна встречается у берегов Марокко и у Канарских островов. Длина половозрелых особей 10—13 см. Самцы отличаются от самок более крупными размерами тела и наличием на голове кожистого вертикального гребня. В период нереста на спинах самцов появляются тонкие синевато-фиолетовые полосы, а на голове, брюхе и плавниках — многочисленные мелкие голубовато-серебристые пятнышки. Гребень приобретает яркую красную окраску. В Черном море *Bl. ravo* размножается с мая по август. Икра откладывается под камнями, в каверны скал и в пустые раковины моллюсков. Каждая кладка содержит 1000—1500 икринок. Икру и мелкие личинки этого вида из Средиземного моря описал Циприа (Cipria, 1938). Описание икринок *Bl. ravo* из Черного моря встречается в работах Б. С. Москвина (1940).

По нашим наблюдениям, икринки *Bl. ravo*, найденные в бухте Омега у Севастополя, имеют сферическую, слегка приплюснутую форму, ширина их 1,1—1,2 мм, высота — 0,75—0,8 мм. Желток розоватого цвета с желтовато-оранжевыми жировыми каплями. В желтке есть включения сиреневого пигмента и одна капля белого пигмента. Форма желтка овальная, размеры 1,0 × 0,7 мм.

Наблюдения за развитием икры проводили при температуре воды 19—20° С. На вторые сутки происходит обрастание желтка бластодермой, в середине вторых суток она покрывает уже 2/3 желтка. В одном месте край бластодиска утолщается и намечается зародышевая полоска. У анимального полюса концентрируются капли сиреневого пигмента и одна капля белого (рис. 6, а).

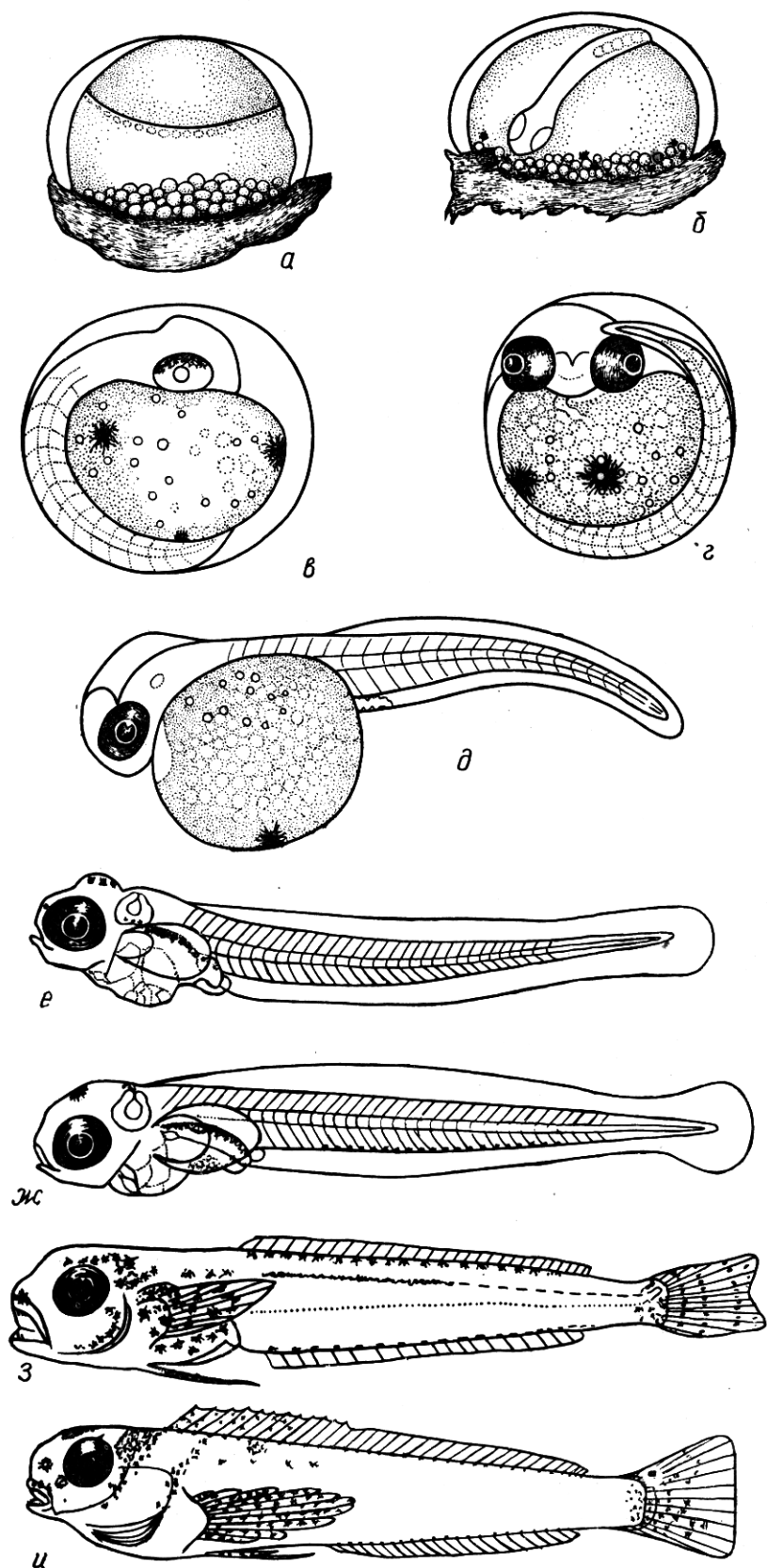


Рис. 6. Развитие икринок и личинок В. паво:

а — гастрюляция; б — формирование зародышевой полоски; в — начало пигментации глаз; г — подвижный эмбрион; д — эмбрион с пигментированными глазами; е — накануне выклева; ж — личинка длиной 5,2 мм; з, и — мальки длиной 15,5 и 25 мм.

К концу вторых суток обрастание заканчивается и желточная пробка исчезает. Длина эмбриона увеличивается до 0,8 мм. В головной части закладываются глазные бокалы, а в теле намечаются первые сегменты. На желточном мешке образуется до 20 пятен темного пигмента (рис. 6, б).

На четвертые сутки длина эмбриона составляет 1,4 мм, голова плотно прилегает к желточному мешку. В глазных бокалах образуются хрусталики. Желточный мешок заметно уменьшается в размерах и равен 0,9 мм в ширину и 0,7 мм в высоту. Темные клетки на его поверхности начинают концентрироваться в крупные пятна. Капля белого пигмента разделяется на мелкие капельки, которые видны на поверхности желточного мешка (рис. 6, в).

На пятые сутки происходит вычленение хвостового отдела. Глаза полностью пигментированы. За глазами просматривается слуховая капсула. Сформированы сердце и кишечник. Кровь слегка окрашена. Обозначены хвостовая вена и хвостовая артерия. Ритм биения сердца — 160 ударов в минуту. Весь темный пигмент на поверхности желточного мешка объединяется в четыре крупных кляксообразных пятна.

Эмбрион длиной 2,4 мм полностью охватывает желточный мешок, и его хвостовая часть загибается на голову. В туловищной части тела восемь сегментов, в хвостовой — шестнадцать. Эмбрион приобретает подвижность. На его хвостовой части появляется плавниковая складка, а на верхней части желточного мешка — небольшие зачатки грудных плавников (рис. 6, г).

На шестые сутки развития эмбрион достигает 3,7 мм длины. Значительно увеличивается его хвостовая часть, количество сегментов в хвосте достигает восемнадцати. Кровь приобретает яркую окраску. На желточном мешке хорошо обозначены Кювьеровы протоки и густая сеть кровеносных сосудов. Желточный мешок принимает округлую форму. Из-за многочисленных капель пигмента желток имеет сиреневый цвет. Темный пигмент с поверхности желточного мешка или исчезает совершенно, или остается в виде размытых пятен (рис. 6, д).

На седьмые сутки развития эмбрион В1. раво увеличивается до 4,7 мм. У него прогонистое тело, 3/4 которого составляет хвост, а 1/4 — туловище. В нижней части головы намечается ротовая ямка. Тело эмбриона окружает плавниковая складка. Грудные плавники округлой формы, прикрепляются вертикально. Размеры желточного мешка уменьшаются до 0,55 мм, кровеносная система на нем мало заметна. Искусственно вылупленная личинка такого размера активно плавает в воде или сидит на дне аквариума, из-за значительного размера желточного мешка слегка заваливаясь на бок (рис. 6, е).

Время инкубации этого вида длится восемь-девять суток. Только что вылупившиеся личинки имеют размеры 5,0—5,2 мм. Голова округлая, челюсти оформлены, рот подвижен, глаза с голубовато-серебристой радужной оболочкой диаметром 0,3 мм. В туловище насчитывается семь сегментов, в хвосте — тридцать один-тридцать два. Антеанальное расстояние составляет 30%. Тело окружает плавниковая складка, из нее выделилась хвостовая лопасть. Плавательный пузырь заполнен воздухом. Грудные плавники широкие, округлые. Личинки быстро плавают в толще воды и приступают к самостоятельному питанию (рис. 6, ж).

У личинок длиной 6,1 мм тело прогонистое, удлинненное. Желточный мешок рассасывается полностью. Грудные плавники крупные, доходят до ануса. На нижней части хвоста цепочка темных пигментных клеток. Звездчатые меланофоры располагаются на голове, кишечнике и на основаниях грудных плавников с внутренней стороны.

Личинки В1. раво начинают превращаться в мальков при длине 10—12 мм. У них уже оформились парные и непарные плавники. Спинной и анальный плавники низкие. Начало спинного лежит на одной вертикали с анальным сразу за анусом. Грудные плавники значительно удлиняются и

их задний край доходит до третьего луча анального плавника. Передняя часть головы слегка скошена. Хвостовая часть тела тонкая, прозрачная, над позвоночником просвечивается цепочка темного пигмента. Много темных клеток появляется на кишечнике и верхней части головы.

У мальков размером 15,5 мм тело становится вальковатым. Начало спинного плавника перемещается вперед к голове, коричневый звездчатый пигмент плотной сеткой покрывает всю брюшную полость и верхнюю часть головы. У оснований спинного и анального плавников появляется цепочка темного пигмента. Мальки такого размера приближаются к берегам и переходят к придонному образу жизни (рис. 6, з).

Мальки длиной 25 мм приобретают признаки взрослых рыб. Начало спинного плавника продвигается вперед и располагается над краем жаберной крышки. Спинной плавник по направлению к хвосту уменьшается в высоту. Над глазом появляется небольшое надглазничное шупальце. Черный пигмент на туловище начинает группироваться в характерные поперечные полосы. Грудные плавники густо пигментированы темными звездчатыми клетками, их задний край доходит до третьего луча анального плавника (рис. 6, и).

Blennius tentacularis Grunniich обитает по всему побережью Черного моря, включая и опресненные районы. Судя по количеству личинок в планктоне, эта собачка наиболее многочисленна среди других *Blenniidae* (Гордина, 1971; Костюченко, 1973). Помимо Средиземноморского бассейна этот вид наблюдается в Атлантическом океане вдоль западного побережья Африки, где встречается до Дакара, в Бискайском заливе и Ла-Манше — отсутствует (Steinitz, 1950). Икра, личинки и мальки этого вида из Средиземного моря описаны Циприа (Cirgia, 1938). В этом бассейне размножение происходит с мая по июнь. У побережья Крыма икрометание наблюдается с июня по август включительно. Икра откладывается в створки раковин моллюсков и под камнями в некотором удалении от берега на глубине 5 м и более. В июле гнездо этого вида было найдено в створках мидий. Все икринки располагались внутри створок плотным слоем в один ряд. Икринки этого вида довольно мелкие: ширина 0,7—0,8, высота 0,6—0,65 мм. Перивителлиновое пространство небольшое, желток с многочисленными каплями жира, желтоватый. Эмбриональное развитие нам удалось проследить только за три дня до выклева. Эмбрион размером 2,2 мм охватывает желточный мешок, а хвостовая часть заходит на голову. В туловищной части восемь сегментов, в хвосте — двадцать. Ритм биения сердца — 120 ударов в минуту. Диаметр желточного мешка — 0,4 мм. На его поверхности видны сеть кровеносных сосудов и скопления темных клеток, которых насчитывается до 60. Тело эмбриона прозрачное, без пигмента. Глаза полностью пигментированы (рис. 7, а).

За день до выклева длина эмбриона увеличивается до 2,6 мм. Глаза крупные, подвижные, диаметром 0,3 мм, с голубой радужной оболочкой и темным хрусталиком. В нижней части головы наметилась ротовая ямка. Темные пигментные клетки с поверхности желточного мешка исчезают. Видны скопления меланофоров на верхней части кишечника и отдельные клетки пигмента по нижнему краю хвоста (рис. 7, б).

Длина выклюнувшейся личинки 2,6—2,7 мм, причем из них 0,8 мм приходится на туловище, а 1,9 мм — на хвост. Желточный мешок округлой формы, кровеносные сосуды с его поверхности в значительной степени исчезают. Личинки активно плавают в толще воды и стремятся в более освещенную часть аквариума. Значительное развитие грудных плавников, подвижный рот и крупные глаза способствуют переходу на внешнее питание.

У личинок длиной 5,3 мм сегментация тела закончилась и насчитывается 36—38 сегментов. Рот конечный, на челюстях видны мелкие крючко-видные зубы. Сформировалась жаберная крышка с тремя небольшими ши-

пами, но она еще мала и не прикрывает жаберную щель полностью. Желточный мешок и жировые капли исчезают. Грудные плавники округлые, небольшие, их задний край доходит до середины брюшной полости, лучи в них еще отсутствуют (рис. 7, в).

При длине тела 8,6 мм жаберная крышка полностью прикрывает жаберные щели. Антеанальное расстояние составляет 35%. Парные и непарные плавники имеют вполне оформленные лучи. Хвостовой плавник принимает усеченную форму. Грудные плавники увеличиваются в размерах и

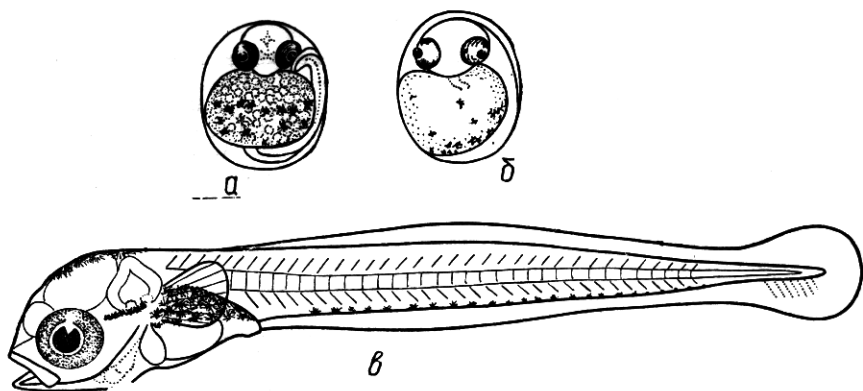


Рис. 7. Развитие икринок и личинок *Bl. tentacularis*:

а — эмбрион с пигментированными глазами; б — эмбрион накануне выклева; в — личинка длиной 5,3 мм.

своим задним краем доходят до ануса. Пигментация тела осталась прежней, очень слабой по сравнению с окраской мальков других видов собачек. Хорошо просматривается нижнехвостовой пигментный ряд.

Мальки длиной 12 мм имеют стройное вытянутое тело. Голова округлая, рот конечный. Глаз составляет половину длины головы, его диаметр 0,5 мм. На жаберной крышке четыре-пять небольших шипов. Парные и не-

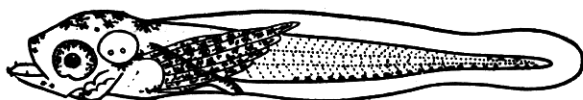


Рис. 8. Личинка *Coryphoblennius galerita* длиной 4,7 мм.

парные плавники прозрачные, непигментированные. Анальный и спинной плавники довольно низкие, брюшные плавники небольшие, их задний край доходит до середины брюшной полости. Хвостовой плавник приобретает трапециевидную форму. Тело мальков прозрачное и малопигментированное. Просматриваются нижнехвостовой пигментный ряд и несколько ветвящихся меланофоров на брюшной части тела.

Мальки длиной 20—25 мм переходят к жизни в прибрежной зоне и приобретают черты взрослых рыб. Они имеют вытянутое тело, хвостовая часть которого сильно уплощена с боков. Губы крупные, толстые, рот нижний. Хорошо просматривается небольшое надглазничное щупальце. Спинной плавник начинается сразу за головой. На хвостовом плавнике появляется выемка. На голове и теле диффузные коричневые пятна. Пелагическая стадия у мальков *Bl. tentacularis* длится около двух месяцев.

Coryphoblennius galerita (L.) Эмбриональное развитие этого вида нам проследить не удалось, но в прибрежных ихтиопланктонных пробах изредка

в июне и июле встречались личинки и мальки. У берегов Болгарии единичные личинки попадались с мая по август (Георгиев, 1960). Характерными систематическими признаками этого вида являются удлинённые грудные плавники, задний край которых заходит за анус, и интенсивная пигментация меланофорами всего тела и плавников. Особенно густо располагается темный пигмент на кишечнике, верхней части головы, а на грудных плавниках он имеет вид черточек, идущих вдоль лучей (рис. 8).

ЛИТЕРАТУРА

- Георгиев Ж. М. и др. Наблюдения върху размножаването на рибите по Българското черноморско крайбрежие.— Изв. Зоол. ин-та Българск. Акад. наук, 1960, 9.
- Гордина А. Д. Видовой состав и численность икры и личинок рыб в зарослях цистозир Черного моря.— В кн.: Биология моря, вып. 25. Киев, «Наукова думка», 1971.
- Калинина Э. М., Дехник Т. В., Дука Л. А. и др. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. Киев, «Наукова думка», 1970.
- Калинина Э. М., Салехова Л. П. Определитель демерсальной икры рыб Черного моря.— В кн.: Биология моря, вып. 25. Киев, «Наукова думка», 1971.
- Костюченко Л. П. Икринки и личинки рыб в районе Новороссийской бухты.— В кн.: Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Ростов н/Д., Изд-во Ростовского ун-та, 1973.
- Москвин Б. С. Наблюдения над размножением некоторых видов рыб из сем. *Godiidae*, *Blenniidae*, *Gobiosocidae* в Черном море.— Труды Новорос. биол. ст., 1940, 2, вып. 3.
- Пчелина З. М. Личинки и мальки рыб в районе Новороссийской бухты.— Труды Новорос. биол. ст., 1940, 2, вып. 3.
- Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. М.-Л., «Наука», 1964.
- Сластененко Е. П. Новый вид морской собачки из Черного моря.— ДАН, 1934, 1, 6.
- Соин С. Г. Эмбрионально-личиночные приспособления к дыханию морских игл *Syngnathidae* и морских собачек *Blenniidae*.— Труды Новорос. биол. ст., 1961.
- Cipria G. Uova, stadi embrionali post-embrionali nei Blennidi: Bl. pavo Risso, Bl. inaequalis.— Mem. R. Com. Tallas, Otal., 1936, 231.
- Cipria G. Uova stadi post-embrionali di Bl. tentacularis.— Not. ist Biol. Rovigno, 1938, 2, 7.
- Lo Bianco S. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo Napoli.— Mitth. Zool. Stat. Neapel, 1908—1909, 19.
- Padoa E. Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei: Blenniidae.— In: Fauna e Flora del Golfo di Napoli, 1956, 138.
- Steinitz H. Contribution to the Knowledge of the Blenniidae of the Eastern Mediterranean III.— Rev. de la Fac. des Scien de l'Univer. d Istanbul, 1950, 15, 1.
- Институт биологии южных морей
АН УССР, Севастополь
- Поступила в редколлегия
10 января 1975 г.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ АЗОВСКОЙ КАМБАЛЫ-КАЛКАНА *SCOPHTHALMUS MAEOTICUS TOROSUS* (RATHKE)

Т. В. Дехник, А. В. Карпенко

Азовская камбала-калкан широко распространена в Азовском море, особенно вдоль его северного побережья. По данным АЗНИИРХ, азовский калкан нерестится с конца апреля по середину июня; наиболее интенсивный нерест происходит в мае. Икринки и личинки этого вида не описаны, развитие не изучено.

Наблюдения за развитием икринок и личинок азовской камбалы-калкана были проведены авторами в мае 1973 и 1974 гг. на экспериментальной базе АЗНИИРХа (коса Обиточная).

Искусственно оплодотворенную икру инкубировали в опытных сосудах в лаборатории. Личинок содержали в аквариумах в разных условиях: 1) в непроточных кристаллизаторах объемом 5 л; 2) в стеклянных сосудах с