

( 597 - I4 + 597 - I5 /: 597.587.9 + 597 - I3

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ  
РАЗВИТИЯ КАЛКАНА

(*Bothus maeoticus* P.)<sup>x/</sup>

Л.Ф.Чертов, Л.Д.Балжвадзе

Все возрастающая интенсивность рыболовства и использования водных ресурсов вообще с одной стороны и необходимость повышения продуктивности морских водоемов с другой требуют широких биологических исследований основных морских промысловых видов рыб, искусственное воспроизводство которых может обеспечить сохранение или увеличение их запасов.

В настоящее время во многих странах осуществляется разведение морских рыб. Так, в Англии в море или в специальные водоемы для товарного выращивания выпускается несколько сотен тысяч мальков морской камбалы и морского языка (Шелбурн, 1965). В Норвегии в бухту Ослофиорд выпускают ежегодно более ста миллионов личинок трески. Причем, уже имеются сведения об экономической эффективности этого мероприятия (Dannevig, 1964). В нашей стране только разворачиваются научные исследования, которые должны послужить основой для разработки биотехники искусственного воспроизводства морских рыб.

С 1966 г. лаборатория воспроизводства рыбных запасов ВНИРО начала изучать размножение и развитие черноморской камбалы-калкана, чтобы в дальнейшем разработать методику ее искусственного разведения (Римш, Чертов, 1968)<sup>x/</sup>.

x/ В работах участвовали Е.В.Солдатова, Е.Я.Римш, Э.Л.Бакштанский и авторы настоящей статьи.

Разработка биотехники искусственного разведения того или иного производственного объекта должна осуществляться на основе знания условий окружающей среды, необходимых для этого объекта.

В свою очередь резистентность развивающегося организма к различным абиотическим и биологическим факторам (раздражителям) может быть выявлена лишь на основе изучения морфоэкологических закономерностей развития, особенно в периоды эмбрионального развития.

В связи с этим наряду с разработкой отдельных звеньев технологии рыбоводных работ с камбалой-калканом (отлов и транспортировка производителей, стимулирование развития половых желез и т.д.) были проведены тщательные и систематические наблюдения за развитием икры и личинок этой рыбы.

Основой для анализа закономерностей развития послужило описание эмбриогенеза по периодам, этапам и стадиям (Васнецов, 1953; Крыжановский, 1953, 1960).

Развитие камбалы-калкана изучено крайне недостаточно, до сих пор отсутствует подробное описание ранних стадий развития, не выявлены основные морфо-экологические закономерности строения и поведения.

В то же время имеется значительное количество отдельных, часто отрывочных сведений о ранних стадиях развития икры и личинок, а также молоди калкана.

Сведения о развитии икры этой рыбы мы находим еще у С.А.Зернова (1913), который первым провел опыты по искусственному оплодотворению икры калкана.

Материалы по развитию икры и свободных эмбрионов (краткая морфологическая характеристика, размеры и др.) были в дальнейшем получены на Новороссийской биологической станции (Потеряев, 1938).

Данные о развитии икры и личинок (в результате анализа сборов иктиопланктона) имеются в работах Дехник и Павловской (1950), Водяницкого и Казановой (1954), Поповой (1965) и других ученых. Опыты по искусственному оплодотворению икры и выращиванию свободных эмбрионов проводились В.П.Поповой (1964),

разрабатывавшей вопросы, связанные с динамикой численности и выживаемостью калкана в процессе формирования промыслового стада. Более подробные сведения о морфологии и экологии ранних стадий черноморских камбал, в том числе и калкана, были получены в 1966 г. Э.М.Калининой.

К сожалению, Калинина не ставила перед собой задач по анализу адаптационных свойств у калкана на ранних этапах развития и не рассматривала онтогенез с позиции теории этапности развития, в связи с чем мы не можем в достаточной мере использовать результаты этих наблюдений для обоснования требований калкана (на ряде последовательных этапов развития) к окружающей среде в связи с разработкой биотехники искусственного разведения.

Ниже дается описание развития икры и личинки на ряде последовательных этапов онтогенеза.

Все наблюдения выполнены на живом материале. Каждая из описываемых стадий зарисована при помощи рисовального аппарата РА-1, а также сфотографирована через микроскоп с вертикальным тубусом при помощи насадки МФ-1 или специально изготовленных переходных колец для аппарата ФЭД. Материал для исследований собирался в 1967-1968 гг. в районе Батуми и Поти. Икру оплодотворяли искусственно и инкубировали в аквариальной.

Икринки камбалы-калкана круглые, прозрачные и лишены клейкости. Оболочка тонкая и гладкая. Диаметр икринки I, I-1,25 мм (Потеряев, 1937). Под оболочкой лишь одна жировая капля диаметром 0,16-0,18 мм. Удельный вес икринки в начале развития - около 1,2, 1,4 (Потеряев, 1938), в связи с чем она плавает у самой поверхности воды.

#### Эмбриональный период развития черноморской камбалы-калкана

Этап I. Подготовка икринки к дроблению. Стадия I.  
Икринка через 10 мин. после оплодотворения (рис. 1а). Яйцо прозрачное, круглое, без пигментов, с тонкой плотно прилегающей оболочкой. Перивителлиновое пространство очень узкое. Икринка лишена клейкости. Имеется одна жировая капля, круглая, непигментированная, прозрачная с желтоватым оттенком.

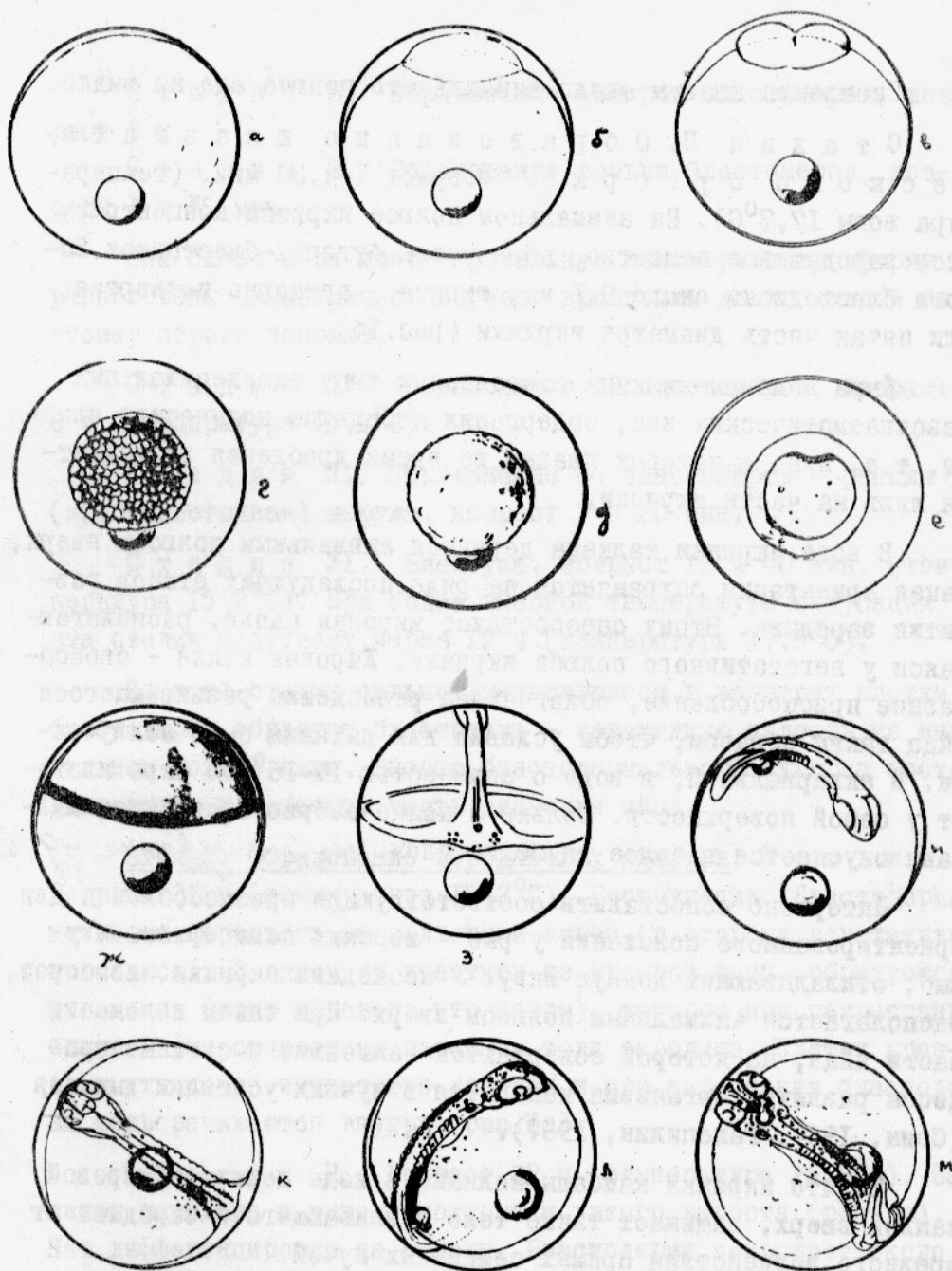


Рис. I. Развитие икры камбалы-калкана:

а - подготовка икринки к дроблению (I этап); б - образование плазматического бугорка; в - дробление бластодиска (II этап); г - морула крупных клеток; д - бластула; е - гастрюляция; образование краевого утолщения (III этап); ж - продолжение образования бластодермы желтка икринки; з - образование тела зародыша; и - появление глазных пузырей (IV этап); к - сегментация тела; л - появление пузырьков Купфера; м - начало подвижного состояния зародыша (V этап).

Скопления плазмы около анимального полюса еще не видно.

**Стадия П. Образование плазматического бугорка.** Возраст I ч. 20 мин. (температура воды  $17,7^{\circ}\text{C}$ ). На анимальном полюсе икринки концентрируется зародышевое вещество, образуется бугорок-бластодиск. Высота бластодиска около 0,1 мм, ширина — примерно четвертая или пятая часть диаметра икринки (рис. 1б).

Икра камбалы-калкана относится к типу телолецитальных мезоплазматических яиц, содержащих небольшое количество плазмы, т.е. яиц, в которых плазма во время дробления размещается лишь на части икринки.

В воде икринки калькана держатся анимальным полюсом вверх, такая ориентация сохраняется на ряде последующих этапов развития зародыша. Этому способствует жировая капля, располагающаяся у вегетативного полюса икринки. Жировая капля — своеобразное приспособление, облегчающее размещение развивающегося яйца таким образом, чтобы условия для дыхания были наилучшими. В аквариальной, в воде с соленостью 15–16‰ икра плавает у самой поверхности. Только в конце эмбриогенеза икра калькана опускается в более глубокие слои. *м. 28 у вост. ур. вв.*

Интересно сопоставить соответствующие приспособления для ориентированного положения у рыб — морских пелагофилов и у рыб, откладывающих донную икру. У последних икринка, наоборот, располагается анимальным полюсом вверх. При таком положении части яйца, на которой совершаются важнейшие и сложные процессы развития организма находятся в лучших условиях дыхания (Соин, 1964; Ращепилин, 1967).

То что икринка камбалы-калкана в воде держится жировой каплей вверх, защищает также тело развивающегося зародыша от вредного воздействия прямых солнечных лучей.

**Этап П. Дробление бластодиска.** На этом этапе резко увеличивается количество клеток дробящегося плазматического вещества яйца. На всех стадиях этого этапа икринка не имеет пигментных клеток.

**Стадия I.** Возраст I ч 30 мин. после оплодотворения икры (температура  $15^{\circ}\text{C}$ ). Начало дробления бластодиска — образование двух бластомеров (рис. 1в).

**С т а д и я П.** Образование четырех бластомеров, возраст 2 ч.

**С т а д и я Ш.** Образование восьми бластомеров, возраст 3 ч 35 мин.

Все бластомеры имеют правильную геометрическую форму, расположены симметрично. Борозда дробления делит каждый бластомер строго пополам.

**С т а д и я IV.** Образование 32 бластомеров, возраст 6 ч (температура 15,2<sup>0</sup>С).

**С т а д и я У.** Образование 64 бластомеров – ранняя (крупноклеточная) морула, возраст 7 ч 20 мин.

**С т а д и я VI.** Бластула, возраст 12 ч 40 мин. (температура 15,2<sup>0</sup>С). При более высокой температуре инкубации эта стадия наступает через 12 ч (температура 17,5<sup>0</sup>С).

На этой стадии сильно уменьшившиеся в размерах клетки бластодермы образуют бластоцель – щелевидную полость на анимальном полюсе икры. Высота бластодермального бугорка составляет пятую или шестую часть диаметра яйца.

Этап III. Образование зародышевых пластов. **С т а д и я I.** Возраст 21 ч (температура 15,2<sup>0</sup>С). Гастрюляция. Бластодерма начинает нарастать на желточный мешок (в сторону вегетативного полюса). В одном из участков не краевой зоны, образуется утолщение (зона краевого утолщения), которое при разрастании бластодермы становится зачатком тела зародыша. Клетки краевого утолщения интенсивно делятся и при нарастании бластодермы подворачиваются внутрь (рис. Ie).

**С т а д и я II.** Возраст 27 ч (температура 16,8<sup>0</sup>С). Зачаток зародыша в виде короткого и узкого выроста (рис. Iз). Нет дифференцировки на отделы. Бластодерма покрывает около половины желточного мешка. В жировой капле вакуоли. Диаметр жировой капли больше самой широкой части зачатка зародыша.

Во время гастрюляции развивающийся зародыш очень чувствителен к повышению солености воды. При солености более 40<sup>0</sup>/∞ эмбрионы гибнут. Отход повышается уже при солености более 22,7<sup>0</sup>/∞. В то же время на этом этапе эмбриогенеза зародыш хорошо переносит меньшие солености (5,7<sup>0</sup>/∞).

Этап IV. Органогенез. Формирование зачаточных органов и систем. **С т а д и я I.** Возраст 29 ч (температура 16,8<sup>0</sup>С). Образование глазных пузырей. Передняя часть зачатка тела зародыша расширяется и становится в самом широком месте равной диаметру жировой капли икринки. С боков головной части зародыша появляются бокаловидные выпячивания – будущие глаза. Глазные пузыри не имеют хрусталика (рис. Iи).

Тело зародыша не сегментировано. На теле и желточном мешке нет пигментных клеток.

Обрастание желточного мешка бластодермой продолжается. У отдельных зародышей на этой стадии виден в конце хвостовой части зародыша, около бластопора, небольшой пузырек. Это один из двух пузырьков Купфера – специфический орган, свойственный лишь эмбрионам костистых рыб.

**С т а д и я II.** Возраст 32,5 ч (температура 16,8<sup>0</sup>С). Начало сегментации тела зародыша. Первые сомиты появляются на туловищной части тела. В это время зародыш занимает более 1/3 желтка икринки. Есть оба Купферовых пузырька. Хорошо просматривается спинной нервный тяж, он сливается с головной частью мозга. Глаза без хрусталиков. Нет слуховых капсул.

Около двойного Купферова пузырька и по периферии заднего конца эктодермального зачатка зародыша расположено множество небольших вакуолей. Жировая капля икринки меньше головного отдела зародыша. Желточная пробка невелика.

На 33-м часу развития у зародыша есть три мускульных сегмента, на 34-м их число увеличивается до 10, на 36-м – 14 сегментов, на 37-м часу развития у зародыша в туловищной и прихвостовой части тела просматривается более 18 сегментов (рис. Iл).

**С т а д и я III.** Возраст 38,5 ч (температура 16,8<sup>0</sup>С). Дифференцировка глазных пузырьков. Появление хрусталика.

Зародыш плотно прижат к желточному мешку икринки. Продолжается сегментация и увеличение хвостовой части тела. Пигментных клеток нет. Желточная пробка не замкнута.

**С т а д и я IV.** Возраст 41–43 ч (температура 16,8<sup>0</sup>С). Появление первых пигментных клеток на теле зародыша. Клетки

небольшие, черные (меланофоры), почти без отростков, расположены на верхней и задней части головы и туловища.

Зародыш имеет парную слуховую капсулу эллипсоидной формы с двойной оболочкой. Отолитов нет. Слуховая капсула меньше хрусталика и расположена с боков задней части головного отдела.

Продолжается сегментация тела зародыша. Имеется более 24 мускульных сегментов. Бластопор закрыт. Хвостовая часть зародыша еще плотно примыкает к желточному мешку. Зародыш сильно увеличился в размерах (стал длиннее и толще) и охватывает около половины желточного мешка.

Продолжается дифференцировка отделов головного мозга, он обособляется от спинного мозгового тяжа. Зародыш строго ориентирован внутри оболочки. Икринка в воде держится жировой каплей вверх.

**Стадия У.** Возраст 46 ч (температура 20,2°C). Размеры слуховой капсулы увеличиваются. Она становится больше хрусталика, имеет округлую баранковидную форму и располагается ближе к главному отделу головы. Отолитов еще нет.

Глаза у зародыша также приобретают более округлую форму.

Этап У. Начало подвижного состояния зародыша и пульсации сердца. **Стадия I.** Возраст 51 ч (температура 20,2°C). Зародыш совершает первые движения. Тело его еще плотно прилегает к желточному мешку, изгибается лишь туловищная часть. Изгибы аритмичны и очень кратковременны (рис. 1м).

Появляется сердце. Оно имеет форму сумки, однокамерное. Пока неподвижное. Расположено снизу головы "на горле". Прилегает к желточному мешку.

На теле зародыша появляются оранжевые пигментные клетки (ксантофоры), располагающиеся сверху и с боков задней части головы и на туловище. Ксантофоры каротиноидного пигмента появляются на теле зародыша, когда уже имеется сердце. Черных пигментных клеток становится больше. Тело зародыша охватывает менее 2/3 периметра желточного мешка.

**Стадия II.** Возраст 51,5-52 ч (температура 20,2°C). Пульсация сердца. Сердечная сумка начинает сокращаться. Со-



кращения неполные и аритмичные с большими перерывами (среднее число сердцебиений в минуту - 27). При инкубации в воде с температурой 17<sup>0</sup>С сердце на этой стадии развития сокращается 23 раза в минуту.

На теле зародыша просматриваются зачатки грудных плавников (овальные выпячивания с боков). Слуховая капсула располагается сзади глаз. Движения туловищной части зародыша (изгибы) становятся более частыми и энергичными. Черные пигментные клетки есть на теле и желточном мешке.

**С т а д и я Ш.** Возраст 55-58 ч (температура 20,2<sup>0</sup>С). Появление отолитов в слуховой капсуле. Продолжается рост тела зародыша. Особенно разрастается хвостовая часть. Теперь она отделена от желточного мешка и во время движения тела изгибается.

Каждая из слуховых капсул имеет по два включения - отолита. Вокруг слуховых капсул много клеток ксантафоров. Есть они и на туловище, и около хвоста. Черных пигментных клеток становится еще больше. Они появляются и на жировой капле икринки.

Хорошо просматривается зачаточная кишечная трубка. Купферовы пузырьки (большой и маленький) также отчетливо видны.

Глаза у зародыша крупные, округлой формы, не пигментированы, хрусталик плотно врос и имеет форму шарика.

Сердце однокамерное сокращается еще аритмично (32-39 ударов в минуту при 20,2<sup>0</sup>С).

**С т а д и я IV.** Возраст 60-61 ч (температура 16,2<sup>0</sup>С). Образование плавниковой каймы. Купферов пузырек (теперь непарный) перемещается к анусу. Кишечная трубка не имеет пигментных клеток. Сильно разрастается хвостовой отдел. Зародыш интенсивно его изгибает (периодически). Образуется плавниковая хвостовая лопасть. Хорошо виден грудной плавник (парный).

Сердце двухкамерное, сокращается ритмично (50-52 раза в минуту при 18,2<sup>0</sup>С). Внутри оболочки зародыш по-прежнему ориентирован жировой каплей вверх.

**С т а д и я У.** Возраст 78 ч (температура 16,2<sup>0</sup>С). Образование рта. Хорошо видны обонятельные капсулы, есть рострум. Происходит образование ротовой впадины. Зародыш занимает более 2/3 периметра желточного мешка.

**Этап УІ.** Появление желез выдупления. **С т а д и я І.** Возраст 80–82 ч (температура 15,4<sup>0</sup>С). Сердце сокращается ритмично (48 сокращений в минуту).

Во время движений тела сердце перестает сокращаться. В слуховой капсуле два отолита. Плавниковая кайма есть и в туловищном отделе. Тело зародыша увеличилось (особенно головной отдел). Голова удлинненная.

Пигментация зародыша стала более интенсивной, пигментные клетки разрослись. Желтого (оранжевого) пигмента стало больше, чем черного. Глаз круглый, пигментирован отдельными клетками меланофор. Рот нижний, приоткрыт и неподвижен. Задняя часть пищеварительного тракта пигментирована черными клетками.

**С т а д и я П.** Возраст 90–99 ч (температура 16–18<sup>0</sup>С). Зародыш совершает интенсивные полуобращательные движения. Ориентация его внутри оболочки может быть самой различной.

Пигментация зародыша очень интенсивная и не отличается от пигментации выключившегося свободного эмбриона. Слуховая капсула имеет три отолита. Есть печеночный вырост. Черные и оранжевые пигментные клетки имеются на плавниковой кайме.

Сердце сокращается 62–67 раз в минуту (при 15,4<sup>0</sup>С). Во время движений зародыша сердце продолжает пульсировать, форменных элементов крови нет. Через сердце проходит бесцветная жидкость. Последний Купферов пузырьрек исчезает.

Задняя часть кишечника пигментирована черными пигментами и ксантофорами. Рот нижний. В глазах отдельные клетки меланофор. Оболочка икринки становится менее твердой, истончается и может растягиваться.

Процесс выхода зародыша из икринки продолжается 3–4 мин. (при 15,4<sup>0</sup>С). Зародыш из оболочки икринки выходит головой вперед.

У только что выключившегося свободного эмбриона сердце сокращается 106–110 раз в минуту.

Выклев наступает при инкубации икры в воде (16<sup>0</sup>/оо) при температуре 15,2<sup>0</sup>С через 99 ч; при 16,8<sup>0</sup>С – через 94 ч; при 17,6<sup>0</sup>С через 84 ч. При инкубации икры в воде соленостью выше 22,7<sup>0</sup>/оо при температурах, указанных выше, выклев сильно запаздывает и у зародыша отмечаются нарушения как в строении, так и в функциональной деятельности (зародыш недоразвит, слабо пигментирован, укорочена хвостовая часть тела и др.).

Наоборот, преждевременный выклев отмечен во время инкубации икры в тех же температурных условиях, но при низком содержании кислорода. При этом у зародыша возникают сходные нарушения в строении как при развитии в воде соленостью выше 22,7<sup>0</sup>/оо.

#### Предличиночный подпериод развития черноморской камбалы-калкана

**Этап А. Эндогенное питание. Стадия I.** Длина тела выклюнувшегося из оболочки икринки свободного эмбриона калкана – 2,6 мм (по данным Калининой, 2,6–2,9 мм). Голова прилегает к желточному мешку (рис.2).

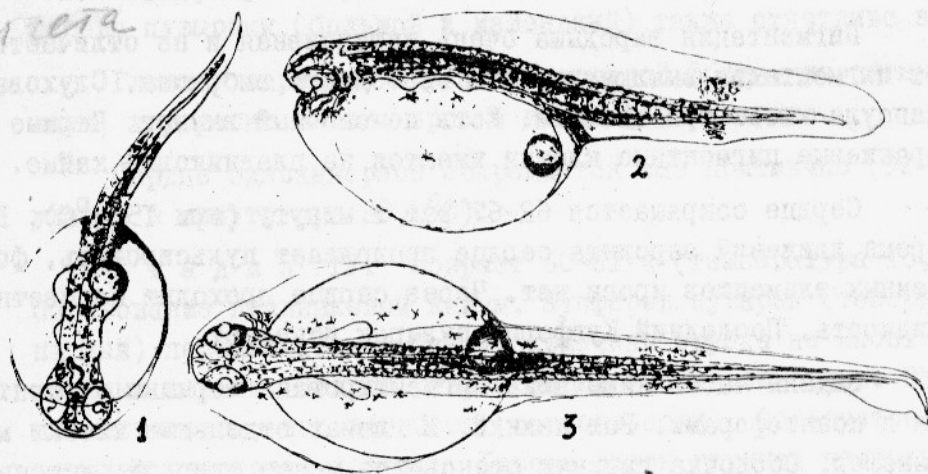


Рис.2. Свободный эмбрион камбалы-калкана:  
1 – через 10 мин. после выклева; 2 – через  
10 ч после выклева; 3 – через 30 ч после  
выклева.

Тело свободного эмбриона окаймлено широкой плавниковой складкой и пигментировано многочисленными клетками меланофор и каратиноидных пигментов.

Форма пигментных клеток, чаще всего звездчатая, иногда они имеют один или несколько очень длинных ветвящихся отростков.

Имеется два четко выраженных скопления (пояса) пигментных клеток на плавниковой складке. Особенно интенсивно пигментирована задняя часть головы, туловище и пищеварительный тракт свободного эмбриона.

Желточный мешок большой, овальной формы, размером 1,4x1 мм. Сердце двухкамерное, сокращается 108 раз в минуту (при 15,6°C). Имеется перикардиальный синус. Сердце располагается внутри него, в нижней части головы, на "горле" и выходит за общий контур тела свободного эмбриона. Есть желточные кровеносные тяжи. Кровь бесцветная. Форменные элементы крови отсутствуют.

Рот нижний, неподвижный без зачатков челюстных костей, имеет вид впадины с поперечной щелью. У только что выклюнувшегося свободного эмбриона видна кожистая жаберная щель. Кишечная трубка имеет просвет. Задняя ее часть с характерным изгибом. Печень в виде выроста стенки кишечника, не имеет еще гроздевидных выпячиваний и располагается снизу средней части кишечной трубки. Анус закрыт.

Головной мозг дифференцирован на отделы. Глаза крупные округлые, хрусталик обособлен неполностью. В глазу отдельные пигментные клетки. Много черных пигментов на задней части желточного мешка.

Жировая капля пигментирована меланофорами (5-6 клеток) и расположена в задней части желточного мешка на участке соединения плавниковой складки с желточным мешком. Туловище свободного эмбриона короче хвостовой части примерно на одну треть. Грудной плавник имеет вид горизонтальных полуovalов, прикрепленных с боков тела в передней трети туловища.

После выклева свободный эмбрион подвижен, держится у поверхности, брюшком вверх периодически делает небольшие "свечки" - но большую часть времени лежит.

**С т а д и я П.** Возраст — сутки после выклева (температура  $15,6^{\circ}\text{C}$ ). На второй день после выхода из оболочки длина свободного эмбриона равна 3 мм. Желточный мешок приобретает продолговато-овальную форму. Голова эмбриона несколько обособлена от желточного мешка. Рот нижний, неподвижный. Свободный эмбрион передвигается благодаря энергичным движениям длинного хвостового отдела тела, окаймленного плавниковой складкой.

Сердце сокращается 46–48 раз в минуту (при  $15,6^{\circ}\text{C}$ ), вокруг него несколько крупных черных пигментных клеток с отростками; по-прежнему расположена на "горле".

Овал из черных пигментных клеток появился спереди глаз (около обонятельных капсул).

**С т а д и я Ш.** Возраст — 1,5 суток после вылупления из оболочки (температура  $16^{\circ}\text{C}$ ).

Голова свободного эмбриона стала более вытянутой, хорошо видно рыло. Все тело стало более прогонистым, изящным. Рот нижний, неподвижный. Свободный эмбрион еще не способен принимать пищу извне.

В сердце хорошо просматривается предсердие. Пульсирует сердце 76 раз в минуту (при  $16^{\circ}\text{C}$ ) и 92 раза в минуту (при  $18^{\circ}\text{C}$ ).

Желточный мешок уменьшается, его задняя часть теперь пигментирована ксантофорами. В слуховой капсуле хорошо видны три включения. В глазу множество черных пигментных клеток, хрусталик не пигментирован.

В верхней части головы много клеток каратиноидного пигмента, есть и меланофоры. Основная масса красно-оранжевых пигментов расположена в задней части головы, около слуховых капсул и на туловище, а также на поперечном пигментном поясе плавниковой складки (сзади желточного мешка). Основная масса меланофоров пигментирует туловище, края мускульных сегментов и желточный мешок, а также заднюю часть глаза. Сохраняется большой перикардиальный синус.

Виден мочевой пузырь (сзади ануса). Плавниковая складка с дорзальной стороны начинается на голове, у верхней части разреза рта. Самое широкое место в плавниковой складке распо-

ложено на спинной ее стороне, напротив средней части кишечного тракта.

После первых суток жизни вне оболочки свободные эмбрионы во время движения стали переворачиваться вверх спиной. В хвостовом плавнике появляются первые мезенхимальные тяжи.

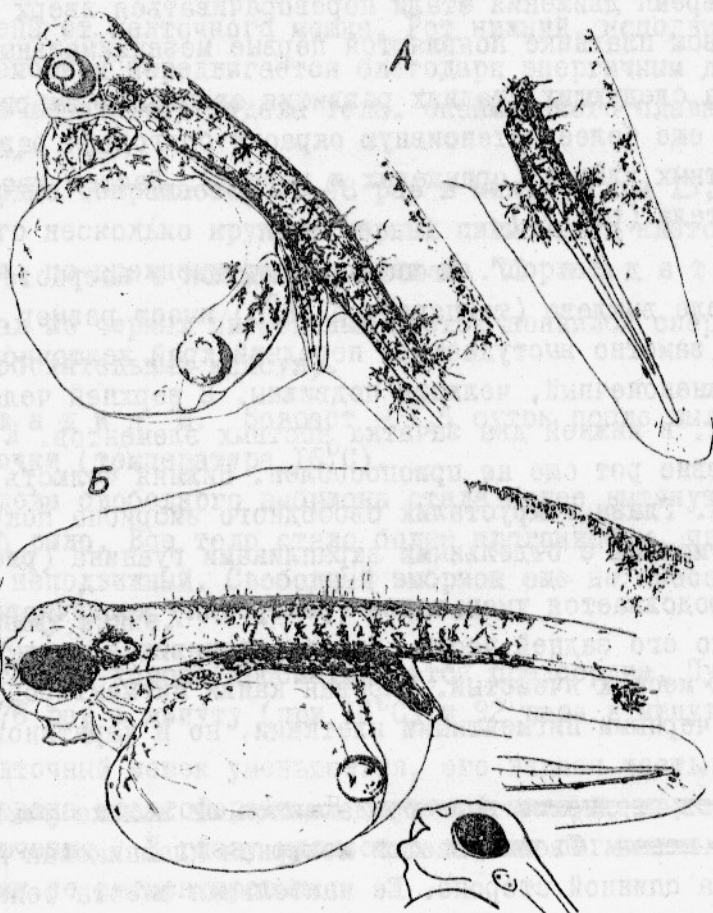
На следующих стадиях развития свободный эмбрион приобретает еще более интенсивную окраску благодаря разрастанию пигментных клеток (оранжевых и черных). Растет хвостовая часть тела (рис.3А).

**С т а д и я IV.** Свободный эмбрион в возрасте двух суток после выклева (температура 18°C) имеет размер 3,3 мм. Голова заметно выступает за передний край желточного мешка. Рот нижнеконечный, челюсти подвижны. В верхней челюсти один зачаток, в нижней два зачатка костных элементов. К захвату пищи извне рот еще не приспособлен. Нижняя челюсть короче верхней. Глаза и хрусталик свободного эмбриона покрыты черным пигментом с отдельными вкраплениями гуанина (рис.3Б).

Продолжается уменьшение (резорбция) желточного мешка, особенно его задней части. Желток становится рыхлым, в отдельных местах ячеистый. Жировая капля пигментирована не только черными пигментными клетками, но и каратиноидным пигментом.

Идет своднение высвобождающихся от желтка участков желточного мешка. Увеличивается непарная плавниковая кайма, особенно на спинной стороне. Ее наибольшая высота теперь примерно равна высоте желточного мешка и находится над анусом. Благодаря этому удельный вес свободного эмбриона остается незначительным, что облегчает ему плавание.

По мнению С.Г.Крыжановского, Н.Н.Дислер и Е.Н.Смирновой, (1953), сильное расширение спинной части плавниковой складки связано с образованием в ней полости (головной синус) -местилища для избыточной воды, которая освобождается при резорбции желточного мешка и не может быть выведена из него наружу, пока не разовьются органы выделения. Как показывают наблюдения, наибольшего развития плавниковая полость достигает к моменту полной резорбции желточного мешка.



**Рис. 3.** Предличинка камбалы-калкана:  
 А - спустя около двух суток после выклева;  
 Б - через 48 ч после выклева.

С.Г.Соин (1964) отмечает сильное развитие плавниковой складки у всех свободно плавающих зародышей морских пелагофилов. Среди черноморских камбал наиболее высокая плавниковая кайма отмечена у морского языка (данные Калининой).

Для этой стадии развития калкана характерно наличие разветвленной сети желточных кровеносных сосудов. Кровь бесцветная, форменных элементов нет. Сердце пульсирует 90-92 раза в минуту. Перикардиальный синус стал больше. Сердце как бы висит между глоточной частью головы и передней частью желточного мешка. У двухсуточного свободного эмбриона имеются пигменты четырех цветов. Меланофоры располагаются на туловище, голове, глазах, желточном мешке, перикардиальном синусе, жировой капле, кишечном тракте и плавниковой кайме. Отдельные клетки есть на хвосте. Каротиноидные пигменты расположены: оранжевый особенно в заглазничной части головы, около слуховых капсул, на кишечнике, туловище и плавниковой кайме (пигментные пояса), желтый - на спинной части плавниковой складки в районе ее наибольшей высоты. В глазу появился гуанин (небольшое число клеток).

Специальных органов дыхания нет. Из жаберного аппарата имеется лишь зачаточная жаберная крышка. Печень крупная, гроздевидной формы. В хвостовой части 19 мускульных сегментов. На последующих стадиях этого этапа продолжается увеличение плавниковой каймы и особенно ее задней части. Увеличивается число клеток желтого пигмента. Более черным становится глаз. Удлиняется нижняя челюсть. Появляются жаберные дуги.

Резорбция желточного мешка происходит интенсивнее. Продолжается рост хвостовой части тела зародыша. У свободного эмбриона в возрасте 2,5 суток хорошо просматриваются различные выросты и выпячивания головного мозга.

#### Личиночный период развития камбалы-калкана

Этап В. Смешанное (экзогенно-эндогенное) питание личинки. С т а д и я I. Возраст 3-3,5 суток после выклева из оболочки икринки (температура 15,6°C). Длина личинки  $l = 3,4-3,6$  мм (рис.4А).

Голова обособлена от желточного мешка. Рот ниже-конечный, широко открывається, личинка делает глотательные движения. Усилилась перистальтика кишечника. Образуется зачаток желудка - расширение в передней части кишечной трубки. Продолжается резорбция желточного мешка. Своднено около 50% объема оставшегося желтка.



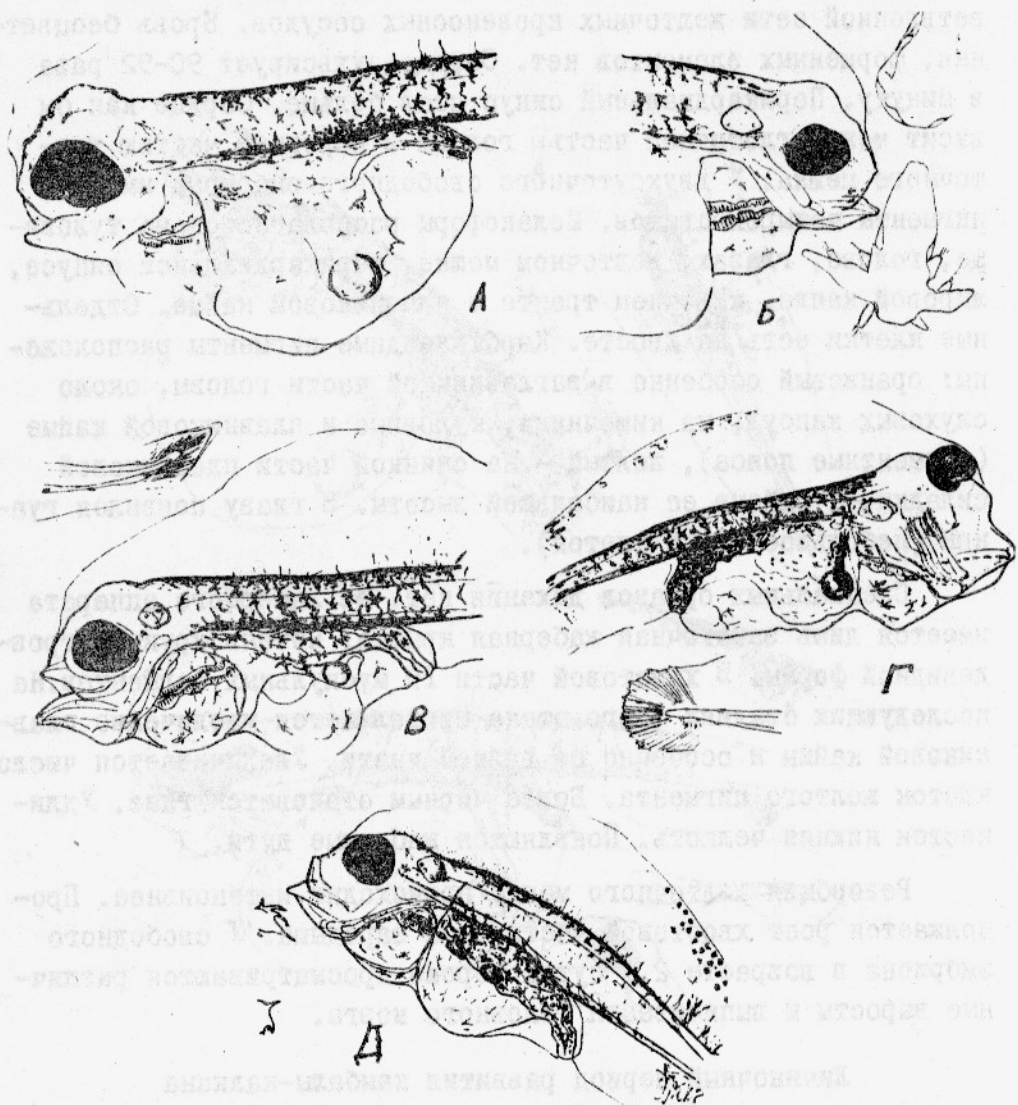


Рис.4. Личинки камбалы-калкана:

- А - возраст 3 суток, переход на смешанное питание;  
 Б - возраст 3,5 суток, видны личинки *Artemia salina* ;  
 В - возраст 4 суток; Г - возраст 6 суток; Д - возраст 8 суток, видны личинки баянуса.

Сердце делает 77 ударов в минуту. Изменяется расположение сердца. Если у свободного эмбриона оно "лежит" на желточном мешке, то теперь располагается в контуре тела.

Грудные плавкики имеют вид крупных продолговато-двальных лопастей. Очень подвижны. В их основании есть зачаток плече-

вого пояса-клейтрум. Усложняется строение хвостового плавника. В задней части его лопасти, кроме мезенхимальных тяжей, появляются *Hypuralia*.

Меняется характер движения личинки. Если раньше рыбка совершала перемещения по дуге, то теперь она передвигается направленно, вперед и в других плоскостях. Личинки очень активны. Во время перемещений личинка работает грудными плавниками. Они все время в движении, даже когда личинка не плавает. Жабер нет, отсутствуют и личиночные органы дыхания. В кровеносной системе циркулирует бесцветная плазма. Форменных элементов крови нет, поэтому весьма вероятно, что интенсивные движения грудных плавников являются своеобразным приспособлением для облегчения дыхания. Личинка дышит всей поверхностью тела. Как указывает С.Г.Соин (1962, 1964), существенную роль в этом играет желтый пигмент, обладающий способностью участвовать в окислительных процессах живых организмов. На этой и последующих стадиях развития увеличивается число желтых пигментных клеток (при уменьшении оранжевых).

Анализируя морфо-экологические особенности развития личинки калкана, можно предположить, что на данной стадии развития (как и на последующих) пищей могут служить живые, очень мелкие и слабоподвижные организмы.

Зарубежный положительный опыт использования личинок *Artemia salina* в качестве первой пищи для искусственно разводимых камбаловых рыб (Шелбурн, 1963, 1965 и др.) в данном случае неприменим, так как эти кормовые организмы значительно больше разреза рта личинки калкана (рис.4Б). Это создает дополнительные трудности при разработке биотехнических основ искусственного воспроизводства этой рыбы.

**С т а д и я П.** Личинки в возрасте 4 суток после выклева (температура 16°C). Длина личинки  $L = 3,8$  мм. Желточный мешок полувтянут, он стал очень маленьким. Жировая капля также уменьшилась.

Рот почти конечный, нижняя челюсть длиннее верхней. Хорошо видны челюстные элементы. Рот закрывается неплотно. Жаберный аппарат состоит из трех жаберных дужек и жаберной крышки. Кровь бесцветная. Сердце сокращается 76 раз в минуту.

Сохраняется большой перикардиальный синус (большие глаза). Он расположен между глоткой и остатком желточного мешка.

Голова личинки приобретает более обтекаемую вытянутую форму, глаза не выходят за линию обвода головы. Продолжается увеличение плавниковой каймы. В грудных плавниках мезенхимальные лучи. Хвостовой плавник становится более заостренным — ланцетовидным.

Увеличивается количество желтых пигментных клеток. Их больше, чем красных (оранжевых). Располагаются они на туловище и плавниковой кайме. Оранжевыми клетками особенно интенсивно пигментирована слуховая капсула и задняя часть кишечника. В глазу черный пигмент и гуанин. Хрусталик черный. Отдельные желтые пигментные клетки располагаются на нижней части лопасти хвостового плавника.

При выращивании в аквариальных условиях личинки собираются стайками и усиленно ищут корм. Личинки приобрели способность постоянно находиться в плавучем (пелагическом) состоянии. В поисках корма личинки плавают у поверхности, в толще воды и у дна. Положительной реакции на свет у личинок не обнаружено.

С т а д и я Ш. Возраст 5 суток (температура воды  $16,5^{\circ}\text{C}$ ). Длина личинок  $l = 3,8$  мм.

Личинки очень активны. Все время ищут корм. Могут преодолевать сопротивление небольших скоростей течения. При выращивании в аквариуме стоят стайками в зоне потоков воды, возникающих во время работы аэраторов.

Очень интенсивно идет резорбция желточного мешка. Остатки желтка заполняют лишь пространство между жировой каплей и кишечным трактом. Жировая капля также уменьшилась, она теперь меньше глаза. Голова — самое широкое место тела личинки (без учета плавниковой складки). Плавниковая кайма большая. Ее наибольшая высота больше высоты тела.

У личинки большой конечный рот с косым разрезом. Нижняя челюсть длиннее верхней. При осмотре сверху видно, что нижняя челюсть выходит за контур головы. Глаза расположены выше разреза рта и смотрят вперед — вверх. В глазу черный и сере-

бристый пигмент. Число клеток последнего пигмента значительно увеличилось. В хрусталике глаза только черный пигмент.

Желтые пигментные клетки появились и на жировой капле. Есть они на плавниковой складке и туловище. Основная масса красно-оранжевых пигментных клеток размещается на средней части кишечника, много их в прианальной части и на туловище. Из этих пигментных клеток образуется несколько тяжей — сложных линий, около слуховой капсулы, заднеглазничной части головы и сердца. Черные пигментные клетки на туловище очень крупные с длинными выростами. Они окаймляют мускульные сегменты. Отдельные отростки меланофор расположены на туловище, выходят на спинную часть плавниковой каймы. Очень крупные клетки меланофор расположены также на кишечнике и жировой капле. Форменных элементов крови нет. Сердце сокращается 78 раз в минуту.

Жабрный аппарат на этой стадии развития личинки состоит из трех жаберных дужек и кожистой без зачатков костей жаберной крышки, которая закрывает все дужки. Тычинок на жаберных дужках нет. Сильно увеличивается грудной плавник.

В наших опытах при выращивании в аквариумах у некоторых личинок этого возраста в кишечнике были обнаружены морские инфузории.

Этап В<sub>2</sub> (промежуточный). Возраст 6-7 суток после вылупления из оболочки. Желточного мешка нет, остались лишь отдельные кусочки. Имеется небольшой остаток жировой капли. У некоторых личинок жировая капля имеет форму сильно сплюснутого овала. Размещается она у плечевого пояса. Личинка приобретает способность двигать глазами (рис. 4Г).

В глазах черный, желтый и серебристый пигмент. В хрусталике глаза, кроме меланофор, есть и клетки гуффина. Усиливается пигментация черными клетками кишечного тракта и туловища. Хвостовая часть тела пигментирована слабо.

Перикардиальный синус дифференцируется в глоточную часть головы. Есть все четыре жаберных дужки. Жаберная крышка имеет зачатки костей. Хорошо видна кожистая складка плечевого пояса (с подвеской). Она отделяет голову личинки от туловища. Кровь продолжает оставаться бесцветной.

Сердце у шестисуточных личинок при температуре воды  $17,6^{\circ}\text{C}$  сокращается 74 раза в минуту, при температуре  $18,8^{\circ}\text{C}$  100–104 раза в минуту. Сердце семисуточных личинок сокращается 61–64 раза в минуту (при температуре  $17,5^{\circ}\text{C}$ ). Очень хорошо просматривается предсердие; оно большое, мускулистое.

Пигментные клетки (черные и красно-оранжевые) появляются на глоточной части головы и нижней челюсти. Сильно разрастаются меланофоры в поперечном пигментном поясе на плавниковой кайме.

В наших опытах при выращивании в аквариумах длина тела у личинок этого возраста была  $l = 3,7\text{--}3,9$  мм. Рыбки голодали. Те, которые не взяли пищу извне, опустились на дно. Кишечники у них были пустые. Другие личинки вели себя очень активно: все время плавали, охотились, мгновенно останавливались, делали повороты в горизонтальной плоскости, совершали быстрые броски. Характер движений личинки таков, что она должна потреблять подвижные мелкие организмы.

В хвостовом плавнике множество первичных мезенхимальных лучей, они пронизывают лопасть плавника. Яйца и личинки *Artemia salina* рыба брать не может: слишком крупны.

#### Этап С. Полное внешнее (экзогенное) питание личинки.

Возраст 8 суток (температура  $17^{\circ}\text{C}$ ) (рис. 4Е). Желточный мешок полностью резорбирован. Тело рыбки становится более компактным – более взрослым. Наибольшая высота тела перемещается ближе к середине. Меняется характер и интенсивность пигментации тела. На теле преобладает желтый пигмент. Красно-оранжевых клеток на туловище мало, они в основном пигментируют кишечник, слуховую капсулу и глоточную часть. На плавниковой кайме черные и желтые пигментные клетки. Изменилась форма клеток, слагающих пигментные пояса на спинной и прианальной сторонах плавниковой каймы. На спинной ее части расположены крупные звездчатые клетки с короткими отростками. Эти клетки в несколько рядов расположены у края каймы. В прианальной части каймы у пигментных клеток – очень длинные и тонкие многочисленные отростки.

Черный пигмент есть на кишечнике, туловище и горле. Изменилась форма головы, рот – конечный с косым разрезом. В

челюстях полный набор костных элементов. Кишечник имеет толстые мускулистые стенки. Виден пронефрос. Сердце сокращается 124 раза в минуту (при температуре 17,6°C). Кровь бесцветная.

Произошла первая дифференцировка жаберного аппарата. Теперь дужки лежат одна под другой и наклонно к крышке. Личинка плотно закрывает рот, может создавать повышенные давления в ротовой полости и затем, приоткрывая жаберную крышку, пропускать с силой воду через жаберные дуги, облегчая этим газообмен.

Глаз становится более крупным. Непарная плавниковая складка еще очень велика. Ее наибольшая высота (на спинной стороне) несколько меньше наибольшей высоты тела. На 9-10 сутки особых изменений в строении, окраске или поведении личинки не происходит. Признаков ассиметрии не обнаружено. Личинка лишь становится менее вальковитой и уменьшается интенсивность пигментации тела. В 1967 г. в наших опытах личинки калкана при выращивании в аквариумах прожили II дней и погибли от нехватки нужного корма.

В заключение проведем краткое сопоставление полученных нами данных с материалами других исследователей, наблюдавших развитие камбалы-калкана (Потеряев, 1938; Попова, 1964; Калинина, 1966), а также изучавших других камбал (Ehrenbaum, 1927; Дехник, 1959; Перцева-Остроумова, 1962; Соин, 1964 и др.). Такое сопоставление позволяет выявить специфические особенности развития этой рыбы, а также определить адаптивный характер тех или иных черт строения и поведения икры и личинок применительно к условиям существования в Черном море, что крайне важно знать при разработке биотехники искусственного разведения, а также при выявлении закономерностей динамики численности стада этого ценного промыслового объекта наших вод.

Сравнение показывает, что данные о развитии икринки и постэмбриональном развитии калкана в наших опытах принципиально не отличались от данных, полученных в различное время Е.А.Потеряевым (1938), В.П.Поповой (1964) и Э.М.Калининой (1966). Выяснилось лишь, что в наших опытах из икринки выклеивались более развитые свободные эмбрионы.

Как указывалось выше, выклюнувшийся свободный эмбрион (предличинка по Рассу, 1948) имеет длину  $l = 2,6$  мм (этап А, стадия I). По Поповой (1964), длина выклюнувшегося эмбриона всего  $l = 2,18$  мм. Калинина (1966) приводит другой размер.

По нашим наблюдениям, ротовой аппарат камбалы-калкана начинает формироваться значительно раньше, чем на это указывает Э.М.Калинина (1966). Закладка ротового отверстия отмечена еще во время развития эмбриона в оболочке. В связи с этим мы не можем согласиться с замечанием, что у выклюнувшейся предличинки нет рта.

Нельзя признать правильным и утверждение о поздней дифференцировке органов зрения у калкана и о том, что лишь на седьмые сутки после выхода из оболочки у калкана "... в глазах обозначился хрусталик...". Как видно на рис. I (И-М), первичная дифференцировка глаз у зародыша калкана с обособлением хрусталика происходит еще в икринке (IV этап).

Сопоставление полученных нами данных с материалами по развитию других черноморских камбал или камбаловых из других водоемов показывает, что эндемик Черного моря, камбала-калкан, на ранних этапах своего развития имеет большей частью такие морфо-экологические закономерности онтогенеза, какие мы находим у пелагических икринок и личинок других представителей отряда камбалообразных.

Сравнивая развитие калкана с другими черноморскими камбалами, можно отметить следующие черты сходства. У всех камбал икра пелагическая (Водяницкий и Казанова, 1954). Различие лишь в размерах икринок и приспособлениях, обеспечивающих плавучесть. У одних — это одна крупная жирная капля (калкан и арноглоссус), у других — масса мелких капелек (морской язык). Глосса вообще не имеет дифференцированных жировых включений в яйце. Плавучесть икринок обеспечивается высокой гидратацией.

Для всех черноморских камбал характерна общая (исходная) развитость свободного эмбриона после выклева из оболочки (данные Калининой, 1966). Здесь также различия лишь в сроках выклева, размерах после выклева и в наличии отдельных специфических черт строения. Например, у личинок морского языка

очень высокая плавниковая кайма со своеобразным выступом на голове. Более высокое и плоское тело или слабая пигментация тела у арноглоссуса.

Очень много сходных черт в развитии у калкана и камбалы-ерша Белого моря (Соин, 1964). Здесь отмечены сходные закономерности формирования отдельных органов и систем во время зародышевого развития, поведения свободных эмбрионов и личинок, в характере пигментации и др. Различия имеются в способах обеспечения плавучести икринки (у ершоватки нет жировой капли), в длительности эмбриогенеза, а также в пропорциях тела. Например, у ершоватки больше мускульных сегментов в хвостовой части тела, чем у калкана (30-31 против 19), менее интенсивно развивается плавниковая складка (головной синус) и др. Личинки калкана скорее приобретают способность к направленному перемещению в различных плоскостях.

Отдельные элементы сходства в строении икры и личинок мы находим и у дальневосточной желтоперой камбалы (Дехник, 1959). У этой камбалы так же, как у калкана, круглая с гладкой оболочкой пелагическая икринка. Только что выклюнувшийся свободный эмбрион имеет низкое вытянутое тело, голова плотно пригнана к желтку, желток эллипсоидный, много пигментных клеток (Дехник, 1959).

В качестве основных отличий можно назвать здесь иной характер размещения пигментных клеток, отсутствие жировой капли в икринке, а также отсутствие видимых (сходных) приспособлений к осуществлению дыхательных функций (по анализу схем-рисунков).

В то же время многочисленные черты строения и поведения развивающегося зародыша калкана носят адаптивный характер — высокую приспособленность к существованию в мелководной части Черного моря.

В частности, практический интерес представляет выявление приспособлений, непосредственно выполняющих функцию дыхания, и приспособлений, способствующих улучшению газообмена.

Из эмбриональных приспособлений, обеспечивающих нужный уровень газообмена зародыша до начала функционирования жаберного аппарата, у камбалы-калкана следует отметить появление



на ранних этапах развития в икринке каротиноидных пигментов, выполняющих каталитическую функцию в процессе дыхания (Соин, 1964), а также развитую систему кровеносных сосудов на поверхности желточного мешка.

Способствует улучшению условий дыхания движения зародыша внутри оболочки икринки, а также оводненность икринки, наличие жировой капли и другие приспособления, обеспечивающие плавучесть оплодотворенной икринки в поверхностном, наиболее аэрируемом слое.

В личиночный период осуществлению дыхательной функции, по-видимому, способствует сильно развитая непарная плавниковая кайма (складка), интенсивно пигментированная каротиноидными пигментными клетками.

Как указывалось выше, плавниковая складка, кроме того, выполняет функции органов выделения и гидростатического аппарата, облегчая личинке пелагическое состояние, что в конечном итоге также способствует улучшению газообмена.

#### Л и т е р а т у р а

- Бузников Г.А. Материалы по физиологии и биохимии развития икры костистых рыб. "Вопросы ихтиологии". Вып.3, 1965.
- Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб. М., 1953.
- Водяницкий В.А., Казанова И.И. Определитель пелагических икринок и личинок рыб Черного моря. Тр.ВНИРО. Т.28, 1954.
- Дехник Т.В., Павловская Р.М. Распределение икры и личинок некоторых рыб Черного моря. Тр.АзчерНИРО. Т.14, 1950.
- Дехник Т.В. Материалы по размножению и развитию некоторых дальневосточных камбал. "Исследования дальневосточных морей". Изд. АН СССР. Вып.УІ. Ч.2, 1959.
- Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. 1913.
- Зайцев Ю.П. Внутривидовые морфологические различия пелагической икры и личинок некоторых черноморских рыб. "Вопросы ихтиологии". Вып.П, 1958.
- Калинина Э.М. Постларвальное развитие и метеморфоз у *Ag-noglossus* к."Зоолог.журн.". Т.39. Вып.7, 1960.
- Крыжановский С.Г. Особенности зрелых яиц костистых рыб. "Вопросы ихтиологии". Вып.І, 1953.

- Крыжановский С.Г. О значении жировых включений в яйца рыб. "Зоолог"журн". Вып. I, 1960.
- Перцева-Остроумова Т.А. Особенности размножения и развития камбал, имеющих донные и пелагические икринки. "Вопросы экологии". Т.У. Киев, 1962.
- Попова В.П. Некоторые закономерности динамики численности камбалы-калкана Черного моря. Тр.АзчерНИРО. Вып.24, 1968.
- Потеряев Е.А. Об искусственном оплодотворении и развитии камбалы *Bothus m.* (калкан). Тр.Новорос.биол.ст. Т. I. Вып.6, 1938.
- Риш Е.Я., Чертов Л.Ф. Искусственное разведение черноморской камбалы-калкана. Сб. научно-техн. информ. ВНИРО, № II, 1968.
- Соин С.Г. Эмбриональные приспособления к дыханию у рыб. "Вопросы ихтиологии". Т. II. Вып. I(22), 1962.
- Соин С.Г. Размножение и развитие ершоватки (*Limanda L.*) Белого моря. "Вопросы ихтиологии". Т. IV. Вып. 3(32), 1964.
- Dannevig, Y. Torskentklekningen ved flodeviken, noen undersøkelser over nuttevirkningen. "Fauna", Vol. 1, Issue 16, 1963.
- Holliday, F., Janes, M. et al. Influence of salinity on developing eggs and larvae of flatfish (*Pleuronectes platessa*) J. Mar. Biol. Assoc. U.K. No. 1, 47, 1967.
- Cole, H. The scientific cultivation of sea fish and shellfish. Fish. News Int. Vol. 7, No. 6, 1968.
- Shelbourne, J. E. The artificial propagation of marine fish. Adv. Mar. Biol. Vol. 2, 1964.