

МАТЕРИАЛЫ ПО РАЗВИТИЮ КАСПИЙСКОГО ПУЗАНКА CASPIALOSA CASPIA EICHW.

Т. А. Перцева

THE DEVELOPMENT OF THE CASPIAN SHAD — CASPIALOSA CASPIA (EICHW.)

By T. A. Perceva (Pertzeva)

Литература по развитию сельдевых рода *Caspialosa* очень невелика и представлена, главным образом, трудами Гримма, Бородина, Диксона, Арнольда, Недошивина, Халдиновой и Тонких [2, 3, 4, 12, 16, 17, 19]. Из них морфологии и биологии развития каспийского пузанка *Caspialosa caspia* касаются работы Арнольда и Недошивина [2, 12]. Эти работы в основном представляют экспериментальные исследования биологии развития икринок и личинок.

Первые опыты искусственного оплодотворения икринок каспийского пузанка были проведены в 1899 г. И. Н. Арнольдом в низовьях Волги на Оранжевом промысле. Оплодотворение прошло успешно, закончился процесс сегментации, сформировались зародыши, но по неизвестным причинам накануне выклеывания последние погибали.

Позднее, в 1904 г., с 19 мая по 1 июня эти опыты с большим успехом были повторены Арнольдом в заливе Чада и ильмене Харбута. Проведено было несколько серий опытов в различных условиях, поставлены и успешно разрешены вопросы по влиянию солености на развитие икринок. В результате этой работы была доказана возможность развития икринок пузанка в морской воде. Уделяя большое внимание условиям развития икринок, цитируемый автор, к сожалению, совершенно не дает подробного морфологического описания икринок, личинок и мальков, ограничиваясь только хорошими рисунками эмбриональных стадий и схематическими — постэмбриональных.

В том же 1904 г. 3 и 6 мая опыты были проведены Бородиным и затем 20—22 мая Голынцем на Олинской тоне Оранжевого промысла.

И, наконец, последние работы этого рода были проведены в ряде пунктов участниками Каспийской экспедиции 1912—1913 гг. [12]. Эти работы несколько дополнили наши знания по биологии и морфологии икринок, личинок и мальков пузанка. В них даны диаметры икринок, имеются сведения о продолжительности инкубации и личиночной стадии, но, к сожалению, весьма неполно описана морфология.

Однако все наблюдения упомянутых выше авторов не дают ясного представления о всех последовательных стадиях развития *C. caspia* и в этом смысле являются недостаточно полными. Кроме того такие важные в систематическом отношении признаки, как раз-

витие пигмента, время закладки и развития жаберных тычинок, зубов и т. д., либо вовсе не затронуты, либо изучены весьма мало.

Что касается других видов семейства сельдевых, то история их развития изучена еще меньше, чем *C. caspia*, за исключением *C. volgensis*, описанной в 1934 г. [19], и *C. kessleri*, для которой имеются описания только мальков [8].

Таким образом, для получения сравнительного морфологического материала, позволяющего установить систематические особенности сельдевых рода *Caspialosa* на ранних стадиях развития, необходимо детальное изучение развития каждого вида в отдельности.

Настоящая работа, посвященная истории развития типичного каспийского пузанка *Caspialosa caspia* typ., является одной из серий наблюдений, поставленных мальковой лабораторией ВНИРО над развитием разных видов сельдевых.

Материал и методика

Все эксперименты и сборы произведены на судне Северокаспийской научной промразведки «Почин» в экспедиции 1935 г. в предустьевом пространстве Волги. Материал для опытов получен от только что заснувших рыб, взятых из промыслового ихтиологического оттертраля.

Ставные сети, выбиваемые на ночь, давали давно заснувших рыб, мало пригодных для искусственного оплодотворения; для полной гарантии успешности опыта рекомендуется брать материал преимущественно из трала, так как пузанок на малых глубинах (до 3 м) тралом хорошо улавливается.

Особи пузанка с текучими половыми продуктами не встречались, и для опытов успешно использованы рыбы в начале V стадии развития половых продуктов, у которых удавалось получить икру и сперму при легком надавливании. Во всех опытах оплодотворение производилось на палубе судна сейчас же после подъема трала с использованием так называемого «сухого способа». Обмытую свежей водой самку брали левой рукой за голову, затем правой рукой слегка надавливали на брюшко в направлении от головы к хвосту. Зрелая прозрачная слабо оранжевого цвета икра стекала по хвосту рыбы в заранее приготовленную и хорошо вымытую эмалированную миску.

Во избежание ударов икринок о дно миски рыбу держали на таком расстоянии от сосуда, чтобы хвост ее касался дна.

Тем же способом на икру выдавливали сперму у самца, затем икринки и сперму перемешивали хвостом рыбы. После 2—3-мин. стояния осторожно приливали свежую воду, взятую из-за борта. Икру прополаскивали путем покачивания миски, мутную воду с излишком спермы сливали и взамен наливали свежую воду.

Это промывание икры повторяли до тех пор, пока вода в миске не становилась совершенно чистой. Затем икру размещали в эмалированные миски ¹⁾ так, чтобы она располагалась на дне сосуда в один слой, после чего миски доливали водой в таком количестве, чтобы ее слой над икринками не превышал 5 см. При таком количестве воды происходит достаточная аэрация икринок. Рядом ставился сосуд с запасной водой. Вода до выклеывания личинок менялась днем каждые 2 часа, ночью же через 4—5 час. (с 12 час. ночи до 4—5 час. утра), после же выклеывания личинок 3—4 раза в сутки.

¹⁾ Кроме эмалированных мисок нередко употреблялись глубокие тарелки.

Для детального изучения стадий развития инкубируемой материал фиксировался 2%-ным раствором формалина. При этом фиксировались неоплодотворенные икринки, только что взятые из ястыка, затем через 30 мин. и через 1, 2, 3, 6, 8, 12 час. с момента оплодотворения и далее через каждые 12 час., а после выклеывания личинок — 1 раз в сутки.

Попутно измерялась температура воды и воздуха, в некоторых опытах температура воды измерялась днем каждые полчаса, а ночью каждый час.

Мертвые икринки тщательно удалялись. При остановке судна на ночь часть икринок помещали в садки, которые опускали в море.

Производя точные подсчеты всех оплодотворенных и отмиравших в течение опыта икринок, вычисляли процент отхода.

Экспериментальные наблюдения

Было проведено пять опытов искусственного оплодотворения, разбитых на две серии (первая серия — три майских опыта и вторая — два июньских), отличающиеся условиями температуры; в каждом из опытов использовано для наблюдения свыше 1 000 икринок и мальков.

Таблица 1

№ опы- тов	Дата оплодо- творения	Т° воды	Т° воздуха	Соленость (в ‰/00)	Размеры производи- телей (в мм)	Состояние производи- телей	Места лова производи- телей	Координаты
1	14/V 10 ч. 15 м.	16,2	20,4	0,05	самец 190 самка 192	Только что заснувшие	Черневой Галкин	45°47' с. ш. 48°16' в. д.
2	15/V 10 ч. 00 м.	18	20,6	0,05	самец 174 самка 203	"	Белинский банк	45°53' с. ш. 48°59' в. д.
3	17/V 9 ч. 00 м.	18,6	21,3	0,05	самец 198 самка 190	"	Обжорово	46°11' с. ш. 49°23' в. д.
4	11/VI 12 ч. 00 м.	22,6	—	0,00	самец 194 самка 187	"	"	45°37' с. ш. 47°58' в. д.
5	11/VI 19 ч. 50 м.	21,0	—	0,00	самец 205 самка 208	"	Черневой Галкин	45°47' с. ш. 48°16' в. д.

Температура инкубации в мае колебалась между 16—19°, средняя температура 18,4°. В июне же температуры были значительно выше и колебались от 17 до 24,4°. Средние температуры в разных опытах были от 20,2 до 21,4°.

Сейчас же после оплодотворения икринки начинают быстро разбухать. Процесс разбухания длится около 2—3 час.¹⁾, после чего устанавливается их постоянный диаметр.

Неоплодотворенные икринки разбухают так же, как и оплодотворенные, и только единичные, повидимому, незрелые экземпляры остаются совсем без изменения. В этом отношении наши наблюдения вполне совпадают с тем, что отметил в свое время Арнольд [2]. Параллельно с разбуханием икринок начинается сегментация образовательной плазмы.

¹⁾ Подробно об этом стр. 36 и 37.

Ход развития икринок *S. caspia*

Таблица 2

1-й опыт				4-й опыт				5-й опыт						
Время и условия оплодотворения	Через сколько часов после оплодотворения сделаны наблюдения	Температура воды (в °С)	Соленость (в ‰)	Стадия развития	Время и условия оплодотворения	Через сколько часов после оплодотворения сделаны наблюдения	Температура воды (в °С)	Соленость (в ‰)	Стадия развития	Время и условия оплодотворения	Через сколько часов после оплодотворения сделаны наблюдения	Температура воды (в °С)	Соленость (в ‰)	Стадия развития
14/IV 10 ч. 15 м. Т° воды 16,2°. Т° воздуха 20,4° Соленость воды 0,05‰	1	19,0	0,05	2 бластомера	11/VI 12 час. Т° воды 22,6°. Соленость воды 0,00‰	1	22,2	0,00	2 бластомера	11/VI в 19 ч. 50 м. Т° воды 21,0°. Со- леность во- ды 0,00‰/00	1	—	0,00	Стадия разви-
	2	19,0		8 бластомеров		2	23,0		2		—	Стадия зародыше- вого кольца. Начало II стадии		2
	3	—	0,05	32 бластомера		3	23,6	0,00			3	22,0	0,00	Больше 32 бласто- меров Морула
	5	19,0		5		24,2	5				24,4	6		
	8	—	0,05	Стадия, близкая к моруле		8	24,4	0,00			8	—	0,00	Выклю- лись первые личинки Все выклю- нулись
	11	—		Стадия гастролы		12	21,8				12	—		
	18	18,0	0,1	Образов. зарод. щитга		—	—	0,00			—	—	0,00	
	24	—		Начало II стадии		26	20,4				26	20,4		
	30	—	0,1	Конец II стадии		—	—	0,00			30	18,6	0,00	
	34	—		Начало III стадии		39	18,6				39	—		
	44	—	0,1	III стадия		44	18,2	0,00			44	18,2	0,00	
	48	19,6		Выклюнулись первые личинки		49	18,4				49	18,4		
	58	—	—	Массовое выкле- выван. Все выклюнулись		—	—	—			—	—	—	—

В опытах первой серии через час после оплодотворения наблюдалось уже образование двух blastomerov, через 5 час. было уже 32 blastomera, через 18 час. в опытах первой серии и через 12 час. во второй — начинается закладка эмбриона. В разных сериях первые личинки выклевывались по прошествии 39—44 час. (табл. 2 и 3).

Таблица 3

Время	Средняя температура в °C	Появление пер-вых личинок	Массовое вы-клевывание	Конец выкле-вывания	Длительность периода вы-клевывания
Май . .	18,4	Через 44 час.	Через 51 час.	Через 58 час.	14 час.
Июнь . .	20,2	" 42 "	" 46 "	" 52 "	10 "
Июнь . .	21,4	" 39,5 "	" 43 "	" 47 "	7,5 "

Выклевывание личинок в пределах даже одного опыта протекает далеко неодновременно, а длится несколько часов. При этом период выклевывания, как показывает табл. 3, при низких температурах соответственно удлиняется.

Вычисление так называемой «суммы тепла» в условиях Каспийского моря в градусо-днях, как это делали Рейбиш и Апштейн для рыб северных морей, не представляется достаточно точным. Более быстро идущее развитие в обстановке относительно теплого моря, каким является Каспийское по сравнению с Северным и Немецким, требует вычисления суммы тепла в градусо-часах.

По «сумме тепла», необходимого для развития эмбриона *S. caspia* с момента оплодотворения до выклевывания личинки, получена средняя величина 943,5 градусо-часов (39,3 градусо-дня). В табл. 4 приведен цифровой материал, на основании которого была вычислена эта величина.

Таблица 4

Время наблюде-ния и № опыта	Вычисленные в моменты						Среднее коли-чество	
	появления пер-вых личинок		массового выклевывания		выклевывания последних ли-чинок			
	Градусо-часы	Дни	Градусо-часы	Дни	Градусо-часы	Дни	Градусо-часы	Дни
Май, 1—3 опыта	846,4	35,1	938,4	39,1	1067,0	44,5	950,7	39,6
Июнь, 4 опыт	888,8	37,0	929,2	38,7	1050,4	43,8	956,1	39,8
Июнь, 5 "	845,3	35,05	920,2	38,3	1005,8	41,9	923,3	38,5

Среднее количество градусо-часов для *S. caspia* по всем сериям равно 943,3 (39,3 градусо-дней).

На основании вычисленных градусо-часов для разных стадий развития икринки *S. caspia* можно судить о времени выметывания собранной в море развивающейся икры, если известны придонные температуры предшествующих дней. На рис. 1 и 2 изображено несколько стадий развития, сопоставленных с потребными для их разви-тия градусо-часами.

Для определения возраста икринок следует количество градусо-часов, соответствующее данной стадии развития (по рис. 1 и 2), разделить на придонную температуру, при которой найдена икра.

Что касается колебаний солености при инкубации икринок, то они были весьма незначительны (в пределах от 0 до 1‰) и вряд ли влияли на ход развития, тем более что, по данным Арнольда [2], развитие не показывает заметных отклонений даже при перенесении эмбрионов из пресной воды в морскую и обратно.

Таким образом, теми колебаниями солености, которые наблюдались в опытах при инкубации икринок, можно вполне пренебречь.

Личинки и мальки *S. caspia* также обнаруживают довольно большую стойкость по отношению к колебаниям солености. В опытах первой серии выращивали выклюнувшихся личинок при солености от 0,05 до 6‰. Каких-либо отклонений от нормы в смысле отхода личинок и мальков или интенсивности развития не наблюдалось. При этом одну из проб, развивавшуюся при солености = 0,05‰, перевели прямо в воду соленостью = 5,62‰. Такое резкое изменение солености вызывало вначале очень быстрые движения личинок, затем личинки успокаивались. Развитие личинок происходило вполне нормально.

В первые же часы после оплодотворения наблюдается отмирание неоплодотворенных икринок. В данных опытах из 1453 взятых для оплодотворения икринок 326 икринок¹⁾ оказались неоплодотворенными, что составляет 23,2% всего количества. Процент отмирания таких икринок в течение инкубации представлен в табл. 5.

Таблица 5

Через сколько часов после оплодотворения сделаны наблюдения	Количество мертвых икринок	% ко всему количеству икринок	% к общему количеству отмерших икринок
5	8	0,54	2,45
6	4	0,27	1,22
10	28	2,89	9,2
12	30	1,92	8,53
20	256	17,62	78,5
25	0	0	0
Итого..	326	23,24	100

Отсюда следует, что наибольшее количество неоплодотворенных икринок отмирает через 20 час. после оплодотворения.

Только что выклюнувшиеся личинки большую часть времени проводят на дне сосуда, иногда быстро поднимаясь вверх и делая небольшие поступательные движения у поверхности воды. Затем личинки останавливаются, делаясь совершенно неподвижными, опускаются вниз головой на дно, где остаются некоторое время без движения. По мере развития более взрослые личинки большую часть времени проводят у поверхности воды, иногда группируясь в небольшие стайки.

Продолжительность личиночной стадии, как и инкубационного периода, в данных опытах колеблется в мае при средней темпера-

¹⁾ Большое количество неоплодотворенных икринок, повидимому, можно объяснить недостаточной зрелостью икры.

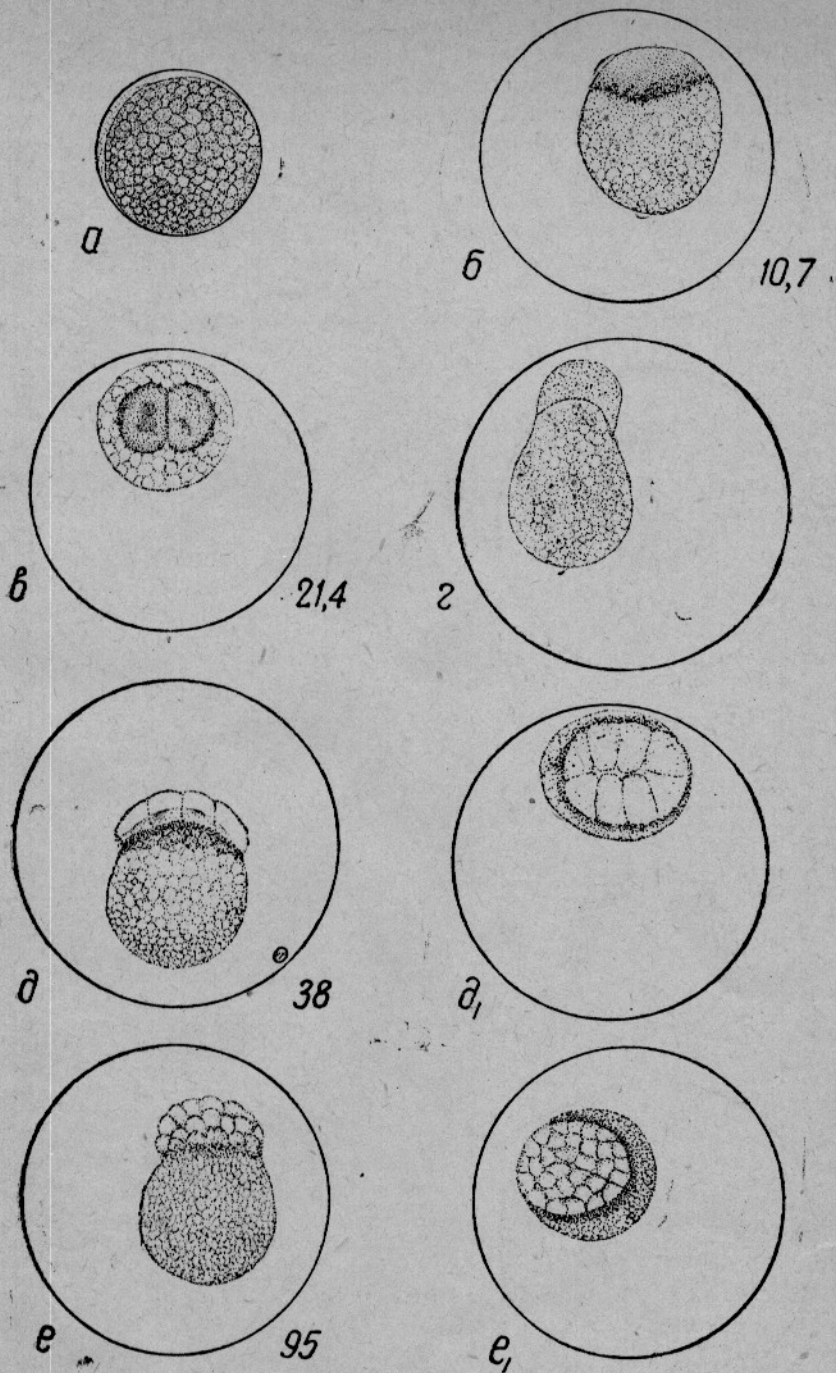


Рис. 1. Эмбриональное развитие *S. caspia* (полусхематично) (цифры под икринками показывают количество градусо-часов, необходимых для развития данной стадии).

а—неоплодотворенная икринка, только что взятая из ястыка; *б*—икринка через $\frac{1}{2}$ часа после оплодотворения; *в*—икринка через час после оплодотворения; стадия 2 бластомеров; *г*—неоплодотворенная икринка, пробывшая 4 часа в воде; *д, д₁*—икринка через 2 часа после оплодотворения, стадия 8 бластомеров; *е, е₁*—икринка через 5 час. после оплодотворения, стадия 32 бластомеров

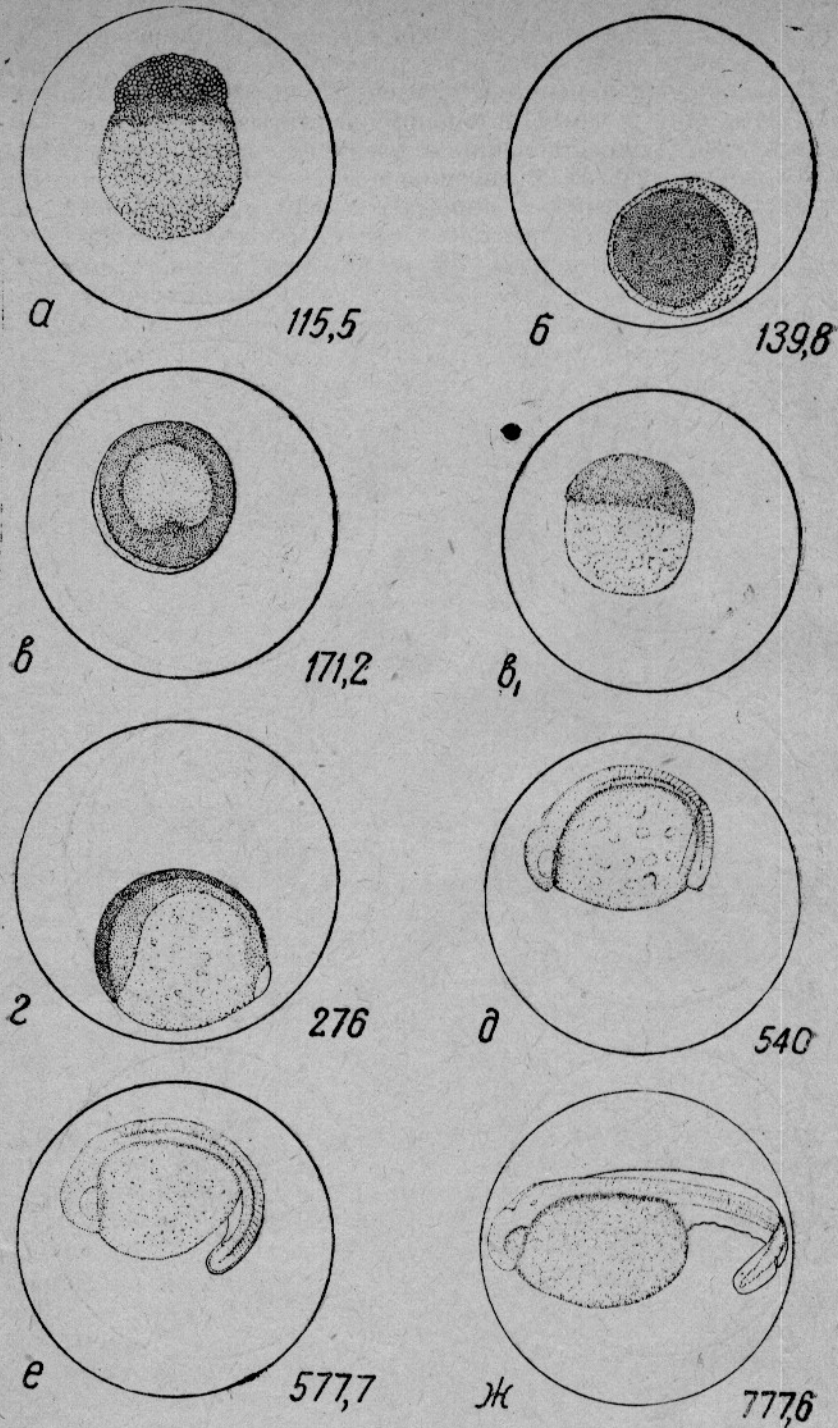


Рис. 2. Эмбриональное развитие *S. caspia*
 а—икринка через 8 час. после оплодотворения, стадия, близкая к моруле;
 б—икринка через 10 час. после оплодотворения, стадия образования
 зародышевого кольца; в, в₁—икринка через 11 час. после оплодотворения,
 стадия гаструлы; г—икринка через 18 час. после оплодотворения,
 начало образования зародыша; д—икринка через 30 час. после оплодо-
 творения на II стадии развития эмбриона; е—икринка через 32 часа пос-
 ле оплодотворения на III стадии развития эмбриона; ж—икринка через
 40 час. после оплодотворения на IV стадии развития эмбриона (накану-
 не выклеывания)

туре 18,2° от 7 до 8 суток и в июне при средней температуре 20,2—21,4° — 5—6 суток (рис. 3). После всасывания желточного мешка, т. е. после окончания периода пассивного питания, мальки, как известно, переходят к самостоятельному заглатыванию пищи. Тем самым дальнейшее существование и развитие мальков наряду с прочими условиями зависят от наличия в воде соответствующих пищевых объектов, которыми в природе являются, повидимому, фитопланктон и мелкий зоопланктон. Обычно у всех предшествующих исследователей мальки погибали в этот переходный критический момент, что к сожалению повторилось и в описываемых опытах. Через 1—2 суток после всасывания желточного мешка появляется вялость в движениях мальков и рост их, как показывает рис. 3,

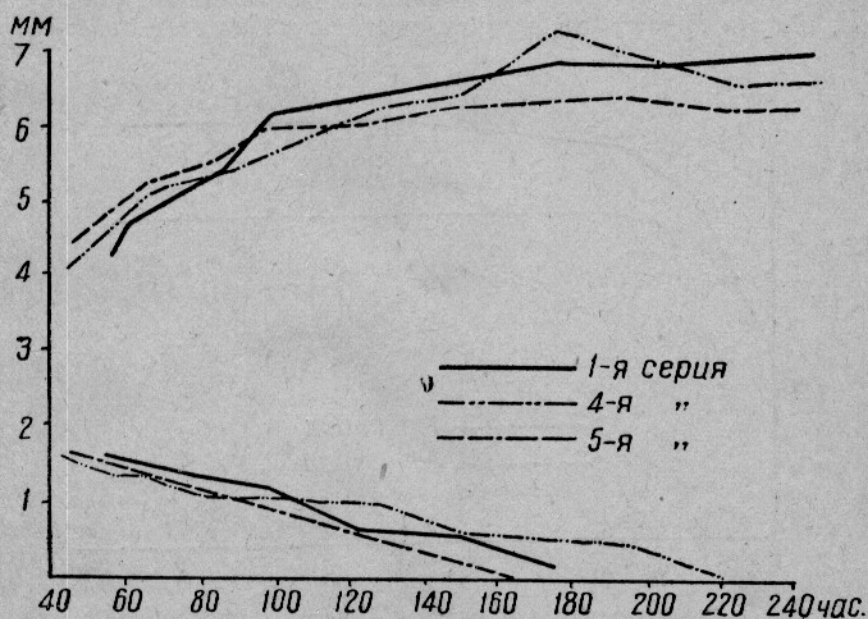


Рис. 3. Графическое сопоставление темпа роста личинки и резорбции желточного мешка (верхние кривые показывают рост личинок, нижние—резорбцию желточного мешка)

замедляется. Мальки опускаются на дно, становятся неподвижными, обнаруживая признаки жизни лишь при покачивании сосуда, и затем через 3—4 суток погибают, повидимому, от голода. В целях продления жизни мальков прибавляли в воду планктон, собранный в море сетью Нансена из газа № 16 и состоящий из мелких ракообразных, личинок моллюсков и инфузорий. Но эти организмы, повидимому, были слишком грубы, и мальки не могли ими питаться, более же частой планктонной сети в нашем распоряжении, к сожалению, не было. В опытах, проведенных в мае, мальки погибли через 14 дней после выклеывания. Возможно, что они просуществовали бы и дольше, но в последние дни опыта, с 22 по 31 мая, судно, на котором велась работа, было на стоянке в Астрахани, где в это время проводилась борьба с малярией и все водоемы были залиты нефтью. Несмотря на то, что вода для мальков бралась батометром из придонных слоев реки, все же поверхность воды в сосудах неизбежно покрывалась слоем нефти. В июньских же опытах, как уже указано выше, формирование эмбриона, выклеывание личинки и всасывание желточного мешка шли гораздо быстрее, чем в мае, соответственно чему и мальки погибали быстрее, а именно через 11—12 дней.

В описании морфологии икринок и личинок мы придерживаемся по возможности того же порядка, какой взят другими исследователями [8 и 19] в их работах по черноспинке и волжской сельди. Это естественным образом облегчит сопоставление данных всех трех работ. Все наши промеры и морфологические описания даны по материалу, фиксированному 2%-ным формалином.

Зрелые неоплодотворенные икринки *S. caspia*, взятые из ястыка в живом виде, прозрачны и окрашены в слабо оранжевый цвет. После фиксации икринки становятся непрозрачными и теряют свою правильно округлую форму. Оболочка тонкая, собрана в большое количество пересекающихся в различных направлениях складок, местами плотно прилегает к желтку, местами же отстает от него.

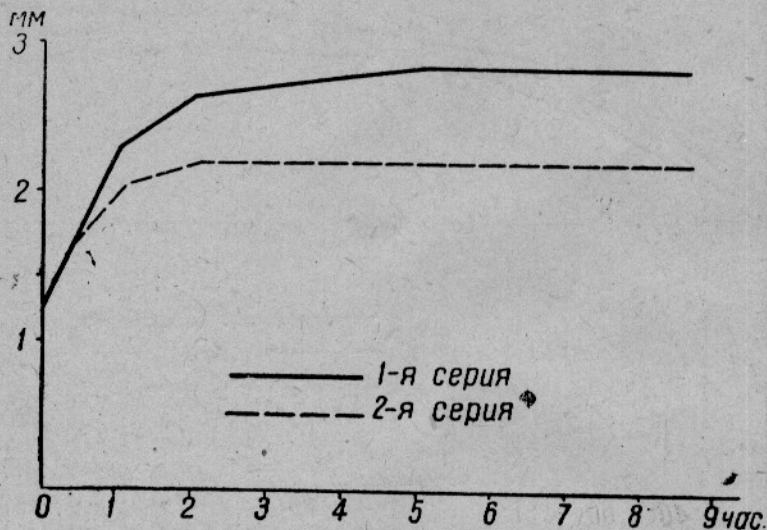


Рис. 4. Процесс разбухания икринок. По вертикали даны размеры икринок, по горизонтали — время в часах, прошедшее с момента оплодотворения

Строение яйца в его периферической и центральной части неодинаково. На поверхности расположен тонкий слой мелкоячеистой протоплазмы, а внутри лежат крупные, большей частью угловатые желточные гранулы (см. рис. 1-а).

Размеры таких овариальных икринок колеблются от 1,11 до 1,38 мм.

Помещенные после оплодотворения в воду икринки опускаются на дно сосуда, где остаются до конца развития. Икринки нелипкие и при встряхивании легко поднимаются в верхние слои воды, но вскоре снова опускаются на дно.

Живые развивающиеся икринки совершенно прозрачны. Если в отдельной икринке появляется хотя бы небольшой побелевший участок, то уже заранее можно сказать, что такая икринка погибнет в самом непродолжительном времени.

Сейчас же после оплодотворения наблюдается интенсивное разбухание икринок и отставание оболочки от желтка. Процесс разбухания, как показывают рис. 4 и табл. 6, протекает наиболее интенсивно в течение первого часа. За это время диаметр икринок увеличивается почти в 2 раза. Затем процесс разбухания замедляется, через 2 часа

делается почти незаметным, и через 2—3 часа устанавливается постоянный диаметр, остающийся неизменным до конца развития.

Вначале хорошо видимая при среднем увеличении микроскопа (Spencer микроскоп, окуляр 10 × об. 16 мм) складчатость оболочки по мере разбухания икринок делается все менее и менее заметной и, наконец, исчезает совсем.

Таблица 6

Разбухание икринок

Дата оплодотворения и № опыта	Через сколько часов после оплодотворения сделаны наблюдения	Размеры (в мм)			σ
		предельные	средние Мм	ошибка т	
14/V 1-я серия 1-й опыт	До оплодотворения	1,21—1,38	1,29 2,25	± 0,007 ± 0,007	0,038 0,061
	1	2,05—2,38			
	2	2,42—2,70	2,60	± 0,008	0,07
	5	2,62—2,91	2,77	± 0,009	0,059
	7	2,66—2,87	2,73	± 0,008	0,05
	10	2,70—2,87	2,82	± 0,006	0,04
	13	2,70—2,82	2,78	± 0,006	0,037
18—19	2,64—2,87	2,77	± 0,001	0,07	
		2,62—2,78	2,74	± 0,011	0,052
11/VI 2-я серия 4-й опыт	До оплодотворения	1,06—1,39	1,23	± 0,018	0,082
		1,80—1,97	1,86	± 0,008	0,041
	30 мин. после оплодотворения	2,13—2,17	2,13	—	—
	2	2,13—2,33	2,25	± 0,012	0,062
	3—6	2,17—2,29	2,25	± 0,008	0,048
	8	2,13—2,29	2,25	± 0,010	0,054
	12	2,21—2,42	2,29	± 0,008	0,051
26	2,13—2,38	2,25	± 0,009	0,059	
11/VI 2-я серия	30 мин.	1,72—1,88	1,80	± 0,006	0,061
	1 час.	1,92—2,29	2,13	± 0,015	0,080
	5 час.	1,97—2,25	2,13	± 0,009	0,079
	24 часа	1,92—2,21	2,09	± 0,022	0,08

Подобными свойствами обладают икринки всех сельдей рода *Caspialosa* и близкого к нему рода *Alosa* [5, 9].

Оболочка икринки чрезвычайно тонка, между ней и желтком образуется большое перивителлиновое пространство¹⁾, составляющее от 21 до 31% диаметра икринки, в среднем около 25%. Жировая капля отсутствует. Желток состоит из различных по своим размерам гранул. Самые крупные из них лежат под зоной дробления, и самые мелкие на противоположном ей конце (см. рис. 1-б).

Средние размеры вполне разбухших икринок в разных опытах колеблются от 2,09 до 2,82 мм²⁾. Наиболее крупные икринки (2,42—2,91 мм) в указанных пределах была в 1-м опыте и наиболее мелкие в последнем, 5-м (1,9—2,3 мм) (рис. 5 и табл. 6).

¹⁾ Ширина перивителлинового пространства (в оптическом разрезе) вычислялась по формуле: $P = \frac{D-d}{D \cdot 2} \cdot 100$, где P — перивителлиновое пространство, D — диаметр икринки, d — диаметр яйца, т. е. желток + бластодиск. В тех случаях, когда яйцо имело продолговатую форму, d бралось, как среднее арифметическое из наибольшей длины и высоты яйца.

²⁾ Размеры икринок в данных опытах были несколько больше, чем в опытах Арнольда (1,9—2,91 против 1,7—2,2 мм), но полностью совпадают с данными участников Каспийской экспедиции 1912—1913 гг.

Сопоставление размеров производителей, взятых для опытов в мае и июне (см. табл. 1), показывает, что диаметр оплодотворенных икринок не зависит от размеров особей.

Влияние же солености исключается, так как разница в солености воды в тех и других опытах составляет всего лишь 0,05‰.

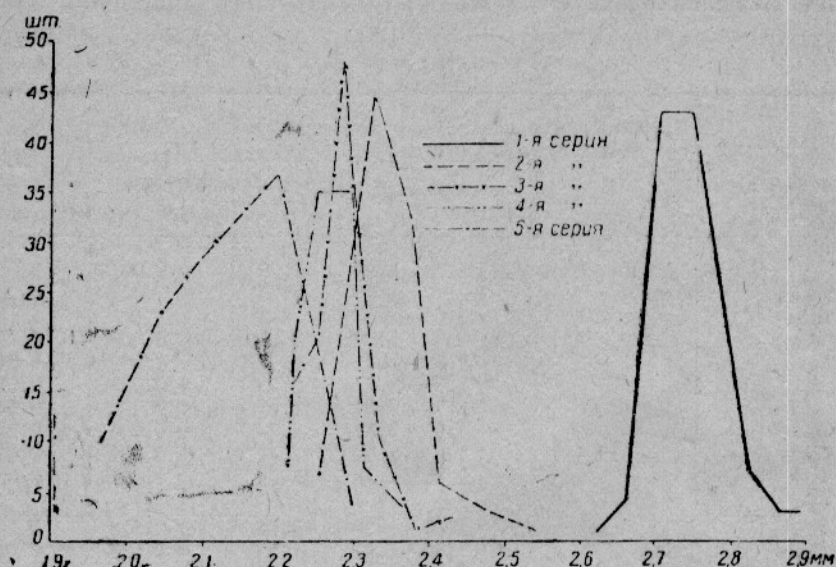


Рис. 5. Размеры икринок различных особей (по вертикали даны количества икринок, по горизонтали — размеры в миллиметрах)

Окончательное разрешение вопроса о причинах различия размеров икринок ряда особей нуждается в дополнительных исследованиях.

Эмбриональное развитие

При отнесении эмбрионов к той или иной стадии развития в данных опытах мы придерживались номенклатуры, установленной Рассом [14] ¹⁾.

Эмбриональное развитие *S. caspia* в основных чертах протекает по общему для костистых рыб типу (П. Иванов «Общая и сравнительная эмбриология», 1937 г.), поэтому здесь опускаются все детали эмбриогенеза и приводится лишь краткое общее описание, необходимое для определения систематических признаков.

1) Первая, или стадия дробления (и обрастания), длится от начала дробления до зарастания зародышевой полоски вверх от бластодермального кольца (валика). Целесообразно выделять из первой стадии начальную стадию дробления от 2 до 8 blastomeres.

Вторая, или стадия зародышевой полоски, длится от появления зародышевого выроста до момента отделения хвоста эмбриона от желтка.

Третья, или стадия неоформившегося эмбриона, длится от момента обособления хвоста до момента, когда эмбрион охватит (или может охватить) по периферии весь желток.

Четвертая, или стадия оформившегося эмбриона, длится от момента охвата эмбрионом всего желтка до выхода из икринки.

Обычно на четвертой стадии у эмбриона многих рыб полностью пигментированы глаза, а на теле пигментные клетки располагаются специфичным для каждого вида образом. (Т. С. Расс, Инструкция по сбору и технике количественной обработки икры и мальков морских рыб. Москва, 1933).

После оплодотворения икринки поверхностно располагающаяся плазма перемещается к анимальному полюсу, где в результате ее скопления образуется округлый, довольно высокий чечевицеобразный бластодиск (см. рис. 1-б). Подобное же скопление плазмы образуется и в неоплодотворенных икринках, с той разницей, что оно образуется значительно медленнее, и дальнейшего дробления или не происходит совсем, или же оно протекает неправильно и быстро прекращается, т. е., иначе говоря, мы имеем здесь дело с началом партеногенеза (см. рис. 1-г). Упомянутый выше процесс протекает в течение первого получаса после оплодотворения, а через час уже появляется первая бороздка дробления.

Перед началом дробления образовавшийся бластодиск несколько удлиняется в одном направлении и затем под прямым углом к длинной оси его появляется первая бороздка. Образовавшиеся два blastomera совершенно симметричны (см. рис. 1-в).

Вторая бороздка проходит под прямым углом к первой, и получившиеся четыре blastomera, как и первые два, также вполне симметричны. Две трети и четыре четвертых борозды разделяют диск на 32 blastomera.

Бластодиск на стадии восьми blastomera имеет удлиненную форму и содержит в себе две симметричные серии по четыре blastomera в каждом (см. рис. 1-д, д₁). По мере дробления контур бластодиска постепенно округляется, и на стадии 32 blastomera форма его заметно приближается к округлой (см. рис. 1-е₁) и в дальнейшем развитии становится почти радиально-симметричной.

После многократно повторяющихся делений на поверхности желтка образуется куполообразный многоклеточный зародышевый диск — морула. Упомянутая стадия развития представлена на рис. 2-а. На этом же рисунке под бластодиском виден ясно выраженный перибласт. Через 8 час. (при средней температуре 18,4°) после оплодотворения диаметр бластодиска заметно увеличивается, высота его уменьшается, купол становится более плоским, но края его заметно утолщаются (см. рис. 2-б), давая начало зародышевому кольцу. Вслед за этим начинается процесс обрастания желтка blastoderмой. Через 10—11 час. наступает стадия гастрюлы. В одном месте внутренней части краевого утолщения бластодиска появляется небольшой вырост, представляющий собой зачаток будущего зародышевого щита (см. рис. 2-в, в₁).

Бластодиск непрерывно растет, охватывая все большую и большую поверхность желтка, края его доходят до экватора желтка и затем спускаются к вегетативному полюсу. Свободная поверхность желтка соответственно уменьшается и к концу обрастания приобретает вид небольшого кружочка (стадия желточной пробки) (см. рис. 2-г) и в конце концов замыкается blastoderмой. Параллельно обрастанию желтка зародышевый щит удлиняется, на его переднем конце происходит дифференцировка головного отдела зародыша, задний конец которого вместе с краем blastoderмы продвигается к вегетативному полюсу, так что на стадии желточной пробки зародыш охватывает уже заметно больше половины желтка (см. рис. 2-г). Через 18 час. после оплодотворения желточная пробка замыкается у заднего конца зародыша. Через 30 час. (при средней температуре 18,4°) появляется вполне сформировавшаяся II стадия (см. рис. 2-д). Глаза на этой стадии ясно видны, но хрусталик еще не оформлен. Слуховые капсулы не видны. Заметна сегментация тела, в котором насчитывается около 27 миотомов. Тело эмбриона и желток не пигментированы.

В начале III стадии вполне дифференцируется хвосталик, хвост начинает отделяться от желтка, и на конце тела появляется узкая зачаточная плавниковая кайма. При дальнейшем развитии эмбриона отделившийся от желтка хвост все больше и больше удлинняется и одновременно с этим разрастается и эмбриональный плавник, достигающий наибольшей ширины и высоты на вентральной стороне хвоста. Через 36 часов по оплодотворении эмбрион имеет вид, представленный на рис. 2-е. Сегментация тела выражена очень отчетливо, и на этой стадии насчитывается около 40 миотомов. В задней четверти тела эмбриона заметен анус. Слуховые капсулы вполне дифференцированы, но у некоторых экземпляров заметны еще с трудом. Размеры таких слуховых капсул равны приблизительно 0,06 мм. Желточный мешок овальной формы, длина его колеблется от 1,15 до 1,34 мм, высота от 1,06 до 1,15 мм. Пигмент, как и на предыдущей стадии, отсутствует.

На IV стадии развития (см. рис. 2-ж) хвост удлинняется настолько, что может охватить весь желток и свободно выдается в перивителлиновое пространство. Глаза не пигментированы. Ясно выражен анус, открывающийся, как у всех сельдевых, в задней четверти тела. Слуховые капсулы овальной формы, длина их равна 0,08—0,09 мм, ширина 0,04 мм. Желточный мешок овальной формы, длина его равна 1,3—1,44 мм, высота 0,9—1,02 мм.

Собственно тело и желточный мешок у одних эмбрионов не пигментированы, у других же при удалении оболочки видны еле заметные, слабо окрашенные меланофоры на желточном мешке и голове, а у иных особей встречаются одна-две пигментные клетки на вентральной стороне хвоста.

Наряду с процессом дробления плазмы и формированием эмбриона происходит изменение конфигурации яйца. В неоплодотворенной икринке и на стадии перемещения плазмы яйцо имеет более или менее округлую форму. Диаметр его в это время равен 0,98—1,4 мм в среднем 1,12—1,23. В дальнейшем яйцо удлинняется в направлении от анимального к вегетативному полюсу на стадии 32—64 blastomerov, достигает наибольшей длины, которая колеблется от 1,28 до 1,47 мм (ширина 0,9—1,23 мм) и сохраняет удлиненную форму до стадии морулы включительно (см. рис. 2-а). На стадиях образования зародышевого валика и обрастания blastoderмой желтка яйцо вновь округляется (рис. 2-в) и после замыкания желточной пробки приобретает почти правильно округлую форму. С развитием эмбриона, на второй стадии (по нашей терминологии) яйцо снова удлинняется в почти первоначальном направлении, т. е. от головы эмбриона к хвосту и перед выклеванием личинка приобретает удлиненно овальную форму.

Ясно видимая в начале развития ячеистая структура желтка в дальнейшем становится менее отчетливой, особенно слабо заметна на II стадии развития и несколько лучше на III и IV.

Постэмбриональное развитие

При описании личинок и мальков наряду с меристическими и морфологическими признаками в данной работе уделяется большое внимание пластическим признакам. В настоящей работе всюду приведены крайние размеры групп (подробные данные см. в приложении 1). Схема промеров личинок и мальков дана на рис. 6.

Только что выклюнувшиеся личинки *C. caspia* (рис. 7) имеют в длину (3,77 мм)¹⁾ 3,93—4,42 мм.

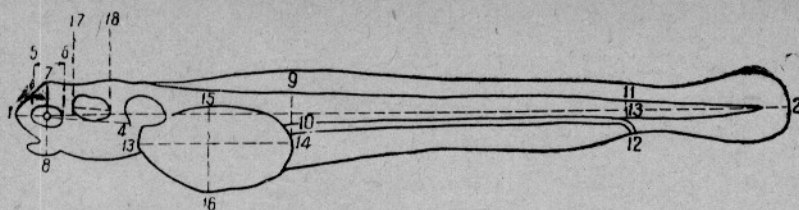


Рис. 6. Схема измерений личинок и мальков
 1—2—вся длина тела; 1—3—антеанальное расстояние; 1—4—длина головы; 1—18—длина головы до заднего края слуховой капсулы; 5—6—длина глаза; 7—8—высота глаза; 9—10—высота тела; 11—12—высота тела у ануса; 13—14—длина желточного мешка; 15—16—высота желточного мешка; 17—18—длина слуховой капсулы

Пластические и меристические признаки этих личинок даны в табл. 7.

Таблица 7

Пластические и меристические признаки только что выклюнувшихся личинок

	В мм	В % к L	Примечание
Вся длина тела <i>L</i>	(3,77) 3,93—4,42	—	
Антеанальное расстояние АА	3,28—3,60	82,3—84,7	
Высота тела <i>H</i>	0,19—0,26	4,7—5,6	
„ „ за анусом <i>Ha</i>	0,10—0,13	—	
Длина головы <i>C</i>	0,53—0,66	12,6—16,1	
Высота „ <i>Ch</i>	0,41—0,45	—	
Длина глаза <i>O</i>	0,25—0,29	—	
Длина слуховой капсулы	0,09—0,12	—	
Длина желточного мешка <i>l</i>	1,57—1,84	37,3—44,0	
Высота „ „ <i>lh</i>	0,73—1,06	—	
Число миотомов до ануса	38—39	—	

Ввиду отсутствия грудных плавников длина головы измерялась до заднего края слуховой капсулы

Только что выклюнувшиеся личинки совершенно прозрачны, имеют удлиненное тело с высоким эмбриональным плавником и большим желточным мешком. Глаза не пигментированы. Анальное отверстие находится в задней четверти тела и открывается на краю эмбрионального плавника.

Грудные плавники отсутствуют. Эмбриональный плавник начинается узкой полоской над серединой желточного мешка. Далее эмбриональный плавник, заметно расширяясь, идет по направлению к хвосту, достигая наибольшей высоты над задней третью тела. Антеанальный плавник имеет наибольшую высоту у заднего края желточного мешка, затем, заметно сужившись, идет ровной полосой вдоль тела. Перед анальным отверстием край плавника закругляется.

Интенсивность пигментации только что выклюнувшихся личинок несколько колеблется в зависимости от температуры, при которой протекает развитие. В опытах, проведенных в мае, большая часть выклюнувшихся личинок совершенно не пигментирована. Пигмент появляется несколько позднее (через 5—7 час. после выклеывания). Первые пигментные клетки в виде медких компактных еле заметных меланофоров появляются на голове. Отдельные клетки в количестве

¹⁾ В скобках приведены редко встречающиеся предельные значения.

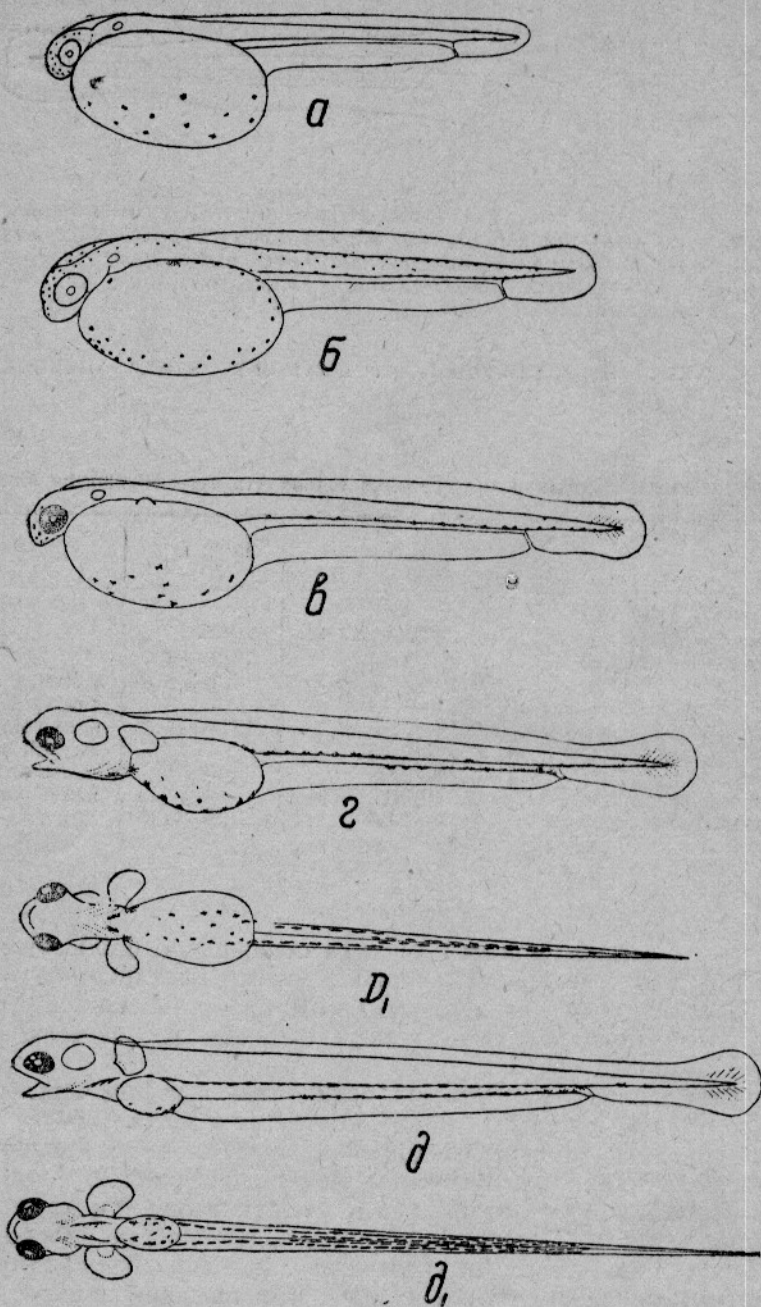


Рис. 7. Личиночные стадии

а—личинка длиной 3,77—4,34 мм (только что выклюнувшаяся личинка); б—личинка через несколько часов после выклеывания; в—личинка длиной 4,5—5,3 мм (на 2-е сутки после выклеывания); г, д₁—личинка длиной 5,36—6,19 мм (в конце 3-х суток жизни); д, д₁—личинки длиной 5,49—6,80 мм (на 5—7-й день жизни)

двух-трех появляются на вентральной стороне хвоста и одной-двух на дорзальной стороне хвоста. Одновременно мелкие звездчатые клетки появляются на желтке, преимущественно на вентральной его стороне. В других же опытах, проведенных при более высоких температурах в июне (2-я серия), описанное распределение пигмента нередко наблюдается уже у выклеывающихся личинок.

При дальнейшем развитии количество пигментных клеток постепенно увеличивается, а сами пигментные клетки делаются более интенсивно окрашенными (см. рис. 7-б). Появляется ясно выраженный ряд пигментных клеток на дорзальном крае задней трети тела. Отдельные разрозненные клетки этого ряда иногда заходят и в переднюю половину тела. Степень развития дорзального ряда подвержена заметным колебаниям, и иногда этот дорзальный ряд бывает выражен очень слабо. Кроме того на этой стадии бывают видимы группы клеток числом до 11 над кишечником, преимущественно в задней половине тела, и отдельные клетки, рассеянные по всему телу. На хвосте имеется до пяти клеток вдоль брюшного края и до трех клеток вдоль спинного края. Характер пигментации головы остается тот же.

На вторые сутки после выклеывания из икринки личинки достигают 4,5—5,3 мм длины (см. рис. 7-в). Пластические и меристические признаки этих личинок даны на табл. 8.

Таблица 8

Пластические и меристические признаки личинок на вторые сутки жизни (длиной 4,5—5,3 мм)

	В мм	В % к L	В % к С	Примечание
Вся длина тела <i>L</i>	4,5—5,3	—	—	
Антеанальное расстояние <i>AA</i>	3,68—4,23	79—82,3	—	
Высота тела <i>H</i>	0,21—0,29	4,5—5,5	—	
„ „ за анусом <i>Ha</i>	0,13—0,17	—	—	
Длина головы <i>C</i>	0,61—0,67	12,5—14,7	—	Длина головы
Длина глаза <i>O</i>	0,25—0,29	—	37,3—46	измерялась до зад-
Длина слуховой капсулы	0,11—0,15	—	—	него края слухо-
Длина желточного мешка <i>l</i>	1,17—1,57	33,7—26	—	вой капсулы
Высота <i>th</i>	0,79—1,04	—	—	
Число миотомов до ануса	39—40			

Слуховая капсула по сравнению с состоянием на предыдущей стадии заметно увеличивается. Позади слуховой капсулы на уровне четвертого-пятого миотома виден маленький грудной плавничок. Форма эмбрионального плавника остается почти без изменения. В хвостовом его отделе на месте будущих плавниковых лучей появляется радиально расположенная зернистость мезенхимного происхождения.

Личинки, развивавшиеся при низких температурах, еще и на этой стадии пигментированы слабее, чем личинки, выведенные при более высоких температурах. Вообще же на этой стадии пигмент выступает ярче и отчетливее. Усиливается пигментация желтка, и количество пигментных клеток доходит в иных случаях до 32. Виден ряд клеток над кишечником (латеральный ряд), и на вентральной стороне хвоста (см. рис. 7-в). Количество пигментных клеток на других частях тела заметно уменьшается. Меланофоры одних личинок более компактные, темные, у других более расплывчатые, звездчатые и

бледные, в особенности на желтке. Как правило, пигмент на голове более компактен, чем на других местах и зачастую имеет вид точек.

В конце 3-х суток жизни (см. рис. 7-г, D₁) личинки имеют в длину 5,36—6,19 мм. Пластические и меристические признаки этих личинок даны в табл. 9.

Таблица 9

Пластические и меристические признаки личинок длиной 5,36—6,19 мм в конце третьих суток жизни

	В мм	В % к L	В % к С
Вся длина тела <i>L</i>	5,36—6,19	—	—
Антеанальное расстояние <i>AA</i>	4,09—4,91	76—80,7	—
Высота тела <i>H</i>	0,30—0,40	5,4—6,7	—
„ „ за анусом <i>Ha</i>	0,15—0,21	—	—
Длина головы <i>C</i>	0,75—0,90	12,5—14,9	—
Длина глаза <i>O</i>	0,25—0,29	—	29—33
Длина слуховой капсулы	0,21—0,29	—	—
Длина желточного мешка <i>I</i>	0,73—1,34	—	—
Высота „ „ <i>lh</i>	0,25—0,88	—	—
Число миотомов до ануса	39—41	—	—

Голова вполне обособилась от желтка. Глаза наполовину или полностью пигментированы. Хорошо виден плечевой пояс. Грудные плавники имеют овальную, суженную к основанию форму и по длине превышают высоту тела. Оформлены жаберные дуги. Рот хорошо оформлен, ясно выражена нижняя челюсть. Угол рта лежит за серединой глаза.

Эмбриональный плавник начинается над основанием грудного плавника, идет, постепенно повышаясь, к заднему концу тела и достигает наибольшей высоты над 30—36 миотомами. Далее плавник снова понижается, достигая минимальной высоты над 47—49 миотомами, затем снова расширяется, переходя в округлый лопатообразный хвостовой плавник.

Пигментные клетки на голове уменьшаются в количестве и делаютя точечными. Наряду с этим исчезают почти все меланофоры на боках тела и также, частично, клетки задней половины латерального ряда. Остается по две-три клетки на вентральной и дорзальной стороне хвоста. В передней половине тела над кишечником и задней третью желточного мешка четко выражен характерный и для последующих стадий латеральный ряд, состоящий из звездчатых или компактных пунктирообразных меланофоров. По нижней стороне задней половины кишечника идет двойной ряд таких же клеток —

вентральный ряд. В передней части желтка и на основании межжаберного перешейка появляется по одной крупной клетке с каждой стороны.

Личинки на 5, 6 и 7-й день своей жизни по морфологическим признакам весьма сходны между собой и отличаются лишь длиной тела и размерами желточного мешка. Длина таких личинок колеблется от 5,49 до 6,80 мм (рис. 7-д, д₁). Пластические и меристические признаки этих личинок даны в табл. 10.

Таблица 10

Пластические и меристические признаки личинок и ранних мальков
длиной 5,49—6,80 мм

	В мм	В, % к L	В % к С
Вся длина тела <i>L</i>	5,49—6,80	—	—
Антеанальное расстояние <i>AA</i>	4,34—5,45	76,2—81,2	—
Высота тела <i>H</i>	0,33—0,44	4,9—7	—
„ „ за анусом <i>Ha</i>	0,15—0,23	—	—
Длина головы <i>C</i>	0,79—0,90	12,5—15,2	—
Длина глаза <i>O</i>	0,25—0,31	—	29—34,4
Длина желточного мешка <i>l</i>	0—0,31	—	—
Высота „ „ <i>lh</i>	0—0,96	—	—
Число миотомов до ануса	39—41	—	—

Голова имеет удлиненную форму. Глаза становятся черными. Со-членение челюстей находится сейчас же за серединой глаза. Желточный мешок овальной формы и по мере развития личинки уменьшается все больше и больше. Через 5—6 суток от него остаются незначительные пигментированные остатки (рис. 8-а, а₁). Впереди желточного мешка располагается прозрачная перикардиальная полость, в которой просвечивает уже ясно дифференцированное на две камеры и венозный синус сердце.

Над передним краем желточного мешка хорошо виден плечевой пояс, от которого отходят большие овальной формы грудные плавники. Пигментация личинок на 5, 6 и 7-й день после выклеывания принимает вид, характерный и для более поздних стадий. Пигмент на голове и боках тела исчезает. Передний конец латерального ряда по мере дальнейшего развития за счет новообразования пигментных клеток продвигается ближе к голове и доходит до четвертого-пятого туловищного сегмента. Задний же его конец в сравнении с предыдущей стадией удлиняется и доходит до анального отверстия. Передняя половина латерального ряда располагается на первых 17—18 миотомах. Меланофоры его более компактны, нередко штрихообразны и тесно сближены, иногда образуют сплошную линию. Меланофоры же задней половины ряда более расплывчаты, звездчатой формы и обособлены друг от друга. У некоторых личинок задняя по-

ловина латерального ряда представлена отдельными разрозненными меланофорами. По вентральной стороне кишечника от 18 миотома до ануса идут два ряда удлиненных в виде черточек, а иногда и звездчатых меланофоров. Обычно один ряд на одну клетку длиннее другого. Обособление этих рядов не всегда четко, и нередко на отрезке тела, близком к анусу, они сливаются в один ряд. Остатки желточного мешка с нижней стороны интенсивно пигментированы.

Над желточным мешком от третьего-четвертого сегмента и по перикардальной полости в косом направлении к середине плечевого

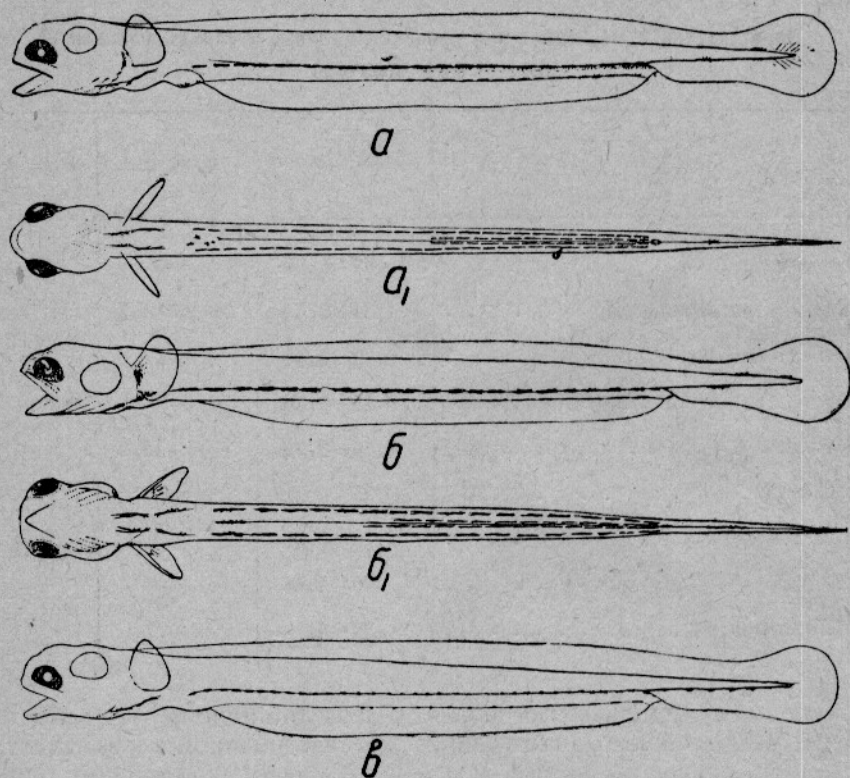


Рис. 8. Личиночные стадии
a—ранние мальки; *б*, *б*₁—мальки длиной 6,06—7,08 мм (на 8—11-й день жизни); *в*—малек с пигментом в виде точек

пояса расположены с каждой стороны тела по два меланофора, иногда сливающихся в одну линию. Впереди плечевого пояса находятся один-два парных удлиненных звездчатых или пунктирообразных меланофора.

На 5-й день в июньских сериях и на 7-й день в майских появляются первые мальки с всосавшимся желточным мешком.

На 7-й и 10-й день все мальки без исключения не имеют уже и следов желтка.

Мальки *S. caspia* на последующих стадиях развития (до 11-дневного возраста) очень сходны между собой по морфологическим и пластическим признакам, а также по характеру и интенсивности пигментации (рис. 8-б, б₁). Размеры таких мальков колеблются от 6,06 до 7,08 мм. Пластические и меристические признаки этих мальков даны в табл. 11.

Пластические и меристические признаки мальков длиной 6,06—7,08 мм

	В мм	В % к L	В % к C
Вся длина тела <i>L</i>	6,06—7,08	—	—
Антеанальное расстояние <i>AA</i>	4,50—5,32	77,2—80,9	—
Высота тела <i>H</i>	0,31—0,44	4,9—7	—
„ „ за анусом <i>Ha</i>	0,17—0,23	—	—
Длина головы <i>C</i>	0,79—0,90	12,5—14,1	—
Длина глаза <i>O</i>	0,27—0,31	—	29—34,4
Длина желточного мешка <i>l</i>	—	—	—
Высота „ „ <i>lh</i>	—	—	—
Число миотомов до ануса	39—41	—	—

Голова так же, как и на предыдущих стадиях, удлинённая. Глаза и слуховые капсулы имеют тот же вид, что и на предыдущей стадии. Точно также нет изменений в положении сочленения челюстей.

Радиальная зернистость на месте будущих лучей в грудном и хвостовом плавнике выражена сильнее, чем на предыдущей стадии. В задней части тела на месте будущего спинного плавника также появляется мезенхимная зернистость (скопление мезенхимы).

Характер пигментации кишечно-латерального и вентрального рядов ничем существенным от пигментации на предыдущей стадии не отличается. Пигментация же перикардиальной области после всасывания желточного мешка приобретает несколько иной вид. На уровне третьего-четвертого сегмента от латерального ряда по перикардиальной области вкось к средней части плечевого пояса отходят одна-две удлинённые клетки, сливающиеся иногда в одну линию. Латеральный ряд начинается на четвертом-пятом сегменте и в очень редких случаях от грудных плавников. Между латеральным рядом и пигментом перикардиальной области, как правило, имеется разрыв на протяжении первого-второго сегментов, и очень редко наблюдается полное слияние этих рядов. Как и на предыдущей стадии от плечевого пояса по межжаберному перешейку идет двойной ряд удлинённых или звездчатых меланофоров. У одних особей эти ряды широко расставлены, у других же тесно сближены или даже слиты в один ряд. За редкими исключениями эти ряды никогда не простираются за середину промежутка между плечевым поясом и глазом.

Характер меланофоров на всех стадиях развития весьма резко варьирует. В одних случаях меланофоры бледные, звездчатые, в других же случаях они удлинены, пунктирообразны и сливаются друг с другом в одну линию. Бывают и такие случаи, когда они имеют вид редко расставленных точек (рис. 8-в). Во втором и третьем случае двойные ряды на межжаберном перешейке слиты вместе.

При сопоставлении материала, полученного в результате искусственного оплодотворения и инкубации, с собранным в море на местах нереста *S. caspia* можно убедиться в том, что в условиях искусственного инкубирования развитие морфологических признаков идет так же, как и в естественной обстановке. Незначительные различия,

имевшиеся между мальками и личинками, выращенными в экспериментальных условиях и выловленными из моря, касаются только пигментации и имеют скорее количественный, чем качественный характер. Так, более поздние личинки и мальки, собранные в море, отличаются меньшим развитием задней половины латерального ряда, а иногда и полным его отсутствием. На его месте наблюдаются лишь отдельные, редко расставленные меланофоры, чаще всего расположенные вблизи ануса. У выросших в море мальков и личинок двойной ряд клеток на межжаберном перешейке слит вместе. При этом у ранних мальков закладывается вначале одна клетка, затем при длине 9—10 мм появляется другая и на более поздних стадиях — третья. Как правило, этот полный ряд никогда не заходит вперед от середины расстояния между глазом и плечевым поясом. Менее интенсивное развитие пигментации личинок и мальков, собранных в море, вполне естественно можно объяснить различными условиями освещения. Вода предустьевого пространства Волги в мае-июне сильно взмучена, благодаря чему прозрачность ее снижается, и тем самым для личинок и мальков создается слабая освещенность.

Описание развития мальков *C. caspia* в данных опытах кончается на стадиях от 7,08 мм длины, развитие более поздних стадий от 10 до 21 мм дано на основании материала, собранного на местах нереста.

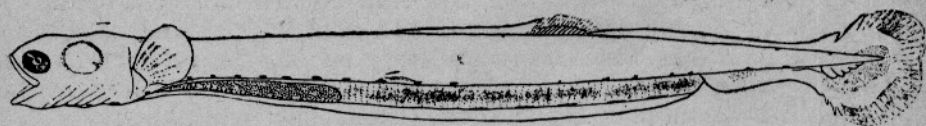


Рис. 9. Малек длиной 9—10 мм

Развитие мальков, имеющих 9—10 мм в длину, значительно продвинулось вперед (рис. 9). Пластические и меристические признаки этих мальков даны в табл. 12.

Таблица 12

Пластические и меристические признаки мальков длиной 9—10 мм

	В мм	В % к L	В % к С
Вся длина тела <i>L</i>	9—10	—	—
Антеанальное расстояние <i>АА</i>	7—8,5	76,2—85	—
Высота тела <i>H</i>	0,65—0,98	7,3—9,0	—
„ „ за анусом <i>Н_а</i>	—	—	—
Длина головы <i>С</i>	1,15—1,64	12,8—16,6	—
Диаметр глаза <i>О</i>	0,33—0,53	—	22,4—31,4
Число миотомов до ануса	39—41	—	—
„ „ до <i>D</i>	25—28	—	—
„ „ между <i>D</i> и анусом	13—15	—	—

На этой стадии наблюдается образование зубов, при этом на верхней челюсти уже имеется пять, а на нижней челюсти три оформленных зуба (рис. 10-а). На предчелюстной кости зубы отсутствуют.

Жаберный аппарат полностью не сформирован. Жаберные тычинки еще отсутствуют, но жаберные лепестки довольно хорошо развиты.

Грудные плавники утратили эмбриональный характер. Дорзальный эмбриональный плавник сильно редуцирован, и на спине довольно хорошо развит дефинитивный спинной плавник, в основании которого насчитывается 11—13 базальных лучей (*Basalia*). Вентральный эмбриональный плавник редуцирован гораздо меньше дорзального. На месте будущего анального плавника заметна зернистость мезенхимного происхождения. В хвостовом плавнике видно образование опорных пластинок для плавниковых лучей (*Hypuralia*). Брюшные плавники отсутствуют.

Характер пигментации принципиально тот же самый, что и на предыдущей стадии, т. е. имеется пунктирообразный ряд клеток в передней половине тела. В задней половине антеанального пространства проходят два ряда клеток, заложенных в глубине тканей над кишечником. Так же, как и на предыдущих стадиях, у некоторых мальков наблюдается несколько поверхностных, редко расставленных клеток, располагающихся преимущественно вблизи ануса. От четвертого-пятого миотома впереди латерального ряда по направлению к середине плечевого пояса проходят два ряда клеток. Имеется ряд из двух-четырех клеток на межжаберном перешейке. У большинства мальков этот ряд не простирается дальше середины промежутка между глазом и плечевым поясом и в редких случаях заходит несколько дальше. Наблюдается несколько пигментных клеток на брюшной и спинной сторонах хвостового стебля и у основания плавниковых лучей.

Мальки длиной 15—16 мм характеризуются следующим состоянием признаков, представленных в табл. 13.

Зубы на этой стадии уже настолько развиты, что хорошо видимы при 27-кратном увеличении бинокулярной лупы. При этом на нижней

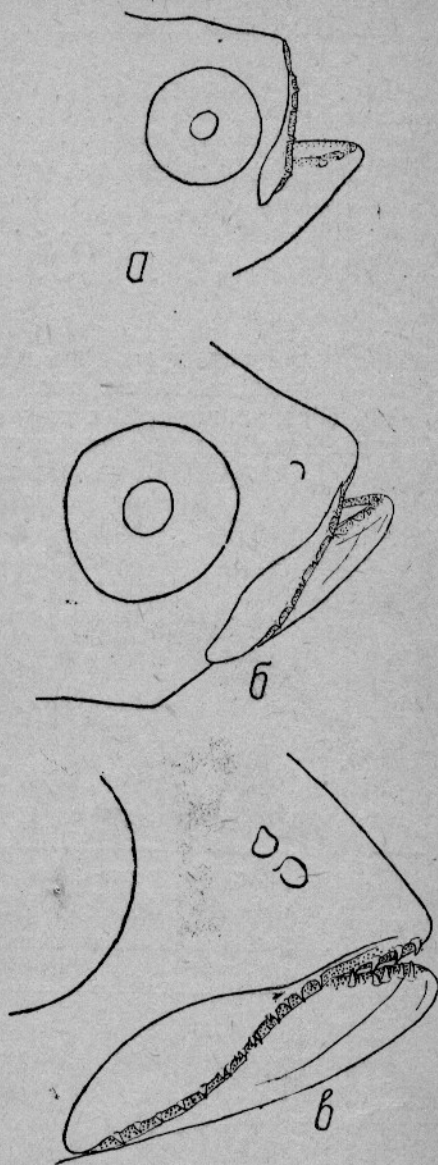


Рис. 10. Зубной аппарат мальков длиной 9—21 мм
 а—зубной аппарат мальков длиной 9—10 мм; б—зубной аппарат мальков длиной 15—16 мм; в—зубной аппарат мальков длиной 18—21 мм.

Пластические и меристические признаки мальков длиной 15—16 мм

	В мм	В % к L	В % к С
Вся длина тела <i>L</i>	15—16	—	—
Антеанальное расстояние <i>AA</i>	11—12	73,3—78,6	—
Высота тела <i>H</i>	1,23—1,64	7,7—10,6	—
” ” за анусом <i>Ha</i>	0,74—0,90	—	—
Длина головы <i>C</i>	2,46—3,11	16,4—19,4	—
Диаметр глаза <i>O</i>	0,57—0,74	—	20,7—24,8
Число миотомов:			
до ануса	36—41	—	—
до <i>D</i>	21—25	—	—
между <i>D</i> и анусом	14—18	—	—

челюсти имеется шесть-восемь зубов, на верхней шесть-восемь и несколько зачаточных (см. рис. 10-б).

Образование жаберных тычинок начинается у мальков длиной 11 мм. Развитие жаберных тычинок, как и у *C. kessleri* [8], начинается на большой половине дужки (hypobranchiale + ceratobranchiale) и всегда в средней ее части. Размеры тычинок и их зачатков убывают по направлению к концам дужки (рис. 11). В начале закладки жаберных тычинок меньшая половина дужки (epibranchiale + pharyngobranchiale) находится в зачаточном состоянии.

Рис. 11. Первая жаберная дужка мальков длиной 15—16 мм



Характеристика постепенного увеличения количества жаберных тычинок для ряда мальков дана в таб. 14.

Таблица 14

Количество жаберных тычинок у мальков длиной 13—21 мм

Размеры мальков (в мм)	Количество жаберных тычинок на большей половине колеблется от — до	Количество жаберных тычинок на меньшей половине колеблется от — до	Всего тычинок от — до	Примечание
13	4 (2)—3 (2)	Нет	4 (2)—3 (2)	Цифры в скобках обозначают зачатки жаберных тычинок
14	5 (1)—6 (1)	0 (1)—1 (1)	5 (1)—6 (1)	
15	6 (1)—8 (2)	0 (1)—1 (1)	6 (1)—8 (2)	
16	7 (1)—8 (1)	0 (1)—1 (1)	7 (1)—9 (2)	
17	8 (2)—10 (1)	0 (1)—2 (1)	9 (2)—11 (4)	
19—20	10 (1)—13 (1)	3 (1)—6 (1)	15 (2)—18 (2)	
21	11 —13 (1)	5 (1)—6 (1)	17—19	

Жаберная крышка очень мала и прикрывает только первые жаберные дужки. Спинной плавник принимает окончательный вид и имеет 14—16 лучей. Брюшные плавники представлены небольшими выростами и расположены на шесть миотомов впереди спинного плавника. В грудных плавниках заметно образование плавниковых лучей. Видны остатки эмбрионального плавника под кишечником, на хвостовом же стебле он совершенно редуцирован. Анальный плавник вполне оформлен и в нем насчитывается 16—18 лучей.

Мальки 18—21 мм абсолютной длины являются уже вполне оформившимися (рис. 12). Пластические и меристические признаки этих мальков даны в табл. 15.

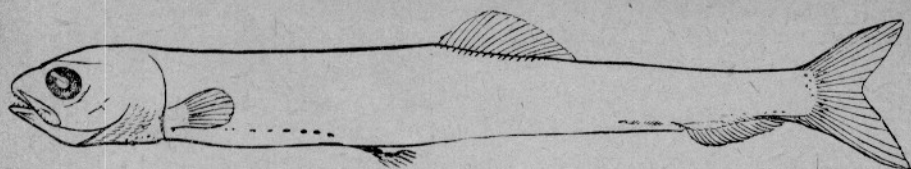


Рис. 12. Оформившийся малек длиной 18—21 мм

Таблица 15

Пластические и меристические признаки мальков длиной 18—21 мм

	В мм	В % к L	В % к С
Вся длина тела <i>L</i>	18 - 21	—	—
Антеанальное расстояние <i>AA</i>	13—15	61,9—73,7	—
Высота тела <i>H</i>	1,88—2,70	10,4—13,1	—
„ „ за анусом <i>Ha</i>	1,39—1,96	—	—
Длина головы <i>C</i>	3,60—4,67	18—22,5	—
Диаметр глаза <i>O</i>	0,73—1,06	—	18,2—25,9
Число мнотомов:			
до ануса	35—40	—	—
до <i>D</i>	20—22	—	—
между <i>D</i> и анусом	15—18	—	—

Зубы на челюстях крупные (см. рис. 10-в), на верхней челюсти зубы расположены в один ряд, в котором насчитывается 13—17 зубов. Имеются по два зуба на каждой предчелюстной кости. На нижней челюсти 8—12 и несколько зачаточных зубов.

Жаберная крышка, доходя до плечевого пояса, покрывает весь жаберный аппарат.

Количество жаберных тычинок, как показывает табл. 14, заметно возрастает.

В анальном плавнике насчитывается 19—21 лучей; в брюшных плавниках — 4—5 лучей.

Грудные плавники сформированы. Между брюшным и анальным плавником в виде узкой ленты проходят остатки эмбрионального плавника. Пигментация мальков усложняется тем, что к имеющемуся на предыдущей стадии пигменту добавляется двойной ряд клеток на дорзальной стороне тела, идущих от спинного плавника до конца хвостового стебля, группа диффузно рассеянных клеток над передней половиной кишечника и ряд клеток на верхней челюсти. У некоторых особей появляется несколько пигментных клеток над задними долями больших полушарий мозга. Наблюдается группа пигментных клеток в основании хвостового плавника и ряд штрихообразных клеток вдоль плавниковых лучей.

Сопоставление морфологических и пластических признаков, характеризующих отдельные стадии развития, показывает их закономерные изменения, приближающие эти признаки к состоянию их у взрослых. При этом видно, что рост отдельных частей тела происходит далеко неравномерно. Одни из них развиваются относительно быстрее, в то время как другие заметно задерживаются (рис. 13, 14),

Так, например, хвост и голова увеличиваются относительно быстрее других частей тела.

Относительное удлинение хвоста несомненно связано с подвижностью личинок и мальков. Мало подвижная личинка имеет и относительно менее развитый хвост, по мере же роста мальки делают все

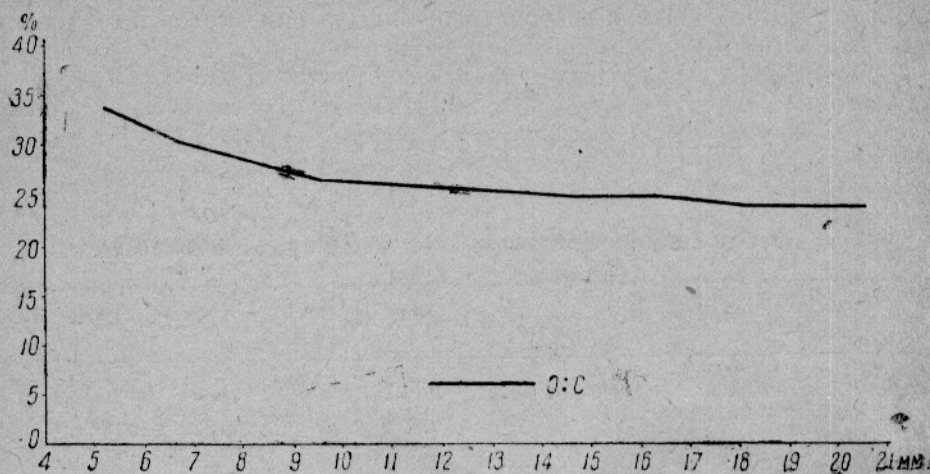


Рис. 13. Возрастные изменения отношения диаметра глаза к длине головы (по горизонтали даны размеры личинок и мальков в миллиметрах; по вертикали—процентное отношение диаметра глаз к длине головы)

более и более подвижными и параллельно с этим происходит и относительно большее удлинение хвоста. Обратное явление наблюдается в развитии глаза. Глаз по темпу роста заметно отстает от го-

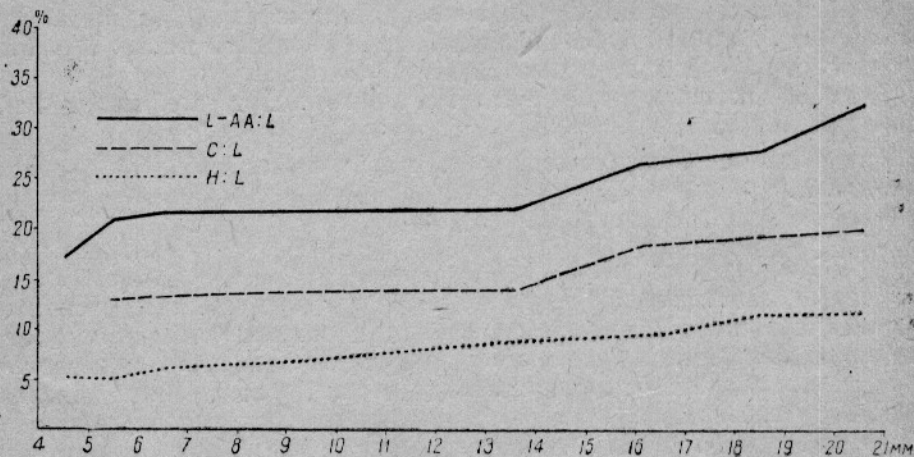


Рис. 14. Возрастные изменения отношений длины хвоста, высоты тела и длины головы ко всей длине тела (по горизонтали даны размеры личинок и мальков в миллиметрах; по вертикали—процентное отношение длины хвоста, высоты тела и длины головы ко всей длине тела)

ловы, и относительно большие размеры его у личинок по мере роста делают все меньше и меньше.

Кроме пластических признаков следует отметить изменения других морфологических признаков, касающихся, главным образом, пигментации.

Пигмент в виде отдельных пигментных клеток появляется вначале на голове, желточном мешке и на теле у ануса. Затем количество клеток увеличивается, но в середине личиночной стадии этот примитивный пигмент на голове и боках исчезает совершенно, а на смену ему постепенно образуется другой постоянный пигмент, оформленный в латеральный и вентральный ряды и ряд клеток на перикардиальной области и межжаберном перешейке.

Не менее интересным является изменение расстояния между основаниями грудных плавников и задним краем слуховой капсулы. Появляясь вначале на уровне пятого-седьмого миотомов, основания грудных плавников к моменту всасывания желточного мешка оказываются на уровне второго миотома.

Сопоставление признаков *C. caspia* и *C. volgensis*

Имеющиеся в настоящий момент сведения по морфологии икринок, личинок и мальков рода *Caspialosa* еще недостаточны для проведения сравнения всех стадий по всем каспийским видам, однако, более или менее достаточны для установления различий между *C. caspia* и *C. volgensis*. Работа Халдиной по *C. volgensis* дает довольно полное описание развития этого вида. Кроме того здесь использован материал по малькам *C. volgensis*, собранный Л. Мамонтовой в низовьях Волги. К сожалению, сборы Мамонтовой недостаточны в виду их малого количества и плохой сохранности.

Оба вида *C. caspia* и *C. volgensis* имеют придонные полупелагические икринки с большим привителлиновым пространством и отличающиеся размерами: у *C. volgensis* диаметр разбухших развивающихся икринок (2,6) 2,87—3,68 мм (3,77) у *C. caspia* — 1,92—2,91 мм¹⁾.

Эмбрионы *C. caspia* и *C. volgensis* отличаются друг от друга по времени появления пигмента. У *C. volgensis* пигмент ясно виден уже в конце II, начале III стадии. У *C. caspia* пигмент нигде не появляется раньше конца IV стадии, чаще же всего пигмент обнаруживается лишь после выклеывания личинки.

Только что выклюнувшиеся личинки обоих видов имеют удлинненную форму, совершенно прозрачны, слабо пигментированы, обладают большим желточным мешком и на первый взгляд чрезвычайно сходны между собой. При более же детальном исследовании обнаруживается ряд морфологических различий.

Только что выклюнувшиеся личинки *C. volgensis* отличаются от таких же личинок *C. caspia* относительно крупными размерами. Длина первых колеблется от (3,68—3,84)²⁾ 4,01 до 4,9 мм, в среднем 4,33 мм, вторых же от (3,77) 3,9 до 4,42 мм, в среднем 4,18. Соответственные различия наблюдаются также в размерах и форме желточного мешка: так у *C. volgensis* он яйцевидно округлый, длина его колеблется от (1,64) 1,70 до 2,05 мм, высота от 0,9 до 1,47 мм; у *C. caspia* продолговато-овальный, длина его 1,57—1,84 мм и высота 0,73—1,08 мм.

Кроме того желточный мешок *C. volgensis* более интенсивно пигментирован: на его поверхности насчитывается больше 50 меланофоров, в то время как у *C. caspia* их значительно меньше.

Не менее существенным отличием, сохраняющим свое значение и в дальнейшем развитии, являются также размеры глаз, которые у *C. volgensis* достигают 0,29—0,32 мм, в среднем 0,31, у *C. caspia* же — 0,25—0,29, в среднем 0,27—0,28 мм.

¹⁾ Икринки, собранные в море, имеют несколько больший размах колебаний (1,7—3 мм).

²⁾ Весьма возможно, что это преждевременно выклюнувшиеся личинки.

По материалам Халдиновой, у только что выклюнувшихся личинок *C. volgensis* пигмент хорошо развит и состоит из мелких меланофоров, неравномерно распределенных по телу. Вдоль спины тянется так называемый дорзальный ряд пигментных клеток. Другой такой же ряд идет над верхним краем кишечника. Неправильное скопление пигмента имеется на голове, и отдельные рассеянные меланофоры разбросаны по бокам тела. Одна-две пигментные клетки всегда присутствуют на дорзальном и вентральном краях хвостового стебля. По другим же материалам тело только что выклюнувшихся личинок *C. volgensis* пигментировано значительно слабее, ряд клеток над кишечником и так называемый дорзальный ряд клеток отсутствуют, и более или менее постоянными являются лишь несколько меланофоров на дорзальной и вентральной сторонах хвоста. Желточный мешок как в тех, так и других материалах интенсивно пигментирован¹⁾.

Личинки *C. caspia*, как правило, совершенно не пигментированы или же имеют только одну-две пигментные клетки на вентральной стороне хвоста и несколько бледных звездчатых клеток на желточном мешке.

Дальнейшее развитие личинок обоих видов протекает в общих чертах одинаково. Более мелкие к моменту выклеывания личинки *C. caspia* и в последующем ходе развития отстают в размерах от личинок *C. volgensis* и имеют в то же время меньший желточный мешок. Так, на 2-й день своего существования личинки волжской сельди имеют в длину от 5,6 до 6,6 мм. Личинки же каспийского пузанка того же возраста имеют меньшую длину, всего лишь от 4,9 до 5,3 мм.

При сравнении размеров только что освободившихся от желточного мешка мальков *C. caspia* и *C. volgensis* также обнаруживается, что малек каспийского пузанка мельче, его длина колеблется от 5,7 до 6,7 (7,0) мм, тогда как малек волжской сельди имеет длину от 6,7 до 8,0 мм.

Необходимо отметить особенно важные для определения материала (при одной и той же длине личинки) признаки, касающиеся размеров и пигментации желточного мешка. У *C. volgensis* желточный мешок относительно несколько больше и сильнее пигментирован²⁾, чем у *C. caspia*. Так, например, у личинок длиной 4,75—5,77 мм длина желточного мешка у *C. volgensis* равна 1,53—1,85 мм, у *C. caspia*—0,92—1,50 мм и при длине 6,7 мм желточный мешок у *C. caspia* нередко уже отсутствует. Личинки же *C. volgensis* этих же размеров имеют хорошо выраженный желточный мешок, достигающий в длину до 1,61 мм. Кроме того, как уже указывалось выше, личинки *C. volgensis* отличаются более крупными размерами глаз.

Таким образом, путем сопоставления длины тела со степенью развития желточного мешка (его наличием или отсутствием) и его пигментацией, а также и по размерам глаз удастся установить принадлежность личинки к тому или другому из сравниваемых видов.

Кроме приведенных выше различий в строении личинок *C. caspia* и *C. volgensis*, заслуживает внимания еще один признак. У двухдневных личинок *C. volgensis* вокруг обонятельных ямок имеются образования, напоминающие присоски, в то время как у *C. caspia* они зачаточны или совершенно отсутствуют.

1) Под интенсивностью пигментации здесь подразумевается количество меланофоров.

2) На поверхности желтка у *C. volgensis*, как правило, насчитывается больше 50 меланофоров, у *C. caspia* же их всегда меньше 50. Перед полной резорбцией желточного мешка число пигментных клеток значительно уменьшается.

На более поздних стадиях развития (начиная со 2-го дня для *S. volgensis* и 3-го дня *S. caspia*) происходят заметные изменения в распределении пигмента, который довольно быстро приобретает все основные черты будущей характерной пигментации поздних личиночных и ранних мальковых стадий.

Дорзальный ряд меланофоров и пигмент, диффузно рассеянный по телу и голове, исчезают, а вместо них развиваются латеральный ряд меланофоров, идущий над кишечником, двойной вентральный ряд, расположенный на нижней стороне кишечника, ряд пигментных клеток на межжаберном перешейке и группа меланофоров на перикардиальной области. Эта пигментация, являющаяся в общих чертах типичной для всего семейства сельдевых, дает, однако, отдельные, достаточно ясные видовые отклонения.

У ранних мальков *S. volgensis* пигмент латерального ряда непосредственно сливается с пигментом перикардиального ряда; у *S. caspia* латеральный ряд не доходит до перикардиального на протяжении первого-второго сегментов. Пигментный ряд межжаберного перешейка у *S. volgensis*, начинаясь на уровне плечевого пояса, простирается до уровня глаз¹⁾; у *S. caspia* этот ряд, как правило, не заходит дальше середины расстояния между плечевым поясом и уровнем глаз.

Что касается морфологических различий более поздних стадий, то за отсутствием литературных данных по *S. volgensis* и достаточно полного собственного материала по этому виду, нам удалось предварительно наметить только один отличительный признак²⁾. У мальков *S. volgensis* количество сегментов между плечевым поясом и передним концом спинного плавника на 2—3 больше, чем у мальков *S. caspia* той же длины.

Таким образом, при сопоставлении имеющихся в литературе и полученных нами на соответствующем материале данных по истории развития *S. volgensis* с данными по развитию *S. caspia* мы пришли к выводу, что эти виды вполне различимы почти на всех стадиях развития, начиная с неоплодотворенной икринки и кончая оформившимся мальком.

Подобного же рода видовые различия на эмбриональных и постэмбриональных стадиях развития наблюдаются по новейшим данным [5] и у представителей рода *Alosa*. Подробное сравнение развития сельдей рода *Alosa* с развитием сельдей рода *Caspialosa* будет дано в следующей работе. Здесь же мы ограничимся указанием того интересного в теоретическом отношении факта, что в развитии этих двух родов проявляется известный параллелизм как в морфологическом, так и в экологическом отношениях.

Что касается других видов рода *Caspialosa*, то по имеющимся в нашем распоряжении материалам, представляющим предмет следующего сообщения по развитию *S. saposhnikovi*, *S. brashnikovi agrachanica*, *S. brashnikovi typica* и *S. sphaerocephala*, икринки и ранние личинки этих видов также вполне удается отличить по морфологическим признакам от икры и личинок всех остальных промысловых видов рода *Caspialosa*.

Таким образом, результаты наблюдений над развитием каспийских сельдей приводят к убеждению, что при достаточно детальном исследовании их эмбриологии удается, по крайней мере в первом при-

¹⁾ У некоторых мальков *S. volgensis* пигментный ряд на межжаберном перешейке не доходит до уровня глаз, но всегда простирается дальше середины расстояния между плечевым поясом и уровнем глаз.

²⁾ Этот признак требует проверки на большом материале.

лижении, притти к возможности различения промысловых видов рода *Caspialosa* на всех эмбриональных и ранних личиночных стадиях.

Установившееся мнение о полной невозможности распознавания видовых признаков у всех личинок и мальков рода *Caspialosa* [12] объясняется недостаточной изученностью морфологии развития.

ВЫВОДЫ

Все вышеизложенное может быть резюмировано в следующем ряде положений:

1. Развитие икринок *C. caspia* возможно в пресной и соленой воде. Инкубационный период в воде солёности от 0 до 1‰ при 18,4° равен 44—58 час., при 21,4° — 39—47 час. Сумма тепла, необходимая для развития эмбриона с момента оплодотворения до выклеывания личинки, равна 943,3 градусо-часам (39,3 градусо-дням).

2. Икринки пузанка придонные, полупелагические лишены жировой капли. Средние размеры вполне разбухших икринок колеблются от 2,09 до 2,82 мм, крайние — от 1,9 до 2,91 мм.

3. Развивающийся эмбрион, как правило, не пигментирован; изредка пигмент появляется в конце IV стадии. У большинства пигмент появляется после выклеывания личинки. Образующийся вначале на голове и теле пигмент носит эмбриональный характер, так как при дальнейшем развитии личинки он на голове исчезает совсем, а на теле принимает другой вид.

Рассеянный вначале на теле пигмент частично исчезает. Наряду с этим происходит постепенное новообразование латерального ряда клеток над кишечником, двойного вентрального ряда клеток на перикардиальной области и межжаберном перешейке.

Личинки и мальки, собранные в море, отличаются от полученных в опытах меньшим развитием задней половины латерального ряда, а иногда и полным ее отсутствием.

4. Образование зубного аппарата начинается у мальков длиной 9—10 мм. Образование жаберных тычинок начинается у мальков длиной 11 мм.

5. По мере роста у личинок происходит сдвиг по направлению к голове грудных плавников, а у мальков — спинного плавника и ануса.

Рост отдельных частей тела личинок и мальков происходит неравномерно. Относительно быстрее удлиняется хвост и голова. Глаз же наоборот по темпу роста отстает от головы и по мере роста малька постепенно становится относительно все меньше и меньше.

6. Икринки *C. caspia* отличаются от икринок *C. volgensis* меньшим диаметром, меньшими размерами желтка и отсутствием пигмента у эмбриона. Выклюнувшаяся личинка отличается меньшими размерами, меньшим развитием пигмента и относительно меньшим желточным мешком.

Личинки отличаются меньшим желточным мешком и более слабой его пигментацией. Ранние мальки отличаются меньшим развитием латерального ряда и ряда клеток на межжаберном перешейке. Подробное сопоставление морфологических различий личинок и мальков *C. caspia* и *C. volgensis* дано в табл. 16.

Сопоставление морфологических различий у икринок, личинок и мальков

C. caspia и *C. volgensis*

Стадия развития	Признак	<i>C. caspia</i>	<i>C. volgensis</i>	Примечание
Икринка	Крайние размеры (в мм) Средний диаметр (в мм)	1,92—2,91 2,09—2,82	(2,62)2,87—3,68(3,77) 3,40	
Эмбрион II и III ст. IV ст.	Пигментация эмбриона ”	Не пигментирован Не пигментирован или бледные меланофоры на желточном мешке, голове и одна-две клетки на брюшном краю хвоста.	Пигментирован Пигмент рассеян по всему телу и нижней поверхности желточного мешка. Ряд клеток вдоль спинного и брюшного края хвоста. Скопление мелких пигментных клеток на голове (19)	По другим материалам пигментация <i>C. volgensis</i> сходна с <i>C. caspia</i>
Выклюнувшаяся личинка	Длина тела (в мм) Форма желточного мешка Длина желточного мешка (в мм) Высота желточного мешка (в мм) Размеры глаз Пигментация эмбриона	(3,77) 3,9—4,42 продолговатояйцевидноокруглая 1,57—1,84 0,73—1,08 0,25—0,29 Не пигментирован или одна-две клетки на брюшном краю хвоста и несколько пигментных клеток на желточном мешке и голове Желточный мешок слабо пигментирован	(3,68—3,84) 4,01—4,9 1,8—1,9 0,9—1,47 0,29—0,32 Пигментация сходна с предыдущей стадией	
5—6 мм	Длина желточного мешка Пигментация	0,38—1,52 На желточном мешке меньше 50 меланофоров	1,4—1,8 На желточном мешке больше 50 меланофоров	
6,7 мм	Присоски Размеры глаз Длина желточного мешка	Нет 0,25—0,29 Как правило, резорбирован	Есть 0,29—0,32 Не резорбирован, размеры его у некоторых доходят до 1,8 мм	
7,9 мм	Пигментация	Латеральный ряд одним-двумя сегментами отделен от пигмента перикардиальной области. Ряд клеток на межжаберном перешейке не простирается дальше середины расстояния между плечевым поясом и уровнем глаз	Латеральный ряд слит с пигментом перикардиальной области Ряд клеток на межжаберном перешейке простирается дальше середины расстояния между плечевым поясом и уровнем глаз	У большинства мальков <i>C. volgensis</i> этот ряд доходит до уровня глаз
10—11 мм	Число миотомов до начала D Пигментация	26 Различия те же, что и на предыдущей стадии	28	

СВОДНАЯ ТАБЛИЦА ПРОМЕРОВ ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ КАСПИЙСКОГО ПУЗАНКА

C. caspia Eichw. (в мм)

Длина тела - L		Антеиальное расстояние - AA		Наибольшая высота тела - H		Высота тела за анусом - Ha		Длина головы до заднего края слуховой капсулы - C ₁			
крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения		
3,93-4,42 ¹⁾	4,18	3,28-3,60	3,49	0,19-0,26	0,22	0,10-0,13	0,13	0,53-0,66	0,60		
4,01-4,95	4,39	3,40-4,05	3,62	0,19-0,26	0,23	0,10-0,15	0,13	0,53-0,61	0,61		
5,00-5,98	5,53	3,97-4,67	4,39	0,23-0,40	0,33	0,13-0,41	0,18	0,53-0,67	—		
6,01-6,96	6,35	4,67-5,49	5,02	0,31-0,44	0,39	0,17-0,23	0,20	—	—		
9,0-10,5	—	7,0-8,5	7,95	0,65-0,98	0,77	0,29-0,49	0,37	—	—		
13-14	—	10-14	10,5	1,15-1,31	1,23	0,49-0,74	0,65	—	—		
15-17	—	11-13	11,6	1,23-2,05	1,51	0,74-1,06	0,86	—	—		
18-19	—	13-14	13,6	1,88-2,45	2,18	1,15-1,56	1,42	—	—		
20-22	—	13-14,5	13,9	2,21-2,62	2,41	1,39-2,05	1,68	—	—		
Продолжение											
Длина тела		Длина головы до грудных плавников - C		Высота головы - Ch		Длина слуховой капсулы		Длина глаза - O		Длина желточного мешка - I	
крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения
(3,77) 3,93-4,42 ¹⁾	—	—	0,41-0,45	0,43	0,09-0,12	0,25-0,28	—	1,57-1,84	1,69	—	—
4,01-4,95	—	—	0,36-0,49	0,42	0,09-0,15	0,25-0,29	0,27	1,36-1,84	1,65	—	—
5,00-5,98	0,75-0,86	0,82	0,41-0,62	0,51	0,12-0,31	0,25-0,29	0,27	0,38-1,54	—	—	—
6,01-6,96	0,77-0,96	0,86	0,44-0,65	0,55	0,25-0,31	0,25-0,31	0,28	0-1,06	—	—	—
9,0-10,5	1,15-1,64	1,47	—	—	—	0,33-0,33	0,40	—	—	—	—
13-14	1,88-2,46	2,21	—	—	—	0,53-0,57	0,56	—	—	—	—
15-17	2,54-3,11	2,88	—	—	—	0,57-0,52	0,66	—	—	—	—
18-19	3,44-3,68	3,61	—	—	—	0,73-0,98	0,88	—	—	—	—
20-22	3,60-4,50	4,18	—	—	—	0,82-1,15	1,01	—	—	—	—

1) Только что выклюнувшиеся личинки.

Длина тела	Высота желточного мешка — h		$\frac{AA}{L}$ (в %)		$\frac{C_1}{L}$ (в %)		$\frac{H}{L}$ (в %)	
	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения
(3,77) 3,93—4,42 4,01—4,95	0,73—1,08 0,78—1,08	0,90 0,90	82,3—84,7 79,3—84,7	83,69 82,86	12,2—16,1 12,2—16,1	13,88 13,91	4,7—5,6 4,7—5,6	5,33 5,17
5,00—5,98 6,01—6,96 9,0—10,5 13—14 15—17 18—19 20—22	0,29—0,96 0,25—0,70 — — — — —	0,73 0,44 — — — — —	75,0—81,2 77,2—80,7 77,8—84,2 77—78,6 64,7—78,6 68,4—73,7 61,9—70,0	78,67 78,32 79,5 77,8 73,7 72,3 67,5	$C: L$ в % 12,5—14,9 12,3—14,2 12,8—16,4 14,5—17,6 17,0—23,0 19,0—19,4 18,5—22,5	13,78 13,49 14,1 14,1 18,5 19,6 20,0	4,5—6,7 4,9—7,0 7,2—9,3 8,2—10,0 7,7—12,0 10,4—12,9 10,5—13,1	5,73 6,13 7,1 9,0 9,6 11,5 11,7

Длина тела	$\frac{Ha}{H}$ (в %)		$\frac{O}{L}$ (в %)		$\frac{O}{C_1}$ (в %)		$\frac{l}{L}$ (в %)	
	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения	крайние значения	средние значения
(3,77) 3,93—4,42 4,01—4,95	52,1—61,9 52,0—61,9	57,92 58,16	6,1—7,0 4,97—6,3	6,14	37,3—46,0 —	40,36	37,3—44,0 30,3—44,0	40,30 38,49
5,00—5,99 6,01—6,96 9,0—10,5 13—14 15—17 18—19 20—22	42,8—65,2 45,2—58,0 36,7—60,5 42,6—64,3 45,1—66,7 61,2—70,6 56,7—80,0	55,98 50,54 46,1 53,2 57,2 65,8 69,9	3,9—5,8 3,8—4,56 — — — — —	4,67 4,38 — — — — —	0: C в % 29,0—40,0 27,7—35,0 22,4—33,9 23,2—28,2 20,7—25,0 21,3—27,2 18,2—29,4	33,90 32,04 26,9 25,4 23,0 24,3 24,1	0,65—30,6 0—17,3 — — — — —	23,62 — — — — — —

1) Только что выклюнувшиеся личинки

ТАБЛИЦА ИЗМЕРЕНИЙ ЛИЧНОК И РАННИХ МАЛЬКОВ *S. caspia*

Гся длина—L	Антеаналь- ное рас- стояние—AA	Высота тела—H	Высота тела по- зади ану- са—Hа	Длина головой—С	Высота головой —Сh	Длина глаза—O	Длина желточ- ного мешка—l	Высота желточ- ного мешка —lh	Колич. много- мов до ануса	Примечание
3,93—3,97	3,28—3,31	0,21	0,12	0,53—0,66	0,41	0,25—0,28	1,61—1,63	0,81—0,92	38—39	Голова измерялась до заднего края слуховой капсулы
4,01—4,09	3,36—3,44	0,19—0,21	0,10—0,13	0,57—0,66	0,41—0,45	(0,29)	1,63—1,80	0,79—1,08		
4,10—4,18	3,44—3,52	0,21—0,23	0,12—0,13	0,57—0,66	0,41—0,45	—	1,61—1,80	0,83—1,06		
4,21—4,29	3,47—3,60	0,20—0,26	0,12—0,13	0,53—0,61	0,45	—	1,57—1,77	0,78—0,94		
4,30—4,39	3,44—3,60	0,21—0,23	0,13	0,53—0,61	0,45	—	1,44—1,71	0,73—0,95		
4,40—4,49	3,56—3,68	0,19—0,26	0,12—0,13	0,57—0,66	0,45	—	1,44—1,84	0,73—0,88		
4,50—4,59	3,60—3,72	0,21—0,23	0,12—0,14	0,62	—	—	1,38—1,48	0,79—0,83		
4,67	3,68	0,25	0,15	0,67	0,38	0,29	1,57	0,88		
4,7—4,79	3,68—3,85	0,23	0,14	0,70	0,36—0,39	0,29	1,36—1,50	0,84—0,86		
4,8—4,89	3,84—4,01	0,25	0,13—0,15	0,61—0,67	0,36—0,41	0,25—0,29	1,42—1,52	0,84—0,94		
4,9—4,99	3,88—4,05	0,25—0,27	0,13—0,15	0,63—0,67	0,41—0,49	0,25—0,29	1,34—1,57	0,84—0,91		
5,00—5,09	3,97—4,10	0,23—0,27	0,13—0,15	0,63—0,67	0,41—0,49	0,25—0,29	1,27—1,54	0,71—0,88		
5,1—5,19	3,97—4,09	0,25—0,29	0,16—0,17	—	0,44—0,46	0,27—0,29	1,36—1,48	0,81—0,86		
5,2—5,29	4,09—4,23	0,27—0,29	0,17	—	—	0,27—0,29	0,86—1,48	0,54—0,83		
5,4—5,49	4,22—4,42	0,29—0,35	0,15—0,17	0,75—0,81	—	0,25—0,27	0,86—1,32	0,54—0,79	Голова измерялась до плечевого пояса	
5,5—5,59	4,30—4,42	0,33—0,36	0,17—0,20	0,77—0,81	0,52—0,54	0,23—0,27	0,65—1,31	0,35—0,84		
5,6—5,69	4,26—4,42	0,35—0,40	0,19—0,20	0,77	0,54	0,25	0,54—1,25	0,38—0,73		
5,7—5,79	4,24—4,59	0,27—0,38	0,17—0,19	0,79	0,54	0,25—0,27	0,58—1,38	0,31—0,69		
5,8—5,89	4,50—4,75	0,35—0,36	0,19	0,77—0,83	0,58—0,61	0,23—0,25	0,38—1,19	0,29—0,69		
5,9—5,99	4,50—4,75	0,35—0,40	0,19—0,21	0,75—0,86	0,53—0,60	0,25—0,29	0,38—1,29	0,29—0,96		
6,0—6,09	4,50—4,75	0,33—0,40	0,18—0,21	0,83—0,86	0,46—0,54	0,25—0,29	0,48—0,96	0,25—0,70		
6,1—6,19	4,75—4,91	0,33—0,42	0,17—0,21	0,82—0,86	0,40—0,65	0,27—0,28	н.о. 1) —1,06	н.о.—0,56		
6,2—6,29	4,75—4,91	0,33—0,44	0,17—0,19	0,86—0,88	0,44—0,57	0,27—0,28	н.о.—1,06	н.о.—0,50		
6,3—6,39	4,91—5,08	0,31—0,44	0,17—0,23	0,77—0,90	0,48—0,56	0,25—0,29	н.о.—0,60	н.о.—0,35		
6,5—6,59	5,08—5,12	0,38—0,44	0,19—0,21	0,82—0,90	0,57	0,27—0,31	0—0,57	0—0,31		
6,7—6,79	5,28—5,32	0,42	0,20—0,21	0,90	0,57	0,27	0—н.о.	0—н.о.		
6,8—7,04	5,32—5,49	0,36—0,41	0,19—0,20	0,86—0,96	0,57—0,58	0,29—0,31				

1) Незначительные остатки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Апштейн, Определение возраста пелагических рыбных икринок. Перевод Арнольда И., „Вестник рыбопромышленности“, № 1, т. XXV, 1910.
 2. Арнольд И., К биологии каспийской сельди пузанка. Труды Каспийской экспедиции 1904 г., т. I, 1907.
 3. Он же, Опыт искусственного оплодотворения сельди черноспинки (*C. kessleri*), „Вестник рыбопромышленности“, № 9 и 10, т. XXI, 1906.
 4. Бородин Н., Исследование образа жизни и размножения каспийских сельдей. „Вестник рыбопромышленности“, № 3, 1904.
 5. Chiappi T., „Note su alcuni stadi di sviluppo dell'agone, introdotto nei laghi laziali, e della Cheppia del Tevere“. — Boll. di Pesca, di piscicoltura e di idrobiologia, Roma, 1933, XI.
 6. Cunningham I., „The natural history of the marketable marine fishes of the British Island“, London, 1896.
 7. Dannevig H., „The influence of temperature on the eggs of fishes“.
 - 13-th Ann. Rep. of the Fishery Board for Scotland. P III, 1895.
 8. Диксон Б., Результаты наблюдений над биологией черноспинки (*C. kessleri* Gr.) в 1905 г. „Вестник рыбопромышленности“, № 11, т. XX, 1905.
 9. Ehrenbaum E., Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische. — Wiss. Meeresunt. Neue Folge, B. I., H. I, Kiel und Leipzig, 1894.
 10. Жуковский Н., Искусственное разведение сельдевых рыб. Труды Северного института рыбного хозяйства, т. III, Сельколхозгиз, Л., 1932.
 11. Казанский В., Этюды по морфологии и биологии личинок рыб Нижней Волги. Труды Астраханской ихтиологической лаборатории, т. V, вып. 3, Астрахань, 1925.
 12. Недошивин Я., Опыт искусственного оплодотворения каспийских сельдей. Сборник в честь проф. Н. М. Книповича, М., 1927.
 13. Расс Т., Пигментация эмбрионов и личинок сельдевых (сем. *Clupeidae*), как приспособление к пелагическому образу жизни. Бюллетень Московского о-ва испытателей природы, Отд. биологии, т. 56 (3), М, 1937.
 14. Он же, Инструкции по сбору и технике количественной обработки икры и мальков морских рыб, ГОИН, М, 1933.
 15. Он же, О типах строения икринок и их значении для классификации рыб. Доклады Академии наук СССР, т. 11(XI), № 7(93), 1936.
 16. Тонких И., К экологии нереста донской сельди (*Caspialosa pontica*) и к вопросу ее искусственного разведения. Работы Доно-Кубанской научной рыбхозстанции, вып. 5, Ростов н/Д, 1937.
 17. Тонких И., Некоторые наблюдения над постэмбриональным развитием сельди (*Caspialosa pontica*), Работы Доно-Кубанской научной рыбхозстанции, вып. 5, Ростов н/Д, 1937.
 18. Reibisch J., Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Fischeiern. — Wiss. Meeresunt. N. F. Bd. VI, Abt., Kiel, 1902.
 19. Халдинова Н., Материалы кразвитию волжской сельди. „Зоологический журнал“, 1939 г.
-

SUMMARY

The work presents a description of the development of the *C. caspia* according to material received from artificial fecundation and incubation.

Males and females for artificial fecundation were taken from an ichthyological trawl. Fecundation was made by the „dry method“.

Five experiments are carried out: three in May and two in June 1935. The incubation temperature was 18,4 °C in May and 20,2 °C—21,4 °C in June.

The duration of the incubation period at a temperature of 18,4 °C equals forty four fifty eight hours, at 21,4 °C—thirty nine—forty seven hours.

The „total heat“, necessary for the embryo development from the moment of fecundation to the hatching of the larvae is 39,3 degree-days (table 4).

The development of the egg is possible in fresh, as well as in salt water.

The experiments of the author show that the percentage of unfecundated eggs is 23,2 per cent (table 5).

The spawned eggs swell in water; the intensity of swelling is highest during the first hour. The permanent diameter of the eggs forms after two-three hours (fig. 2, table 6). The average sizes of fully swollen eggs fluctuate from 2,09 mm. (1,92 mm.—2,29 mm.) to 2,82 mm. (2,42 mm.—2,91 mm.). (table 6).

When shaken, demersal semipelagic eggs easily rise to the upper water layers.

The developing embryo is, as a rule, unpigmented; at the fourth stage of development pale melanophores are rarely observed on the yolk sacks, on the head, and one-two pigment cells on the ventral side of the tail.

The larva hatches with its head pressed against the yolk; it has no pectoral fins, the eyes are not pigmented (fig. 5). While further developing the head gradually parts from the yolk and separates entirely when the length of the larvae is 5,35 mm.—6,19 mm. (fig. 6—9). Also at this stage the shoulder girdle, the gill arches and mouth begin to form.

The larva stage of the *C. caspia* lasts seven-eight days at a temperature of 18,2 °C, and five-six days at 20,2 °C—21,4 °C.

The formation of the dental apparatus begins when the larva is nineteen mm. long. (fig. 10).

Table 17 shows the description of other characteristics of the stages of development from the hatching of the larva to the complete formation of the fry.

The comparison of morphological distinctions in larvae and fry of *C. caspia* and *C. volgensis*

Table 17

Development stage	Characteristics	<i>C. caspia</i>	<i>C. volgensis</i>	Notes
Egg	Utmost sizes mean diameter Pigmentation	1.92—2.91 2.09—2.82 mm Absence of pigment	(2.62) 2.87—3.68 (3.77) mm 3.31—3.40 mm Pigmented	According to other materials the pigmentation of the <i>C. volgensis</i> is like that of <i>C. caspia</i> .
Embryonic stages II and III Stage IV	"	Pigment absent or pale melanophores on the yolk sack and head and 1—2 cells on the ventral edge of the tail	Pigment spread all over the body and the lower surface of yolk sack. A row of cells along the dorsal and ventral edges of the tail. Accumulation of small pigment cells on the head	
Hatched larva	Body length Length and form of yolk sack Eye dimensions Pigmentation	(3.77) 3.9—4.42 mm 1.57—1.84 mm oblonged-oval 0.25—0.29 mm Pigment absent or 1—2 cells present on the ventral edge of the tail and several pigment cells on yolk sack and head. A slight pigmentation of yolk sack	1.8—1.9 mm egg-like rounded 0.29—0.32 mm Pigmentation like that of the preceding stage	
5—6 mm	Length of yolk sack Pigmentation	0.38—1.52 Less than 50 melanophores on yolk sack	0.29—0.32 Over 50 melanophores on yolk sack	Intensive pigmented yolk sack, counting on it over 50 melanophores 1.4—1.8
6—7 mm	Eye dimensions Length of yolk sack	0.25—0.29 Resorbed	0.29—0.32 Unresorbed; several individuals have a yolk sack of 1.8 mm in length	
7—9 mm	Pigmentation	Lateral line separated from the pericardial cavity pigment by 1—2 segments A row of cells on the interbranchial isthmus does not extend beyond the middle of the distance between shoulder girdle and eye level	Lateral line shades off into the pigment of the pericardial cavity A row of cells on the interbranchial isthmus extends beyond the middle of the distance between shoulder girdle and eye level	Most <i>C. volgensis</i> fry have this row reaching up to the eye level
10—11 mm	Number of myotomes before the beginning of D Pigmentation	26	28	The same distinctions as in the preceding stage

Age	Total body length	Length of yolk sack ¹	C 1		AA		H		Number of gill-rakers on the first branchial arch		Number of teeth on jaws		Number of myotomes before the D. begins
			L %		L %		L %		on the greater part	on the smaller part	Upper jaw	Lower jaw	
Hatched larva . . .	(3.77) 3.93— 4.42	1.57—1.84	12.2—16.1	82.3—84.7	4 7—5.6	absent	absent	absent	absent	absent	absent	—	
on the 2d day . . .	4.5—5.3	1.48—1.84	12.5—14.7	79.5—82.3	4.5—5.5	"	"	"	"	"	"	—	
on the 3d day . . .	5.36—6.19	0.90—1.34	12.5—14.9	76—80.7	5.3—6.8	"	"	"	"	"	"	—	
on the 4th day . . .	5.7—6.19	0.77—1.29	13.2—14.5	77—80.7	5.3—6.8	"	"	"	"	"	"	—	
5—7 days	5.49—6.80	remains or resorbed	12.5—14.4	77—80.7	5.1—7.0	"	"	"	"	"	"	—	
—	9—10	absence of yolk sack	14	79.5	7.3—9.3	"	"	"	"	5	3	25—27	
.	15—16	"	16.4—19.4	73.3—78.6	7.7—10.6	7 (1)—8 (—)	2 (1)—1 (1)	6—8	6—8	6—8	6—8	21—25	
.	18—22	"	18—22.5	61.9—73.7	10.4—13.1	10 (1)—3 (1)	3 (1)—6 (1)	13—17+2—5 on fore part of jaw	8—12	8—12	8—12	20—22	

¹ To shorten the text the following symbols are given in the tables:

L—absolute length

AA—anteanal distance

C—head length

H—maximal body height

O—eye diameter

D—dorsal fin

A—anal fin

V—ventral fin

I—yolk sack length

Age	Number of rays in D	Number of rays in A	Pigmentation	Note
Hatched larva	Absence of fin	Absence of fin	<p>Pigment is either quite absent or there are separate cells on the head, yolk sack, and one-three cells on the ventral and dorsal edge of the tail.</p> <p>A row of cells on the dorsal side of the hind third part of the body (the dorsal row); above the intestines (the lateral row) and separate cells on the sides of the body, head and yolk sack.</p> <p>A row of cells above the intestines and the double row of elongated cells on the lower side of the intestines (the ventral row), several cells on the ventral and dorsal edge of the tail. One pigment cell on each side of the fore part of the yolk and on the interbranchial isthmus.</p>	Larvae and fry developing under natural conditions have the hind part of the lateral row less developed, sometimes, it is missing.
on the 2d day	"	"	<p>The lateral row extending from the fourth-fifth segment to the anus. The double ventral row; one-two cells on the pericardial cavity and a row of cells on the interbranchial isthmus. The interbranchial row of cells does not extend beyond the middle of the distance between shoulder girdle and eye level.</p>	
on the 3d day	"	"	<p>The pigment is analogous to that described in the preceding stage.</p>	
on the 4th day	"	"		
5-7 days	"	"		
	Basalia are formed 12-13	"		
.	14-16	16-18		
.	14-17	18-21	<p>The double row of cells on the dorsal side of the body between the dorsal fin and the tail, and the group of diffusively scattered cells on the fore part of the intestines, on the upper jaw and the head are added to the pigment of the preceding stages.</p>	