

DOI: 10.24143/2073-5529-2018-4-58-64  
УДК 597.553.1-13(262.81)

Ю. А. Парицкий, Д. Д. Асейнов

## ОСОБЕННОСТИ РАННИХ ЭТАПОВ РАЗВИТИЯ АНЧОУСОВИДНОЙ КИЛЬКИ (*CLUPEONELLA ENGRAULIFORMIS* BORODIN)

Более 50 лет килечный промысел был ведущим в Каспийском море. Годовой вылов килек достигал 440 тыс. т. Основным объектом промысла была анчоусовидная килька, которая представлена в Каспийском море единой популяцией, состоящей из большого количества репродуктивно неизолированных биологических группировок, занимающих ареал Среднего и Южного Каспия над глубинами более 15–20 м. Изучение формирования численности поколений анчоусовидной кильки невозможно без знания эмбрионального и постэмбрионального периодов развития вида, поскольку именно в раннем онтогенезе происходит основная элиминация поколений. Этот вопрос до настоящего времени остается неисследованным и требует дальнейшего изучения. Исследование выполнено на материале результатов ученых съемок, проводившихся в 2010–2017 гг. в Среднем и Южном Каспии сотрудниками Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства. Изучение ранних этапов развития проводилось при температуре воды 19–20 °С с временным интервалом проб в 1 ч. Оплодотворение проводилось сухим методом в чашках Петри, оплодотворенная икра переносилась в аквариумы. Рассмотрены ранние этапы развития оплодотворенных икринок: процессы набухания и образования плазменного бугорка, образование бластомеров, этапы образования морулы, бластулы, этап гастрюляции, переходящий в процесс органогенеза (от сегментации до выплупления предличинок из оболочек). Постэмбриональное развитие характеризуется появлением зачатков плавников, развитием ротового отверстия, двигательной активностью, предваряющей плавучесть, пигментацией глазного яблока, ориентацией на свет. К 11–14 суткам после выклева происходит переход со смешанного питания на питание исключительно внешней пищей, что означает качественно новый период развития – личиночный.

**Ключевые слова:** икринки, эмбрионы, личинки, бластодиск, морула, бластула, гастрюляция, органогенез, сегментация.

### Введение

Изучение раннего онтогенеза морских рыб связано с разработкой ряда важных теоретических и практических задач рыбного хозяйства. Рациональная организация рыбного хозяйства не может быть разработана без знания видовой принадлежности икринок, личинок, мальков, что до настоящего времени вызывает большие затруднения. Определение состава и численности пелагических икринок и личинок широко используется при оценке эффективности нереста, условий формирования численности подрастающих поколений [1–7].

Литературные сведения об особенностях ранних этапов развития анчоусовидной кильки отсутствуют, хотя этот вид до недавнего времени был ведущим промысловым объектом в Каспийском море. Численность формирующихся поколений до 2000 г. достигала 100 млрд экз., а в настоящее время не превышает 10 млрд экз.

Причина такого рода флуктуаций не может быть найдена без изучения ранних периодов жизни, поскольку именно в раннем онтогенезе происходит формирование численности поколений.

### Материал и методы исследования

Данная работа выполнялась в 2010–2017 гг. на живом материале, полученном в процессе искусственного оплодотворения икринок в лабораторных условиях на судах ФГБНУ «Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства» в процессе проведения исследовательских ученых съемок в Среднем и Южном Каспии.

Производители вылавливались на местах нерестилищ, оплодотворение проводилось сухим методом в чашках Петри, оплодотворенная икра переносилась в аквариумы. Развитие изучалось при температуре воды 19–20 °С. Пробы развивающихся икринок отбирались через 1 ч.

### Результаты исследования и их обсуждение

Икринки анчоусовидной кильки по характеру распределения в них цитоплазмы и желтка относятся, как у всех костных рыб, к типу телолецитальных, а по соотношению этих компонентов к полиплазматическим (по классификации [8]).

Икринки мелкие, пелагические. Диаметр неоплодотворенной икринки составляет в среднем 0,46 мм. Желток гомогенный, средние размеры желтка: длина 0,36–0,46 мм, ширина 0,28–0,32 мм. На вегетативном полюсе желточного мешка располагается жировая капля диаметром 0,23–0,26 мм.

Выметанная икра сохраняет способность к оплодотворению при температуре 19–20 °С в течение 15–20 мин. После оплодотворения образуется большая перивителлиновая полость шириной 0,21–0,26 мм.

Отличительной особенностью икры килек является наличие в желтке зернистых темно-красных включений, впервые описанных в [9]. В яйцах анчоусовидной кильки таких включений от 10 до 26. От сходных по строению икринок большеглазой кильки икринки анчоусовидной отличаются большими размерами перивителлинового пространства, меньшими размерами желтка и жировой капли и большим количеством зернистых включений. Форма включений у икринок анчоусовидной кильки палочковидная, а у большеглазой кильки колбообразная.

**Ранние этапы развития.** Через 25 мин после оплодотворения процесс набухания икринок заканчивается. Диаметр икринок увеличивается почти в 2 раза, составляя 0,60–0,90 мм. Набухшие икринки правильной округлой формы с тонкой оболочкой.

Одновременно с процессом набухания икры начинаются процессы стягивания и перераспределения цитоплазмы к анимальному полюсу и образование бластодиска (рис. 1, а).

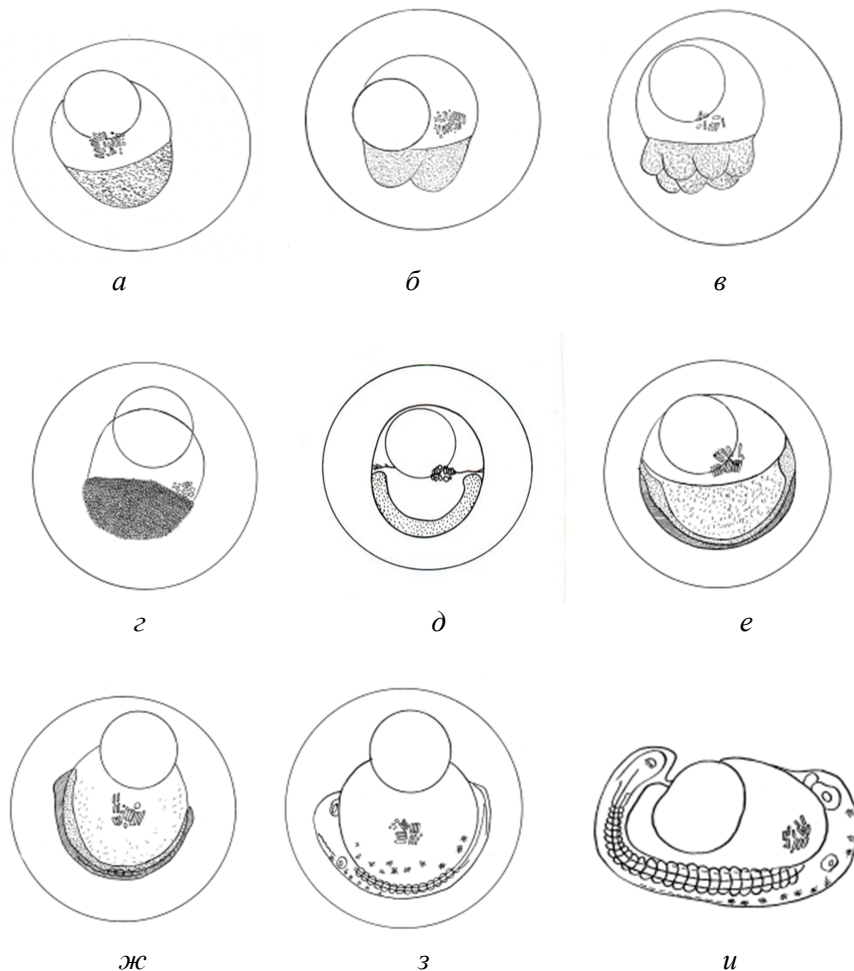


Рис. 1. Ранние этапы развития анчоусовидной кильки: набухание и образование плазменного бугорка (а); образование 2-х бластомеров (б); образование 16 бластомеров (в); образование мелкоклеточной морулы (г); образование бластулы (д); образование гастрюлы (гастрюляция) (е); образование 4-х сегментов (ж); образование 15 сегментов (з); образование концевой почки (и)

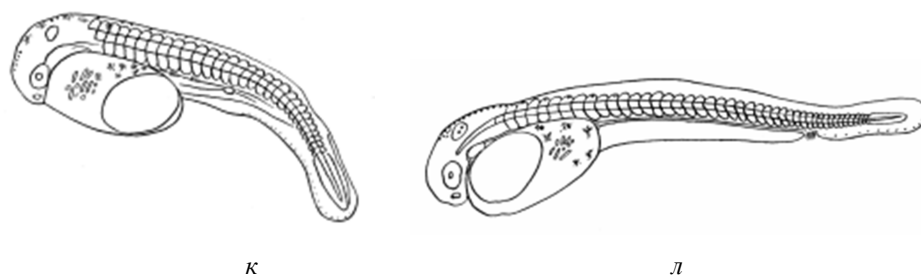


Рис. 1. Окончание. Ранние этапы развития анчоусовидной кильки: отчленение туловища от желточного мешка до уровня жировой капли (к); выплывание из оболочки (л)

Бластодиск достигает высоты 0,30 мм через 25 мин после оплодотворения. Затем начинается образование бластомеров.

Развивающиеся икринки распределяются в аквариуме в горизонте 5–20 см. Расположение жировой капли на вегетативном полюсе определяет положение развивающегося зародыша спинной поверхностью книзу. Первая борозда разделяет два бластомера на глубину 0,10–0,12 мм. Образование двух бластомеров заканчивается через 30–35 мин после оплодотворения (рис. 1, б). Борозда второго деления и контуры образующихся 4-х бластомеров появляются вслед за этим через 1,0–1,5 мин. Образование 4-х бластомеров заканчивается через 40–50 мин после оплодотворения. Образование 8, 16, 21 бластомера заканчивается соответственно через 1 ч 05 мин; 1 ч 20 мин; 1 ч 40 мин после оплодотворения (рис. 1, в).

Дальнейшее дробление приводит к образованию морулы – куполообразного клеточного бугорка, расположенного на поверхности желточного мешка. Куполоклеточная морула образуется в интервале от 2 ч 50 мин до 3 ч 00 мин после оплодотворения. Высота зоны дробления составляет 0,20–0,23 мм. По мере дальнейшего развития морулы количество клеток увеличивается, а размеры их уменьшаются. Образование мелкоклеточной морулы заканчивается в интервале от 3 ч 40 мин до 3 ч 50 мин после оплодотворения (рис. 1, г).

Дальнейшее развитие сопровождается вдавливанием желточного мешка и перемещением по его краям клеточного материала. Образуется бластула. Формирование бластулы заканчивается через 5 ч 30 мин после оплодотворения. Толщина бластодиска уменьшается и составляет в центре 0,16–0,18 мм. Клеточные края бластодиска в виде валика охватывают желточный мешок (рис. 1, д).

Через 7 ч после оплодотворения края бластодиска покрывают больше половины желточного мешка. Начинается процесс гастрюляции. Через 8 ч 50 мин после оплодотворения бластодерма покрывает 2/3 поверхности желточного мешка. По краю бластодермы становится заметен зародышевый валик. В дальнейшем, по мере наползания краев бластодермы на поверхность желточного мешка, зародышевый валик увеличивается, а его головной конец утолщается.

В возрасте 10 ч 40 мин края бластодермы смыкаются. Несегментированное тело зародыша охватывает больше половины желтка. Процесс гастрюляции заканчивается (рис. 1, е).

**Процесс органогенеза.** С окончанием процесса гастрюляции начинается процесс сегментации туловищной мезодермы.

В возрасте 12 ч посередине тела зародыша образуется 4 сегмента и большие зачатки глаз без хрусталика (рис. 1, ж).

В возрасте 14 ч 10 мин у зародыша просматривается 15 сегментов, появляются слуховые пузырьки (рис. 1, з). На теле эмбриона, обращенном вниз в естественном положении, различимы скопления точечных меланофоров. На нижней части жировой капли и желтке появляются звездчатые желтовато-черные образования, напоминающие пигментные клетки.

В возрасте 20 ч 25 мин эмбрион имеет 26 сегментов. Передняя часть тела предельно сближается с хвостовой частью. Образуется концевая почка, обособленная от поверхности желточного мешка. Просматриваются зачатки глаза и хрусталик (рис. 1, и).

В возрасте 21 ч зародыш имеет 27 сегментов. По мере роста тело эмбриона растягивает желточный мешок и придает ему грушевидную форму. Начинается слабая пульсация сердца. Начинается кровообращение. Сердце пропускает по сосудам бесцветную жидкость без эритроцитов. У эмбриона появляется способность судорожно подергиваться, в среднем 5 раз в минуту.

По мере роста и развития туловище эмбриона начинает отчленяться от желточного мешка.

В возрасте 22 ч после оплодотворения задняя часть тела отчленяется от желточного мешка до уровня жировой капли (8-го сегмента). Желточный мешок приобретает овальную форму. В туловищной мезодерме зародыша имеется 30 сегментов. Сердце пульсирует ритмично (75–80 ударов в минуту). Эмбрионы периодически (7–8 раз в минуту) делают резкие изгибы туловища и способны переворачиваться внутри яичевой оболочки, что способствует улучшению условий питания и дыхания [10] (рис. 1, к).

Через 24 ч после оплодотворения сегментация туловища заканчивается, начинается сегментация хвостового отдела тела. В туловище имеются 32–34 сегмента, в хвостовом отделе 3–4 сегмента. Развивается непарная плавниковая складка. Пульс усиливается до 100 ударов в минуту. В возрасте 26 ч после оплодотворения происходит вылупление эмбриона из яичевой оболочки, процесс сегментации заканчивается. В туловище имеются 32–34 сегмента, в хвостовом отделе 11–12. Длина предличинок составляет 1,7–1,8 мм. Глаза относительно большие, без пигментов, в слуховых капсулах есть отолиты. Загнутая книзу голова соединена с желточным мешком. Жировая капля имеет удлиненную форму и располагается около головной части (задняя часть достигает 9-го сегмента). На желточном мешке распределяются зернистые включения красного цвета. Черный точечный пигмент сохраняется на голове; в передней части спины и в задней части желточного мешка – ветвистые меланофоры.

Выклюнувшиеся предличинки прозрачные, имеют лентовидную форму тела, окаймленно-го неширокой плавниковой складкой. Малоподвижны, плавают головой вверх в горизонте 5–20 см, производя волнообразные изгибы хвостом и туловищем, изредка всплывают вертикально или косо вверх, вращаясь вокруг оси тела (рис. 1, л).

**Постэмбриональное развитие.** В конце первых суток после выхода из оболочки голова предличинки отделяется от желточного мешка и тело выпрямляется. Длина составляет 2,1–2,2 мм. Желточный мешок значительно сокращается в объеме, жировая капля приобретает более округлую форму и отодвигается от начала головы. На нижней поверхности головы закладывается рот в виде широкого углубления. Появляются зачатки грудных плавников. Пульс усиливается до 140 ударов в минуту (рис. 2, а).

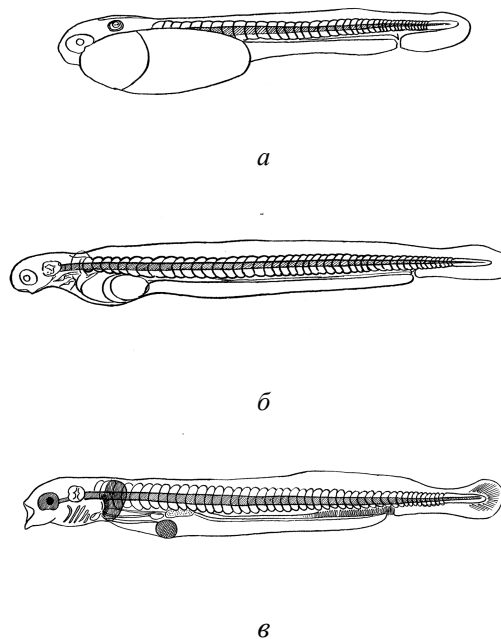


Рис. 2. Постэмбриональное развитие анчоусовидной кильки: первые сутки после выклева (а); третьи сутки после выклева (б); переход на экзогенное (внешнее) питание (14-е сутки после выклева) (в)

Предличинки становятся активными, рывками поднимаются по спирали на расстояние 6–8 см, затем пассивно опускаются вниз. Длительность покоя и падения около 6 с, чем обеспечивается плавучесть.

К концу третьих суток длина предличинок составляет 2,8–2,9 мм. Желточный мешок полностью резорбируется, остается лишь большая жировая капля. Рот перемещается вперед и занимает полунижнее положение. Становятся заметны жаберные дуги, но еще без жаберных лепестков. Более четко обозначается хвостовой плавник. В глазах эмбрионов появляется черный пигмент (рис. 2, б). Предличинки начинают воспринимать дневной свет и концентрируются в верхнем слое аквариума (5–10 см). При затемнении части аквариума стремятся переместиться в освещенную его часть. При всплывании и опускании, как и раньше, вращаются вокруг оси тела, но приобретают способность плавать в наклонной плоскости, не вращаясь вокруг оси тела. На этой стадии происходит переход предличинок на смешанное питание, включающее заглатывание пищи и использование энергетических ресурсов жировой капли.

На 11–14 сутки после выклева, при длине тела 3,6–3,8 мм, предличинки переходят на питание исключительно внешней пищей. На этой стадии жировая капля значительно уменьшается, перемещается в область 8-го сегмента. В слуховых капсулах появляются полукружные каналы. Глаза становятся главным органом отыскания пищи. Рот занимает конечное положение. Жаберные дуги без жаберных лепестков, сосудистая система без эритроцитов. Личинки держатся в обычном для взрослых рыб положении, брюшной поверхностью вниз. В аквариуме распределяются на разных горизонтах, не придерживаясь определенных зон (рис. 2, в). С переходом личинок на активное питание постэмбриональный период развития заканчивается и начинается качественно новый – личиночный.

### Заключение

Таким образом, эмбриональный период развития анчоусовидной кильки (с момента оплодотворения до выхода из яйцевой оболочки) длится при температуре воды 19–20 °С 26 ч.

Постэмбриональный период развития (с момента выхода из яйцевой оболочки до перехода на экзогенное питание) длится при этой температуре около 2-х недель.

В эмбриональном и постэмбриональном периодах развития можно выделить десять основных этапов развития:

- набухание и образование плазменного бугорка;
- дробление;
- образование бластулы;
- гастрюляция;
- сегментация туловищной мезодермы на поверхности желточного мешка;
- отчленение туловища от желточного мешка;
- вылупление из оболочки;
- этап эндогенного питания;
- этап смешанного питания;
- этап перехода на экзогенное питание.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Перцева Т. А. Новый метод установки мест нереста каспийских сельдей // Рыб. хоз-во. 1938. Вып. 7. С. 17–22.
2. Танасийчук В. С. Учет молоди промысловых рыб в Северном Каспии // Тр. ВНИРО. 1951. Т. 8. С. 28–32.
3. Коблицкая А. Ф. Ильменно-полойные нерестилища дельты Волги и их значение в разных экологических условиях на примере нерестилищ нижней зоны дельты // Вопр. ихтиологии. 1984. Вып. 4. С. 587–596.
4. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 207–217.
5. Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. 1949. Вып. 1. С. 5–332.
6. Асейнова А. А. Биологические основы формирования численности обыкновенной кильки в современных условиях Каспия // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов: материалы докл. I Всерос. конф. с междунар. участием (Борок, Россия, 16–17 сентября 2011 г.): в 2 т. М.: АКВАРОС, 2011. Т. 1. С. 35–41.

7. *Парицкий Ю. А.* О некоторых факторах, определяющих численность каспийской кильки в раннем онтогенезе // Экология молоди и проблемы воспроизводства каспийских рыб: сб. науч. ст. КаспНИРХ. М., 2001. С. 208–213.

8. *Крыжановский С. Г.* О видообразовании // Зоолог. журн. 1953. Т. 32. № 6. С. 1084–1094.

9. *Недошивин А. Я.* Опыты искусственного оплодотворения каспийских сельдей: сб. в честь Н. М. Книповича. М., 1927. С. 175–189.

10. *Крыжановский С. Г.* Материалы по развитию сельдевых рыб // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. 1956. Вып. 17. С. 68–82.

Статья поступила в редакцию 25.01.2018

### ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

*Парицкий Юрий Александрович* – Россия, 414056, Астрахань; Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства; канд. биол. наук; ведущий научный сотрудник лаборатории морских рыб; parickijua@kaspnirh.ru.

*Асейнов Дмитрий Дмитриевич* – Россия, 414056, Астрахань; Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства; младший научный сотрудник лаборатории морских рыб; aseinovdd1991@gmail.com.



*Yu. A. Paritskiy, D. D. Aseynov*

### FEATURES OF EARLY STAGES OF DEVELOPMENT OF ANCHOVY SPRAT (*CLUPEONELLA ENGRAULIFORMIS* BORODIN)

**Abstract.** For more than 50 years anchovy sprat fishing in the Caspian Sea has been a leading trend. Yearly sprat catch reached 440,000 tons. The main fishing object was anchovy sprat represented in the Caspian Sea by a single population consisting of a large number of non-separated reproductively biological groups occupying the area of the Middle and Southern Caspian at a depth more than 15-20 m. Studying the size of population in sprat generations is impossible without knowing embryonic and post embryonic periods of species development, because main elimination of generations takes place in early ontogenesis. This problem has not been studied thus far and requires further investigation. The study is based on the results of scientific surveys made in 2010-2017 in the Middle and Southern part of the Caspian Sea by the researchers of Caspian scientific institute of fisheries. The study of early stages of development was carried out at water temperature of 19-20°C, samples were taken every hour. Fecundation was made by dry method in Petri dishes; impregnated roe was transferred into aquariums. Early stages of impregnated eggs development: processes of swelling and forming a plasma knob, blastomeres, stages of forming morula, blastula, gastrulation turning into organogenesis (from segmentation up to emerging prolarvae from membrane). Post-embryonic development is characterized by forming rudimental fins, mouth opening, movements that precede swimmability, pigmentation of eyeballs, orientation to light. For 11<sup>th</sup>-14<sup>th</sup> day after hatching there takes place the change of mixed nutrition to food taken from the water, which means qualitatively new, larval stage of development.

**Key words:** eggs, embryos, larvae, blastodisk, morula, blastula, gastrulation, organogenesis, segmentation.

### REFERENCES

1. Pertseva T. A. Novyi metod ustanovki mest neresta kaspiiskikh sel'dei [New method of defining spawning grounds of Caspian herring]. *Rybnoe khoziaistvo*, 1938, iss. 7, pp. 17-22.
2. Tanasiichuk V. S. Uchet molodi promyslovykh ryb v Severnom Kaspii [Calculating commercial fish juveniles in the North part of the Caspian Sea]. *Trudy VNIRO*, 1951, vol. 8, pp. 28-32.
3. Koblitskaia A. F. Il'menno-poloinye nerestilishcha del'ty Volgi i ikh znachenie v raznykh ekologicheskikh usloviakh na primere nerestilishch nizhnei zony del'ty [Ilmen-flood water spawning zones in the Volga delta and their importance in different ecologic conditions at the example of spawning zones of the Volga delta]. *Voprosy ikhtiologii*, 1984, iss. 4, pp. 587-596.

4. Vasnetsov V. V. Etapy razvitiia kostistykh ryb [Development stages of bony fishes]. *Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii*. Moscow, Izd-vo AN SSSR, 1953. Pp. 207-217.
5. Kryzhanovskii S. G. Ekologo-morfologicheskie zakonomernosti razvitiia karpovykh, v'yunovykh i somovykh ryb [Ecologic and morphologic regularities of development of carp, loach, and catfish species]. *Trudy Instituta morfologii zhivotnykh AN SSSR*, 1949, iss. 1, pp. 5-332.
6. Aseinova A. A. Biologicheskie osnovy formirovaniia chislennosti obyknovЕННОй kil'ki v sovremennykh usloviakh Kaspiia [Biological grounds of forming population of common kilka in modern conditions of the Caspian Sea]. *Sovremennoe sostoianie bioresursov vnutrennikh vodoemov: materialy dokladov I Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (Borok, Rossiia, 16–17 sentiabria 2011 g.): v 2 t.* Moscow, AKVAROS Publ., 2011. Vol. 1. Pp. 35-41.
7. Paritskii Iu. A. O nekotorykh faktorakh, opredeliaiushchikh chislennost' kaspiiskoi kil'ki v rannem ontogeneze [On certain factors determining the population of Caspian sprat in early ontogenesis]. *Ekologiya molodi i problemy vosproizvodstva kaspiiskikh ryb: sbornik nauchnykh statei KaspNIRKh*. Moscow, 2001. Pp. 208-213.
8. Kryzhanovskii S. G. O vidoobrazovanii [On speciation]. *Zoologicheskii zhurnal*, 1953, vol. 32, no. 6, pp. 1084-1094.
9. Nedoshivin A. Ia. *Opyty iskusstvennogo oplodotvoreniia kaspiiskikh sel'dei. Sbornik v chest' N. M. Knipovicha* [Practice of artificial impregnation of Caspian herring. Collected articles in honour of N. M. Knipovich]. Moscow, 1927. Pp. 175-189.
10. Kryzhanovskii S. G. Materialy po razvitiuu sel'devykh ryb [Materials on development of herring species]. *Trudy Instituta morfologii zhivotnykh AN SSSR*, 1956, iss. 17, pp. 68-82.

The article submitted to the editors 25.01.2018

#### INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

**Paritskiy Yuri Aleksandrovich** – Russia, 414056, Astrakhan; Caspian Scientific Research Institute of Fisheries; Candidate of Biology; Leading Researcher of the Laboratory of Sea Fishes; parickijua@kaspnirh.ru.

**Aseynov Dmitriy Dmitrievich** – Russia, 414056, Astrakhan; Caspian Scientific Research Institute of Fisheries; Junior Researcher of the Laboratory of Sea Fishes; aseinovdd1991@gmail.com.

