

УДК 597.562:591.3(265.53)

Р.Р. Юсупов*

Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, 685000, г. Магадан, ул. Портовая, 36/10

**ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ
ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MACROCEPHALUS*
ТАУЙСКОЙ ГУБЫ (СЕВЕРНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ)**

На основе экспериментальных данных приводятся сведения по эмбриогенезу и раннему постэмбриональному развитию тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus*, размножающейся в Тауйской губе. Оплодотворенные икринки на II этапе развития имеют диаметр 1,000–1,250 мм, в среднем $1,103 \pm 0,003$ мм. В плазме бластодиска и бластомерах имеются многочисленные каплевидные включения, которые могут иметь значение своего рода антифриза, препятствующего промерзанию икринок трески при низкой температуре воды в период инкубации в естественных условиях. При температуре воды 2,2 и 5,2 °C длительность эмбриогенеза трески Тауйской губы в эксперименте составляла 490 и 768 ч. Предличинки трески вылуплялись при длине 4,28–5,10 мм, в среднем $4,34 \pm 0,03$ мм. Переход личинок на смешанное и экзогенное питание происходил в возрасте соответственно 6 и 10 суток при средних размерах 4,97 и 5,18 мм.

Ключевые слова: тихоокеанская треска, эмбриональное развитие, эмбрион, предличинка, личинка.

Yusupov R.R. Embryonic and larval development of pacific cod *Gadus macrocephalus* from the Tauyskaya Bay (northern Okhotsk Sea) // Izv. TINRO. — 2015. — Vol. 182. — P. 23–37.

Early embryogenesis and post-embryonic development of pacific cod *Gadus macrocephalus* Tilesius from the Tauyskaya Bay is investigated in experiment. Its fertilized eggs at stage II had the diameter 1.000–1.250 mm, on average 1.103 ± 0.003 mm. Numerous teardrop-shaped inclusions were observed in plasma of the blastodisk and in the blastomeres, presumably important for prevention of the eggs freezing under low temperature during incubation *in vivo*. Duration of the embryogenesis *in vitro* under the temperature 2.2 and 5.2 °C was 490 and 768 hours, respectively. The prelarvae hatched at the length 4.28–5.10 mm, on average 4.34 ± 0.03 mm, and turned to mixed and exogenous feeding in 6 and 10 days, at the mean length 4.97 and 5.18 mm, respectively.

Key words: pacific cod, embryonic development, embryo, prelarva, larva.

Введение

Как и на большинстве акваторий дальневосточных морей России, в северной части Охотского моря тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* — один из многочисленных представителей ихтиофауны и важный объект промысла.

В прошлом изучение биологии трески проводилось лишь в районах интенсивного промысла в западной части Берингова моря, у восточного и западного побережий Камчатки, а также у западного побережья Сахалина. В остальных районах исследования

* Юсупов Равиль Рашитович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник,
e-mail: yusupov@magniro.ru.

Yusupov Ravil R., Ph.D., leading researcher; e-mail: yusupov@magniro.ru.

трески не проводились долгие годы или носили отрывочный, эпизодический характер (Орлов, 1991).

Еще меньше литературных данных о раннем онтогенезе вида. В отечественной литературе имеются сведения лишь о двух успешных опытах по инкубации икры трески, обитающей у западного побережья Сахалина и восточной Камчатки (Мухачева, Звягина, 1960; Буслов и др., 2010; Буслов, Сергеева, 2013). В 2008–2009 гг. сотрудниками МагаданНИРО были проведены исследования по изучению репродуктивной биологии трески, размножающейся в прибрежье Тауйской губы, а также была предпринята попытка инкубации ее икры в естественных условиях. Результаты эксперимента авторы оценили как самые предварительные (Белый и др., 2011). В то же время проведение таких исследований важно не только с теоретической точки зрения, расширяющей представление об изменчивости вида по ареалу, но и с практической, позволяющей более качественно оценивать данные ихтиопланктонных съемок на североокеанском шельфе в области видовой идентификации икры и ранней молоди.

В связи с этим нами были проведены экспериментальные работы по инкубации икры трески Тауйской губы с целью определить сроки прохождения этапов и основных стадий ее эмбрионального и раннего постэмбрионального развития и выявить региональные особенности морфологии вида, что и представлено в настоящей работе.

Материалы и методы

Исследования проведены в марте-апреле 2014 г. Половые продукты взяты от производителей трески, отловленной в Амахтонском заливе Тауйской губы в районе пос. Янского, в 20 м от берега на глубине 3 м. Икринки от одной самки были искусственно оплодотворены семенной жидкостью от трех самцов «сухим» способом (Расс, Казанова, 1966). При этом температуру воды, составлявшую в естественных условиях минус 1,7 °С, постепенно довели до 0,2 °С.

В дальнейшем оплодотворенную икру разделили на две партии. Первая партия инкубировалась с применением холодильного оборудования при среднесуточной температуре 1,5–3,5 °С (в среднем 2,2 °С), вторая — при 2,5–7,7 °С (в среднем 5,0 °С). Икринки содержали в неглубоких пластиковых контейнерах объемом 500 мл, предличинок и личинок — в 40-литровом аквариуме. Техника инкубации икры и содержания предличинок в аквариуме описана нами в предыдущих работах (Юсупов, 2009, 2010).

Прохождение этапов и стадий развития икры и личинок трески наблюдали на живом материале через микроскоп МБС-10 в горизонтальной и вертикальной оптической плоскости сечения с помощью камеры Ж.А. Черняева (1962). Ранжирование этапов и стадий эмбрионального и постэмбрионального развития трески проводили по Т.С. Рассу (1946) и А.П. Макеевой (1992). Возраст отсчитывали с момента осеменения икры. Параметры икринок и личинок измеряли в делениях мерной сетки окуляр-микрометра с последующим пересчетом в миллиметры. Сумму тепла, необходимую для прохождения этапов и стадий эмбрионального развития, рассчитывали в градусо-часах (град./час). В течение 32 суток инкубации икры 3–4 раза в сутки и в течение 15 суток аквариального содержания предличинок и личинок трески 1 раз в сутки фиксировали процесс прохождения этапов и основных стадий развития. Всего проведено 128 серий наблюдений. Иллюстративный материал получен по результатам микросъемки с помощью цифровой фотокамеры «Rekam Presto 40M» через микроскоп МБС-10.

Результаты и их обсуждение

Эмбриональный период

Этап I. Активация яйца и образование бластодиска

Икра тихоокеанской трески Тауйской губы демерсального типа, ее развитие происходит на дне. Оболочка оплодотворенной развивающейся икры обладает слабой клейкостью. Об этом свидетельствует тот факт, что после 5 ч транспортировки до места стационарных наблюдений при распределении икры в инкубационные емкости часть

икринок оказалась агрегированной в группы по 5–7 шт. Агрегации легко распадались при небольшом механическом воздействии, но в состоянии покоя сохранялись весь период эмбриогенеза.

По результатам измерений нормально развивающихся икринок тихоокеанской трески Тауйской губы их диаметр колеблется от 1,000 до 1,250 мм при среднем значении $1,103 \pm 0,003$ мм. Имеющиеся литературные сведения (в совокупности с нашими данными) о размерах икринок тихоокеанской трески из 18 локальностей не подтверждают вывод А.В. Буслова с соавторами (Буслов и др., 2010; Буслов, Сергеева, 2013) о наличии у трески клинальной изменчивости, проявляющейся в уменьшении размера икринок с севера на юг. Как видно из приведенных в таблице данных, крупные и мелкие икринки отмечены как у северных, так и у южных популяций вида.

Размеры икринок тихоокеанской трески в разных районах обитания, мм
Embryo size of pacific cod from different habitats, mm

Диаметр икры		Район	Источник данных
lim	— X		
1,000–1,200	—	Чукотское и Берингово моря	Dunn, Matarese, 1987
0,950–1,110	0,980	Западная часть Берингова моря	Мусиенко, 1970
—	1,000	Воды Британской Колумбии	Alderdice, Forester, 1971
—	1,020	«	Westrheim, 1996
—	0,960	Побережье штата Вашингтон	«
—	1,17	«	Полутов, Трипольская, 1954
1,140–1,260	1,210	Восточное побережье Камчатки	Буслов, Сергеева, 2013
0,980–1,230	—	Западное побережье Камчатки	Моисеев, 1953
1,250–1,300	—	«	Борец, 1997
1,030–1,250	1,103	Тауйская губа	Наши данные
0,950–1,110	1,000	Западное побережье Сахалина	Мухачева, Звягина, 1960
0,920–1,040	—	Зал. Петра Великого	Горбунова, 1954
0,980–1,080	—	Северное побережье о. Хонсю	Inaba, 1931*
1,09–1,10 (0,80–1,40)	1,100	Зал. Муцу	Yamamoto, Nishioka, 1952
0,980–1,110	—	Западное побережье Японии	Kamiya, 1916)**
—	1,270	Япономорское побережье Кореи	Zhang, 1984
1,250–1,300	—	Западная часть Желтого моря	Uchida, 1936**
—	1,030	Восточно-Китайское море	Seo et al., 2007

* По Н.Н. Горбуновой (1954) и В.А. Мухачевой, О.А. Звягиной (1960).

** По П.А. Моисееву (1953).

На момент первого просмотра через 5 ч после оплодотворения икра трески находилась на стадии формирования бластодиска, высота которого составила 0,160 мм (рис. 1, А). К концу этапа купол бластодиска увеличился до 0,179–0,188 мм при среднем показателе 0,174 мм. Поверхность желтка в основании бластодиска уплощенная, слегка вогнутая в срединной части. В плазме бластодиска обнаруживаются многочисленные каплевидные включения, хорошо заметные и в крупных бластомерах начальных циклов дробления. Необходимо отметить, что эта особенность икры еще не была описана в литературе по тихоокеанской треске. Подобные включения наблюдала Т.А. Перцева-Остроумова (1961) в икре полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* зал. Петра Великого Японского моря, нерест и эмбриональное развитие которой происходят зимой при низких температурах воды, что побудило ее предположить их значение как своего рода антифриза, препятствующего промерзанию икринки. Аналогичные включения мы наблюдали в икре полярной камбалы *Liopsetta glacialis* Тауйской губы, у которой в естественных условиях большая часть эмбрионального периода также происходит подо льдом (Юсупов, 2010).

Этап II. Дробление

При средней температуре 1,1 °С продолжительность этапа дробления бластодиска 22 ч. Через 13, 15 и 17 ч после оплодотворения (21, 25, 28 град./час) проходят первые 3 цикла деления зиготы с образованием соответственно 2, 4 и 8 бластомеров (рис. 1, Б, В,

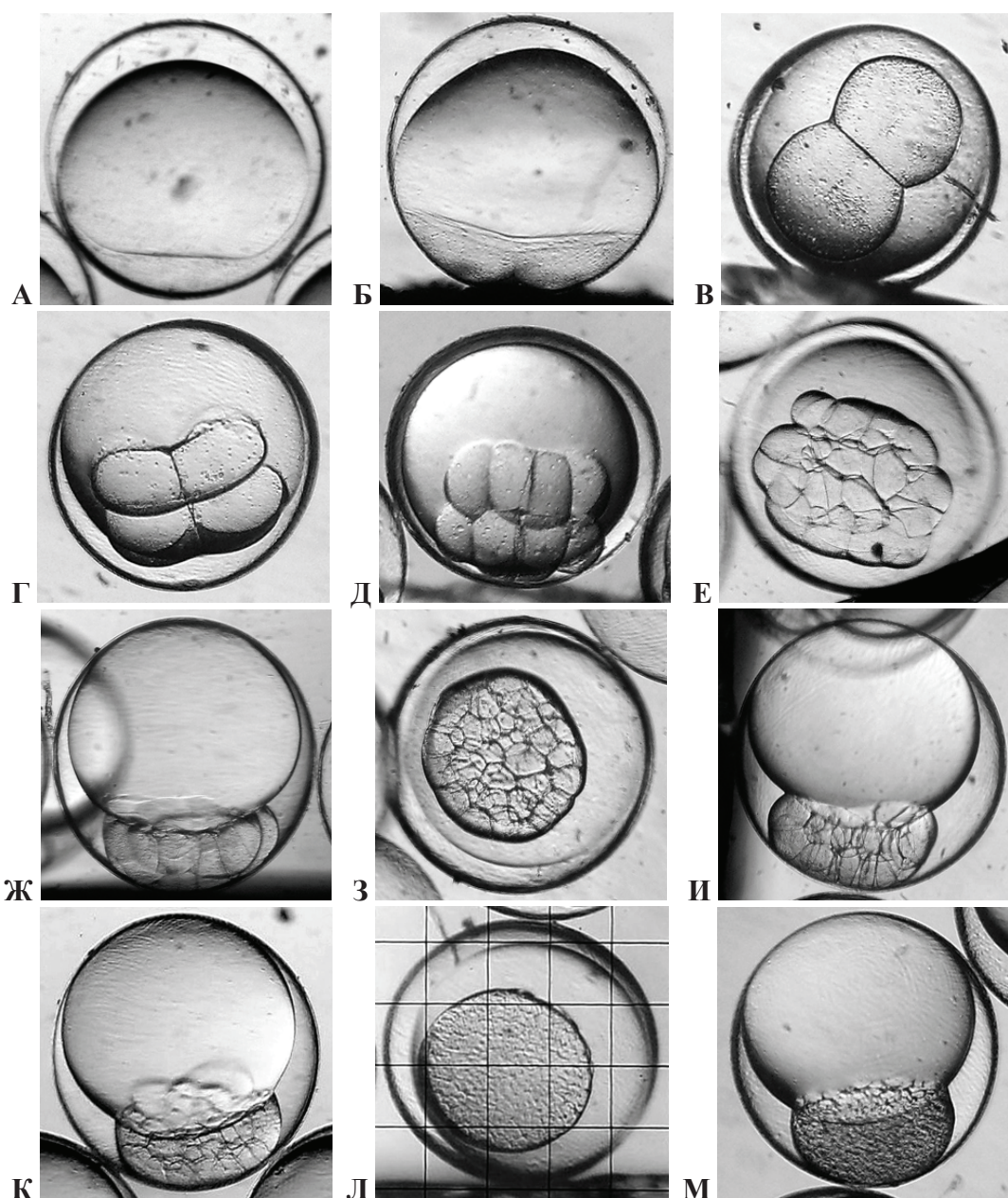


Рис. 1. Эмбриональное развитие тихоокеанской трески: А — стадия формирования бластодиска; Б, В — стадия 2 бластомеров; Г — стадия 4 бластомеров; Д — стадия 8 бластомеров; Е, Ж — стадия 16 бластомеров; З, И — стадия 32 бластомеров; К — ранняя (крупноклеточная) бластула; Л, М — поздняя (мелкоклеточная) бластула. На рисунках Ж, И, К, М — вид икринок сбоку

Fig. 1. Embryonic development of pacific cod: А — stage of blastodisc formation; Б, В — stage of 2 blastomers; Г — stage of 4 blastomers; Д — stage of 8 blastomers; Е, Ж — stage of 16 blastomers; З, И — stage of 32 blastomers; К — early (macrocellular) blastula; Л, М — late (microcellular) blastula. Ж, И, К, М — side view

Г, Д). Борозды дробления образуются с интерфазой в 2 ч. Еще через 6 и 12 ч (возраст 23 и 29 час) число бластомеров возрастает до 16 и 32 (рис. 1, Е, Ж, З, И). Увеличение длительности интерфазы между третьим и четвертым циклом клеточных делений связано с подготовкой клеточного материала бластодиска к сложным структурным изменениям, когда наряду с делением клеток в меридиональном направлении происходит их латитудинальное деление (параллельно экватору икринок), в результате чего формируется многослойная структура эмбриона.

Этап III. Бластуляция

Через 35 и 48 ч с момента оплодотворения (при сумме принятого тепла 45 и 62 град./час) эмбрионы трески проходят соответственно стадии ранней (крупноклеточной) и поздней (мелкоклеточной) бластулы (рис. 1, К, Л, М). К концу этапа купол бластодиска достигает максимальной высоты, по периметру его основания видны крупные бластомеры и тонкий неровный слой перибласта.

Как и у исследованных нами видов камбал и тихоокеанской сельди, в икринках трески начиная с пятого цикла дробления в бластодиске обнаруживается все увеличивающаяся с возрастом асинхронность деления клеток. Судя по уменьшению размера бластомеров в направлении от края бластодиска к его центру, в центральной его зоне деление клеток происходит интенсивней, чем на периферии.

Этап IV. Гастрюляция

В возрасте 53 час (69 град./час) процесс гастрюляции начинается с передвижения перибласта в сторону вегетативного полюса. На рис. 2 (А, Б) хорошо видно, что два ряда разрозненных клеток перибласта выдвинулись из общей массы клеточного материала от основания бластодиска в сторону вегетативного полюса икринки. Еще через 5 ч (возраст 58 час) начинается движение остальной массы клеток бластулы, что выражается небольшим снижением высоты купола бластодиска.

При заданной в эксперименте температуре инкубации темпы обрастания желтка клетками бластодермы довольно низкие, и в возрасте 120 час ими покрыто лишь около 20 % поверхности желтка. Последовательными наблюдениями установлено, что уже в этом возрасте периферийная зона бластодиска оптически более плотная, чем его центральная зона. Это свидетельствует, что эвакуация клеток из центральной зоны клеточного скопления к ее периферии происходит быстрее, чем обрастания ими поверхности желтка. Происходит постепенная концентрация клеточного материала в периферийной зоне бластодиска в виде кольцеобразного утолщения, что приводит эмбрион в возрасте 130 час к морфологическому состоянию зародышевого кольца (рис. 2, В).

Измерения с верхней точки наблюдения показали, что зародышевое кольцо представляет собой равномерный кольцевой валик шириной 0,089 мм, имеющий внешний диаметр 0,788 мм, или 76,1 % диаметра желтка.

Вследствие разной скорости эвакуации клеток из центральной зоны бластодиска на периферию зародышевое кольцо теряет равномерность: одна его часть, где формируется зародышевый узелок, расширяется до 0,225 мм, в то время как противоположная сторона не превышает 0,118 мм (рис. 2, Г, Д).

В возрасте 154 час (196 град./час) бластодермой покрыто 40 % поверхности желтка. Начинается процесс осевой конвергенции клеток, когда клетки бластулы начинают движение в широтном направлении, в сторону будущего осевого зачатка зародыша, охватывающего не только центральную зону бластодиска, но и боковую область.

Несмотря на то что осевая конвергенция клеток является частью общего эмбрионального развития всех костистых рыб, визуально этот процесс наблюдался в икринках лишь небольшого числа видов, в частности Баллардом (Ballard, 1973, 1981, 1982) в икринках *Salmo gairdneri* и *Catostomus commersoni* методом витального окрашивания разных участков и клеточных слоев бластулы.

В наших наблюдениях осевая конвергенция в икре трески происходила настолько активно, что этот процесс нам удалось визуально наблюдать без витального окрашивания клеточного материала (рис. 2, Е, Ж). На микрофотографиях икринок трески этого возраста и вплоть до завершения этапа одинаково хорошо видны как периферийная зона эпиболии желтка бластодермой, так и краевая зона конвергенции клеток в сторону осевого зачатка, а также освободившаяся (оптически менее плотная) область желтка, покрытая клетками перидермы.

В возрасте 175 час слой бластодермы покрывает около 70 % поверхности желтка. В ходе продолжающейся эпиболии и конвергенции купол бластодиска сильно уплощается, и в вертикальном плане валик теряет свою равномерность, одно его плечо почти

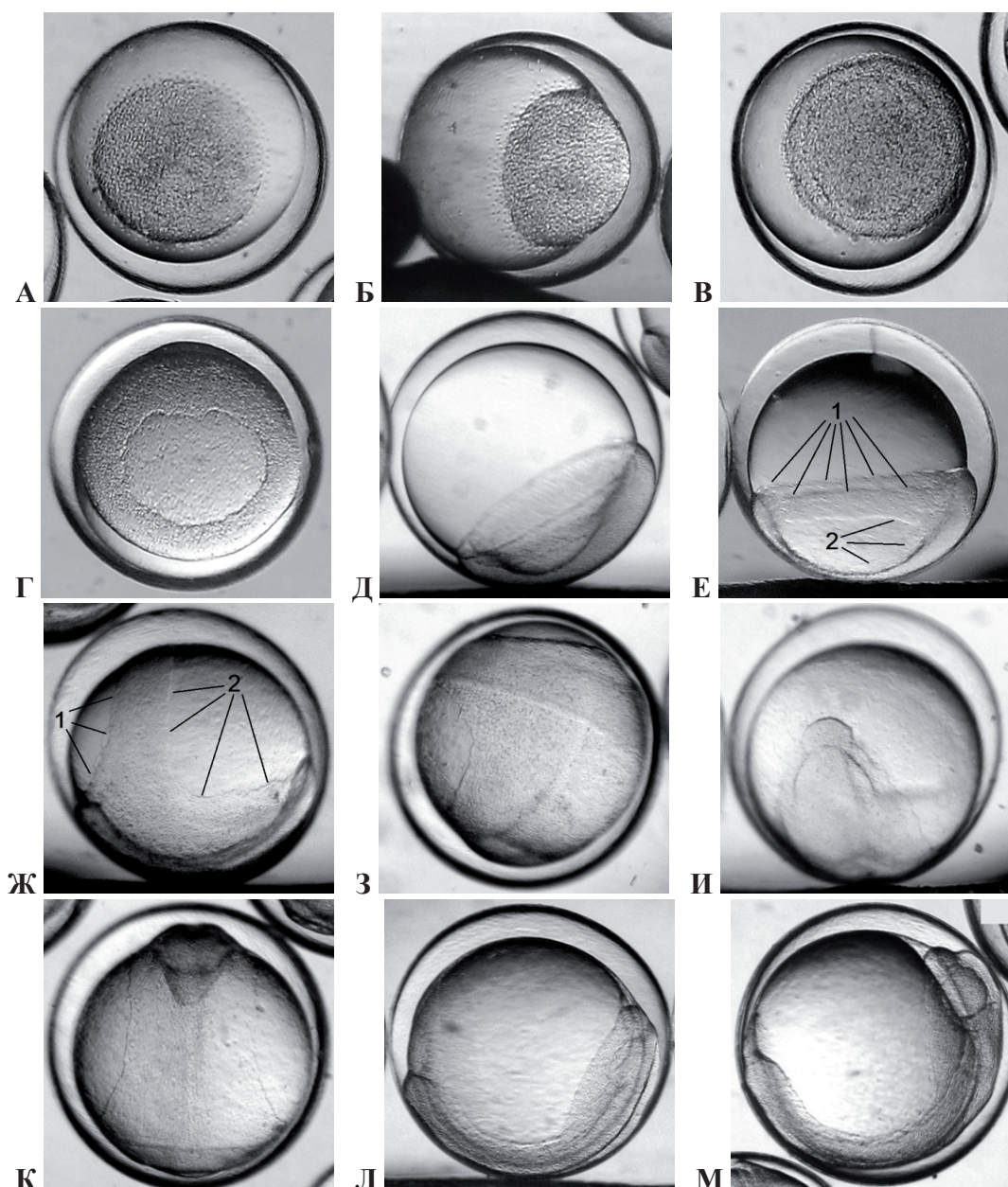


Рис. 2. Эмбриональное развитие тихоокеанской трески: А, Б — начало эпиболии; В — стадия зародышевого кольца; Г, Д — формирование осевого узелка; Е, Ж — осевая конвергенция клеток, возраст 154, 161 час; З — образование осевого зачатка (зародышевой полоски); И — закладка глазных пузырей; К, Л — стадия зародышевого щитка; М — образование желточной пробки; 1 — периферийная зона эпиболии, 2 — периферийная зона конвергенции

Fig. 2. Embryonic development of pacific cod: А, Б — beginning of epiboly; В — stage of germinal ring; Г, Д — formation of axial nodule; Е, Ж — axial convergence of cells, age 154, 161 hours; З — formation of axial rudiment (embryonic streak); И — laying of optic vesicles; К, Л — stage of embryonic shield; М — formation of yolk plug; 1 — peripheral zone of epiboly, 2 — peripheral zone of convergence

исчезает, другое, где происходит концентрация клеточного материала и формируется эмбрион, увеличивается.

Продолжающаяся концентрация клеточного материала в области осевого зачатка эмбриона приводит к образованию зародышевой полоски. По литературным данным (Буслов и др., 2010; Буслов, Сергеева, 2013), в икринках трески у побережья юго-

восточной Камчатки зародышевая полоска начинает формироваться при обрастании бластодермой от 1/2 до 2/3 поверхности желтка.

В нашем эксперименте эта стадия наступала позднее (рис. 2, 3). Зародышевая полоска в икринках трески Тауйской губы становилась четко различимой в возрасте 216 час (329 град./час) при обрастании бластодермой не менее 85–90 % поверхности желтка. В это время тело эмбриона охватывает 40 % окружности желтка. Из общей массы клеточного материала начинают рельефно выделяться головная и хвостовая части тела, в то время как туловищный отдел продолжает оставаться распластанным по поверхности желтка.

Развитие происходит быстро. В передней части туловища презумптивные клетки нервной системы образуют продольные складки, формирующие стенки мозговых пузырей, а спустя два часа по обеим сторонам головы образуются щелевидные полости глазных пузырей (рис. 2, И).

В возрасте 222 час глазные щели трансформируются в глазные пузыри, имеющие первое время продолговато-овальную форму и нерезко очерченные границы. Эвакуация глубоких клеток бластодермы в процессе конвергенции близка к завершению, и эмбрион вместе с прилегающей к нему с обеих сторон клеточной массой в поперечном плане представлен зародышевым щитком (рис. 2, К, Л).

К концу 10 суток развития при сумме принятого тепла 391 град./час в икринках завершается этап гастрюляции. Эмбрионы охватывают около 60–65 % окружности желтка. Желточная пробка обнаруживает себя в виде плотного утолщения сразу за хвостовым отделом (рис. 2, М). Тело эмбриона рельефно оформлено, но остается частично погруженным в желток. Вследствие концентрации головного мозга существенно возрастает высота головы, и сформированные глазные пузыри приобретают округлую форму.

Этап V. Органогенез

Возраст 264 час (459 град./час). Эмбрион охватывает примерно 70 % окружности желтка (рис. 3, А). В срединной части тела начинается сегментация туловищной мезодермы с образованием 3–4 туловищных сегментов (сомитов). Конец хвостового отдела продолжает оставаться ланцетовидно заостренным и наполовину погруженным в желток. Еще через сутки эмбрион охватывает до 80 % окружности желтка и на 2/3 возвышается над ним (рис. 3, Б). Частично погруженные вентральной стороной в желточный мешок эмбрионы постепенно смещаются на нижнюю сторону яйца. Это свидетельствует о локализации общего центра тяжести (ранее проходившего через вертикальную ось икринки) в области формирования эмбриона, что приводит к смещению вегетативного и анимального полюсов. Продолжается активный процесс сегментации тела эмбрионов, количество сегментов возрастает до 12 пар. Происходит обособление головного мозгового пузыря от общего нервального тяжа с образованием двух энцефаломер. С брюшной стороны на уровне первого сомита образуется зачаток печени в виде небольшой полусферы. У некоторых эмбрионов появляется Купферов пузырек.

В возрасте 350 час (684 град./час) завершается этап органогенеза с образованием хвостовой почки (рис. 3, В). Эмбрион охватывает 90 % окружности желтка. Тело полностью возвышается над желтком, за исключением головного отдела, остающегося частично погруженным в него. Число туловищных сегментов возрастает до 26–27 пар. Происходит формирование глазных бокалов и хрусталика путем утолщения стенок глазных пузырей и их инвагинации наружу и вовнутрь. У большинства эмбрионов просматриваются слуховые плакоды, а в нижней части тела, между головным и туловищным отделами, закладывается сердечная трубка. Развивается пигментация тела. Мелкие, слабо разветвленные меланофоры рассеяны вдоль задней половины тела, преимущественно в дорзальной его части. Начинает просматриваться тонкая плавниковая кайма, более развитая в концевой части тела. Как показали наблюдения, она образуется еще до отделения хвостового отдела от желточного мешка.

Этап VI. Отчленение хвостового отдела от желточного мешка

Возраст 360 час (706 град./час). Эмбрион охватывает 95–97 % окружности желтка (рис. 3, Г). В этом возрасте хвостовая почка, немного удлиняясь, отделяется от желточ-

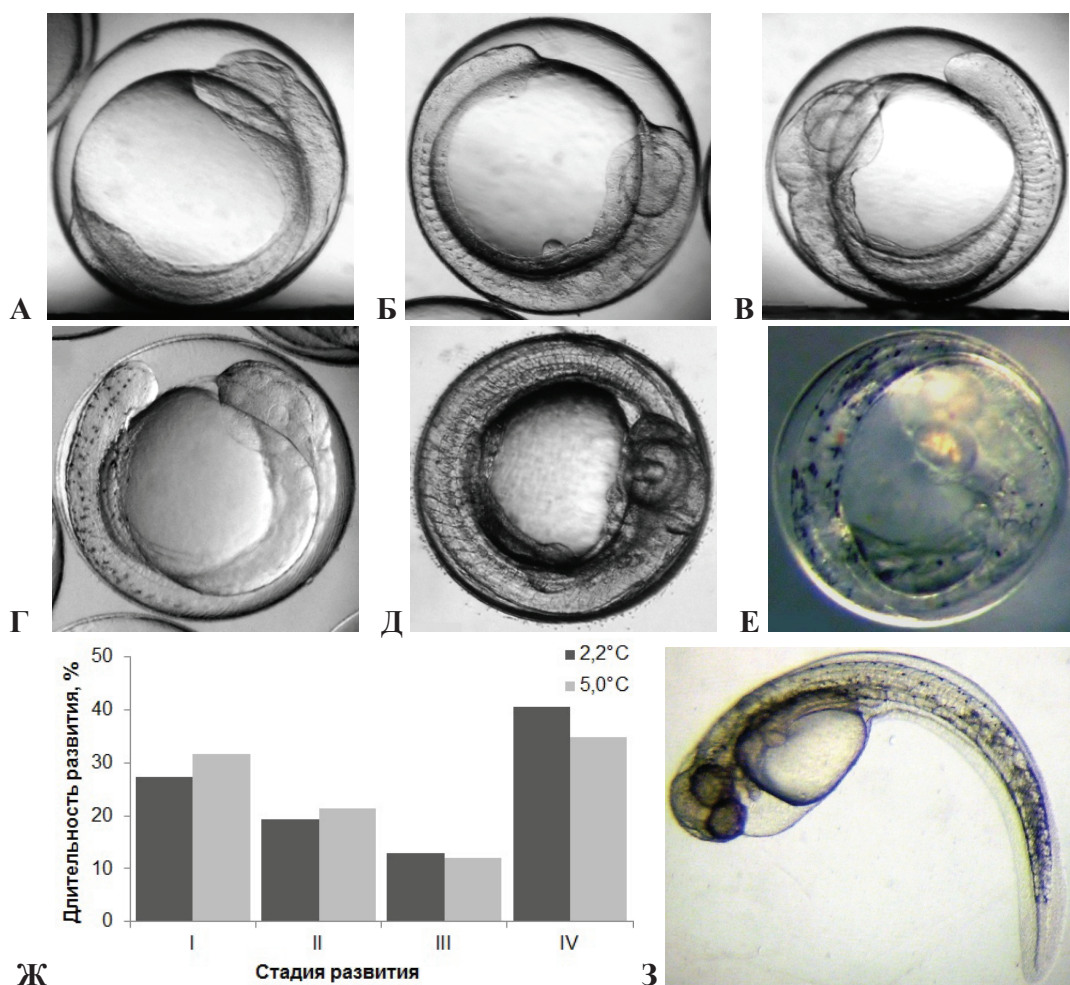


Рис. 3. Эмбриональное развитие тихоокеанской трески: **А** — начало сегментации тела; **Б** — стадия Купфера пузыря; **В** — стадия хвостовой почки; **Г** — отчленение хвостового отдела от желточного мешка; **Д** — начало сердечной деятельности; **Е** — пигментация глаз иридофорами; **Ж** — относительная длительность стадий эмбрионального развития при разной температуре; **З** — предличинка с незавершенным эмбриогенезом

Fig. 3. Embryonic development of pacific cod: **A** — beginning of body segmentation; **Б** — stage of Kupfer bubble; **В** — stage of tail bud; **Г** — partition of caudal section from yolk sac; **Д** — beginning of cardiac activity; **Е** — iridophore pigmentation of eye; **Ж** — relative duration of the stages of embryonic development depending on temperature; **З** — prelarva of incomplete embryogenesis

ного мешка до участка, где находился Купферов пузырьрек. В отличие от восточнокамчатской трески, у которой в начале этапа Купферов пузырьрек еще сохраняется (Буслов и др., 2010; Буслов, Сергеева, 2013), у трески тауйской популяции это образование исчезает в конце предыдущего этапа. Интенсивность пигментации тела возрастает за счет увеличения размеров пигментных клеток и их количества. Наряду с поверхностью тела небольшое число пигментных клеток (6–11) образовалось вдоль прилегающей к телу области желточного мешка. В нижней части тела, по обеим сторонам между первым и третьим сомитами, в виде пологой дуги образовались сгущения клеток зачатков грудных плавников. Глазные бокалы еще бесцветные, развитие на них пигментных клеток происходит в возрасте 442 час при сумме принятого тепла 894 град./час. Тогда же в верхней части головы появляются первые железы вылупления.

Этап VII. Развитие эмбриональной сосудистой системы

Возраст 456 час (920 град./час). Эмбрион полностью занимает внутреннее пространство икринки. Край хвостового отдела достигает переднего края глаза (рис. 3, Д).

У всех эмбрионов обнаруживается сердцебиение. Бесцветная плазма без форменных элементов крови прогоняется через сердечную трубку (состоящую из попеременно пульсирующих отделов: предсердия и желудочка) с частотой 9–12, в среднем 11 сокращений в минуту. В это же время трансформация туловищных сомитов в мускульные сегменты миомеры проявляется в редких сокращениях срединной части туловища. Хорошо развитая сердечная трубка, а также тяжи выделительной системы и кишечника остаются погруженными в желточный мешок. Сформированные лопасти грудных плавников своими основаниями переместились к брюшной стороне туловища и продолжают оставаться ориентированными вдоль продольной оси тела. В глазах развиваются пигментные клетки меланофоры, окрашивающие глазные бокалы первоначально в серый цвет. Постепенно интенсивность окраски глаз возрастает, и в возрасте 600 час глаза становятся почти черными, а на строге их радужной оболочки начинают развиваться иридоциты (иридофоры, гуанофоры) (рис. 3, Е).

Необходимо отметить, что в отношении окраски глаз эмбрионов трески результаты наших исследований разительно отличаются от литературных данных. По сведениям А.В. Буслова с соавторами (Буслов и др., 2010; Буслов, Сергеева, 2013), глаза у эмбрионов трески восточнокавказской популяции, вскоре за пигментацией меланофорами, приобретают темно-бирюзовый оттенок.

Просмотр нами икринок под различным углом падающего света разной интенсивности позволил точно установить, что у эмбрионов трески тауйской популяции образующиеся в глазах пигментные клетки окрашивают их в золотистый цвет, сохраняющийся еще в течение нескольких дней после завершения эмбриогенеза.

По мнению Г. Бриттона (1986), золотистый цвет у рыб может быть обусловлен сочетанием иридоцитов, выстеленных снизу каротиноидами, как, например, у золотой рыбки. Однако у животных, в том числе у рыб, каротиноиды не вырабатываются и поступают только с внешней пищей. А.Е. Микулин (2000) указывает, что в организме рыб желтый или оранжевый цвет может быть обусловлен птеринами, синтезируемыми пигментными клетками ксантофорами, которые развиваются в промежуточном слое между меланофорами и гуанофорами. По его мнению, в эмбриональном развитии костистых рыб пигментные клетки разных типов возникают в определенной последовательности. Сначала дифференцируются меланофоры дермы, затем ксантофоры и гуанофоры. Возможно, именно сочетанием трех типов пигментных клеток, выстилающих строгу радужной оболочки глаз, обусловлено проявление золотистой окраски глаз у эмбрионов трески Тауйской губы.

В возрасте 696 час при сумме принятого тепла 1450 град./час было зафиксировано вылупление отдельных эмбрионов. В течение 35 ч этот процесс оставался слабым. Регулярный выход эмбрионов из яйцевых оболочек (принятый нами за начало вылупления) стал происходить лишь через 730 ч инкубации. В течение следующих 11 ч (возраст 744 час и 1606 град./час) процесс вылупления приобрел массовый характер, когда количество свободных эмбрионов возросло до 30 %. Через 32 суток инкубации (1670 град./час) эмбриональный период трески в эксперименте завершился. Таким образом, несмотря на практически одномоментное оплодотворение всей икры трески, процесс вылупления эмбрионов был растянутым и происходил в течение 39 ч. При температуре инкубации 5,0 °С эмбриональный период был на 11,6 суток короче, но процесс вылупления происходил несколько дольше и составил 44 ч.

Распределение общего периода эмбрионального развития трески Тауйской губы по шкале Т.С. Расса (Расс, 1946; Расс и др., 1949) показало, что при средней температуре инкубации 2,2 и 5,0 °С относительная продолжительность стадий развития в обоих опытах была сходной (рис. 3, Ж). Наибольшее время в общем эмбриональном периоде занимали процессы I стадии дробления и IV стадии оформившегося эмбриона. Различие проявилось в том, что при более высокой температуре увеличивалась относительная продолжительность I стадии дробления и II стадии зародышевой полоски, и напротив, существенно сокращалась во времени IV стадия оформившегося эмбриона. Ранее такая же динамика была установлена А.В. Бусловым с соавторами

(Буслов и др., 2010; Буслов, Сергеева, 2013) в экспериментах с разным температурным режимом инкубации икры восточнокамчатской трески.

Подпериод — развитие вне оболочки

Этап VIII. Развитие жаберно-челюстного аппарата

По данным А.В. Буслова и Н.П. Сергеевой (2013), независимо от температуры инкубации все новорожденные предличинки тихоокеанской трески сохраняли форму, в которой находился эмбрион в икринке. Тело их было изогнутым, а голова наклонена и прижата к желтку.

В нашем эксперименте такие предличинки вылуплялись лишь в ранние сроки, и число их было невелико (рис. 3, 3). При инкубации в относительно теплой воде — 5,0 °С — их было не более 20 % от числа свободных эмбрионов, а при температуре 2,2 °С, по всей видимости, более близкой к оптимуму эмбрионального развития, — единицы. В целом небольшое их число и слабое, в сравнении с предличинками массового выклева, морфофункциональное состояние позволяют нам отнести их к группе свободных эмбрионов с незавершенным эмбриогенезом. Преждевременный выклев части эмбрионов мог быть спровоцирован неудовлетворительным газовым режимом в инкубационных емкостях на фоне возросшей активности эмбрионов и увеличения интенсивности газообмена. Об этом может свидетельствовать факт кратной разницы в количестве преждевременно вылупившихся и нормально развитых эмбрионов, развитие которых происходило при разной температуре. При отсутствии профилактических мероприятий преждевременный выклев эмбрионов может быть спровоцирован также обрастанием оболочек икринок плесневым грибом *Saprolegnia* sp. и развитием на них бактериальной флоры, блокирующей оболочку икринки и препятствующей нормальному прохождению газообмена.

Большинство вылупившихся в наших опытах предличинок по своему морфофункциональному состоянию соответствовали таковым юго-восточного побережья Камчатки в возрасте 1 суток (рис. 4, А–В). Их размеры варьировали от 3,80 до 4,95 мм, составляя в среднем $4,34 \pm 0,03$ мм. В сравнении с ровесниками других популяций вида предличинки трески Тауйской губы одни из самых крупных, уступают лишь ровесникам вида юго-западной Камчатки, вылупляющимся при длине 4,40–5,60 мм, в среднем 5,18 мм. Длина предличинок у побережий Чукотского и Берингова морей варьирует в пределах 3,00–4,00 мм, штата Вашингтон и Британской Колумбии — соответственно 3,20–3,50 и 4,10–4,50 мм, побережья западного Сахалина — 3,27–3,80 (3,60) мм, зал. Муцу побережья Японии — 3,17–3,95 мм (Мухачева, Звягина, 1960; Dunn, Matarese, 1987; Westrheim, 1996; Буслов, Сергеева, 2013; Bian et al., 2014).

Предличинки имеют выпрямленное тело, вследствие продолжающейся концентрации головного мозга головной отдел имеет лишь слабый изгиб. У некоторых особей на нижней стороне рыла просматривается ротовая ямка. Грудные плавники хорошо развиты и переместились на латеральную сторону, их основания находятся под углом 40–45° по отношению к продольной оси тела. Под ними располагается еще погруженная в желток печень, имеющая двухдольчатое строение. Просмотр предличинок с дорзальной и вентральной стороны показал, что по бокам тела вдоль средней линии располагаются по три чувствительных бугорка, представляющие собой провизорные органы *follicul lateralis* (Дислер, 1960), предшествующие развитию органов боковой линии — невромастов.

У только что вылупившихся предличинок трески пигментация тела типичная для вида, но характеризуется большей интенсивностью в головном отделе, где на верхней стороне, вплоть до рыла, имеются до 3–5 небольших пигментных клеток. Радужная оболочка глаз имеет ярко-золотистый блеск.

В возрасте 3 суток размеры предличинок возрастают до 4,4–5,3 мм (в среднем $4,74 \pm 0,05$ мм) (рис. 4, Г). Большинство их поднимается в верхние горизонты воды и держится в 20-сантиметровом слое, изредка опускаясь на дно аквариума. При резком стуке передвигаются короткими бросками вперед, что свидетельствует об отсутствии

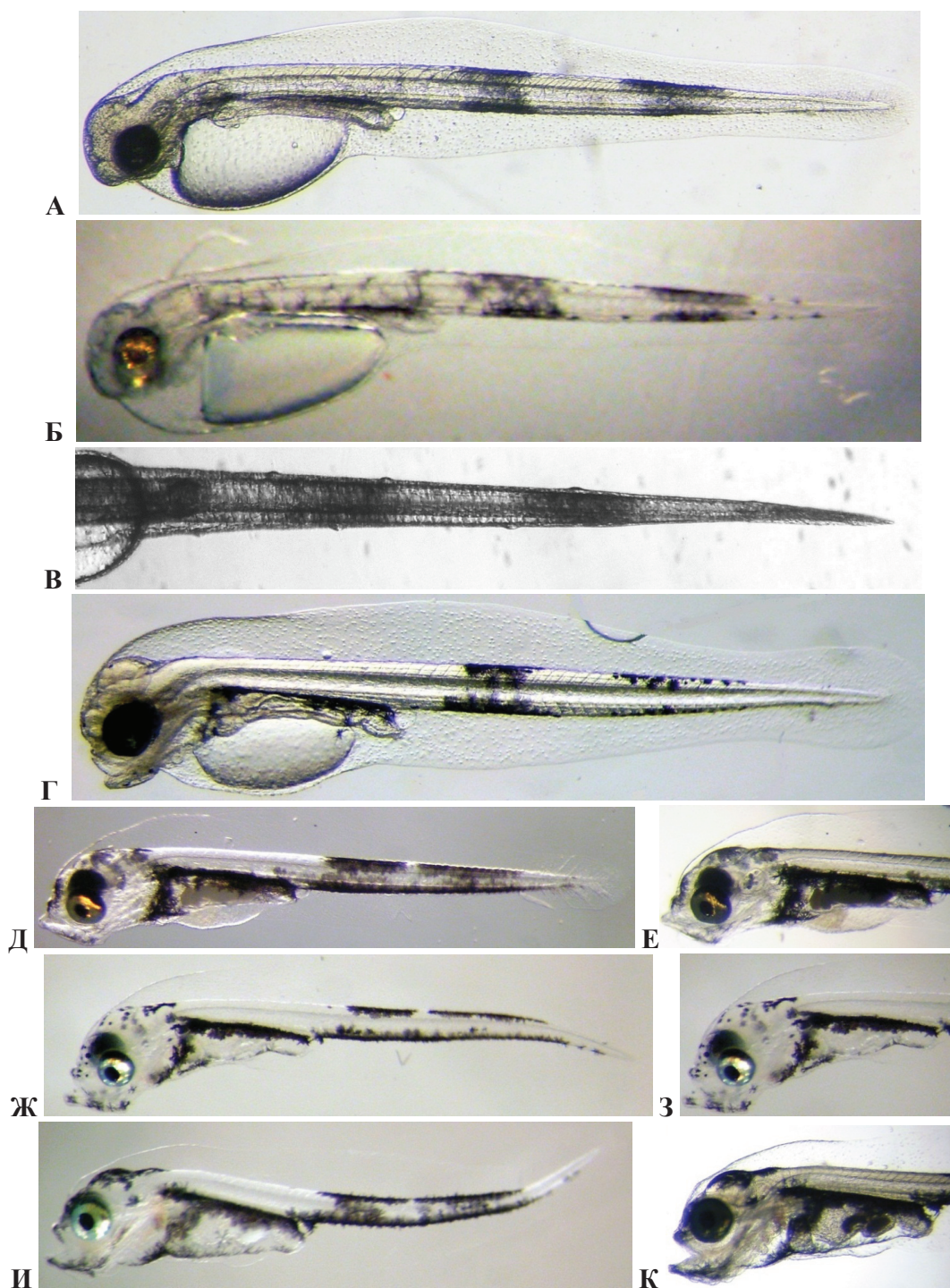


Рис. 4. Постэмбриональное развитие тихоокеанской трески: А, Б, В — предличинка массового вылупления; Г — возраст 3 суток; Д, Е — возраст 6 суток; Ж, З — возраст 10 суток; И, К — возраст 15 суток

Fig. 4. Postembryonic development of pacific cod: А, Б, В — prelarva of mass hatching; Г — age 3 days; Д, Е — age 6 days; Ж, З — age 10 days; И, К — age 15 days

подвижности грудных плавников. Проявляют положительный фототаксис. Их плавниковая кайма хорошо развита, ее высота на дорзальной стороне достигает 0,180 мм, против 0,142 мм у новорожденных особей. Жаберно-челюстной аппарат хорошо сформирован, нижняя челюсть приобрела подвижность.

В этом возрасте предличинкам был впервые предложен вареный куриный желток, тонко измельченный до водной суспензии. Пищи в кишечнике предличинок не обнаружено. Их обширная ротовая полость продолжает оставаться отделенной от желудочно-кишечного тракта спайкой в районе пищевода. Развитие их желудочно-кишечного тракта характеризуется слабым продольным расслоением ткани с образованием тонкой полости.

Личиночный период

Этап I. Смешанное (эндогенно-экзогенное) питание

На пятые сутки у небольшого числа особей трески в кишечнике впервые обнаруживается внешняя пища. На следующий день все личинки начинают потреблять предлагаемый корм. Они активно передвигаются во всех горизонтах аквариума. Подвижность грудных плавников обеспечивает им свободную маневренность в поисках пищи. Положительный фототаксис сохраняется. В возрасте массового перехода на смешанное питание длина 6-суточных личинок варьировала от 4,75 до 5,20 мм при средней величине $4,97 \pm 0,03$ мм (рис. 4, Д, Е). Желточный мешок небольшой. Желудочно-кишечный тракт прямой, конусообразной формы, постепенно сужающийся к анусу. Сердце полностью сместилось на латеральную сторону. Увеличившаяся печень продолжает быть погруженной в желток и занимает примерно 1/3 его объема. Основания грудных плавников занимают вертикальное положение. Тело и голова хорошо пигментированы меланофорами. На дорзальной стороне хвостового отдела пигментные клетки поясков расширились и почти слились в сплошную линию. На вентральной стороне они образуют сплошную полосу от первого миомера вплоть до конца сегментированной части хвостового отдела. Наряду с этим вдоль контура будущих жаберных крышек, которые пока имеют вид небольших овалов, прикрывающих слуховые капсулы, меланофоры образуют скопления в виде воротничка.

У большинства личинок цвет глаз продолжает оставаться золотистым. В то же время необходимо отметить, что у некоторых особей этого возраста, а через сутки у всех, радужная оболочка глаз начинает приобретать цвет сине-зеленого или бирюзового металла. Как известно (Браун, 1978; Бриттон, 1986; Микунин, 2000), этот цвет обусловлен развитием в гуанофорах кристаллических пуринов, ответственных за структурную окраску.

Этап II. Экзогенное питание

Через 10 суток аквариального выращивания личинки трески перешли полностью на питание внешней пищей, о чем свидетельствует рассосавшийся желточный мешок (рис. 4, Ж, З). Длина личинок увеличилась до $5,18 \pm 0,03$ мм при колебаниях 5,10–5,25 мм.

В сравнении с предыдущим этапом особенность морфогенеза 10-суточных личинок заключалась в первую очередь в развитии форменных элементов крови. Печень сместилась на латеральную сторону и теперь находится под кишечником. В задней части пищеварительного тракта происходит первый изгиб кишечника, где начинается дифференцироваться прямая кишка.

У всех особей глазные бокалы окрашены в цвет сине-зеленого или бирюзового металла. Изменение в характере пигментации тела меланофорами касается главным образом головного отдела, где они в большом количестве покрывают поверхность нижней челюсти.

В процессе содержания личинок в аквариальных условиях нельзя не отметить их возросшую требовательность к качеству воды. Установлено, что личинки наиболее охотно потребляли корм только в течение двух-трех часов после замены части воды в аквариуме. В остальное время активность питания была низкой. Кроме того, из-за скапливающихся остатков несъеденного корма и ухудшающих условия содержания стала наблюдаться высокая смертность личинок. Для продолжения наблюдений оставшиеся особи были размещены партиями по 10–15 экз. в низкостенные пластиковые контейнеры объемом 1 л. При этом выяснилось, что личинки совершенно не выносят перевод в новую емкость при помощи сачка из мелкого газа.

К концу 15-х суток оставшиеся личинки трески имели размеры 5,20–5,85 мм, в среднем $5,36 \pm 0,05$ мм (рис. 4, И, К). Личинки этого возраста отличались от молодых особей большей массивностью тела и относительно крупной головой. Их хорошо развитый желудочно-кишечный тракт начинал дифференцироваться на три отдела: желудок, среднюю и прямую кишку. Усилилась пигментация меланофорами в затылочной и передней области головы. Цвет глазных бокалов не изменился.

В течение всего периода содержания личинок трески суточные приросты длины их тела изменялись (рис. 5). За первые 3 дня эндогенного питания личинки выросли на 0,39 мм при среднем суточном приросте 0,13 мм. За следующие 3 дня их линейный прирост снизился до 0,23 мм, а средний прирост за сутки — до 0,08 мм. В течение 4 дней смешанного и последующих 5 дней экзогенного питания среднесуточные приросты длины тела продолжали снижаться соответственно до 0,05 и 0,04 мм.

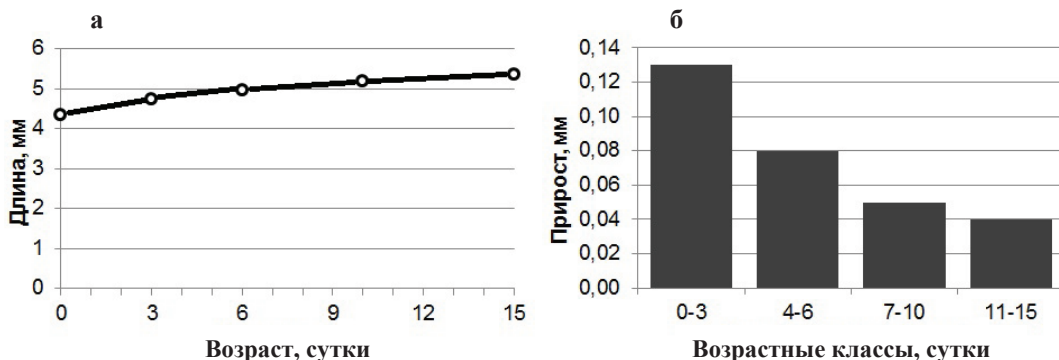


Рис. 5. Линейный рост (а) и темп роста (б) трески в эксперименте

Fig. 5. Linear growth (a) and growth rate (b) of pacific cod in the experiment

Закключение

На основе экспериментальных данных получены сведения по эмбриогенезу и раннему постэмбриональному развитию тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus*, размножающейся в Тауйской губе. Оплодотворенные икринки на II этапе развития имеют диаметр 1,000–1,250 мм, в среднем $1,103 \pm 0,003$ мм. В плазме бластодиска и бластомерах наблюдаются многочисленные каплевидные включения, которые могут иметь значение своего рода антифриза, препятствующего промерзанию икринок трески при низкой температуре воды в период инкубации в естественных условиях.

Наблюдения за процессом эмбрионального развития трески показали, что в возрасте 13, 15 и 17 час после оплодотворения (21, 25, 28 град./час) в зиготе происходят первые 3 цикла дробления с образованием соответственно 2, 4 и 8 бластомеров. Через 35 и 48 ч инкубации икринки проходят стадии крупноклеточной и мелкоклеточной бластулы. В процессе обрастания бластодермой около 40 % поверхности желтка начинается осевая конвергенция клеточного материала бластулы, которую можно визуальнo наблюдать без витального окрашивания клеточного материала. Через 216 ч с момента оплодотворения развитие эмбрионов достигает стадии зародышевой полоски, а через 456 ч у них начинает функционировать сердце и проявляется мышечная моторика. При температуре 2,2 и 5,2 °C завершение эмбриогенеза трески в эксперименте происходит через 490 и 768 ч инкубации. Предличинки трески Тауйской губы вылупляются при длине 4,28–5,10 (4,34) мм. Переход личинок на смешанное и экзогенное питание происходит в возрасте 6 и 10 суток при средних размерах соответственно 4,97 и 5,18 мм.

В целом выявленные региональные особенности икры и ранней молоди трески Тауйской губы позволят более точно оценивать данные ихтиопланктонных съемок о количестве икры и ранней молоди и особенностях их распределения на североохотоморском шельфе.

Автор выражает глубокую признательность жителю пос. Янского И.И. Дедюкину, оказавшему помощь в поимке производителей трески и получении качественного материала развивающейся икры.

Список литературы

- Белый М.Н., Изергин И.Л., Каика А.И.** Нерест тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* на прибрежных мелководьях Тауйской губы (Охотское море) // *Вопр. рыб-ва.* — 2011. — Т. 12, № 2(46). — С. 261–273.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Браун Ф.А.** Хроматофоры и изменение окраски // *Сравнительная физиология животных.* — М. : Мир, 1978. — Т. 3. — С. 518–572.
- Бриттон Г.** Биохимия природных пигментов : моногр. — М. : Мир, 1986. — 422 с.
- Буслов А.В., Сергеева Н.П.** Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб дальневосточных морей // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана* : сб. науч. тр. — 2013. — Вып. 29. — С. 5–69.
- Буслов А.В., Сергеева Н.П., Ильин О.И.** Эмбриональное развитие тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) // *Изв. ТИНРО.* — 2010. — Т. 160. — С. 71–88.
- Горбунова Н.Н.** Размножение и развитие минтая // *Тр. ИОАН СССР.* — 1954. — Т. 11. — С. 132–195.
- Дислер Н.С.** Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб : моногр. — М. : АН СССР, 1960. — 310 с.
- Макеева А.П.** Эмбриология рыб : моногр. — М. : МГУ, 1992. — 216 с.
- Микулин А.Е.** Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб : моногр. — М. : ВНИРО, 2000. — 231 с.
- Моисеев П.А.** Треска и камбалы дальневосточных морей : *Изв. ТИНРО.* — 1953. — Т. 40. — 288 с.
- Мусиенко Л.И.** Размножение и развитие рыб Берингова моря // *Тр. ВНИРО.* — 1970. — Т. 70. — С. 166–224.
- Мухачева В.А., Звягина О.А.** Развитие тихоокеанской трески *Gadus morhua macrocephalus* Tilesius // *Тр. ИОАН СССР.* — 1960. — Т. 31. — С. 145–165.
- Орлов А.М.** О перспективах промысла трески в морях Дальнего Востока // *Рациональное использование биоресурсов Тихого океана* : тез. докл. Всесоюз. конф. — Владивосток : ТИНРО, 1991. — С. 126–128.
- Перцева-Остроумова Т.А.** Размножение и развитие дальневосточных камбал : моногр. — М. : АН СССР, 1961. — 486 с.
- Полутов И.А., Трипольская В.Н.** Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // *Изв. ТИНРО.* — 1954. — Т. 41. — С. 295–307.
- Расс Т.С.** Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei) // *Зоол. журн.* — 1946. — Т. 25(2). — С. 137–148.
- Расс Т.С., Казанова И.И.** Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 42 с.
- Расс Т.С., Казанова И.И., Алексеева С.П., Пономарева Л.А.** Материалы по размножению и развитию рыб северных морей : моногр. — М., 1949. — 207 с.
- Черняев Ж.А.** Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // *Вопр. ихтиол.* — 1962. — Т. 2, вып. 3. — С. 457–462.
- Юсупов Р.Р.** Предварительные результаты наблюдений за эмбриональным развитием полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // *Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря* : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2009. — Вып. 3. — С. 385–395.
- Юсупов Р.Р.** Эмбрионально-личиночное развитие полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // *Изв. ТИНРО.* — 2010. — Т. 162. — С. 179–193.
- Alderdice D.F., Forester C.R.** Effects of salinity, temperature, and dissolved oxygen on early development of the Pacific Cod (*Gadus macrocephalus*) // *Fish. Res. Bd. Canada.* — 1971. — Vol. 28(6). — P. 883–901.
- Ballard W.W.** Morphogenetic movements and fate maps of the Cipriniform Teleost *Catostomus commersoni* (Lacepede) // *J. Exp. Zool.* — 1982. — Vol. 219, № 3. — P. 301–321.
- Ballard W.W.** Morphogenetic movements and fate maps of vertebrates // *J. Exp. Zool.* — 1981. — Vol. 21, № 2. — P. 391–399.
- Ballard W.W.** Morphogenetic movements in *Salmo gairdneri* Richardson // *J. Exp. Zool.* — 1973. — Vol. 184, № 1. — P. 27–48.

Bian X., Zhang X., Sakurai Y. et al. Temperature-mediated survival, development and hatching variation of Pacific cod *Gadus macrocephalus* eggs // J. Fish Biol. — 2014. — Vol. 84, Iss. 1. — P. 85–105.

Dunn J.R., Matarese A.C. A Review of the Early Life History of Northeast Pacific Gadoid Fishes // Fish. Res. — 1987. — № 5. — P. 163–184.

Seo Y.S., Park M.E., Kim J.G., Lee S.U. Egg Development and juvenile growth of the Pacific Cod *Gadus macrocephalus* (Korean East Sea Population) // J. Kor. Fish. Soc. — 2007. — Vol. 40(6). — P. 380–386.

Westrheim S.J. On the Pacific Cod (*Gadus macrocephalus*) in British Columbia Waters, and a Comparison with Pacific Cod Elsewhere, and Atlantic Cod (*G. morhua*) : Dep. of Fish. and Oceans Sc. Branch. — Nanaimo, B. Columbia, 1996. — 390 p.

Yamamoto G., Nishioka C. The Egg development and rearing the Larvae of North Pacific Cod (*Gadus macrocephalus* Tilesius) // Mem. Rep. 3rd Anniversary Founding Japan Sea Natl. Fish. Res. Lab. — 1952. — P. 301–308.

Zhang C.I. Pacific Cod of South Korean waters // Int. North Pac. Comm. Bull. — 1984. — Vol. 42. — P. 116–129.

Поступила в редакцию 23.03.15 г.