

УДК 597.555.5–116(265.53)

**Р.Р. Юсупов, М.В. Ракитина\***

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

**РАЗМНОЖЕНИЕ, ЭМБРИОНАЛЬНОЕ  
И РАННЕЕ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ  
ТИХООКЕАНСКОЙ НАВАГИ *ELEGINUS GRACILIS* (GADIDAE)  
ТАУЙСКОЙ ГУБЫ (СЕВЕРНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ)**

На основе многолетних данных приводятся сведения по репродуктивной биологии, эмбриональному и раннему постэмбриональному развитию тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis*, размножающейся в Тауйской губе северной части Охотского моря. Исследованиями установлены сроки и необходимое количество тепла для прохождения этапов и основных стадий эмбриогенеза. Выявлены региональные особенности репродуктивной биологии, морфологии икры и предличинок наваги Тауйской губы северной части Охотского моря.

**Ключевые слова:** тихоокеанская навага, размножение, эмбриональное развитие, предличинка, личинка.

**Yusupov R.R., Rakitina M.V.** Reproduction, embryonic and early post-embryonic development of saffron cod *Eleginus gracilis* (Gadidae) from the Tauyskaya Guba Bay (northern Okhotsk Sea) // *Izv. TINRO*. — 2017. — Vol. 189. — P. 52–66.

New information on reproductive biology, embryonic and early post-embryonic development of saffron cod *Eleginus gracilis* Tilesius is presented on the base of long-term observations in the Tauyskaya Guba Bay, northern Okhotsk Sea. The species begins to spawn in this area at the age of 2 years, with the body length of 14 cm, and reaches mass maturity (when at least 50 % of fish in the age group are matured) at the age of 3 years. All fish are matured at the age of 5 year and elder. Males prevail in the first three age groups, but females dominate in elder groups. The mature fish enter to the spawning grounds in the Tauyskaya Guba Bay in December. The spawning occurs in January-March under the water temperature of  $-1.5$  °C. The saffron cod females spawn 7.2–172.0 thousand eggs, depending on their size, weight, and age (on average 56,600 eggs or 334 eggs per 1 g of body weight). Relative fecundity of the females increases until the age of 7 years, elder females have slightly lower but stable fecundity. The eggs at the beginning of the second stage of development have the diameter of 1.00–1.58 mm, on average  $1.410 \pm 0.005$  mm, and are distinguished by almost transparent shell and colorless yolk, with the ochre colored plasmodisc. The animal pole (were plasmodisc is formed) is in the upper position. A micropyle on the outer shell is clearly visible as a small bulge with diameter slit surrounded by two concentric beads (this structure remains during entire embryogenesis and can be considered as a taxonomic sign of the species rank). Under the incubation temperature

---

\* Юсупов Равиль Рашитович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: yusupov@magadanniro.ru; Ракитина Марина Валентиновна, научный сотрудник, e-mail: magadanniro@magadanniro.ru.

Yusupov Ravil R., Ph.D., leading researcher, e-mail: yusupov@magadanniro.ru; Rakitina Marina V., researcher, e-mail: magadanniro@magadanniro.ru.

of 2.8 °C, the eggs reach the stage of two blastomeres in 11–12 h. At the first stages of partition, numerous small fat-like inclusions are visible in the blastomeres. The second and third cycles of the zygote division with forming of 4 and 8 blastomers pass in the age interval 14–18 h. The interphase between divisions increases from 3 h between the first and second divisions to 5 h between further divisions. The eggs reach the early stage III (large cell blastula) and late stage III (small cell blastula) after 30 and 41 h of their development, respectively. By the end of the stage III, the dome of blastula is maximally developed. At the age of 75 h, the stage of gastrulation and epiboly begins. The blastoderm covers 50–60 % of the yolk surface after 123 h. Bead-shaped embryo is formed after 177 h of development. In the next 309, 417, 459 h of incubation, the embryos undergo successively the stages of tail separation from the yolk sac, mobility beginning, and heart functioning. In experiments, prelarvae of saffron cod hatched after 849 h of incubation. Their size in the Tauyskaya Guba population is the largest known in scientific literature: the total body length varies from 5.30 to 6.25 mm (on average  $5.82 \pm 0.05$  mm); besides, they are distinguished by greater number of pigment cells on the yolk sac and nearby. Intensive pigmentation of prelarvae is known for other fish species in the northern Okhotsk Sea, as well, that presumably is their adaptation for better accumulation of solar heat in conditions of late spring warming in this area.

**Key words:** saffron cod, fish reproduction, embryonic development, prelarva, larva.

## Введение

Тихоокеанская навага *Eleginus gracilis* широко распространена в морях северной части Тихого океана и относится к числу традиционных и ценных в промысловом отношении объектов прибрежного рыболовства. Как и в других водоемах Дальнего Востока, в северной части Охотского моря зимний лов наваги имеет существенное значение и ведется в основном во время межпутинного затишья с декабря по март, когда промысел других объектов прибрежного рыболовства, таких как камбалы, треска, голубой окунь, с установлением ледового покрова прекращается (Миловидова-Дубровская, 1933).

Промысловая значимость тихоокеанской наваги как объекта промысла обусловила интерес исследователей к изучению в первую очередь биологической структуры промысловой части популяций вида. Достаточно полный список посвященных этим вопросам публикаций представлен в диссертационной работе О.В. Новиковой (2007), а по наваге Тауйской губы — в работах М.В. Ракичиной (2001, 2006, 2009).

В то же время приходится констатировать (Буслов, Сергеева, 2013) крайне слабую освещенность в литературе эмбрионального периода жизни тихоокеанской наваги. В литературе имеются сведения лишь о двух успешных экспериментах инкубации икры наваги с описанием морфогенеза эмбрионов вида из Амурского залива Японского моря (Мухачева, 1957), Карагинского залива и Авачинской губы восточной Камчатки (Буслов, Сергеева, 2013). Такие исследования в северной части Охотского моря до настоящего времени не проводились.

В связи с этим цель наших исследований заключалась в обобщении многолетних материалов по репродуктивной биологии тихоокеанской наваги Тауйской губы северной части Охотского моря с выявлением особенностей ее эмбрионального и раннего постэмбрионального развития.

## Материалы и методы

Материал по структуре нерестового стада наваги собран в 2000–2015 гг. Рыб отбирали из уловов вентерей, выставляемых на разных участках Тауйской губы в зимний период. Полному биологическому анализу подвергнуто 14184 экз. Возраст рыб определяли по отолитам. Плодовитость 823 самок рассчитывали счетно-весовым методом. Материал обработан общепринятыми в ихтиологии методами (Правдин, 1966).

Наблюдения за эмбриональным развитием и ранним онтогенезом наваги проведены в январе-марте 2016 г. Текучих производителей наваги отобрали из улова вентерей на нерестилище в западной части Тауйской губы. В момент отлова производителей температура воздуха в районе нерестилища составляла минус 25 °C, толщина ледового покрова 40 см, а температура и соленость воды — соответственно минус 1,5 °C и 28 ‰. Отловленных

производителей наваги доставили в прижизненном состоянии в пос. Балаганное. Искусственное осеменение икры от двух самок эякулятом от трех самцов провели «сухим» способом (Расс, Казанова, 1966) при температуре воды 1,0 °С. Оплодотворенную икру транспортировали в г. Магадан и инкубировали в слабо отапливаемом помещении при средней температуре воды 2,8 °С и колебаниях 1,0–3,8 °С. Инкубация икры происходила в низкостенных пластиковых емкостях объемом 1 л. Раз в сутки проводили полную замену воды. Для предотвращения обрастания икринок использовали только фильтрованную воду. Тем не менее дважды за период инкубации приходилось проводить механическую чистку икры от грибкового и бактериального обрастания.

Прохождение этапов и стадий развития наблюдали на живом материале через микроскоп МБС-10 в горизонтальной и в вертикальной оптической плоскости сечения с помощью камеры Ж.А. Черняева (1962). Ранжирование этапов и стадий эмбрионального и постэмбрионального развития наваги проводили по А.П. Макеевой (1992). Возраст отсчитывали с момента оплодотворения икры. Параметры икринок, вылупившихся предличинок 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), для чего в течение суток 4–6 раз замеряли температуру воды в инкубационных емкостях. В ходе эксперимента провели 131 серию наблюдений с фотофиксацией этапов и стадий эмбрионального и постэмбрионального развития наваги. Фотосъемка проведена цифровой фотокамерой «Rekam Presto 40M» через микроскоп МБС-10.

## Результаты и их обсуждение

### *Репродуктивная биология*

По данным наших многолетних наблюдений навага, обитающая на акватории Тауйской губы и в прилегающих водах, большую часть года плотных скоплений не образует, но со 2-й половины декабря она начинает концентрироваться вблизи берегов. Наиболее плотные скопления навага образует в заливах Амахтонский и Одян. Ежегодно небольшие ее группировки регистрируются в бухте Гертнера и зал. Мотыклейском (рис. 1).



Рис. 1. Основные районы нерестовых подходов наваги в Тауйской губе  
Fig. 1. Main areas of saffron cod spawning in the Tauyskaya Guba Bay

По литературным данным (Покровская, 1960; Семененко, 1965; Фадеев, 2005) массовое созревание наваги в северо-восточной части Охотского моря наступает на втором году жизни при длине 16–22 см. По нашим данным первые особи наваги Тауйской губы начинают нереститься в 2-годовалом возрасте при длине тела 14 см. Массовое созревание (когда доля созревших особей в возрастной группе составляет не менее 50 %) происходит в возрасте 3 полных лет (рис. 2). Темп созревания остается высоким, и в возрастных группах 5 полных лет и старше все особи наваги тауйской популяции представлены зрелыми рыбами. По имеющимся данным, предельный

возраст самок достигает 11 полных лет, а жизненный цикл самцов на год короче. В общей выборке зрелых самцов доминируют (65,3 %) особи 2–3-годовалого возраста, у самок — 3–4-годовалого возраста (59,0 %).

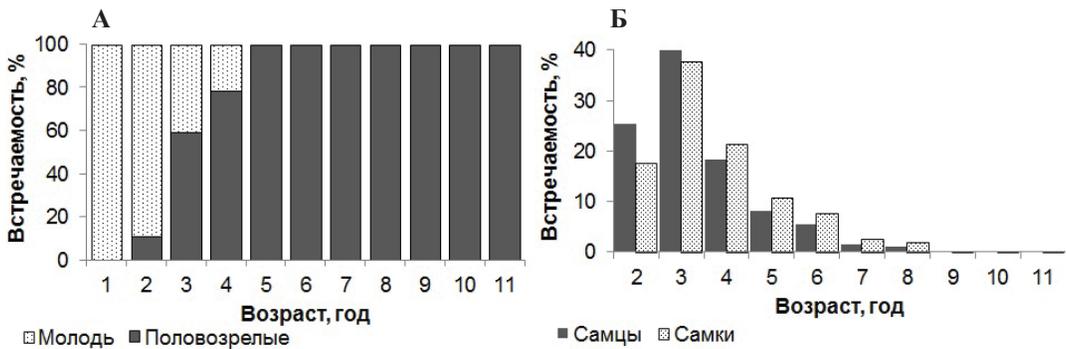


Рис. 2. Темпы полового созревания (А) и возрастной состав (Б) нерестового стада наваги Тайской губы

Fig. 2. Rates of sexual maturation (A) and age structure (Б) for saffron cod in the Tauyskaya Guba Bay

В возрасте первого икротетания относительная численность самцов достигает 60,3 %, что связано с их более быстрым, чем у самок, половым созреванием. Устойчивое численное доминирование самцов сохраняется лишь до возраста 3 полных лет, в старших возрастных группах доминируют самки.

Сезонный цикл созревания половых продуктов наваги Тайской губы аналогичен циклам других районов дальневосточных морей (Покровская, 1960; Трофимов, 2009). В июне в Тайской губе у более чем 90 % особей наваги обоего пола семенники и яичники находятся на III стадии зрелости (табл. 1). К середине осени большинство производителей достигают III–IV и IV стадии зрелости. В декабре у 22,3 % числа самок половые продукты становятся текучими, и начинают встречаться первые отнерестившиеся особи. Массовый нерест происходит в феврале-марте при температуре минус 1,5 °С. Известно (Моггов, 1980), что у побережья Аляски навага нерестится в декабре-феврале в температурном диапазоне от минус 1,3 до минус 1,8 °С.

Таблица 1  
Сезонная динамика зрелости половых продуктов наваги Тайской губы, %

Table 1

Seasonal dynamics of maturity for saffron cod in the Tauyskaya Guba Bay, %

Месяц	Пол	Стадия зрелости							N, шт.
		II–III	III	III–IV	IV	V	VI	VI–II	
Июнь	♀	–	67,5	1,7	–	–	–	–	426
	♂	–	28,1	2,7	–	–	–	–	
Июль	♀	–	36,1	13,7	–	–	–	–	284
	♂	–	18,0	32,2	–	–	–	–	
Октябрь	♀	–	4,3	27,3	19,7	–	–	–	709
	♂	–	1,6	28,4	18,7	–	–	–	
Декабрь	♀	–	–	–	40,1	22,3	3,5	–	1418
	♂	–	–	–	21,9	10,1	2,1	–	
Январь	♀	–	–	–	2,3	39,8	8,8	–	2837
	♂	–	–	–	6,9	35,2	7,0	–	
Февраль	♀	–	–	–	–	16,3	14,5	9,1	4255
	♂	–	–	–	–	27,2	19,1	13,8	
Март	♀	2,4	–	–	–	–	12,5	30,9	2411
	♂	2,1	–	–	–	–	13,4	38,7	
Апрель	♀	8,3	–	–	–	–	–	47,3	1844
	♂	9,7	–	–	–	–	–	34,7	

Литературные сведения показывают, что репродуктивный потенциал тихоокеанской наваги по ареалу варьирует в широких пределах. Так, по данным Л.И. Семененко (1965) плодовитость наваги Ямской губы в возрасте 2–7 полных лет и длине 22–34 см колеблется от 17,6 до 222,0 тыс. икр. По данным Н.С. Фадеева (2005) средняя индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) наваги Нешканской губы при длине 22,0–33,6 см (2–7-годовики) колебалась от 14,0 до 222,0 тыс. икр. У наваги в азиатской части Берингова моря ИАП колеблется в очень широком диапазоне — от 17,5 до 265,5 тыс. икр. при средней многолетней величине 79,5 тыс. икр. (Шевчук, 2001), а у побережья Аляски ИАП самок колеблется от 124,0 до 188,0 тыс. икр. (Wolotira, 1985). По данным И.К. Трофимова (2009) средняя ИАП наваги бухты Оссора (Камчатка) при длине 25,0–39,0 см изменяется от 16,4 до 207,9 тыс. икр., а средняя плодовитость составляет 77,3 тыс. икр.

В сравнении с популяциями других районов дальневосточных морей плодовитость наваги Тауйской губы ниже. В зависимости от размера, массы и возраста нерестующие самки выметывают от 7,2 до 172,0, в среднем 56,6 тыс. икр. (табл. 2). Минимальная плодовитость отмечена у двухгодовалой самки длиной 18,5 см и массой 52 г, а максимальная — у самки в возрасте 11 полных лет, длиной 38,7 см и массой 413 г. На 1 г массы тела в среднем приходится 334 икр. Показатели относительной плодовитости самок увеличиваются до возраста 7 полных лет, у старших поколений она сохраняет стабильность, но на более низком уровне.

Таблица 2

Средние значения параметров тела, индивидуальная абсолютная (ИАП) и относительная (ОП) плодовитость наваги Тауйской губы в возрастных группах

Table 2

Mean values of body metrics, individual absolute fecundity (ИАП) and relative fecundity (ОП) for saffron cod in the Tauyskaya Guba Bay, by age groups

Возраст, год	Длина по Смитту, см	Масса, г	ИАП, тыс. шт. икр.		ОП, шт. икр.	N/n, экз.
			$\bar{X}$	lim		
2	18,20 ± 0,02	43,2 ± 0,2	14,4	7,2–47,8	176,6	3061/71
3	20,80 ± 0,02	65,9 ± 0,2	29,6	11,6–58,5	312,8	5503/270
4	23,70 ± 0,02	97,3 ± 0,3	47,9	24,2–86,9	379,1	2812/136
5	26,0 ± 0,03	127,9 ± 0,5	64,6	41,1–101,5	404,2	1330/116
6	28,10 ± 0,05	161,4 ± 0,9	81,7	60,1–113,5	395,6	928/108
7	29,90 ± 0,09	194,4 ± 2,2	91,8	74,7–111,4	406,0	285/29
8	31,40 ± 0,20	227,4 ± 3,6	120,4	84,8–145,1	361,9	208/66
9	33,40 ± 0,30	281,4 ± 8,7	127,3	86,7–150,0	358,1	25/16
10	35,40 ± 0,20	332,8 ± 10,5	150,3	146,1–154,9	306,3	19/7
11	37,70 ± 0,20	379,2 ± 25,1	167,1	162,2–172,0	336,3	13/4
В среднем	22,20 ± 0,03	85,3 ± 0,4	56,6	7,1–172,0	334,0	14184/823

Примечание. N/n, экз. — общее количество/в том числе самок.

### Эмбриональный период

#### Этап I. Активация яйца и образование бластодиска

Как и в целом по ареалу, икра наваги Тауйской губы демерсального типа. Прочная оболочка икринок обладает слабой клейкостью, сохраняющейся около 2 ч. Об этой особенности у икринок наваги, обитающей у побережья о. Хоккайдо, Приморья и восточной Камчатки, ранее сообщали Танака (Tanaka, 1928, цит. по: Мухачева, 1957), Н.В. Миловидова-Дубровская (1933), В.А. Мухачева (1957), А.В. Буслов и Н.П. Сергеева (2013).

Измерения показали, что оплодотворенная икра наваги Тауйской губы сравнительно крупная среди исследованных популяций вида по ареалу. В конце первого — начале второго этапа развития ее диаметр колеблется от 1,00 до 1,58 мм и составляет в среднем  $1,410 \pm 0,005$  мм. Сходные размеры икринок (1,0–1,7 мм) приводят Данн и Матарезе (Dunn, Matarese, 1987) и Матарезе с соавторами (Matarese et al., 1989) для североамериканских популяций вида. Более крупные икринки (1,3–1,6 мм) отмечены только для наваги восточного Сахалина (Козлов, 1951). У исследованных популяций

азиатской части Берингова моря, восточной Камчатки и Приморья икринки существенно мельче, их средние размеры укладываются в пределы 1,0–1,3 мм (Мухачева, 1957; Муслиенко, 1970; Буслов, Сергеева, 2013).

Просмотр икринок через 7 и 10 ч после оплодотворения показал, что анимальный полюс, на котором формируется плазмодиск, находится в верхнем положении (рис. 3, А). Это прямо противоположно расходу с данными А.В. Буслова и Н.П. Сергеевой (2013). Судя по имеющейся в их статье фотографии, анимальный полюс в икринке восточнокамчатской наваги занимает нижнее положение.

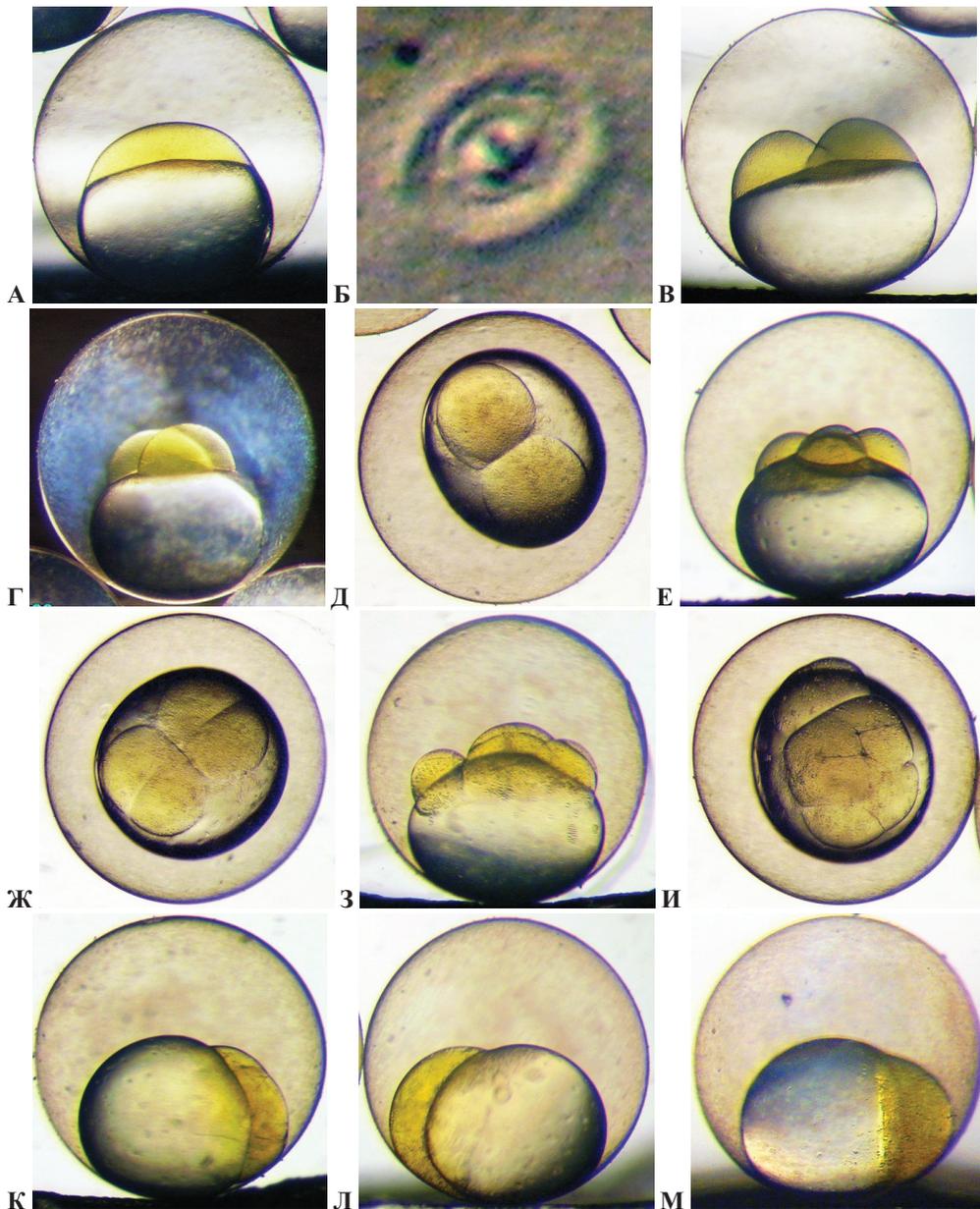


Рис. 3. Развитие тихоокеанской наваги: А — стадия формирования плазмодиска; Б — микропиле; В–Д — стадия 2 бластомеров; Е, Ж — стадия 4 бластомеров; З, И — стадия 8 бластомеров; К — стадия 16 бластомеров; Л — ранняя бластула; М — поздняя бластула. На рисунках А, В, Г, Е, З, К, Л — вид икринок сбоку

Fig. 3. Embryonic development of saffron cod: А — stage of plasmodisc forming; Б — micro-pyle; В–Д — stage of 2 blastomeres; Е, Ж — stage of 4 blastomeres; З, И — stage of 8 blastomeres; К — stage of 16 blastomeres; Л — early (macrocellular) blastula; М — late (microcellular) blastula. Lateral plane for the panels А, В, Г, Е, З, К, Л

Наряду с этим по литературным данным (Мухачева, 1957; Буслов, Сергеева, 2013) оболочка икринок наваги приморской и восточнокамчатской популяций характеризовалась замутненностью, затруднявшей наблюдения за развитием эмбрионов, и окрашенным в светло-желтый или янтарный цвет желтком. В нашем эксперименте икра наваги тауйской популяции характеризовалась почти прозрачной оболочкой и бесцветным желтком. В охристый цвет был окрашен только плазмодиск.

На внешней оболочке икры тауйской наваги хорошо различимо микропиле. Оно имеет более сложную поверхностную структуру, чем просто воронковидное углубление, описанное А.В. Бусловым и Н.П. Сергеевой (2013) для восточнокамчатской наваги. У тауйской наваги оно представляет собой небольшую выпуклость с диаметральной щелью, окруженной двумя концентрическими валиками (рис. 3, Б). Такая поверхностная структура микропиле сохраняется на оболочке икринок в течение всего эмбриогенеза и может быть принята как таксономический признак видового ранга.

В возрасте 10 час плазмодиск достигает максимальных размеров и I этап эмбриогенеза завершается.

### **Этап II. Дробление**

В возрасте 11 час большинство икринок, а через 12 ч (32 град./час) все достигают стадии двух бластомеров (рис. 3, В–Д). При наблюдении икринок наваги в падающем свете проявляется ячеистая структура ее оболочки. Падающий свет, преломляясь в ячейках, иногда создает эффект флюоресцирующего голубого муарового рисунка объемной структуры. Такая особенность оболочки икры наваги впервые была описана для ледовитоморской *Eleginus navaga* (Халдинова, 1936, цит. по: Мухачева, 1957). Наличие такой особенности позднее было установлено В.А. Мухачевой (1957) и для тихоокеанского вида из Приморья.

Необходимо отметить также, что внутреннее содержимое образующихся в процессе деления бластомеров не представляет собой гомогенную структуру. При наблюдении икры, особенно на первых стадиях дробления, в бластомерах хорошо заметны многочисленные мелкие жироподобные включения. Такие же включения обнаружены нами и на поверхности желтка. Эта особенность икры наваги еще не была описана в литературе.

Подобные включения наблюдала Т.А. Перцева-Остроумова (1961) в икре полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* зал. Петра Великого Японского моря, нерест и эмбриональное развитие которой происходит зимой при низких температурах воды, что побудило автора предположить их значение как своего рода антифриза, препятствующего промерзанию икринки.

Аналогичные включения мы наблюдали в икре полярной камбалы *Liopsetta glacialis* и тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Тауйской губы, у которых в естественных условиях часть эмбрионального периода также происходит подо льдом при отрицательных температурах воды (Юсупов, 2009, 2010, 2015).

В возрастном интервале 14–18 час в икринках наваги проходят второй и третий циклы деления зиготы с образованием 4 и 8 бластомеров (рис. 3, Е–И). В течение этапа интерфаза между дроблениями бластомеров увеличивается с 3 ч между первым и вторым до 5 ч между последующими делениями. С увеличением массы бластодиска и, как следствие, смещением общего центра тяжести, находящийся до этого в верхнем положении бластодиск на стадии 16 бластомеров (возраст 23 час), начинает «заваливаться» на бок (рис. 3, К). В этом положении происходит все дальнейшее развитие эмбриона. В целом продолжительность этапа дробления охватывает 55 час.

### **Этап III. Бластуляция**

Через 30 и 41 ч развития (при сумме принятого тепла 95 и 131 град./час) все икринки достигают III этапа развития соответственно ранней (крупноклеточной) и поздней (мелкоклеточной) бластулы (рис. 3, Л, М). К концу этапа купол бластулы достигает максимального развития. По периметру его основания появляется тонкий светлый слой перибласта, что свидетельствует о завершении этапа.

#### Этап IV. Гастрюляция

В возрасте 75 час первыми начинают движение к вегетативному полюсу клетки перибласта (рис. 4, А), а затем этот процесс охватывает и клеточную массу бластулы. Через 89 и 92 ч с момента оплодотворения бластодермой покрыто соответственно 30 и 40 % поверхности желтка. При этом поверхность желтка в основании бластулы приобретает выпуклость, высота бластодиска сильно снижается, а сам он в вертикальной оптической плоскости сечения представляет собой равномерно изогнутый валик с

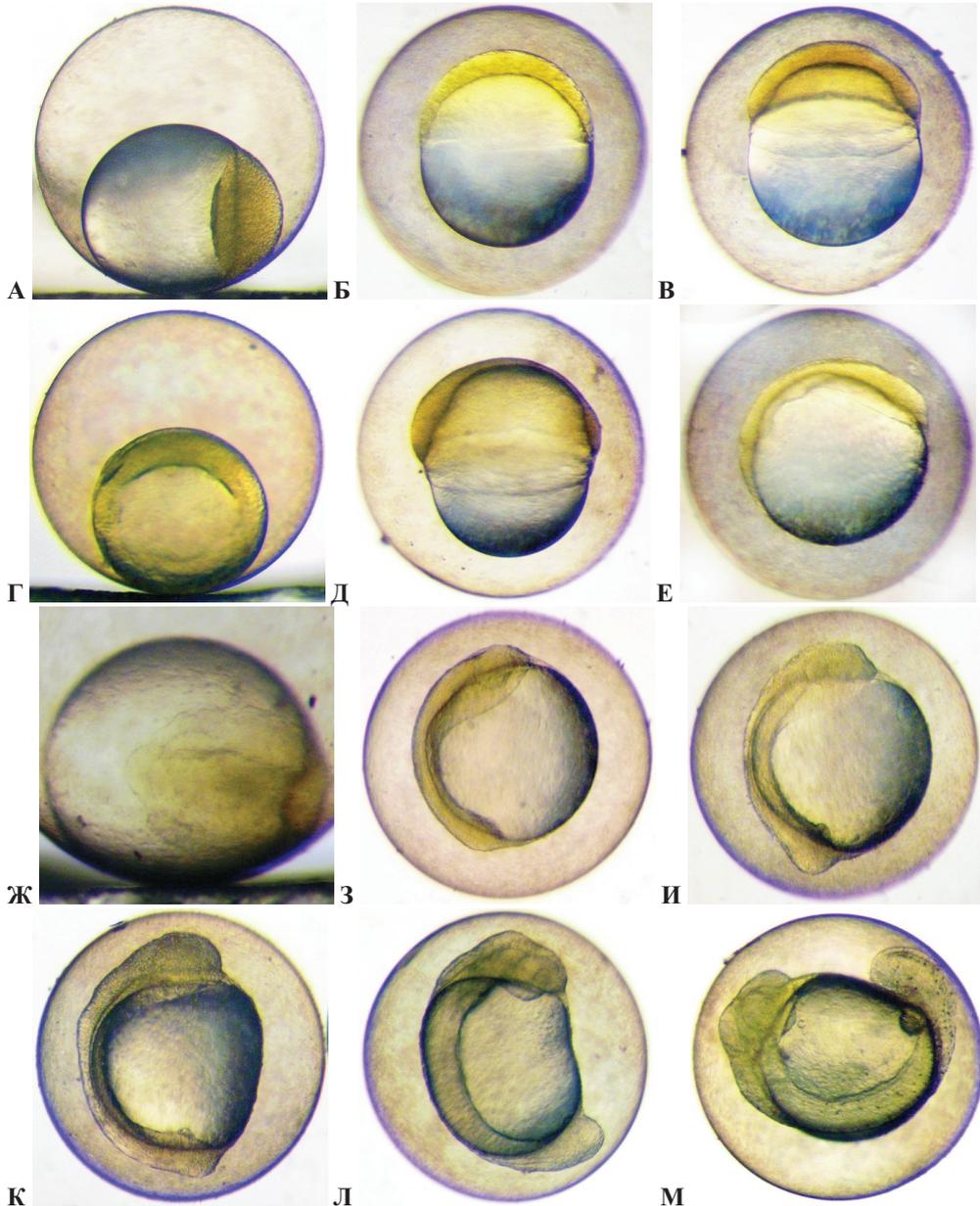


Рис. 4. Развитие тихоокеанской наваги: А — начало эпиболлии; Б — возраст 89 час; В, Г — стадия зародышевого кольца; Д — возраст 123 час; Е, Ж — формирование зародышевого валика и закладка глазных пузырей; З — образование глазных пузырей; И — стадия Купферова пузырька; К — начало сегментации тела; Л — стадия хвостовой почки; М — отчленение хвостового отдела от желточного мешка

Fig. 4. Embryonic development of saffron cod: А — beginning of epiboly; Б — age of 89 h.; В, Г — germinal ring formation; Д — age of 123 h.; Е, Ж — forming of embryonic eye roll and laying of eye vesicles; З — forming of eye vesicles; И — stage of Kupfer's vesicle; К — beginning of body segmentation; Л — stage of tail bud; М — partition of caudal section from the yolk sac

зауженными концами (рис. 4, Б). В дальнейшем процесс эпиболии замедляется, в то время как скорость эвакуации клеток бластулы из центральной зоны в сторону вегетативного полюса остается прежней. Это приводит к тому, что в возрасте 113 час (359 град./час) постепенно скапливающиеся в краевой зоне обрастания клетки бластодермы образуют кольцеобразное утолщение — зародышевое кольцо, которое в вертикальном плане выглядит как манжета, опоясывающая желток (рис. 4, В, Г).

Возраст 123 час, бластодермой покрыто 50–60 % поверхности желтка. Наряду с продолжающейся эпиболией начинается процесс конвергенции клеток бластодермы и их движение параллельно экватору желтка к участку закладки осевого зачатка эмбриона. При наблюдении икры этого возраста в вертикальной оптической плоскости сечения видно, что валик бластодиска теряет свою симметричность, одно его плечо, где согласно детерминации клеток происходит сомитогенез эмбриона, становится массивнее, а второе постепенно истончается (рис. 4, Д).

#### **Этап V. Органогенез**

В возрасте 177 час (586 град./час) эмбрион сформирован в виде частично погруженного брюшной стороной в желток валика. В нем ясно различается более массивный головной отдел, впереди которого формируется рострум, а по бокам зачатка мозгового пузыря происходит закладка глазных плакод в виде продольных щелей (рис. 4, Е, Ж). Следующие 8 ч происходит активное нарастание массы эмбриона, опережающее его линейный рост. В рельефно выделенном головном отделе развиваются глазные пузыри (рис. 4, З).

Возраст 201 час. У небольшого числа эмбрионов развивается Купферов пузырек (рис. 4, И). Еще через 15 ч (728 град./час) этот провизорный орган обнаруживается у всех эмбрионов, начинается сегментация туловищной мезодермы с образованием первой пары сомитов (рис. 4, К). Желточный мешок, имевший до этого сферическую форму, начинает приобретать продолговатую или грушевидную форму.

В возрасте 288 и 297 час (966 и 993 град./час) последовательно происходит развитие глазных бокалов и формируется хвостовая почка (рис. 4, Л). В конце этапа число пар сомитов достигает 22–24. Начинается пигментация тела. В задней части туловищного отдела и на желточном мешке разреженно развиваются мелкие, слабо разветвленные черные меланофоры.

#### **Этап VI. Отчленение хвостового отдела от желточного мешка**

В возрасте 309 час (1026 град./час) эмбрион охватывает 70 % окружности желтка. Хвостовой отдел начинает отчленяться от желточного мешка (рис. 4, М). Хорошо заметна плавниковая складка. Как показали наблюдения, плавниковая кайма начинает развиваться еще на предыдущем этапе, при формировании хвостовой почки. У многих эмбрионов Купферов пузырек еще не редуцировался. В задней части головного мозга образуется 2–3 энцефаломера. У нижнего основания головы происходит пузырьковидная концентрация клеточного материала мезенхимы в области закладки сердца (рис. 5, А).

Возраст 417 час (1305 град./час). Из сформировавшихся первыми туловищных сомитов развиваются миомеры и наступает подвижное состояние эмбрионов, проявляющееся в редких плавных сокращениях средней части туловища (рис. 5, Б, В).

#### **Этап VII. Развитие эмбриональной сосудистой системы**

В возрасте 459 час у небольшого числа эмбрионов, а в 465 час (1445 град./час) у всех обнаруживается сердцебиение (рис. 5, Г). Форменные элементы крови отсутствуют, сердце перегоняет бесцветную плазму с начальной частотой пульсации 11–12 раз в минуту, увеличивающейся к моменту вылупления до 35–40, в среднем 38 раз в минуту. В процессе этапа в возрасте 465 час в слуховых капсулах развиваются отолиты. Через 473 ч начинается пигментация глаз меланофорами (рис. 5, Д–Ж). Пигментация начинается с периферии глазных бокалов, постепенно охватывая всю их поверхность.

Через 593 ч в глазных бокалах развиваются ксантофоры и гуанофоры, придающие глазам бронзово-серебристый цвет (рис. 5, З). В этом тоже проявилась региональная особенность наваги Тайской губы. Как известно (Буслов, Сергеева, 2013), у эмбрионов наваги этого возраста восточной Камчатки глаза окрашиваются в бирюзовый цвет.

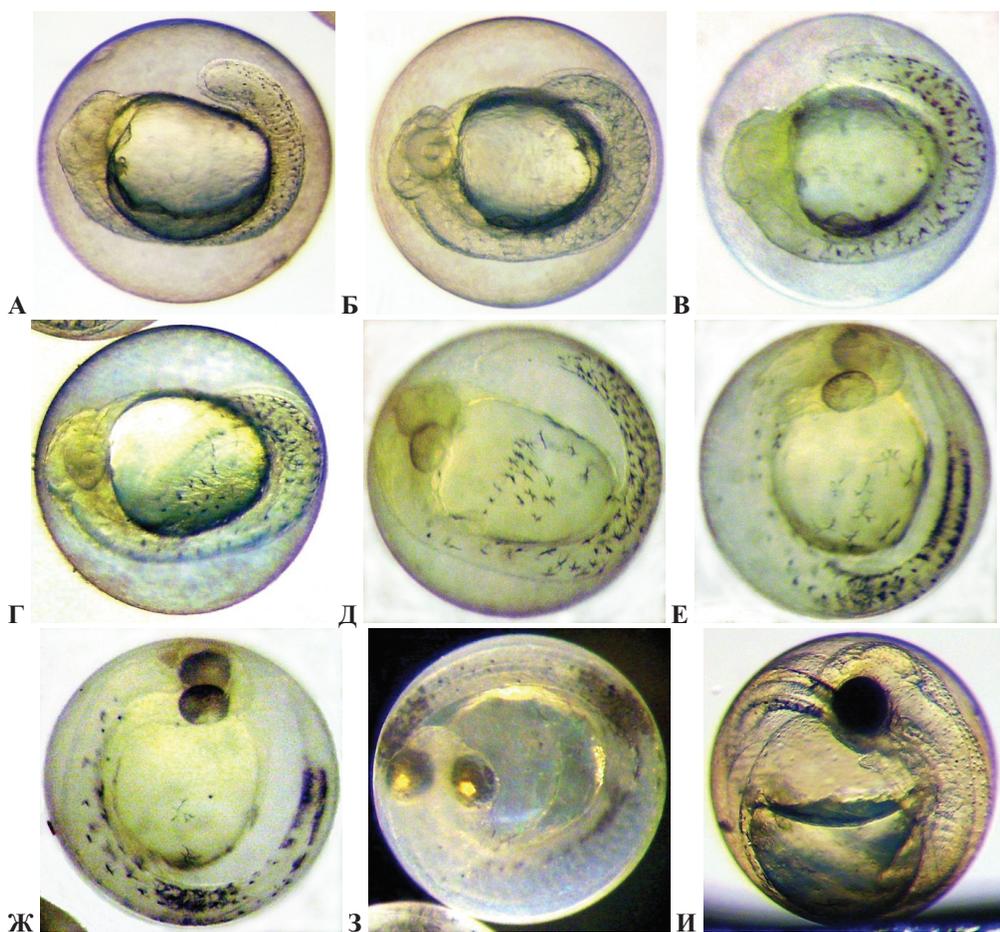


Рис. 5. Развитие тихоокеанской наваги: А — начало формирования сердца; Б, В — подвижное состояние эмбриона; Г — начало сердечной деятельности; Д — начало пигментации глаз; Е — возраст 522 час; Ж — возраст 579 час; З — развитие в глазах гуанофоров; И — начало секреторной деятельности желез вылупления. На рис. В–З вид икринок в падающем свете

Fig. 5. Embryonic development of saffron cod: А — beginning of heart forming; Б, В — embryo mobile state; Г — beginning of cardiac activity; Д — beginning of eyes pigmentation; Е — age of 522 h.; Ж — age of 579 h.; З — guanine pigmentation of eyes; И — beginning of secretory activity of hatching glands. Panel В–З — eggs in incident light

Развивающиеся еще на этапе формирования хвостовой почки разрозненные пигментные клетки на этапе VII начинают группироваться вдоль дорзальной и вентральной сторон хвостового отдела, а затем в два пояска. Первый примыкает к желточному мешку, второй локализуется в задней, сегментированной части хвоста. Продолжается концентрация среднего отдела головного мозга, возвышающегося над передним и задним его отделами. К возрасту 744 час на голове, передней части туловища и желточного мешка развиваются железы вылупления в виде пузырьковой сыпи (рис. 5, И).

Для оценки выживаемости наваги в период эмбриогенеза были учтены все икринки, погибшие в течение инкубации. В целом из искусственно оплодотворенных и заложённых на инкубацию 3900 икр. погибло 2211 шт., доля выживших эмбрионов составила 43,3 %.

#### *Подпериод — развитие вне оболочки*

##### **Этап VIII. Развитие жаберно-челюстного аппарата**

В возрасте 849 час эмбрионы наваги начали освобождаться от оболочки яиц. Вылупление происходило в течение 3 сут, с всплеском активности в последние сутки. Вы-

лупившиеся в эксперименте предличинки наваги тауйской популяции самые крупные из известных в литературе, их полная длина тела в прижизненном состоянии варьирует от 5,30 до 6,25 мм при среднем показателе  $5,82 \pm 0,05$  мм. В водах северо-восточной части Тихого океана, Берингова моря, Сахалина и Приморья их размеры колеблются от 3,5 до 3,9 (Козлов, 1951; Мухачева, 1957; Dunn, Matarese, 1987; Matarese et al., 1989). Лишь в эксперименте А.В. Буслова и Н.П. Сергеевой (2013) вылупившиеся предличинки наваги тоже имели крупные размеры, 5,05–5,38, в среднем 5,20 мм.

Вылупившиеся в эксперименте предличинки наваги имеют выпрямленное тело, симметрично окаймленное плавниковой складкой (рис. 6, А, Б). Желточный мешок продолговато-овальной формы. Сформированная ротовая ямка еще погружена в околожелтковую полость желточного мешка. В этой же полости располагается сердце. Кишечник прямой и имеет небольшой изгиб в области формирующейся прямой кишки,

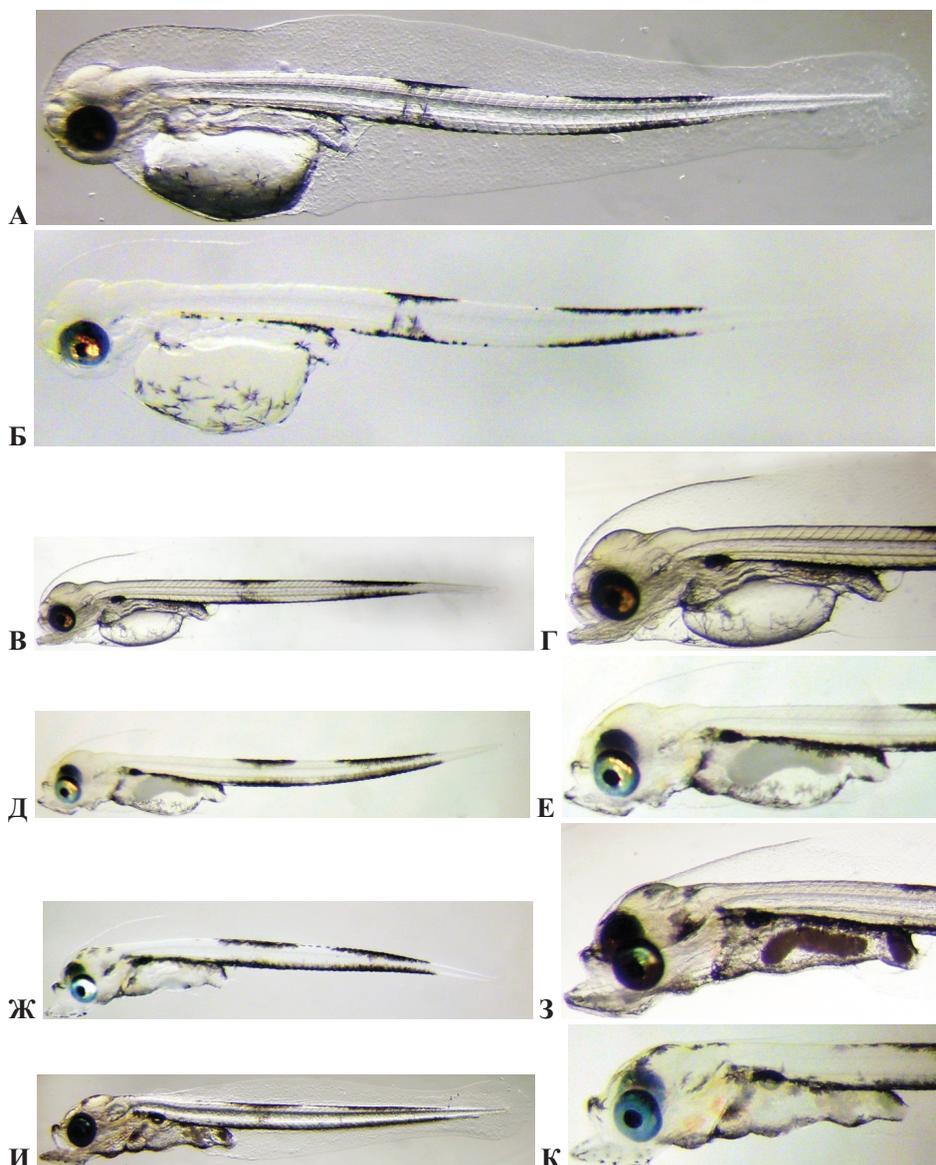


Рис. 6. Развитие тихоокеанской наваги: А, Б — только что вылупившаяся предличинка; В, Г — возраст 3 сут; Д, Е — возраст 7 сут; Ж, З — возраст 10 сут; И, К — возраст 20 сут. На рис. Г, Д, Е, Ж, К предличинки и личинки в падающем свете

Fig. 6. Early post-embryonic development of saffron cod: А, Б — prelarva just after the hatching; В, Г — age 3 days; Д, Е — age 7 days; Ж, З — age 10 days; И, К — age 20 days. Panels Г, Д, Е, Ж, К — prelarvae and larvae in incident light

анус перекрыт спайкой. В средней части кишечника наблюдается щелевидное расслоение с образованием полости слизистой. Грудные плавники располагаются на уровне 1–2-го миомера, их основания находятся вдоль нижнего края туловища.

Общий тип пигментации вылупившихся предличинок тихоокеанской наваги Тауйской губы в целом соответствует описанному в литературе для ровесников других популяций вида (Мухачева, 1957; Буслов, Сергеева, 2013). Особенность пигментации предличинок наваги Тауйской губы проявилась в большем, чем у ровесников других популяций, количестве пигментных клеток на желточном мешке и вдоль прилегающего к нему участка туловища. Желточный мешок пигментирован вытянутыми вдоль крупными ветвистыми меланофорами. Пигментные клетки также густо покрывают верхнюю сторону кишечника. Наряду с этим группа меланофоров густо окаймляет переднюю стенку печени и верхнюю и нижнюю стороны прямой кишки.

Сравнительно более интенсивная пигментация тела предличинок наваги Тауйской губы, отмеченная нами и для других видов рыб этого района (Юсупов, 2010, 2015), может иметь адаптивное значение, позволяющее лучше аккумулировать поступающее с солнечной радиацией тепло в условиях медленного прогрева водных масс гидрологической весной в северной части Охотского моря.

Наряду с этим просмотр в падающем свете выявил еще одну морфологическую особенность предличинок наваги тауйской популяции. Если у только что вылупившихся предличинок наваги в водах восточной Камчатки глаза имеют бирюзовый цвет (Буслов, Сергеева, 2013), то у таковых Тауйской губы радужная оболочка глаз характеризуется бронзово-золотистым цветом, изменение на бирюзовый цвет происходит позднее.

В возрасте 3 сут предличинки достигли длины 5,80–6,30 мм, в среднем  $6,01 \pm 0,05$  мм (рис. 6, В, Г). Плавательный пузырь, формирующийся под хордой на уровне 1–4-го миомера, начинает заполняться газом, предличинки становятся «на плав» и активно передвигаются, в том числе в горизонтальном направлении. Лишь при остановке голова еще продолжает как бы «заваливаться» вниз. Происходит активное формирование висцерального скелета, просматриваются жаберные дужки, но челюстной аппарат еще не сформирован. Желточный мешок снизился по высоте примерно наполовину, но сохраняет еще значительный объем, обеспечивая предличинок запасом эндогенного питания. Потреблять предложенный корм предличинки отказались.

### *Личиночный период*

#### **Этап I. Смешанное (эндогенно-экзогенное) питание**

На 7-е сут после вылупления личинки наваги начали потреблять внешнюю пищу в виде перетертого до мелкодисперсного состояния вареного куриного желтка (рис. 6, Д, Е). В этом возрасте размеры личинок варьируют от 5,90 до 6,50 мм, составляя в среднем  $6,06 \pm 0,05$  мм. Плавниковая складка достигает максимального развития. Жаберно-челюстной аппарат сформирован, нижняя челюсть приобрела подвижность. Сердце, печень и грудные плавники полностью сместились на латеральную сторону. Основания грудных плавников приняли вертикальное положение, а сами они приобрели подвижность.

Пигментация тела стала более интенсивной. Продолжает оставаться густо пигментированной нижняя сторона желточного мешка. Наряду с этим черными меланофорами окантованы верхняя и нижняя челюсти. Крупная звездчатая меланофора обнаруживается на развивающейся жаберной крышке. Пигментные клетки, составляющие в хвостовом отделе нижнюю часть поясков, и клетки вдоль верхнего края кишечника слились в сплошную линию, которая начинается от плавательного пузыря и продолжается в хвостовом отделе. На радужной оболочке глаз развиваются гуанофоры, содержащие пурины, изменяющие цвет глаз с бронзово-золотистого на бирюзово-голубой металлик.

#### **Этап II. Экзогенное питание**

В возрасте 10 сут личинки достигли размеров 5,90–6,50, в среднем  $6,25 \pm 0,09$  мм (рис. 6, Ж, З). Желточный мешок редуцировался, личинки полностью перешли на питание внешней пищей.

Личинки активно передвигаются в поисках пищи и охотно потребляют предлагаемый корм. Для большего разнообразия питания личинкам были предложены науплии артемии, однако они продолжали потреблять только перетертый желток куриного яйца.

Общий характер пигментации тела личинок остался прежним. Наряду с развитыми на теле пигментными клетками от двух до четырех крупных и средних меланофор впервые отмечены на теменной части головы.

Линейный рост личинок наваги в течение 20 дней их аквариального содержания происходил непрерывно. Дистрофичных изменений, подобных тому, что наблюдали А.В. Буслов и Н.П. Сергеева (2013) у голодающих личинок тихоокеанской трески, у личинок тихоокеанской наваги нами не отмечено.

К завершению эксперимента длина тела 20-суточных личинок возросла до 6,0–6,95 мм при среднем показателе  $6,52 \pm 0,07$  мм. Плавниковая кайма, ранее начинавшаяся в головном отделе сразу за рострумом, почти редуцировалась до уровня 1-го миомера (рис. 6, И, К). В целом высота плавниковой каймы снизилась, личинки внешне стали выглядеть более прогонистыми. Радужная оболочка глаз приобретает голубой цвет с металлическим блеском.

Наряду с этим в возрасте 15 сут в развивающейся сердечно-сосудистой системе начинается эритропоз. Образующиеся эритроциты окрашивают в слабый розовый цвет область сердца и жаберных дужек. Существенных изменений в характере пигментации личинок в течение последних 10 дней аквариумного содержания не произошло.

В целом в ходе выращивания предличинок и личинок наваги Тауйской губы в аквариальных условиях было установлено, что за исследованный 20-дневный период наиболее высокие темпы роста у них наблюдаются в первые дни после вылупления на этапе эндогенного питания и с возрастом снижаются. Самое сильное падение линейных приростов наблюдается с переходом личинок полностью на внешнее питание (рис. 7).

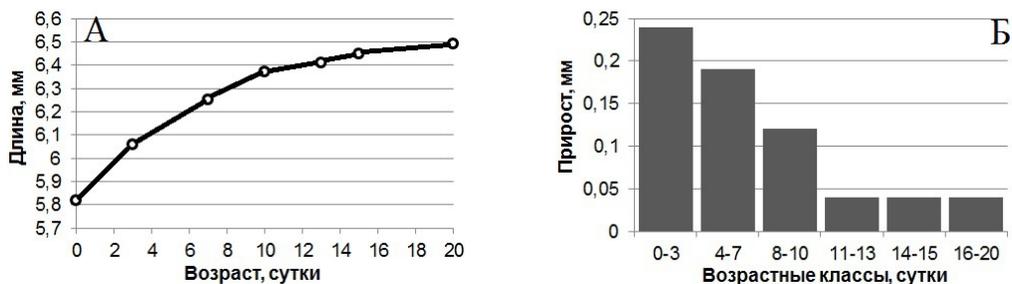


Рис. 7. Развитие тихоокеанской наваги: А — линейный рост; Б — линейные приросты  
Fig. 7. Growth of saffron cod: А — linear growth; Б — linear increments

### Заключение

На основе собранного материала по репродуктивной биологии и экспериментальных данных по инкубации икры и аквариального содержания личинок тихоокеанской наваги Тауйской губы было установлено, что половозрелой навага становится при длине 15–24 см на 2–4-м году жизни. Самцы и самки в массе созревают в возрасте 3 года. В зависимости от размера, массы и возраста самки выметывают от 14,0 до 172,0 тыс. икр., в среднем 56,6 тыс. икр.

Икра наваги слабосклеякая, демерсального типа. Ее диаметр варьирует от 1,00 до 1,58 мм, в среднем равен 1,41 мм. Это один из самых высоких показателей по ареалу. Более крупные икринки отмечены только для наваги восточного Сахалина. Литературные и собственные данные показывают, что в целом по ареалу у наваги отсутствует клинальная изменчивость по размеру икринок. Крупные и мелкие икринки наблюдаются как у северных (Берингово море), так и южных (Японское море) популяций вида.

Оболочка икринки и желток почти бесцветные, в охристый цвет окрашен только плазмодиск. На внешней поверхности оболочки икринки хорошо различимо микропиле в виде небольшой выпуклости с диаметральной щелью, окруженной двумя валиками.

Наряду с выявленной особенностью пигментации икринок поверхностную структуру микропиле, сохраняющуюся в течение всего периода эмбриогенеза, также можно принять в качестве диагностического признака, отличающего икру наваги от икры других видов зимнерестующих рыб Тауйской губы — полярной камбалы и трески.

В ходе инкубации икры наваги в эксперименте при средней температуре 2,8 °С установлены сроки наступления и рассчитана сумма тепла, необходимая для прохождения этапов и основных стадий ее эмбрионального развития.

Вылупившиеся через 849 ч инкубации предличинки наваги тауйской популяции самые крупные из известных в литературе, полная длина их тела в прижизненном состоянии варьирует от 5,30 до 6,25 мм при среднем показателе  $5,82 \pm 0,05$  мм. Общий тип пигментации предличинок соответствует описанию в литературе для ровесников других популяций вида. Региональная особенность предличинок наваги Тауйской губы проявилась в большем, чем у их ровесников других популяций, количестве пигментных клеток на желточном мешке и вдоль прилегающего к нему участка туловища. Сравнительно более интенсивная пигментация тела предличинок наваги, отмеченная нами и для других видов рыб исследуемого района, может иметь адаптивное значение, позволяющее лучше аккумулировать поступающее с солнечной радиацией тепло в условиях медленного прогрева водных масс гидрологической весной в северной части Охотского моря.

В ходе выращивания предличинок и личинок наваги в аквариальных условиях было установлено, что наиболее высокие значения приростов наблюдаются в первые дни после вылупления. Самое сильное падение линейных приростов наблюдается с переходом личинок полностью на внешнее питание.

*Авторы выражают глубокую признательность главе КФХ «Наше достояние» В.А. Резниченко и жителю пос. Янский И.И. Дедюкину за содействие в проведении исследований.*

### Список литературы

- Буслов А.В., Сергеева Н.П.** Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб дальневосточных морей // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 29. — С. 5–69.
- Козлов Б.М.** Наблюдения над развитием икры наваги // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 34. — С. 261–262.
- Макеева А.П.** Эмбриология рыб : моногр. — М. : МГУ, 1992. — 216 с.
- Миловидова-Дубровская Н.В.** Дальневосточная навага. — Хабаровск : Дальгиз, 1933. — 15 с.
- Мусиенко Л.И.** Размножение и развитие рыб Берингова моря // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 70. — С. 166–224.
- Мухачева В.А.** Материалы по развитию дальневосточной наваги (*Eleginus gracilis* Tilesius) // Тр. ИОАН СССР. — 1957. — Т. 22. — С. 356–370.
- Новикова О.В.** Дальневосточная навага (*Eleginus gracilis* Til) Прикамчатских вод : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 23 с.
- Перцева-Остроумова Т.А.** Размножение и развитие дальневосточных камбал : моногр. — М. : АН СССР, 1961. — 484 с.
- Покровская Т.Н.** Географическая изменчивость биологии наваги (рода *Eleginus*) // Тр. ИОАН СССР. — 1960. — Т. 31. — С. 19–110.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Ракитина М.В.** Дальневосточная навага // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2006. — С. 407–415.
- Ракитина М.В.** Навага Тауйской губы: анализ промысла, биологическая структура, запас // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2009. — Вып. 3. — С. 221–232.
- Ракитина М.В.** Состояние запасов и перспективы промысла рыб прибрежного комплекса Тауйской губы (навага, азиатская корюшка, голубой окунь) // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2001. — Вып. 1. — С. 185–196.

- Расс Т.С., Казанова И.И.** Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 42 с.
- Семененко Л.И.** Особенности биологии и перспективы промысла наваги Ямской и Тайской губах Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 129–135.
- Трофимов И.К.** О репродуктивной биологии наваги *Eleginus gracilis* бухты Оссора (юго-западная часть Берингова моря) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2009. — Вып. 12. — С. 86–91.
- Фадеев Н.С.** Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 366 с.
- Черняев Ж.А.** Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопр. ихтиол. — 1962. — Т. 2, вып. 3. — С. 457–462.
- Шевчук О.В.** Навага // Гидрометеорология и гидрохимия морей. — Т. 10 : Берингово море. Вып. 2 : Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. — СПб. : Гидрометеиздат, 2001. — С. 164–170.
- Юсупов Р.Р.** Предварительные данные наблюдений за эмбриональным развитием полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae) Тайской 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.** Эмбриональное и личиночное развитие тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Тайской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 23–37.
- Юсупов Р.Р.** Эмбрионально-личиночное развитие полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae) Тайской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 179–193.
- 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.
- Matarese A.C., Kendall A.W.Jr., Blood D.M., Vinter B.M.** Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes : U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 80. — Seattle, 1989. — 652 p.
- Morrow J.E.** The Freshwater Fishes of Alaska. — Anchorage, AK : Alaska Northwest Publ. Co., 1980. — 248 p.
- Wolotira R.J.** Saffron cod, *Eleginus gracilis*, in western Alaska, the resource and its potential : U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 79. — Seattle, 1985. — 119 p.

Поступила в редакцию 22.02.17 г.

Принята в печать 7.04.17 г.