

УДК 597.555.5(265.53):591.3

О СРОКАХ СОХРАНЕНИЯ ФЕРТИЛЬНОСТИ ИКРЫ И ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ МИНТАЯ *GADUS CHALCOGRAMMUS* (GADIDAE) СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Юсупов Р. Р., Юсупов Рус. Р.

ФГБУН Институт биологических проблем Севера (ИБПС) ДВО РАН, г. Магадан
E-mail: ryusupov_mag@mail.ru

Проведены экспериментальные работы с целью выяснить сроки сохранения фертильности икринок, остающихся в полости тела самок североохотоморского минтая после нереста, и возможности нормального прохождения ими эмбриогенеза. Выяснено, что остающиеся после нереста в полости тела самок минтая икринки подвергаются резорбции не одновременно. Через 2 месяца после массового нереста 2.7 % их еще сохраняют фертильность и при искусственном оплодотворении характеризуются высокой выживаемостью, проходя период эмбриогенеза без нарушений. Приводятся данные по эмбриональному развитию вида, срокам прохождения этапов и основных стадий эмбриогенеза, и количеству необходимого для их достижения принятого тепла. Показано, что икринки и предличинки минтая из остаточной плодовитости по метрическим параметрам достоверно мельче таковых от естественного нереста, но морфологически им идентичны. Выявлены региональные особенности морфометрических показателей икринок и только что вылупившихся предличинок минтая северной части Охотского моря.

Ключевые слова: минтай, *Gadus chalcogrammus*, северная часть Охотского моря, икра, эмбриогенез, предличинка.

DOI: 10.34078/1814-0998-2023-2-84-95

Минтай *Gadus chalcogrammus* (Pallas, 1814) – один из самых многочисленных и хорошо изученных объектов водных биологических ресурсов дальневосточных морей России. Различные аспекты репродуктивной биологии минтая, обитающего в северной части Охотского моря, рассмотрены в работах многих исследователей (Фадеев, 1981, 1987; Золотов и др., 1990; Зверькова, 2003; Фадеев, Раклистова, 2003; Овсянников, 2004, 2011; Авдеев и др., 2008; Варкентин, 2011; 2014, 2015; и др.). Ряд авторов отмечали, что после завершения нереста в яичниках некоторых самок минтая остается невыметанная икра, которая в дальнейшем подвергается резорбции (Овсянников, 2004; 2011; Сергеева и др., 2011). Наши наблюдения подтверждают этот факт. В общем объеме нерестового фонда икринки остаточной плодовитости представляют небольшую долю, хотя в абсолютных значениях суммарная их численность может представлять значительную величину. В этой связи представляет интерес выяснить, как долго после нереста оставшиеся в

полости тела икринки могут сохранять фертильность и возможность нормального прохождения эмбриогенеза при их искусственном оплодотворении. Во-вторых, дать описание эмбриогенеза и морфологических особенностей вылупившихся предличинок минтая северной части Охотского моря. Решение этих вопросов авторы поставили целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Икринки минтая от естественного нереста отловлены с помощью ихтиопланктонной сети 4 июня 2019 г. в пелагиали Тауйской губы у северо-западного побережья о. Завьялова (рис. 1). После определения статистических параметров икринок провели их доинкубацию до завершения эмбриогенеза и вылупления предличинок.

Экспериментальные работы по инкубации икринок минтая из остаточной плодовитости провели 1–17 июля 2020 г. Для этого из общего улова отловленных в бух. Нагаева (рис. 1) 40 самок были отобраны 2 особи, в яичниках которых оставалось небольшое количество икры гидратированной стадии зрелости. Икру оплодотвори-



Рис. 1. Карта-схема района проведения работ: заштрихованной областью отмечен участок икhtiопланктонной съемки; звездочкой — участок вылова производителей минтая.

Fig. 1. Schematic map of the study area: the ichthyoplankton survey site is shaded; the asterisk indicates the Wall-eye Pollock catch site.

ли семенной жидкостью двух «текучих» самцов. Инкубацию икры провели в пластиковых емкостях 500 мл с непрерывно аэрируемой водой. Раз в сутки проводили полную замену воды. Для предотвращения грибкового и бактериального обростания икринок использовали фильтрованную воду. Инкубацию икры провели в стационарных условиях, где по мере общего прогрева атмосферы температура воды в инкубационных емкостях постепенно повышалась с 2.4 до 11.4 °C, составив за весь период исследований в среднем 9.6 °C. В конце вторых суток из общей партии икры отделили группу икринок, которых поместили в термоконтейнер с регулярно сменяемыми охлаждающими элементами, где инкубировали при пониженной температуре 2.4–9.3 °C, в среднем 5.9 °C.

Развитие икры наблюдали на живом материале под микроскопом МБС-10 в вертикальной камере Черняева (1962). Параметры икринок измеряли в делениях мерной сетки окуляр-микрометра с последующим пересчетом в миллиметры. Для этой цели использовали выборку из 181 икринки из остаточной плодовитости и 293 икринки от естественного нереста. У вылупившихся предличинок минтая измеряли их полную длину *TL* (total length) и длину до конца хорды *SL* (standard length). Всего провели 59 серий наблюдений. Иллюстративный материал представлен по результатам микросъемки с помощью цифровой фотокамеры Rekam Presto 40M через микроскоп МБС-10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одна из особенностей репродуктивной биологии минтая — длительный период нереста, который начинается в конце марта и происходит

в течение лета. Массовый нерест намного короче. В Охотском море, в частности в северо-центральной его части, нерест минтая начинается в марте и заканчивается в мае, а в массе он нерестится со второй половины апреля по первую декаду мая (Фадеев, 2005). По другим данным, массовый нерест минтая в этом районе происходит в марте–апреле и мае–июне (Черешнев и др., 2001). В Притауйском районе минтай в массе нерестится со второй половины мая по вторую декаду июня (Овсянников, 2004).

По нашим наблюдениям, собранные 4 июня 2019 г. на периферии Тауйской губы икринки минтая в основном находились на VI этапе развития, начало которого характеризуется отчленением хвостового отдела от желточного мешка. Судя по возрасту икринок, массовый нерест следует отнести здесь на апрель — начало мая. В районе проведения икhtiопланктонной съемки развивающиеся икринки минтая отмечены на всех горизонтах лова от поверхности до глубины 60 м.

По нашим данным, в Тауйской губе размеры икринок минтая от естественного нереста имеют в среднем 1.51 мм, что близко аналогичному значению, установленному Овсянниковым (2004) предыдущим автором для икринок вида из Притауйского района. Сгруппированные в таблице 1 данные по размерам икринок минтая из 35 локальностей вида по ареалу свидетельствуют об отсутствии по этому признаку клинальной изменчивости. Крупные и мелкие икринки отмечены как для северных, так и для южных популяций вида.

По нашему мнению, попытки исследователей (Горбунова, 1954; Овсянников, 2004; Буслов,

Таблица 1. Размеры икринок и предличинок минтая по ареалу

Table 1. Sizes of the Walleye Pollock eggs and prelarvae by area

Район	Икринки	Предличинки	Автор
	колебания (среднее), мм	колебания (среднее), мм	
БМ	1.19–1.81	SL 3.5–6	(Мусиенко, 1972)
– » –	1.43–1.75 (1.58)		(Горбунова, 1954)
– » –	1.55–1.60	–	(Полутов, Трипольская, 1954)
– » –	1.4–1.7	–	(Blood, 2002)
ВБМ	1.45–1.72	–	(Kendal, 2001)
ЮВБМ	–	SL (4.4)	(Smart et al., 2012)
ЗА	1.20–1.30	SL (4.9)	– » –
– » –	1.37		(Hinckley, 1990)
– » –	1.32–1.47	–	(Kendal, 2001)
– » –	1.30–1.40	–	(Bailey, Stehr, 1986)
– » –	–	SL (4.15, 4.39, 4.55)	(Blood et al., 1994)
ПС	–	SL (3.8)	(Yamashita, Bailey, 1989)
– » –	1.20	–	(Hinckley, 1990)
СВТО	1.2–1.8 (1.35–1.45)	SL 3.0–4.0	(Matarese et al., 1989)
ПВ	1.34–2.34 (1.79)	–	(Сергеева и др., 2011)
ВК	1.31–1.81 (1.50–1.59)		(Горбунова, 1954)
– » –	1.55–1.60	–	(Полутов, Трипольская, 1954)
– » –	1.50–1.55 (1.53)	TL 4.2–5.4 (4.81)	(Буслов, Сергеева, 2009)
– » –	1.50–1.55 (1.53)	TL 4.50–5.58 (5.29)	(Буслов, Сергеева, 2013)
ЗК	1.30–1.79 (1.54–1.60)		(Горбунова, 1954)
– » –	1.54–1.60		(Буслов, Сергеева, 2013)
– » –	(1.64–1.65)	–	(Овсянников, 2004)
ЗШ	1.52–1.67 (1.60)	–	– » –
ПТР	1.52–1.58 (1.52)	–	– » –
СОМ	1.34–2.34 (1.79)	–	(Варкентин, 2014)
ТГ	1.28–1.78 (1.51)	TL (5.02), SL (4.89)	Наши данные
ВС	1.42–1.52 (1.49)	–	(Овсянников, 2004)
СКО	1.37–1.79 (1.56–1.66)	–	(Горбунова, 1954)
ЮКО	1.26–1.77 (1.48–1.59)	–	– » –
ЮС	1.48–1.72 (1.58)	–	– » –
ТПР	1.26–1.66 (1.47)	–	– » –
ВЗПВ	1.20–1.66 (1.41–1.51)	–	– » –
ЗЗПВ	1.21–1.77 (1.41–1.55)	–	– » –
КЗ	1.30–1.77 (1.54)	3.5–6.0	– » –
ВЯМ	1.40–1.60	–	(Bailey, Stehr, 1986)
– » –	(1.50–1.57)	–	(Nakatani, Maeda, 1984)

Примечание. БМ – Берингово море, ВБМ – восток Берингова моря, ЮВБМ – юго-восток Берингова моря, ЗА – зал. Аляска, ПС – Пьюджет-Саунд (USA), СВТО – северо-восток Тихого Океана, ПВ – прикамчатские воды, ВК – Восточная Камчатка, ЗК – Западная Камчатка, ЗШ – зал. Шелихова, ПТР – Притауйский район, СОМ – северная часть Охотского моря, ТГ – Тауйская губа, ВС – Восточный Сахалин, СКО – Северные Курильские острова, ЮКО – Южные Курильские острова, ЮС – Южный Сахалин, ТПР – Татарский пролив, ВЗПВ – восточная часть залива Петра Великого, ЗЗПВ – западная часть

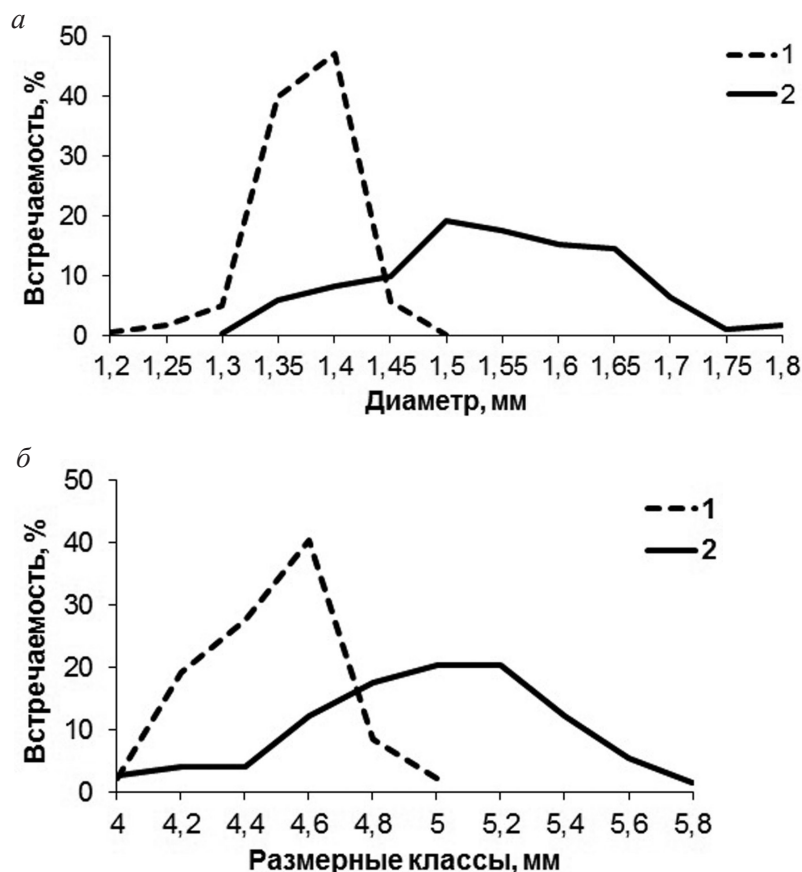
Сергеева, 2013) выявить закономерности или тенденции в изменениях размера икринок минтая в меридиональном или широтном направлении ареала основаны на использовании небольшого в количественном отношении сравнительного материала.

Размер икринок из остаточной плодовитости визуальнo и статистически достоверно меньше таковых, отловленных на нерестилище (рис. 2,

а). Первые имеют средние размеры 1.34 ± 0.01 , вторые – 1.51 ± 0.01 мм, при этом фактическое различие между ними составило $t_{\phi} = 19.2$ при необходимом для 0.1%-го уровня значимости ($P < 0.001$) критическом значении $t_{st} = 3.29$. По данным Н. П. Сергеевой с соавторами (2011), размеры оставшихся после нереста икринок у восточнокамчатского минтая еще меньше и не превышают 1.01 мм.

Рис. 2. Распределение по размерным классам: а – икринок минтая (1 – из остаточной плодовитости; 2 – на нерестилище), б – только что вылупившихся предличинки минтая северной части Охотского моря (1 – предличинки из остаточной плодовитости; 2 – предличинки от естественного нереста).

Fig. 2. Distribution according to size classes: а – Walleye Pollock eggs (1 – from residual fertility; 2 – at the spawning ground), б – newly hatched Walleye Pollock prelarvae in the northern part of the Sea of Okhotsk (1 – prelarvae from residual fertility; 2 – prelarvae from natural spawning).



Проведенный через сутки после оплодотворения осмотр икринок из остаточной плодовитости показал, что из общей массы лишь относительно небольшое число икринок плавало в толще воды или у поверхности. У них проходил этап дробления на стадии 32 бластомеров (табл. 2, рис. 3, а, б). Тотальный просчет показал, что из 10445 икринок, использованных в эксперименте, лишь 277 из них (2.7 % от общего числа) сохранили способность к оплодотворению и дальнейшему развитию. Остальные икринки были охвачены процессом резорбции, их внутренняя структура была разрушена и сохранялась лишь оболочка.

Через 28 и 32 ч. развивающиеся икринки последовательно прошли стадии крупноклеточной (более 128 бластомеров) и мелкоклеточной бластулы (рис. 3, в, г). В возрасте 37 ч. и сумме принятого тепла 206 град-час делящаяся зигота достигла этапа бластуляции, длящегося 15 ч. При наблюдении в вертикальной плоскости бластодиск представлял собой высокий купол с выпуклым (погруженным в желток) основанием (рис. 3, д, е).

Возраст 52 ч. (361 град-час). В икринках начинается процесс гастрюляции и эпиболии. При обрастании клетками бластодермы 20–25 % поверхности желтка происходит наплыв клеточной массы на краевую зону обрастания с образовани-

ем зародышевого кольца (рис. 3, ж, з). В дальнейшем к процессу эпиболии клеток бластодермы в направлении от анимального полюса к вегетативному включается процесс конвергенции клеточного материала (движение параллельно экватору желтка) и его концентрации в области осевого зачатка формирующегося эмбриона (рис. 3, и). Вследствие этого происходит смещение центра тяжести и соответственно анимального и вегетативного полюсов икринки на 10–12° от первоначально вертикального положения.

Этап длится примерно сутки, в течение которого в возрасте 63 и 73 ч. бластодерма покрывает соответственно 50 и 70 % поверхности желтка и завершается образованием по обе стороны формирующегося зародыша оптически уплотненной овальной зоны, обозначаемой как зародышевый щиток (рис. 3, к–м).

Возраст 84 ч. (695 град-час). Клетками бластодермы покрыто 90 % поверхности желтка. Сформирован зародышевый валик (рис. 4, а, б). Эмбрион охватывает 45 % окружности желтка. Головной отдел хорошо выражен, происходит закладка глазных плакод. При наблюдении сверху видно, что занимавший на предыдущем этапе значительную площадь зародышевый щиток сократился до узких полосок вдоль тела.

Через 97 ч. после оплодотворения (825 град-час) процесс эпиболии завершается (рис. 4, в).

Таблица 2. Эмбриональное развитие минтая при разной температуре

Table 2. Embryonic development of the Walleye Pollock at different temperatures

Этап	Стадия развития	t = 9.4 °C		t = 5.8 °C	
		Возраст, час	град-час	Возраст, час	град-час
I	Активация и образование бластодиска	—	—	—	—
II	32 бластомера	24	115	25	115
	Крупноклеточная бластула	28	128	28	128
	Мелкоклеточная бластула	32	160	32	160
III	Бластуляция	37	206	37	206
IV	Гастрюляция и эпиболия	52	361	55	324
	Эпиболия 25 %, зародышевое кольцо	55	395	60	354
	Эпиболия 50 %	63	485	84	487
	Эпиболия 70 %, зародышевый щиток	73	589	97	563
V	Эпиболия 90 %, зародышевый валик	84	695	108	624
	Эпиболия 100 %, сегментация тела	97	825	121	692
	Купферов пузырек	121	1064	157	893
	Хвостовая почка	125	1124	169	962
	Закладка грудных плавников и сердца	129	1146	177	1010
VI	Отчленение хвостового отдела	132	1179	180	1031
	Развитие нефротомы	138	1244	205	1219
VII	Начало работы сердца	145	1317	218	1303
	Подвижное состояние эмбрионов	152	1387	241	1424
	Пигментация глаз	180	1667	313	1880
	Формирование пигментных поясков	199	1862	325	1944
	Вылупление	241	2288	384	2258

Эмбрион охватывает 60–65 % окружности желтка. Из общей массы клеточного материала зародышевого валика начинают рельефно выделяться головной и туловищный отделы. В головном отделе сформировались глазные пузыри, имеющие в этом возрасте продолговато овальную форму. Концевая часть туловища приобретает ярко выраженную ланцетовидно заостренную форму. В средней части туловищного отдела происходит сегментация мезодермы с образованием первых 4–5 туловищных сомитов. Развиваются первые пигментные клетки. Мелкие меланофоры покрывают спинную сторону задней половины туловища.

Возраст 108 ч. (935 град-час). Эмбрион охватывает 70 % окружности желтка. На конце туловища, на брюшной стороне развивается Купферов пузырек (рис. 4, з). Вследствие концентрации головного мозга существенно возрастает высота головы, и сформированные глазные пузыри приобретают округлую форму. Между головным и туловищным отделами развиваются 2 энцефаломера. В теле насчитывается 20–22 сомита. Пигментация распространилась до конца туловища, а плотность ее увеличилась за счет роста меланофоров.

В возрасте 125 ч. (1124 град-час) завершается этап органогенеза с формированием в концевой части туловища небольшого утолщения – хвостовой

почки (рис. 4, д). Эмбрион охватывает около 75 % окружности желтка. Число энцефаломеров увеличилось до трех. В центральной зоне глазных пузырей происходит инвагинация клеток с образованием зачатков глазных хрусталиков. С противоположной стороны энцефаломеров и по бокам брюшной стороны между 10 и 14 туловищными сомитами происходит концентрация клеточного материала в виде пологих бугорков, из которых впоследствии развиваются сердце и грудные плавники соответственно. На конце туловища развивается тонкая кайма плавниковой складки. Пигментация остается прежней.

Возраст 132 ч. (1179 град-час). Начинается процесс отчленения хвостового отдела от желточного мешка (рис. 4, ж, з). Тело эмбриона охватывает около 85 % окружности желтка. В головном отделе сформировались глазные бокалы и хрусталики. Сердечная трубка хорошо развита, но не функционирует. На уровне 3–4 сомитов начинают развиваться полости слуховые плакод. Пигментация усиливается за счет развития новых меланофор: увеличения размеров уже имеющихся и распространения вновь образованных в нижней части туловищного и хвостового отделов, что хорошо видно при наблюдении эмбрионов в падающем свете на светлом фоне. Дорзальная сторона пигмен-

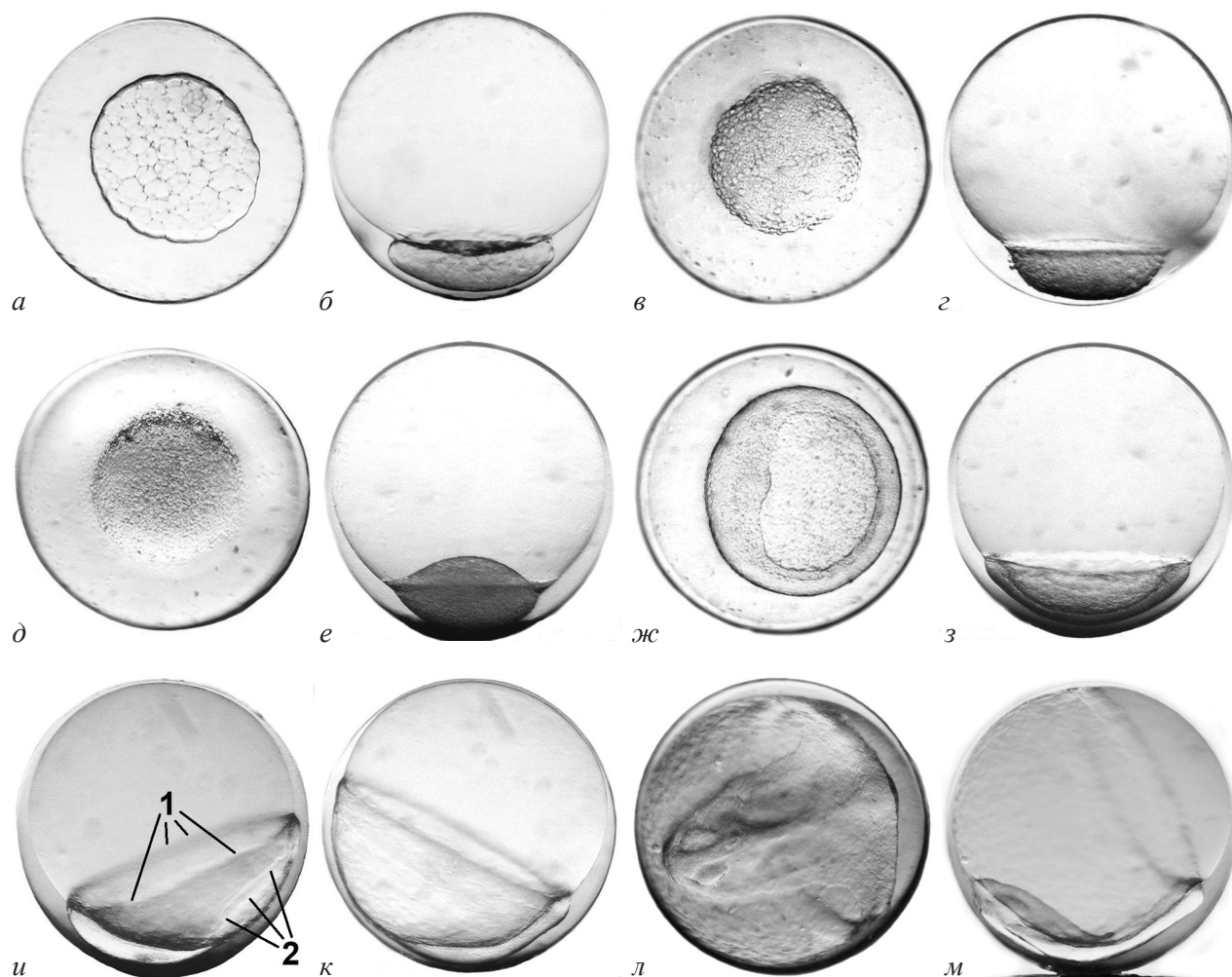


Рис. 3. Эмбриональное развитие минтая: а, б – стадия 32 бластомер; в, з – крупноклеточная бластула; д, е – бластуляция; ж, з – обрастание 20–25 % и образование зародышевого кольца; и – конвергенция клеточного материала; к – обрастание 45–50 %; л, м – обрастание 70 % и развитие зародышевого щитка; 1 – периферийная зона эпиболы, 2 – периферийная зона конвергенции. На рисунках б, з, е, з, и, к, м – вид икринок в вертикальной оптической плоскости сечения.

Fig. 3. Embryonic development of the Walleye Pollock: а, б – 32-blastomere stage; в, з – large-celled blastula; д, е – blastulation; ж, з – epiboly 20–25 % and germ ring formation; и – cellular material convergence; к – epiboly 45–50 %; л, м – epiboly 70 % and embryonic shield development; 1 – peripheral zone of epiboly, 2 – peripheral zone of convergence. Panel б, з, е, з, и, к, м presents eggs in the vertical optical plane of the section.

тирована вплоть до теменной части головы. Необходимо отметить, что уже в этом возрасте (не менее чем за 10 дней до завершения эмбриогенеза) на поверхности желточного мешка у края рыла появляются первые железы выплывания (рис. 4, и).

В возрасте 145 ч. (1317 град-час) икринки переходят на завершающий эмбриогенез, VII этап – развитие эмбриональной сосудистой системы. Эмбрионы охватывают около 85 % окружности желтка (рис. 4, к). У всех эмбрионов пульсирует сердце с частотой 15–20 ударов в минуту. В сформированных слуховых капсулах развиваются отолиты. Радужная оболочка глаз еще не окрашена. Пигментация тела стала плотней за счет развития новых пигментных клеток на всей

поверхности задней половины туловища и, в меньшей степени, в хвостовом отделе, который начинает загибаться в сторону.

Возраст 152 ч. (1387 град-час). В это время происходит трансформация сомитов в миомеры и эмбрионы приобретают подвижность, что проявляется в редких сокращениях их средней части туловища. При этом частота работы сердца возрастает до 33–44 (в среднем 37) сокращений в минуту.

Через 180 ч. развития (1667 град-час) эмбрионы полностью охватывают желточный мешок, у некоторых плавниковая складка заходит за край рыла. На поверхности глазных бокалов развиваются первые пигментные клетки (рис. 4, л, м). Их развитие начинается с периферии и посте-

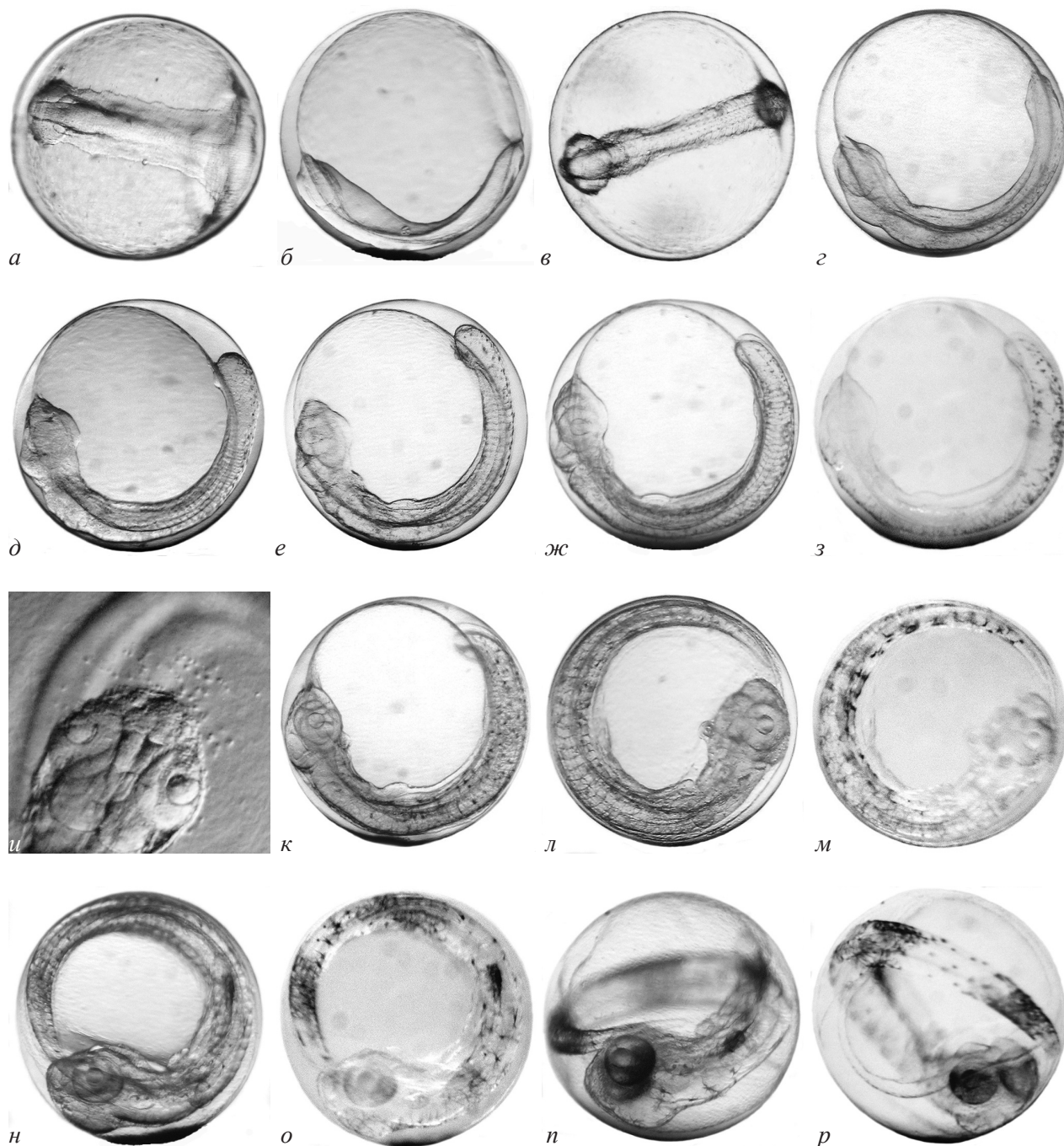


Рис. 4. Эмбриональное развитие минтая: *а, б* – зародышевый валик; *в, з* – завершение эпиболии, сегментация туловищной мезодермы; *д* – Купферов пузырьки; *е* – хвостовая почка; *ж, з* – отчленение хвостового отдела; *и* – развитие желез вылупления; *к* – начало пульсации сердца; *л, м* – пигментация глаз; *н, о* – формирование пигментных поясков; *п, р* – возраст 241 ч., эмбрионы перед вылуплением. Рисунки *з, м, о, р* – вид в падающем свете на светлом фоне.

Fig. 4. Embryonic development of the Walleye Pollock: *а, б* – germinal platen formation; *в, з* – completion of epiboly, segmentation of trunk mesoderm; *д* – Kupffer's vesicle; *е* – tail bud; *ж, з* – separation of the caudal division; *и* – development of first hatching glands; *к* – beginning of cardiac activity; *л, м* – eye pigmentation; *н, о* – pigment band formation; *п, р* – age 241 hrs., embryos before hatching. Panel *з, м, о, р* shows eggs in the incident light on a bright background.

пенно охватывает всю поверхность. Тело (за исключением несегментированной части хвостового отдела) покрыто разветвленными крупными меланофорами. Грудные плавники смещены на латеральную сторону, их основание продол-

жает оставаться ориентированным параллельно брюшной стороне.

На девятые сутки развития (возраст 199 ч. и 1862 град-час) хвост достигает слуховой капсулы. Глазные бокалы полностью пигментированы.

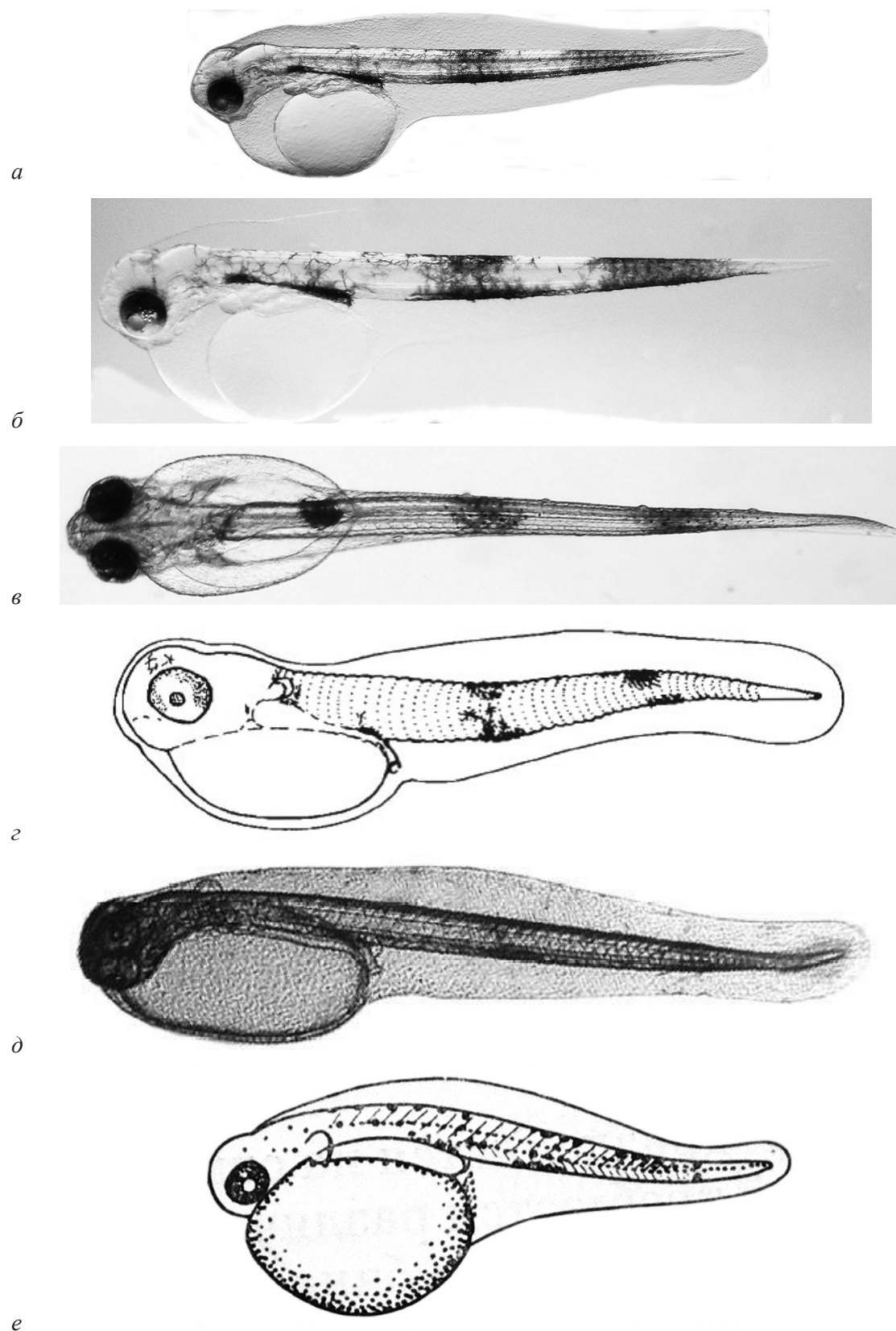


Рис. 5. Предличинки минтая разных районов: а-в – Тауйская губа (собственные данные); г – северо-восток Тихого океана (Matarese et al., 1989); д – Восточная Камчатка (Буслов, Сергеева, 2009; 2013); е – Корейский залив (Горбунова, 1954). На рисунке б – фото объекта в падающем свете на светлом фоне.

Fig. 5. Walleye Pollock prelarvae from different regions: а-в – Tauysk Bay (own data); г – northeast Pacific Ocean (Matarese et al., 1989); д – Eastern Kamchatka (Buslov, Sergeeva, 2009; 2013); е – Korea Bay (Gorbunova, 1954). Panel б shows the object in the incident light on a bright background.

ны, но не плотно, вследствие чего имеют серый цвет. Меланофоры на теле начали группироваться в сгущения: два в хвостовом отделе и одно в области ануса. Частота работы сердца возросла до 65–67 (в среднем 65) сокращений в минуту.

При средней температуре инкубации 9,4 °C массовое вылупление эмбрионов минтая произошло через 241 ч., а при температуре 5,8 °C – 384 ч. Перед вылуплением частота работы сердца возрастает до 89 ударов в минуту. Тело эмбрионов полностью охватывает желток, а кончик хвоста заходит за основание грудных плавников. За период инкубации икринки характеризовались высокой выживаемостью, их отход был единичным.

Следует отметить, что в нашем эксперименте время прохождения эмбрионами некоторых стадий и этапов развития в процессе инкубации при разной температуре отличаются. Впервые на эту особенность эмбриогенеза минтая указывала Н. Н. Горбунова (1954), отмечавшая, что разные стадии отвечают на повышение температуры по-разному.

Тем не менее разница в длительности эмбриогенеза минтая при разной температуре инкубации слабо отразилась на общей сумме принятого тепла, в обеих сериях она оказалась сходной, составив для первой 2288 град-час, для второй – 2258 град-час. Близкие значения приводятся для популяции минтая Корейского залива (Горбунова, 1954), для которого эта величина равна 2239 град-час.

Только что вышедшие из оболочки яиц предличинки минтая из икринок остаточной плодовитости имели SL 4.10–4.65 мм (4.38 ± 0.03) при TL 4.18–4.75 мм (4.52 ± 0.02) (рис. 2, б). Их ровесники, вылупившиеся из икринок на нерестилище, были крупнее, их SL и TL варьировали в пределах 4.10–5.65 и 4.23–5.70 мм, составив в среднем 4.89 ± 0.06 и 5.02 ± 0.04 мм соответственно.

Несмотря на различия в размерах предличинки минтая разного происхождения, их морфофункциональные показатели были идентичными. У большинства вылупившихся особей тело выпрямлено, голова тесно прижата к желтку овальной формы. Тело пигментировано тремя скоплениями меланофоров, два из которых располагаются в хвостовом отделе (рис. 5, а, б). Голова пигментирована только в затылочной части. В отраженном свете видно, что на поверхности радужной оболочки глаз развиваются иридоциты, придающие глазам золотистый металлический блеск. Вдоль боковой линии располагаются в виде небольших бугорков 5–6 невроматов (рис. 5, в).

Только что вылупившиеся предличинки минтая северной части Охотского моря имеют сравнительно крупные размеры, уступая лишь

ровесникам вида из вод Восточной Камчатки (см. табл. 1). В опытах Н. Н. Горбуновой (1954) длина новорожденных особей была равна 3.5–4.0 мм, а собранных автором в водах Корейского залива – 3.5–6.0 мм. Самыми мелкими размерами ($SL = 3.5$ мм) выделяются предличинки минтая северо-восточной части Тихого океана.

Общий характер пигментации предличинок минтая северной части Охотского моря в общих чертах соответствует описанию таковых из Корейского залива и Восточной Камчатки (Горбунова, 1954; Буслов, Сергеева, 2009, 2013). Однако полностью соответствуют этому лишь около 5 % предличинок. В массе они пигментированы более интенсивно, чем их ровесники из других районов. Во-первых, при боковой проекции (особенно при освещении падающим светом на светлом фоне) видно, что хвостовые скопления пигментных клеток представляют собой сплошные пояски, связанные друг с другом с брюшной стороны сплошным пигментным рядом. Во-вторых, туловищный отдел хорошо пигментирован разветвленными меланофорами, а их ярко выраженные скопления в области ануса и грудных плавников связаны сплошной пигментной полосой.

Ряд авторов отмечали, что выведенные в аквариумах личинки часто более сильно пигментированы, чем при диком выращивании (Matarese et al., 2013). Тем не менее проведенный нами сравнительный анализ считаем корректным, т. к. предличинки минтая Корейского залива и Восточной Камчатки (Горбунова, 1954; Буслов, Сергеева, 2009; 2013), как и в нашем эксперименте, выведены в аквариальных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты экспериментальных работ позволяют заключить, что остающиеся после нереста в полости тела самок минтая икринки подвергаются резорбции не одновременно. Как показали наблюдения, через 2 месяца после массового нереста 2.7 % от числа остающихся в полости тела самок икринок остаточной плодовитости сохраняют фертильность и при искусственном оплодотворении характеризуются высокой выживаемостью, проходя период эмбриогенеза без нарушений.

Только что вышедшие из оболочки яиц предличинки минтая, развивавшиеся в икринках остаточной плодовитости, достоверно мельче, но морфологически идентичны таковым, полученным из икринок естественного нереста. Все они характеризуются более плотной пигментацией тела, чем ровесники из популяций других районов северной части Тихого океана. Такая особенность пигментации может рассматриваться как адаптивный признак, позволяющий активнее аккумулировать солнечную радиацию в условиях

относительно слабого прогрева поверхностного слоя водной массы северной части Охотского моря.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдеев Г. В., Овсянников Е. Е., Овсянникова С. Л., Жигалов И. А. Некоторые особенности нереста североохоотоморского минтая в 2004–2006 гг. // Известия ТИНРО. 2008. Т. 152. С. 80–98.
- Буслов А. В., Сергеева Н. П. Некоторые результаты эксперимента по инкубированию икры восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) // Известия ТИНРО. 2009. Т. 156. С. 82–94.
- Буслов А. В., Сергеева Н. П. Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб дальневосточных морей // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2013. № 29. С. 5–69.
- Варкентин А. И. Половое созревание минтая (*Theragra chalcogramma*) в северной части Охотского моря в 1998–2008 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2011. № 22. С. 49–62.
- Варкентин А. И. Репродуктивная биология минтая северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток : ФГУП «ТИНРО-Центр», 2014. 23 с.
- Варкентин А. И. Сезонная динамика стадий зрелости гонад и показателей упитанности минтая (*Theragra chalcogramma*) в северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2015. Т. 180. С. 77–92.
- Горбунова Н. Н. Размножение и развитие минтая // Труды ин-та Океанологии АН СССР. Т. 11. 1954. С. 132–195.
- Зверькова Л. М. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. 248 с.
- Золотов О. Г., Максименков В. В., Николотова Л. А. Состав личинок рыб в восточной части Охотского моря и их питание // Известия ТИНРО. 1990. Т. 111. С. 58–66.
- Овсянников Е. Е. Размерный состав пелагической икры минтая *Theragra chalcogramma* на нерестилищах северной части Охотского моря // Биология моря. 2004. Т. 30, № 6. С. 479–482. DOI: 10.1007/s11179-005-0009-6.
- Полутов И. А., Трипольская В. Н. Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // Известия ТИНРО. 1954. Т. 41. С. 295–307.
- Расс Т. С. Значение строения икринок и личинок для систематики рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. Москва : Изд-во АН СССР, 1953. С. 183–198.
- Сергеева Н. П., Варкентин А. И., Буслов А. В. Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад минтая *Theragra chalcogramma* // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2011. № 23. С. 33–69.
- Серобаба И. И. Нерест минтая в северо-восточной части Берингова моря // Вопросы ихтиологии. 1968. Т. 8, № 6 (53). С. 992–1003.
- Фадеев Н. С. Нерестилища и сроки размножения минтая северной части Охотского моря // Популяционная структура, экология и динамика численности минтая. Сб. науч. тр. Владивосток : ТИНРО, 1987. С. 5–22.
- Фадеев Н. С. Сроки размножения и нерестовых подходов минтая // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток : ТИНРО, 1981. С. 3–18.
- Фадеев Н. С., Раклистова М. М. Половое созревание минтая в северной части Охотского моря и обоснование минимального промыслового размера // Известия ТИНРО. 2003. Т. 133. С. 45–55.
- Черняев Ж. А. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2, № 3. С. 457–462.
- Шунтов В. П., Волков А. Ф., Темных О. С., Дуленова Е. П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток : ТИНРО, 1993. 426 с.
- Bailey K. M., Stehr C. L. Laboratory studies on the early life history of the Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1986. Vol. 99. P. 233–246. DOI: 10.1016/0022-0981(86)90225-X.
- Blood D. Low-temperature incubation of Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) eggs from the southeast Bering Sea shelf and Shelikof Strait, Gulf of Alaska // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2002. Vol. 49. P. 6095–6108. DOI: 10.1016/S0967-0645(02)00335-1.
- Blood D. M., Matarese A. C., Yoklavich M. M. Embryonic development of Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma*, from Shelikof Strait, Gulf of Alaska // Fishery Bulletin. 1994. Vol. 92. No. 2. P. 207–222.
- Hinckley S. Variation of egg size of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* with a preliminary examination of the effect of size on larvae size // Fishery Bulletin. 1990. Vol. 88. No. 3. P. 471–483.
- Kendall A. W. Jr. Specific gravity and vertical distribution of Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) eggs // Alaska Fish. Sci. Cent., Natl. Mar. Fish. Serv., NOAA : Processed Report 2001-01. 2001. 88 p.
- Matarese A. C., Blood D. M., Morgan S. B. Guide to the identification of larval and early juvenile pricklebaks (Perciformes: Zoarcoidei: Stichaeidae) in the northeastern Pacific Ocean and Bering Sea // NOAA Professional Paper NMFS 15. 2013. 96 p. DOI: 10.7755/PP.15.
- Matarese A. C., Kendall A. W. Jr., Blood D. M., Vinter B. M. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes // NOAA Technical Report NMFS. 1989. Vol. 80. 652 p.
- Nakatani T., Maeda T. Thermal effect on the development of Walleye Pollock eggs and their upward to the surface // Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography. 1984. Vol. 50. P. 937–942. DOI: 10.2331/suisan.50.937.
- Smart T. I., Duffy-Anderson J. T., Horne J. K., Farley E. V., Wilson C. D., Napp J. M. Influence of environment on Walleye Pollock eggs, larvae, and juveniles in the southeastern Bering Sea // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2012. Vol. 65–70. P. 196–207. DOI: 10.1016/j.dsr2.2012.02.018.
- Yamashita Y., Bailey K. M. A Laboratory study of the bioenergetics of larval Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma* // Fishery Bulletin. 1989. Vol. 87, No. 3. P. 525–536.

ON THE TERMS OF EGG FERTILITY AND EMBRYO DEVELOPMENT OF THE WALLEYE POLLOCK *GADUS CHALCOGRAMMUS* (GADIDAE) IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

R. R. Yusupov, Rus. R. Yusupov

Institute of the Biological Problems of the North, Magadan

Experimental work was carried out to find out the timing of the fertility preservation for eggs remaining in the body cavity of the North Sea Alaska Pollock females after spawning, as well as the possibility of their normal course of embryogenesis. It was established that eggs remaining after spawning in the pollock female body cavity are not resorbed simultaneously. 2 months after mass spawning, 2.7 % of them still retain fertility, and, with artificial insemination, they are characterized by high survival, suffering no violations during embryogenesis. Data on the embryonic development of the species, the timing of the steps and main stages of embryogenesis, and the amount of heat required to achieve them are given. It is shown that pollock eggs and pre-larvae from residual fertility are significantly smaller in metric parameters than those from natural spawning, but morphologically are identical to them. Regional features of morphometric indicators for eggs and newly hatched pollock larvae in the northern part of the Sea of Okhotsk were revealed.

Keywords: Alaska Pollock, *Gadus chalcogrammus*, northern part of the Sea of Okhotsk, caviar, embryogenesis, pre-larva.

REFERENCES

- Avdeev, G. V., Ovsyannikov, E. E., Ovsyannikova, S. L., Zhigalov, I. A., 2008. Some Features of Walleye Pollock Spawn in the Northern Okhotsk Sea in 2004–2006, *Izvestiya TINRO*. 152, 80–92 [In Russian].
- Bailey, K. M., Stehr, C. L., 1986. Laboratory Studies on the Early Life History of the Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 99, 233–246. DOI: 10.1016/0022-0981(86)90225-X.
- Blood, D., 2002. Low-Temperature Incubation of Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) Eggs from the Southeast Bering Sea Shelf and Shelikof Strait, Gulf of Alaska, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 49, 6095–6108. DOI: 10.1016/S0967-0645(02)00335-1.
- Blood, D. M., Matarese, A. C., Yoklavich, M. M., 1994. Embryonic Development of Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma*, from Shelikof Strait, Gulf of Alaska, *Fishery Bulletin*. 92 (2), 207–222.
- Buslov, A. V., Sergeeva, N. P., 2013. Embryogenesis and Early Postembryonic Development of Codfishes of the Far Eastern Seas, *The Researchers of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*. 29, 5–69 [In Russian].
- Buslov, A. V., Sergeeva, N. P., 2009. Some New Results on Experimental Eggs Incubation of Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*), *Izvestiya TINRO*. 156, 82–94 [In Russian].
- Chernyaev, Zh. A., 1962. Vertical Chamber for Observing Egg Development of Salmon Fishes, *Journal of Ichthyology*. 2 (3), 457–462 [In Russian].
- Fadeyev, N. S., 1981. Dates of Walleye Pollock Spawning Movements and Spawning, *Walleye Pollock: Ecology, Stock, and Commercial Fishing*. Vladivostok, TINRO, 3–18 [In Russian].
- Fadeyev, N. S., 1987. Spawning Sites and Reproduction Periods of the Walleye Pollock in the Northern Part of the Sea of Okhotsk, Population Structure, *Dynamics of Population and Ecology of the Walleye Pollock*. Vladivostok, TINRO, 5–22 [In Russian].
- Fadeyev, N. S., Raklisova, M. M., 2003. Sexual Maturity of the Pollock in the Northern Okhotsk Sea and Substantiation of Its Minimal Commercial Size, *Izvestiya TINRO*. 133, 45–55 [In Russian].
- Gorbunova, N. N., 1954. Reproduction and Development of the Pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas), *Proceedings of the Institute of Oceanology, USSR Academy of Sciences*. 11, 132–195 [In Russian].
- Hinckley, S., 1990. Variation of Egg Size of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* with a Preliminary Examination of the Effect of Size on Larvae Size, *Fishery Bulletin*. 88 (3), 471–483.
- Kendall, A. W. Jr., 2001. Specific Gravity and Vertical Distribution of Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) Eggs, *Alaska Fish. Sci. Cent., Natl. Mar. Fish. Serv., NOAA*. Processed Report 2001-01.
- Matarese, A. C., Blood, D. M., Morgan, S. B., 2013. Guide to the Identification of Larval and Early Juvenile Pricklebacks (Perciformes: Zoarcoidei: Stichaeidae) in the Northeastern Pacific Ocean and Bering Sea, *NOAA Professional Paper NMFS 15*. DOI:10.7755/PP.
- Matarese, A. C., Kendall, A. W. Jr., Blood, D. M., Vinter, B. M., 1989. Laboratory Guide to Early Life History Stages of Northeast Pacific Fishes, *NOAA Technical Report NMFS*. 80.

- Nakatani, T., Maeda, T., 1984. Thermal Effect on the Development of Walleye Pollock Eggs and Their Upward to the Surface, *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography*. 50, 937–942. DOI: 10.2331/suisan.50.937.
- Ovsyannikov, E. E., 2004. The Size Composition of the Pelagic Eggs Walleye Pollack *Theragra chalcogramma* in Spawning Areas of the Northern Sea of Okhotsk, *Russian Journal of Marine Biology*. 30 (6), 421–425. DOI: 10.1007/s11179-005-0009-6 [In Russian].
- Polutov, I. A., Tripolskaya, V. N., 1954. Pelagic Eggs and Larvae of Marine Fishes of the Coast of Kamchatka, *Izvestiya TINRO*. 41, 295–308 [In Russian].
- Rass, T. S., 1953. Significance of the Egg and Larva Structure for Fish Taxonomy, *Sketches of General Questions of Ichthyology*. Moscow, USSR Academy of Sciences, 183–198 [In Russian].
- Sergeeva, N. P., Varkentin, A. I., Buslov, A. V., 2011. Natural Maturation, Cyclic Stages and Gonad Maturation Stage Scaling Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*), *The Researchers of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and of the North-West Part of the Pacific Ocean*. 23, 33–69 [In Russian].
- Serobaba, I. I., 1968. Walleye Pollock Spawning in the Northeastern Bering Sea, *Journal of Ichthyology*. 8, 992–1003 [In Russian].
- Shuntov, V. P., Volkov, A. F., Temnykh, O. S., Dulepova, E. P., 1993. Pollock in the Ecosystems of the Far East Seas. Vladivostok, TINRO [In Russian].
- Smart, T. I., Duffy-Anderson, J. T., Horne, J. K., Farley, E. V., Wilson, C. D., Napp, J. M., 2012. Influence of Environment on Walleye Pollock Eggs, Larvae, and Juveniles in the Southeastern Bering Sea, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 65–70, 196–207. DOI: 10.1016/j.dsr2.2012.02.018.
- Varkentin, A. I., 2014. Reproductive Biology of the Walleye Pollock in the Northern Part of the Sea of Okhotsk : Avtoref. dis. ... Kandidata Biol. Nauk. Vladivostok, TINRO-Tsentr [In Russian].
- Varkentin, A. I., 2015. Seasonal Dynamics of Gonads Maturity and Indices of Body Condition for Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* in the Northern Part of the Okhotsk Sea, *Izvestiya TINRO*. 180, 77–92 [In Russian].
- Varkentin, A. I., 2011. Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) Maturity Time in the North Part of the Sea of Okhotsk from 1998 to 2008, *The Researchers of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and of the North-West Part of the Pacific Ocean*. 22, 49–62 [In Russian].
- Yamashita, Y., Bailey, K.M., 1989. A Laboratory Study of the Bioenergetics of Larval Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma*, *Fishery Bulletin*. 87 (3), 525–536.
- Zolotov, O. G., Maksimenkov, V. V., Nikolotova, L. A., 1990. Composition of Fish Larvae and Their Feeding in the Eastern Part of the Sea of Okhotsk, *Izvestiya TINRO*. 111, 58–66 [In Russian].
- Zverkova, L. M., 2003. Walleye Pollock. Biology, Stock Condition. Vladivostok, TINRO-Tsentr [In Russian].