

УДК: 597.556.25(265.53):591.46

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ АЗИАТСКОЙ ЗУБАСТОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS DENTEX* (OSMERIDAE) ТАУЙСКОЙ ГУБЫ ОХОТСКОГО МОРЯ

Юсупов Р. Р.¹ , Ракитина М. В.², Юсупов Рус. Р.¹

¹ ФБГУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан

² Магаданский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Магадан
E-mail: ryusupov_mag@mail.ru

Представлены результаты исследований 2015–2024 гг. по репродуктивной биологии и эмбриональному развитию азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 Тауйской губы северной части Охотского моря. Приведены данные о размерно-возрастном составе производителей, плодовитости и сроках нереста. Описаны этапы и основные стадии эмбрионального развития зубастой корюшки р. Тауй, дано морфологическое описание вылупившихся предличинок и личинок вида. Установлено, что в течение инкубации размеры икринок увеличиваются с 1.27 ± 0.01 до 1.29 ± 0.01 мм. Только что вылупившиеся предличинки имеют длину тела TL 5.60–6.88 мм, в среднем 6.20 ± 0.04 мм. Переход на экзогенное питание происходит на 6 сутки после вылупления, при средней длине 7.97 мм.

Ключевые слова: азиатская зубастая корюшка *Osmerus dentex*, размножение, эмбрион, предличинка, северная часть Охотского моря.

DOI: 10.34078/1814-0998-2025-2-76-89

ВВЕДЕНИЕ

Азиатская зубастая корюшка *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 распространена в бассейне Северного ледовитого океана по арктическому побережью Азии от Белого моря до Берингова пролива, Северной Америки – от Берингова пролива до залива Коронэйшен (Макоедов и др., 2000а, б; Черешнев и др., 2002). В западной части тихоокеанского побережья обитает от Берингова пролива к югу до Кореи и Северной Японии (Хоккайдо), в восточной части – до острова Ванкувер Британской Колумбии (Черешнев и др., 2001а, б, 2002; Решетников, 2002). Имеются сведения о популяциях вида на атлантическом побережье Северной Америки от восточного Лабрадора и залива Св. Лоуренса на юг до реки Делавэр (Murawski et al., 1980; Buckley J., 1989; Bradford et al., 2019). На Северо-Востоке России азиатская корюшка встречается повсеместно и особенно многочисленна в больших лиманах, заливах и бухтах, куда впадают крупные реки Чаунской губы, Анадырского лимана, Карагинского залива, Авачинской губы, Тауйской губы и др.

(Черешнев и др., 2001а, б, 2005, 2008; Коваль, 2024).

В большинстве опубликованных работ по азиатской зубастой корюшке достаточно полно освещена промыслово-биологическая характеристика, промысел и состояние запасов локальных популяций (Черешнев, Попов, 1987; Щукина, 1999; Василец, 2000; Niemi et al., 2012; Ракитина, Смирнов, 2017, 2019). В ряде работ имеются сведения по репродуктивной биологии и эмбриональному развитию этого вида из побережья Белого моря, Сахалина и Хоккайдо (Унанян, Соин, 1964; Гриценко и др., 1984; Шадрин, 1988; Yanagawa, 1978). По северной части Охотского моря такие сведения отсутствуют.

Цель настоящей работы заключалась в исследовании биологической структуры нерестового стада, репродуктивного потенциала и описании эмбрионального и раннего постэмбрионального развития зубастой корюшки Тауйской губы северной части Охотского моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал по размерно-возрастной, половозрастной структуре и плодовитости азиатской зубастой корюшки собран в мае–июне 2015–2024 гг. В зимний период корюшек отлавливали

крючковой снастью и отбирали из уловов вентерей в прибрежной зоне Тауйской губы, а в период ее миграции на нерест – из уловов закидных неводов в р. Тауй. Полному биологическому анализу подвергнуто 5686 экз. Для определения возраста использовали чешую, отобранную между спинным плавником и боковой линией. Индивидуальную абсолютную (ИАП) и относительную плодовитость (ОП) определили у 1819 самок счетно-весовым методом (Правдин, 1966).

Исследование эмбрионального и раннего постэмбрионального развития зубастой корюшки провели с 7 по 21 июня 2024 г. Производителей отловили в основном русле р. Тауй, на нерестилище. Температура воды в месте отлова составляла 5.4 °С. Икринки от двух самок были искусственно оплодотворены эякулятом пяти самцов «сухим» способом (Расс, Казанова, 1966). Оплодотворенную икру обесклеивали обезжиренным молоком. Икру транспортировали до места проведения стационарных наблюдений в термобоксе со снегом при температуре воды 1.6 °С. Инкубацию икры проводили в неглубоких пластиковых контейнерах объемом 1 л при средней температуре 10 °С, которая изменялась с 9 °С в начале наблюдений до 11 °С в конце них. Сумму тепла рассчитывали в градусо-часах (град-час), для чего от 4 до 6 раз за сутки измеряли температуру воды в инкубационных емкостях. Раз в сутки проводили полную замену воды. Вылупившихся предличинок и личинок содержали в 40-литровом аквариуме с непрерывной аэрацией. В дневное время икру и личинок в аквариуме освещали светодиодной лампой. Процесс эмбриогенеза наблюдали на живом материале. Для этого икринки помещали в камеру Черняева (Черняев, 1962) и наблюдали в горизонтальном и вертикальном положении камеры с помощью микроскопа МБС-9. Ранжи-

рование этапов и стадий эмбрионального и постэмбрионального развития зубастой корюшки приняты по А. П. Макеевой (1992). Возраст отсчитывали с момента осеменения икры. Измерения диаметра икринок и личинок выполняли в делениях мерной сетки окуляр-микрометра МБС-9 с последующим пересчетом в миллиметры. У предличинок и личинок измеряли общую длину тела TL и до конца хорды SL . По результатам измерений определяли среднее выборочное значение и его ошибку. Для оценки изменчивости метрических показателей икринок в процессе развития измерили 2 группы икринок: через 10 ч с момента оплодотворения (74 икринки на стадии 2 бластомеров) и незадолго до выхода эмбрионов из оболочек яиц (92 икринки в возрасте 247 ч.). В первой выборке показатели асимметрии и эксцесса составили 0.156 и 0.713, во второй – 0.289 и 0.402 соответственно. Расчетные показатели не превысили критических значений нормальности распределения 0.631 по асимметрии и 0.830 по эксцессу (Лакин, 1990), что позволило оценивать статистическое различие по этому признаку параметрическим методом Стьюдента. Иллюстративный материал получен по результатам микросъемки цифровой фотокамерой Rekam Presto 40M через микроскоп МБС-9. Отдельные фото выполнены с помощью цифрового микроскопа Andonstar.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-возрастная структура и плодовитость

Азиатская зубастая корюшка в Тауйской губе – обычный, широко распространенный вид. В уловах присутствует круглогодично. В зимний период обитает в бухтах Нагаева, Гертнера и Мелководная (Черешнев, Попов, 1987; Череш-



Рис. 1. Основные районы нерестовых подходов азиатской зубастой корюшки в Тауйской губе.

Fig. 1. The main areas of spawning approaches of the Rainbow smelt in the Taui Bay.

нев и др., 2001). В мае начинает концентрироваться в Тауйском лимане. Нерестовый ход азиатской зубастой корюшки в реках Тауйской губы проходит с конца мая по вторую декаду июня, во время весеннего половодья. В р. Тауй поднимается на 14–20 км, в р. Яна нерестилища расположены на нижних участках, за пределами влияния приливно-отливных циклов моря (рис. 1).

Сразу после нереста производители скатываются в море. Имеются обрывочные данные о нересте азиатской зубастой корюшки в р. Ола, но последние 7 лет сведений о ее вылове в конце мая – первой декаде июня (период нереста) из этого района не поступало. Нерест зубастой корюшки в реках Тауйской губы происходит в первой декаде июня, скоротечный. Спустя 3–4 дня после захода первых производителей корюшки в р. Тауй в уловах встречались как особи, мигрирующие вверх к нерестилищам, так и отнерестившиеся и скатывающиеся в море.

По многолетним данным, возрастная структура стада зубастой корюшки, заходящей на нерест в р. Тауй, была представлена возрастными группами от 2 до 11 лет включительно (рис. 2). Возраст самцов варьировал от 2 до 9 лет. Наиболее многочисленными (38.4 % от общего числа особей пола) были поколения 3–4-летних рыб. Самки живут дольше, их возрастной состав включал особей возрастом 2–11 лет, из которых доминировали (40.8 %) рыбы возрастных групп 3–5 лет.

Результаты исследований показали, что возрастная структура зубастой корюшки Тауйской губы сходна с популяциями других районов Охотского и Японского морей, где продолжительность жизни корюшек составляет 7–11 лет. В нерестовом стаде доминируют по численности одна или две возрастные группы, как правило, это поколения 3–4-летних рыб (Подушко, 1970; Гриценко и др., 1984; Щукина, 1999; Вилкина, 2022). Все они существенно отличаются от северных популяций корюшек субарктического и

арктического побережья, где продолжительность их жизни может достигать от 11 до 15–18 лет, а возрастной состав половозрелых рыб характеризуется отсутствием поколений, ярко преобладающих в общей численности (Черешнев и др., 20016; Черешнев, 2008; Love et al., 2016). В этом отношении больше всего зубастая корюшка Тауйской губы отличается от таковой, обитающей в условиях замкнутых водоемов северо-восточной части Северной Америки, где длительность их жизненного цикла не превышает 4 лет и доминирующей выступает какая-либо одна возрастная группа (O'Malley et al., 2017).

В возрасте первого икротетания относительная численность 2-летних самок достигала 78.0 %, что связано с их более быстрым, чем у самцов, половым созреванием. Численное доминирование самцов наблюдается в возрастных группах 3–4-летних рыб. К 9-летнему возрасту доля рыб этого пола снижается до 7.1 %, и предельные возрастные группы 10–11 лет представлены исключительно самками.

Первые самцы и самки зубастой корюшки в реках Тауйской губы достигают половой зрелости в 2-летнем возрасте при длине тела 14.1 см, массовое созревание их (не менее 50 % созревших рыб в поколении) происходит в возрасте 3 полных лет. Темп созревания рыб обоего пола остается высоким, и через год все они становятся зрелыми.

Самки зубастой корюшки р. Тауй выметывают в среднем 36.7 тыс. икринок. Минимальную плодовитость 8.6 тыс. икр. имела двухгодовалая самка размером 14.1 см и массой 19 г, максимальную 142.8 тыс. икр. – в возрасте 11 лет при длине 35.2 см и массе 359 г (табл. 1).

Связь ИАП с длиной и возрастом наилучшим образом ($R^2 = 0.99$ и 0.98 соответственно) описывается степенными функциями $ИАП = 0.0039L^{2.9551}$ и $ИАП = 5.6819t^{1.3161}$, а с массой тела ($R^2 = 0.99$) линейной функцией $ИАП = 0.3933W - 1.0709$, где: ИАП – индивидуальная абсолютная

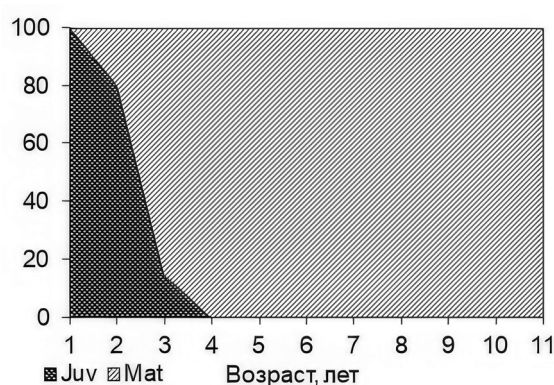
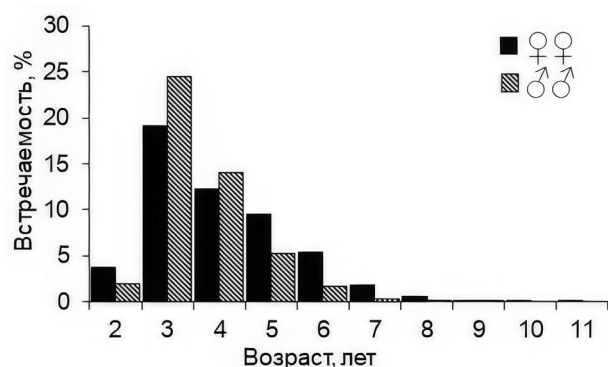


Рис. 2. Возрастной состав (слева) и темпы полового созревания (справа) азиатской зубастой корюшки Тауйской губы. Juv – молодь, Mat – зрелые особи.

Fig. 2. Age composition (left) and rates of sexual maturation (right) of Rainbow smelt of the Taui Bay. Juv – juveniles, Mat – mature individuals.

Таблица 1. Средние значения длины и массы тела, индивидуальной абсолютной (ИАП) и относительной (ОП) плодовитости азиатской зубастой корюшки Тауйской губы в возрастных группах

Table 1. Average values of body length and weight, individual absolute (ИАП) and relative (ОП) fertility of the Asian Rainbow smelt in Tauy Bay by age groups

Возраст, полных лет	Длина по Смитту, см	Масса, г	N, экз.	ИАП, тыс. икр.		ОП, шт. икр.	N, экз.
				$\bar{X}$	lim		
2	15.5 ± 0.07	30.6 ± 0.50	429	13.2	8.6–15.6	472	135
3	19.2 ± 0.03	60.7 ± 0.30	2237	22.7	11.0–34.6	473	898
4	22.8 ± 0.03	109.5 ± 0.60	1340	37.1	27.1–50.4	449	291
5	24.7 ± 0.04	135.2 ± 0.70	1108	50.5	30.1–78.7	452	387
6	26.3 ± 0.05	165.8 ± 1.24	203	72.3	56.3–116.3	446	59
7	28.2 ± 0.07	206.1 ± 2.40	285	78.7	74.7–111.4	448	29
8	29.8 ± 0.2	220.8 ± 5.40	60	86.4	64.0–111.7	443	10
9	30.1 ± 0.5	229.2 ± 9.50	12	86.8	74.6–112.2	439	4
10	31.7 ± 0.3	275.0 ± 16.50	11	103.5	87.4–123.8	441	5
11	35.2	359.0	1	142.8	–	440	1
В среднем	22.0 ± 0.05	100.13 ± 0.70	5686	36.7	8.3–142.8	451	1819

плодовитость, тыс. икринок; L – длина тела по Смитту, см; t – возраст, лет; W – масса тела без внутренностей, г. Относительная плодовитость исследованных самок корюшки колебалась от 416 до 549 (в среднем 451) икринок. Связь ОП с параметрами тела и возрастом также высокая ($R^2 = 0.86, 0.87, 0.88$ соответственно) и может быть описана степенными функциями, имеющими другую направленность: $ОП = 487.47t^{-0.046}$; $ОП = 627.03L^{-0.102}$; $ОП = 533.75W^{-2.955}$.

Плодовитость зубастой корюшки Тауйской губы варьирует в тех же пределах, что и на Сахалине, Курильских о-вах, в Хабаровском крае, Приморье и на Чукотке, намного превосходя корюшек арктических районов Аляски и северо-восточного побережья США (Загороднева, 1954; Никольский, 1956; Подушко, 1971; Гриценко и др., 1984; Горбачев, 1999; Щукина, 1999; Парпура, Колпаков, 2001; Овсянников и др., 2019; Гриценко, 2002; Бурлак, Жукова, 2020; McKenzie, 1964; Morrow, 1980; Buckley, 1989; Bradford et al., 2019). Среди самок тауйской популяции наибольшей ОП характеризуются впервые нерестующие поколения 2–3-летних рыб. С возрастом и ростом наблюдается тренд снижения этого показателя, что говорит об уменьшении эффективности продуцирования яиц самками в течение жизненного цикла. В сравнительном плане самки корюшки тауйской популяции менее продуктивны, чем размножающиеся в р. Амур (Горбачев, 1999; Вилкина, 2022), где они продуцируют на 1 г массы тела примерно на 100 и больше икринок, а сам показатель ОП с возрастом изменяется незначительно.

Эмбриональный период

Оплодотворенные икринки зубастой корюшки р. Тауй демерсальные, мезоплазматического типа, их развитие в инкубационных емкостях

происходило на дне. Размер икринок этого возраста колебался от 1.15 до 1.37 мм, при средней величине в выборке 1.27 ± 0.01 мм (табл. 2). Через 247 ч. инкубации повторно измерили диаметр икринок, составивший в среднем 1.29 ± 0.01 мм при варьировании от 1.21 до 1.38 мм, что говорит о непостоянстве этого показателя в течение инкубации. Статистическое сравнение средних значений размера икринок в этом возрастном интервале критерием Стьюдента для зависимых выборок показало высокий уровень различий между ними $t_{\phi} = 2.65$, намного превышающий критическое значение $t_{st} = 2.00$ для уровня значимости 5 %, немногим уступая $t_{st} = 2.66$ для уровня 1 %.

Аналогичные изменения были выявлены у икринок тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) юго-восточного побережья Камчатки (Буслов и др., 2010) и тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius* (Osmeridae) Тауйской губы северной части Охотского моря (Юсупов, Санталова, 2016).

По размаху колебаний и средним размерам икринки зубастой корюшки р. Тауй оказались более всего сходными с данными по корюшкам Западного Сахалина, отличаясь в меньшую или большую сторону от южных и северных популяций вида, включая северо-восточное побережье Северной Америки (Мусиенко, 1970; Соин, 1980; Гриценко и др., 1984; Шадрин, 1988; Черешнев, 2008; Crestin, 1973; Morrow, 1980; Burns, 1990; Thorsteinson, Love, 2016). Сопоставление собственных и литературных данных по размеру икринок *O. mordax* в пределах изученного ареала в широтном градиенте дало основание предположить наличие по этому признаку клинальной изменчивости. Для статистической оценки такой сопряженности был проведен корреляционный анализ, показавший высокую отрицатель-

Таблица 2. Биологические параметры икры и предличинок, продолжительность инкубационного периода азиатской зубастой корюшки в разных районах обитания Северной Пацифики

Table 2. Biological parameters of eggs and prelarvae, duration of the incubation period of the Rainbow smelt in different North Pacific habitats

Район / №	Диаметр икры, мм		TL предличинок, мм		Градусо-дни	Автор, год
	$\bar{X}$	lim	$\bar{X}$	lim		
АЛ / 70	—	0.80–1.00	—	5.00–8.00	150–200	Morrow, 1980; Burns, 1990; Thorsteinson, Love, 2016
БЛМ / 65	—	1.00–1.10	—	—	—	Соин, 1980
БМ / 64	—	0.90–1.00	—	5.60–6.00	113–158	Муסיенко, 1970
АН / 64	—	0.80–1.00	—	—	—	Черешнев, 2008
ТГ / 59	1.27	1.15–1.37	6.20	5.60–6.88	154	Наши данные
ЗС / 50	1.22	1.15–1.35	6.95	6.30–7.20	190	Шадрин, 1988
ВС / 50	—	1.20–1.60	—	7.00–8.00	272	Гриценко и др., 1984
ЮХ / 31	—	1.28–1.51	7.52	7.21–7.80	209	Yanagawa, 1978

Примечание. БЛМ – Белое море, БМ – Берингово море, АН – р. Анадырь, АЛ – арктическое побережье Аляски, ТГ – Тайская губа, ЗС – западное побережье Сахалина, ВС – восточное побережье Сахалина, ЮХ – южное побережье Хоккайдо. Прочерк – данные отсутствуют.

ную связь $r = -0.76$ между размерами икринок и географической широтой обитания соответствующих популяций. При этом фактический коэффициент $t_{\phi} = 4.08$ превысил критическое значение $t_{st} = 3.05$, что подтверждает такую связь на уровне значимости 1 % ($0.001 < P < 0.01$).

В течение первых 10 ч. с момента оплодотворения в икринках зубастой корюшки происходит кортикальная реакция, формирование плазмодиска и первое деление зиготы с образованием двух бластомеров (рис. 3, А). Следующие 9 ч. продолжалось дробление зиготы. В возрасте 21 и 25 ч. она последовательно достигла стадии крупноклеточной и мелкоклеточной бластулы, а через 33 ч. – этапа бластуляции (рис. 3, В–Е).

Через 39 ч. с момента оплодотворения зародыши зубастой корюшки перешли на IV этап гаструляции и эпиболии. При этом высота бластодиска снизилась, а сам бластодиск трансформировался в равноплечий валик. При достижении 50–55 % обрастания поверхности желтка процесс эвакуации клеток из центральной зоны бластодиска происходит интенсивней, чем на периферии эпиболии, что приводит к наплыву клеточной массы на пограничную зону обрастания (рис. 3, F–I). В процессе этапа было подтверждено и документально зафиксировано прохождение эмбрионами зубастой корюшки стадии зародышевого кольца. Впервые эта стадия в эмбриогенезе зубастой корюшки была установлена Х. Янагавой (Yanagawa, 1978). В более поздних исследованиях (Гриценко и др., 1984; Шадрин, 1988) эта стадия развития либо не отмечена, либо оценивалась неоднозначно.

Возраст 76 ч. Эмбрион охватывает около 70 % окружности желтка. Наряду с эпиболией начался активный процесс осевой конвергенции клеток и

концентрации клеточного материала на участке формирующегося осевого зачатка. При этом зародышевое кольцо, истончаясь, визуальнo разомкнулось, и начался процесс соматогенеза эмбриона. На формирующемся валике тела эмбриона хорошо выделился высокий передний (головной) отдел и плавно сужающийся туловищный. В клеточной массе энтодермы развились три продольных тяжа клеток, из которых средний тяж образует хорду. Клетки боковых тяжей интенсивно делятся, образуя большие массы ткани, которые в дальнейшем подразделяются на сегменты (сомиты) (Зуссман, 1977).

В процессе исследований нами впервые для азиатской зубастой корюшки и в целом для рода *Osmerus* установлено, что на IV этапе органогенеза эмбрионы вида проходят стадию развития перибластического синуса (рис. 3, J–L; рис. 4, А). Его можно было наблюдать у всех эмбрионов в возрастном интервале 76–106 ч., после чего происходила его редукция. Развитие этого провизорного органа описано у многих видов *Salmoniformes* (Смолянов, 1957; Лебедева, 1976; Решетников и др., 1989; Павлов, 1990; Черняев, 2017), а также у трех видов байкальских бычков – *Paracottus kneerii*, *Leocottus kesslerii* и *Cottocomephorus grewinkii* (Соин, 1962). В сравнительно недавно опубликованных работах (Юсупов, Санталова, 2016; Юсупов, Юсупов, 2019) дается описание развития перибластического синуса у другого представителя *Osmeridae* – тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius*, а также у типично морских рыб – бурого *Hexagrammos octogrammus* и пятнистого *H. stelleri* терпугов. Зародыш охватывает не менее 90 % окружности желтка. Краниальный отдел стал суще-

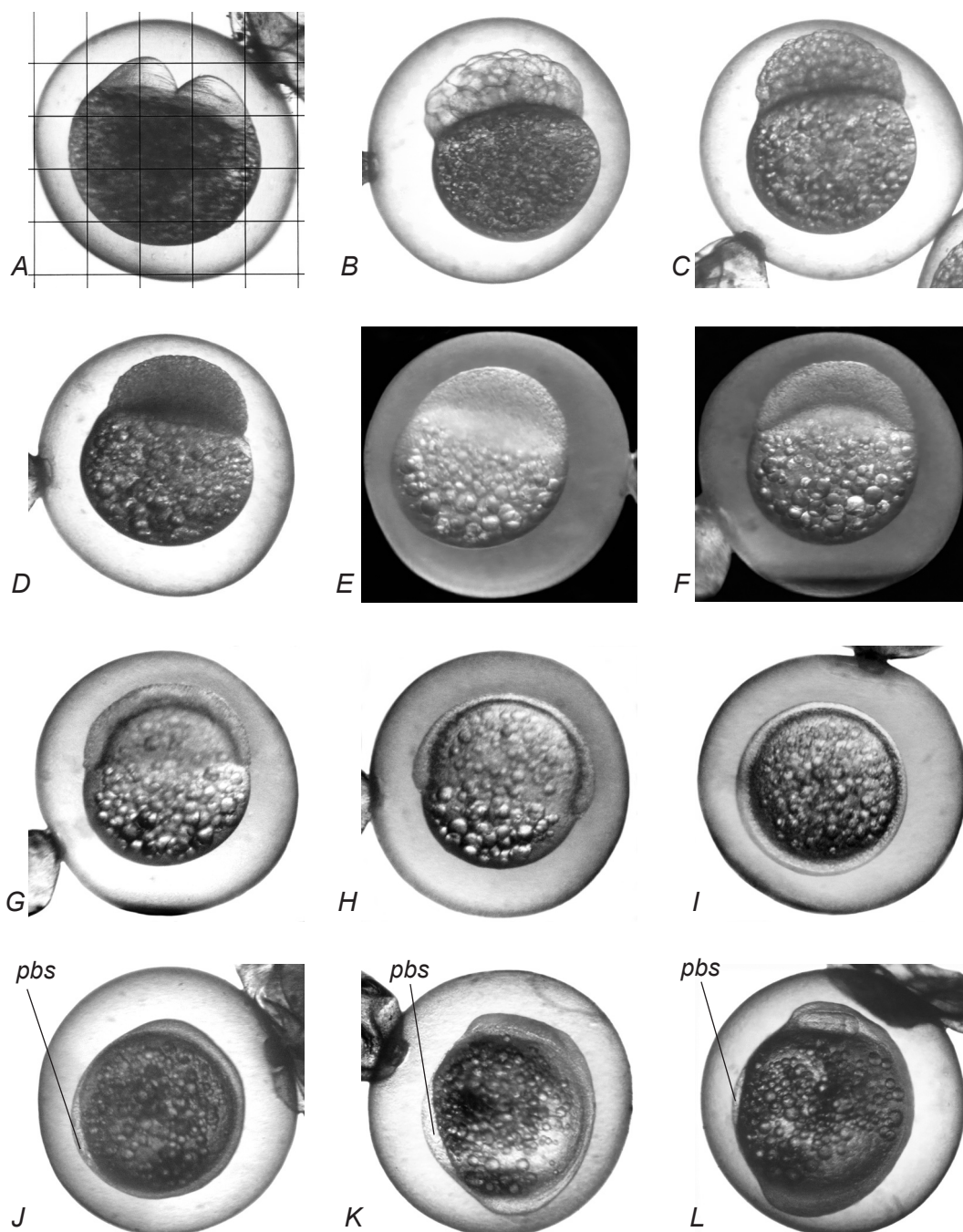


Рис. 3. Эмбриональное развитие азиатской зубастой корюшки: А – 2 бластомера (10 ч.); В – 32 бластомера (17 ч.); С – ранняя бластула (21 ч.); D – поздняя бластула (24 ч.); Е – бластуляция (39 ч.); F – обрастание 20 % (46 ч.); G – обрастание 40 % (48 ч.); H – обрастание 50 % (55 ч.); I – обрастание 55 %, зародышевое кольцо (64 ч.); J–L – развитие перибластического синуса; pbs – перибластический синус. На рис. I – вид икринки с анимального полюса.

Fig. 3. Embryonic development of Rainbow smelt: A – 2 blastomeres (10 h); B – 32 blastomeres (17 h); C – early blastula (21 h); D – late blastula (24 h); E – blastulation (39 h); F – 20 % overgrowth (46 h); G – 40 % overgrowth (48 h); H – 50 % overgrowth (55 h); I – 55 % overgrowth, germ ring (64 h); J–L – development of the periblastic sinus; pbs – periblastic sinus. In Fig. I – view of the egg from the animal pole.

ственно выше туловищного. Через 112 ч. сформировались глазные пузыри, а с развитием 4–5 энцефаломеров, или нейромеров (Kimmel et al., 1995), произошла дифференциация общего нервного тяжа на головной и спинной мозг (рис. 4, B).

Возраст 116 ч. Начинается сегментация туловищной мезодермы с образованием первых четырех пар сомитов, число которых спустя 10 ч. возросло до 18 (рис. 4, C, D).

Произошла инвагинация центральной зоны глазных бокалов с образованием хрусталиков.

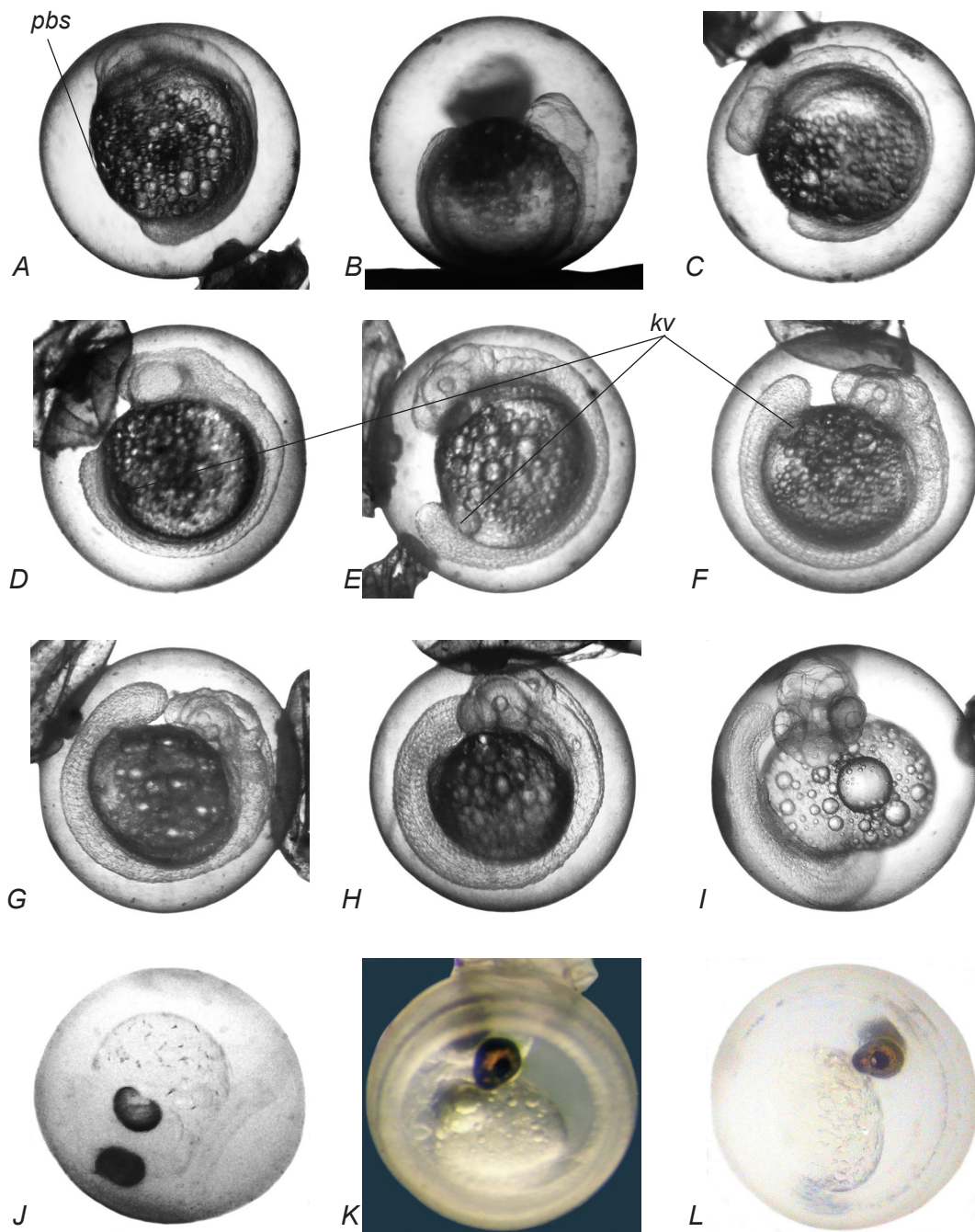


Рис. 4. Эмбриональное развитие зубастой корюшки (продолжение): А – развитие глазных плакод (102 ч.); В – развитие энцефаломеров (112 ч.); С, D – сегментация тела и развитие глазных бокалов; Е – образование хвостовой почки (116 ч.); F – Купферов пузырь (131 ч.); G – отчленение хвостового отдела (162 ч.); H – начало работы сердца (178 ч.); I – развитие плавниковой складки (223 ч.); J – пигментация тела (234 ч.); K – развитие иридоцитов (281 ч.); L – появление желез вылупления; pbs – перибластический синус, kv – Купферов пузырь.

Fig. 4. Embryonic development of the Rainbow smelt (continued): A – development of the eye placodes (102 h); B – development of the encephalomers (112 h); C, D – body segmentation and development of the optic cups; E – formation of the tail bud (116 h); F – Kupffer's vesicle (131 h); G – separation of the tail section (162 h); H – beginning of heart function (178 h); I – development of the fin fold (223 h); J – body pigmentation (234 h); K – development of iridocytes (281 h); L – appearance of hatching glands; pbs – periblastic sinus, kv – Kupffer's vesicle.

Головной мозг дифференцировался на отделы: передний, средний и задний. Конец туловищного отдела начал закругляться с образованием хвостовой почки.

Возраст 131 ч. В продолжающей оставаться тесно прижатой к желточному мешку хвостовой

почке развился погруженный в желток Купферов пузырь, имеющий слегка приплюснутую в основания форму, высотой 0.13 ± 0.01 мм (рис. 4, E, F).

Возраст 162 ч. Эмбрион полностью охватывает желточный мешок. Задняя несегментированная

ванная часть туловища отделилась от желточного мешка до Купферова пузырька с образованием хвостового отдела. Сегментация туловищной мезодермы ускорилась, что обусловило увеличение числа пар сомитов до 37–41. В слуховых плакодах образовались полости, и они трансформировались в слуховые пузырьки. На брюшной стороне за головным отделом образовалась погруженная в желток узкая светлая полоска развивающейся перикардиальной полости (рис. 4, G).

Возраст 178 ч. В удлинившемся хвостовом отделе, дистальная часть которого достигла переднего края хрусталика глаза, произошла закладка первых 5–6 пар сомитов. Слуховые пузырьки сформированы, но без отолитов. В образовавшейся обширной перикардиальной полости наблюдается пульсация сердечной трубки каждые 6 секунд (рис. 4, H).

Возраст 185 ч. Частота сокращений сердечной трубки возросла до 16–20 (в среднем 19) раз в минуту. Хвостовой отдел достигает заднего края глаза или заходит за него. У небольшого числа эмбрионов сомиты хвостового отдела трансформировались в миомеры, обеспечивая телу подвижность в виде колебательных движений хвоста. Все они достигли подвижного состояния в возрасте 203 ч. При этом частота пульсации их сердечной трубки возросла до 26–28 (в среднем 27) раз в минуту. В сформированных слуховых капсулах развились отолиты.

Возраст 223 ч. Эмбрионы охватывают желточный мешок до слуховых капсул. Вдоль дорсальной стороны развилась тонкая полоска плавниковой каймы. Огибая конец хвоста, она охватывает вентральную сторону вплоть до желточного мешка, прерываясь в районе формирующегося ануса и образуя преанальную плавниковую кайму. Вместе с участвовавшей работой сердца до 32–40 (в среднем 38) ударов в минуту возросла двигательная активность эмбрионов. Происходит слияние жировых капель, в массе мелких выделяется одна крупная (рис. 4, I).

Возраст 234 ч. Частота сокращений сердца эмбрионов составила 30–50 (в среднем 45) раз в минуту. В головном отделе произошла закладка элементов висцерального скелета: верхней и нижней челюсти и жаберных дужек. На брюшной стороне тела, включая постанальный отдел, развился непарный ряд меланофоров. Большое количество пигментных клеток рассеянно покрывает желточный мешок (рис. 4, J).

Возраст 281 ч. Частота работы сердца составила 61–69 (в среднем 64) ударов в минуту. Плотность пигментации глаз меланофорами возросла, и в проходящем свете они стали оптически непроницаемы. На поверхности радужной оболочки развились иридоциты, придающие глазам в падающем свете бронзово-золотистый цвет с металлическим блеском (рис. 4, K).

Возраст 343 ч. Эмбрионы совершают интенсивные круговые движения внутри икринки. Пульсация сердца возросла до 71–76 (в среднем 74) ударов в минуту. На поверхности головы и примыкающего к нему участка туловища развились многочисленные железы вылупления. Отмечена микромоторика глаз. Меланофоры развились не только на нижней, но и латеральной стороне тела, образуя скопления у задней части желточного мешка и в районе ануса. Окраска нижней полусферы желточного мешка усиливается сетью разросшихся тонких пигментных клеток (рис. 4, L).

Подпериод – развитие вне оболочки

Возраст 398 ч. Эмбрионы начали освобождаться от оболочки яиц. Наиболее активно этот процесс происходил первые 19 ч., и через 56 ч. вылупление эмбрионов завершилось.

Средняя длина *TL* и *SL* у только что вылупившихся предличинок составила соответственно 5.60–6.88 (в среднем 6.20 ± 0.04) и 5.50–6.68 (в среднем 6.04 ± 0.04) мм (рис. 5, A). Головной отдел изогнут и тесно прижат к желточному мешку, рот занимает нижнее положение. В пищеводе и кишечнике (разделенных спайкой на уровне 19–20 миомера) произошло частичное расслоение с образованием внутренней полости. Желточный мешок содержит одну крупную жировую каплю диаметром 0.29 ± 0.01 мм (колебания 0.23–0.38 мм) и множество мелких. Слуховые капсулы прикрыты *operculum* овальной формы чуть меньшего размера, чем диаметр глаз. В теле насчитывается 50–68 (в среднем 65) мускульных сегментов, из которых 42–46 (в среднем 44) туловищных. Висцеральный скелет на стадии формирования и грудные плавники двигаются синхронно, нижняя челюсть неподвижна.

В сравнительном плане для полного завершения эмбрионального периода корюшкам исследуемого района требуется существенно меньшее количество принятого тепла, чем для южных популяций вида. При этом больше половины общего количества град-час приходится на завершающий этап эмбриогенеза. По общему габитусу и характеру пигментации тела только что вылупившиеся предличинки зубастой корюшки сходны с таковыми других районов, с некоторыми региональными особенностями. Так, они крупнее ровесников из Берингова моря и арктического побережья Аляски (Мусиенко, 1970; Morrow, 1980; Burns, 1990; Thorsteinson, Love, 2016) и уступают в размерах предличинкам вида южных популяций Сахалина и Хоккайдо (Гриценко и др., 1984; Шадрин, 1988; Yanagava, 1978).

Возраст 439 ч. (41 ч. после вылупления). Длина предличинок 7.10–7.43 мм, в среднем 7.35 мм (рис. 5, B, C). Головной отдел выпрямлен, нижняя челюсть приобрела подвижность. Рот полу-

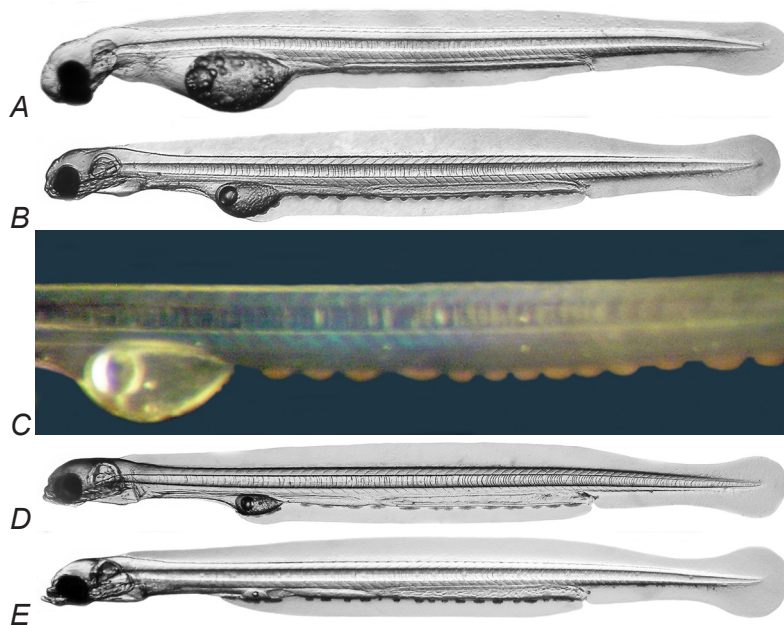


Рис. 5. Постэмбриональное развитие азиатской зубастой корюшки: А – только что вылупившаяся предличинка (398 ч.); В, С – возраст 439 ч.; D – возраст 470 ч.; E – возраст 531 ч.

Fig. 5. Postembryonic development of the Rainbow smelt: A – newly hatched prelarva (398 h); B, C – age 439 h; D – age 470 h; E – age 531 h.

нижний. *Operculum* в форме полукруга, размер их основания равен или превышает диаметр глаз. Перемычка в кишечном тракте сохраняется, в заднем его отделе кишечная полость увеличилась, и на ее внутренних стенках развилась складчатость. На вентральной стороне туловищного отдела продолжает располагаться непарный ряд из 15–16 рельефных меланофоров, выделяющихся в боковой проекции тела в виде бугорков. 3–4 аналогичные пигментные клетки продолжают вентральный ряд, заходя на заднюю стенку желточного мешка. Два скопления меланофоров имеются в области перикардиальной сумки и грудных плавников. При этом выяснено, что меланофоры вентрального ряда, имеющие в проходящем свете черный цвет, в падающем свете выглядят коричневыми.

Через 3 суток после вылупления предличинки имели среднюю длину 7.61 мм. Характер пигментации не изменился. Желточный мешок сократился в два раза от первоначального размера в момент вылупления. Рот конечный. Спайка между отделами кишечника сохраняется (рис. 5, D).

Возраст 531 ч. Средняя длина особей 7.97 мм. Нижняя челюсть выдается вперед, и рот занимает полуверхнее положение. Желточный мешок сильно редуцировался и содержал жировую каплю диаметром 0.1 мм. Жаберные крышки треугольной формы с закругленными углами прикрывают почти весь заглазничный участок головного отдела. По обе стороны тела вдоль хорды развились 9–10 невромастов (зачатков боковой линии) в виде бугорков с диаметром основания 0.05–

0.06 мм (рис. 5, E). В кишечнике наблюдалась хорошо выраженная складчатость внутренних стенок и его перистальтика, охватывающая и переднюю часть пищевода. Морфофункционально особи соответствовали личиночному этапу смешанного питания. Личинки свободно плавали во всех направлениях и горизонтах аквариума, сохраняя горизонтальное положение тела даже в неподвижном состоянии. Распределенные до этого разрозненно в объеме аквариума, они начали скапливаться в одну большую группу. Предложенную пищу в виде коловраток или куриного желтка личинки потреблять отказались. В этой связи наблюдения за развитием зубастой корюшки были завершены, и личинки выпущены в приустьевые участки рек Магаданка и Дукча Тауйской губы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе полученных данных проведен сравнительный анализ возрастной структуры, плодовитости, размеров икринок и личинок зубастой корюшки Тауйской губы северной части Охотского моря как самостоятельной единицы в системе популяций вида по ареалу. Были выявлены как общие черты сходства, так и региональные особенности, подтвержденные в том числе статистическими методами. Результаты наблюдений позволили уточнить имеющиеся литературные данные о прохождении эмбрионами стадии зародышевого кольца. Наряду с этим дано первое для азиатской зубастой корюшки и в целом рода *Osmerus* описание провизорного органа – пери-

бластического синуса – и установлен возрастной интервал его развития и редукции. Впервые для вида описано развитие в радужной оболочке пигментных клеток иридоцитов. К этому следует добавить, что впервые для вида установлено, что на завершающем этапе эмбриогенеза, еще до вылупления, у эмбрионов происходит развитие функции аккомодации глаз в виде микромоторики, а у вылупившихся предличинок – зачатков боковой линии, невромастов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Магаданского отделения Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии О. В. Прикоки и Ф. А. Бурлаку, а также сотрудникам Магаданского межрайонного отдела контроля, надзора и рыбоохраны Охотского ТУ Росрыболовства А. В. Дзюману, Д. С. Волобуеву и А. С. Матейчуку, оказавших техническую помощь в сборе производителей зубастой корюшки.

ЛИТЕРАТУРА

- Бугаев А. В., Амельченко Ю. Н., Липнягов С. В. Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* в шельфовой зоне и внутренних водоемах Камчатки: состояние запасов, промысел и биологическая структура // Известия ТИНРО. 2014. Т. 178. С. 3–24.
- Бурлак О. В., Жукова К. А. Репродуктивная биология азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* (Osmeridae) реки Амур // Вопросы ихтиологии. 2020. Т. 60. № 3. С. 328–335.
- Буслов А. В., Сергеева Н. П., Ильин О. И. Эмбриональное развитие тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) // Известия ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 71–88.
- Василец П. М. Корюшки прибрежных вод Камчатки : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 2000. 24 с.
- Вилкина О. В. Биологическая характеристика и динамика численности азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* (Osmeridae) реки Амур // Вопросы рыболовства. 2022. Т. 23. № 4. С. 113–133
- Воскресенский Н. А. Промысловая характеристика некоторых рыб Амура // Рыбное хозяйство. 1946. № 7. С. 23.
- Голубь Е. В., Батанов Р. Л., Голубь А. П. Материалы по биологии азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* (Osmeridae) из водоемов Чукотки // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2012. № 2. С. 50–62.
- Горбачев В. А. Биологическая характеристика нерестового стада азиатской корюшки *Osmerus mordax* бассейна Амура в 1996–1998 гг. // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов. Тезисы докладов конференции. Владивосток: ТИНРО-центр, 1999. С. 25–26.
- Гриценко О. Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: ВНИРО, 2002. 248 с.
- Гриценко О. Ф., Чурикова А. А., Радионова С. С. Экология размножения зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner (Osmeridae) в реках острова Сахалин // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24. С. 407–416.
- Дрягин П. А. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Известия ВНИОРХ. 1948. Т. 25. Вып. 2. С. 3–104.
- Загороднева Д. С. Плодовитость жилых рыб реки Амура : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1954. 14 с.
- Зуссман М. Биология развития. М.: Мир, 1977. 301 с.
- Иванков В. Н., Курдяева В. П. Систематические различия и экологическое значение строения оболочек яйцеклеток рыб // Вопросы ихтиологии. 1973. Т. 13. № 6. С. 1035–1045.
- Китов В. В., Таразанов В. И., Денисенко Е. В. Черты биологии азиатской зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner рек Иня и Ульбея (северо-западное побережье Охотского моря) в нагульный период и состояние ее запаса // Вопросы рыболовства. 2007. Т. 8. № 1(29). С. 57–66.
- Клюканов В. А. Морфологические основы систематики корюшек рода *Osmerus* // Зоологический журнал. 1969. Т. 48. Вып. 1. С. 99–109.
- Клюканов В. А. Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hypomesus* и их расселение // Вопросы ихтиологии. 1975. Т. 54. Вып. 4. С. 590–596.
- Коваль М. В. Эстуарная ихтиофауна Камчатки: условия формирования, видовое разнообразие и экологическая характеристика // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2024. Вып. 72. С. 9–235. DOI: 10.15853/2072-8212.2024.72.9-235.
- Кузнецова А. Ф. Новые данные об азиатской корюшке *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner // Известия ТИНРО. 1962. Т. 48. С. 214–215.
- Лебедева О. А. Сравнительная характеристика раннего онтогенеза сиговых рыб // Природа и хозяйственное использование озер северо-запада Русской равнины. Л.: ЛГПИ им. Герцена, 1976. С. 30–57.
- Макеева А. П. Эмбриология рыб. М.: МГУ, 1992. 216 с.
- Макоедов А. Н., Мясников М. И., Куманцов А. В., Датский А. В., Смирнов Г. П., Андронов П. Ю., Коротчаев Ю. А., Чикилев В. Г. Биоресурсы внутренних водоемов Чукотки и прилегающих вод Беренгова моря. 2019. С. 18–21, 132–136.
- Муслиенко Л. Н. Размножение и развитие рыб Берингова моря // Труды ВНИРО – Известия ТИНРО. 1970. Т. 70, 72. С. 166–224.
- Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: АН СССР, 1956. 551 с.
- Овсянников В. П., Немченко А. Ю., Канзенарова А. Н. Азиатская корюшка *Osmerus mordax dentex* Steindachner et Kner, 1870 реки Уда (северо-западная часть Охотского моря – биология, экология, промысел // Известия ТИНРО. 2019. Т. 199. С. 83–97.
- Павлов Д. А. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: МГУ, 1990. 214 с.
- Партура И. З., Колтаков Н. В. Биология и внутренняя дифференциация корюшек Приморья // Чтения

памяти В. Я. Леванидова. Владивосток, 2001. Вып. 1. С. 284–295.

Подушко Ю. Н. Динамика плодовитости азиатской корюшки *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner и определяющие ее факторы // Известия ТИНРО. 1971. Т. 79. С. 72–83.

Подушко Ю. Н. Связь биологических показателей и динамики численности азиатской корюшки *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner, размножающейся в р. Амур // Вопросы ихтиологии. 1970. Т. 10. Вып. 5. С. 797–806.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.

Ракитина М. В., Смирнов А. А. Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* Тайской губы Охотского моря: экология, современное состояние запаса и перспективы промысла // Рыбное хозяйство. 2017. № 6. С. 63–66.

Ракитина М. В., Смирнов А. А. Изменения биологических и морфометрических показателей азиатской корюшки *Osmerus dentex* Тайской губы (северная часть Охотского моря) в 1983 и 2015 гг. в результате антропогенного воздействия // Вопросы рыболовства. 2019. Т. 20. № 3. С. 303–311.

Расс Т. С., Казанова И. И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 42 с.

Решетников Ю. С. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 1. С. 176–178.

Решетников Ю. С., Мухачев И. С., Болотова Н. Л. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1783). Систематика, морфология, экология, продуктивность. М.: Наука, 1989. 303 с.

Смолянов И. И. Развитие нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmushca* (Pravdin) // Труды института морфологии животных АН СССР. 1957. Т. 20. С. 275–292.

Соин С. Г. О типах развития икры лососевидных рыб и их таксономическом значении // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 1 (120). С. 65–72.

Соин С. Г., Черняев Ж. А. О развитии перибластического синуса у эмбрионов лососевидных и некоторых других костистых рыб // Доклады АН СССР. 1961. Т. 137. № 5. С. 1249–1252.

Черешнев И. А. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2008. 324 с.

Черешнев И. А., Волобуев В. В., Хованский И. Е., Шестаков А. В. Прибрежные рыбы Северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2001а. 197 с.

Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 491 с.

Черешнев И. А., Назаркин М. В., Шестаков А. В., Скопец М. Б., Грунин С. И. Морские и пресноводные рыбы Тайской губы // Биологическое разнообразие Тайской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 545–575.

Черешнев И. А., Попов С. А. Первые данные по биологии азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner Тайской губы (северо-западное побережье Охотского моря) // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 128–146.

Черешнев И. А., Шестаков А. В., Скопец М. Б., Коротаев Ю. А., Макоедов А. Н. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука, 2001б. 336 с.

Черняев Ж. А. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2. Вып. 3. С. 457–462.

Черняев Ж. А. Воспроизводство сиговых рыб. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 329 с.

Шадрин А. М. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (*Osmeridae*) Дальнего востока. I. Зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 1. С. 76–87.

Щукина Г. Ф. Азиатская корюшка *Osmerus mordax dentex* шельфовых вод Сахалина и Южных Курильских островов (распределение, биология, популяционная структура) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальнаука; ДВО РАН, 1999. 23 с.

Юсупов Р. Р., Санталова М. Ю. Репродуктивная биология и развитие тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius* (Pennant) (*Osmeridae*) Тайской губы (Северная часть Охотского моря) // Известия ТИНРО. 2016. Т. 185 (2). С. 49–66.

Юсупов Р. Р., Юсупов Рус. Р. О развитии перибластического синуса в эмбриогенезе бурого *Hexagrammos octogrammus* и пятнистого *H. stelleri* терпугов (*Scorpaeniformes: Hexagrammidae*) // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 5. С. 355–359.

Bradford C. C., Scott E., Turner S. M., Ayer M. H. Fecundity and reproductive life history of anadromous Rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in coastal waters of Massachusetts // National Oceanic and Atmospheric Administration. 2019. Fishing Bulletin. Vol. 117. No. 3. P. 151–168.

Buckley J. L. Species profiles: Life histories and environment; requirements of coastal fishes and invertebrates (North Atlantic) Rainbow smelt // U. S. Fish Wildlife Service Biological Report. 82(11.106). U. S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. 1989. 11 p.

Burns J. J. Proceedings of a technical workshop on fishes utilized in subsistence fisheries in National Petroleum Reserve – Alaska – Barrow // Reports to North Shore Bureau, Dept. of Wildlife Management. Barrow, Alaska, 1990. 94 p.

Clayton G. R. Reproduction, first year growth, and distribution of anadromous Rainbow smelt, *Osmerus mordax*, in the Parker River and Plum Island Sound Estuary, Massachusetts. Amherst: University of Massachusetts, 1976. 102 p.

Crestin D. S. Some aspects of the biology of adults and early life stages of the Rainbow smelt, *Osmerus mordax*, from the Wewantic River Estuary, Wareham-Marion, Massachusetts. M. S. Thesis. Amherst: University of Massachusetts, 1973. 108 p.

Kimmel C. B., Ballard W. W., Kimmel S. R., Ullman B., Schilling T. F. Stages of Embryonic Development of the Zebrafish // Developmental Dynamics. 1995. No. 203. P. 253–310.

Lovel M. S., Elder N., Mecklenburg W. C., Thorsteinson K. L., Mecklenburg T. A. Alaska Arctic Marine Fish Species Accounts // Alaska Arctic Marine Fish Ecology Catalog. Virginia, 2016. P. 41–553.

McKenzie R. A. Smelt life history and fishery in the Miramichi River, New Brunswick // Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. 1964. Vol. 144. 77 p.

Morrow J. E. The freshwater fishes of Alaska. Anchorage, Alaska: Northwest Publishing Company, 1980. 248 p.

Murawski S. A., Clayton G. C., Reed R. J., Cole C. F. Movements of Spawning Rainbow smelt, *Osmerus mordax*, in a Massachusetts Estuary // *Estuaries*. 1980. Vol. 3. No. 4. P. 308–314.

Niemi A., Johnson J., Majewski A., Melling H., Reist J., Williams W. State of the Ocean Report for the Beaufort

Sea large ocean management area // Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 2012. 51 p.

O'Malley A. J., Enterline C., Zydlewski J. Size and age structure of anadromous and landlocked populations of Rainbow smelt // North American Journal of Fisheries Management. 2017. No. 37. P. 326–336.

Yanagawa H. Embryonic development and fry of the Kyuriuo, *Osmerus eperlanus mordax* (Mitchill) // Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University. 1978. Vol. 29. No. 3. P. 195–198.

Поступила в редакцию 06.05.2025.

Поступила после доработки 03.06.2025.

REPRODUCTIVE BIOLOGY AND DEVELOPMENT OF RAINBOW SMELT *OSMERUS DENTEX* (OSMERIDAE) OF THE TAUY BAY OF THE SEA OF OKHOTSK

R. R. Yusupov¹, M. V. Rakitina², Rus. R. Yusupov¹

¹ Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan

² Magadan Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Magadan

The article presents the results of 2015–2024's studies on the reproductive biology and embryonic development of the Asian Rainbow smelt *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 from the Tauy Bay in the northern part of the Sea of Okhotsk. Data on the size and age composition of spawners, fecundity, and spawning dates are provided. The stadia and main stages of embryonic development of the Rainbow smelt from the Tauy River are described, and a morphological description of the hatched prelarvae and larvae of the species is given. It was found that during incubation, the diameter of the eggs increases from 1.27 ± 0.01 to 1.29 ± 0.01 mm. Prelarvae hatch at a length of 5.60–6.88 mm, averagely 6.20 ± 0.04 mm. The transition to exogenous feeding occurs on the 6th day after hatching, at an average length of 7.97 mm.

Keywords: Rainbow smelt *Osmerus dentex*, reproduction, embryogenesis, prelarva, northern part of the Sea of Okhotsk.

REFERENCES

- Bradford, C. C., Scott, E., Turner, S.M., Ayer, M. H., 2019. Fecundity and Reproductive Life History of Anadromous Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) in Coastal Waters of Massachusetts, *National Oceanic and Atmospheric Administration. Fishing Bulletin*. 117 (3), 151–168.
- Buckley, J. L., 1989. Species Profiles: Life Histories and Environment; Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (North Atlantic) Rainbow Smelt, *U. S. Fish Wildlife Service Biological Report*. 82 (11.106). U. S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4.
- Bugayev, A. V., Amelchenko, Yu. N., Lipnyagov, S. V., 2014. Asian Rainbow Smelt *Osmerus mordax dentex* in the Shelf Zone and Inland Water Bodies of Kamchatka, State of Stock, Fishery, and Biological Structure, *Izvestiya TINRO*. 178, 3–24 [In Russian].
- Burlak, O. V., Zhukova, K. A., 2020. Reproductive Biology of the Asian Rainbow Smelt *Osmerus dentex* (Osmeridae) in the Amur River, *Journal of Ichthyology*. 60 (3), 462–469 [In Russian].
- Buslov A. V., Sergeyeva N. P., Ilyin O. I., 2010. Embryonic Development of the Pacific Cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae), *Izvestiya TINRO*. 160, 71–88 [In Russian].
- Burns, J. J., 1990. Proceedings of a Technical Workshop on Fishes Utilized in Subsistence Fisheries in National Petroleum Reserve – Alaska – Barrow, *Reports to North Shore Bureau, Dept. of Wildlife Management*. Barrow, Alaska.
- Chereshnev, I. A., 2008. Freshwater Fishes in Chukotka. Magadan, NESC FEB RAS [In Russian].
- Chereshnev, I. A., Nazarkin, M. V., Shestakov, A. V., Skopets, M. B., Grunin, S. I., 2005. Sea and Freshwater Fishes in the Tauy Bay, Biological Diversity in the Tauy Bay of the Sea of Okhotsk. Vladivostok, Dalnauka, 545–575 [In Russian].
- Chereshnev, I. A., Popov, S. A., 1987. First Data on the Biology of the Asian Smelt *Osmerus mordax dentex* Steindachner of the Tauy Bay (Northwestern Coast of the Sea of Okhotsk), *Biology of Freshwater Fishes of the Far East*. Vladivostok, FEB AS USSR, 128–146 [In Russian].
- Chereshnev, I. A., Shestakov, A. V., Skopets, M. B., Korotayev, Yu. A., Makoyedov, A. N., 2001. Freshwater

Fishes in the Anadyr Basin. Vladivostok, Dalnauka [In Russian].

Chereshnev, I. A., Volobuyev, V. V., Khovansky, I. E., Shestakov, A. V., 2001. Coastal Fishes in the Northern Part of the Sea of Okhotsk. Vladivostok, Dalnauka [In Russian].

Chereshnev, I. A., Volobuyev, V. V., Shestakov, A. V., Frolov, S. V., 2002. Salmonoids in Russia's North-East. Vladivostok, Dalnauka [In Russian].

Chernyayev, Zh. A., 1962. Vertical Chamber for Observing Development of Salmonid Fish Eggs, *Journal of Ichthyology*, 2 (3), 457–462 [In Russian].

Chernyayev, Zh. A., 2017. Reproduction of Whitefish. Moscow, KMK Scientific Press Ltd. [In Russian].

Clayton, G. R., 1976. Reproduction, First Year Growth, and Distribution of Anadromous Rainbow Smelt, *Osmerus mordax*, in the Parker River and Plum Island Sound Estuary, Massachusetts. Amherst, University of Massachusetts.

Crestin, D. S., 1973. Some Aspects of the Biology of Adults and Early Life Stages of the Rainbow Smelt, *Osmerus mordax*, from the Weweantic River Estuary, Wareham-Marion, Massachusetts. M. S. Thesis. Amherst, University of Massachusetts.

Dryagin, P. A., 1948. Commercial Fishes of the Ob-Irtysh River Basin, *Izvestiya VNIORCH*. 25 (2), 3–104 [In Russian].

Golub, E. V., Batanov, R. L., Golub, A. P., 2012. Data on Biology of Asiatic Smelt *Osmerus mordax dentex* (Osmeridae) from Chukotka's Basins, *Bulletin NESCFEBRAS*. 2, 50–62 [In Russian].

Gorbachev, V. A., 1999. Biological Characteristic of Spawning Herd of the Rainbow Smelt *Osmerus mordax* from the Amur River Basin in 1996–1998, *Proceedings of the Conference "Biological Monitoring and Rational Use of Marine and Freshwater Hydrobionts"*. Vladivostok, TINRO-Center, 25–26 [In Russian].

Gritsenko, O. F., 2002. Anadromous Fish of Sakhalin Island: Systematics, Ecology, Fishery. Moscow, VNIRO [In Russian].

Gritsenko, O. F., Churikova, A. A., Rodionova, S. S., 1984. Breeding Ecology of the Smelt *Osmerus mordax dentex* Steindachner in the Rivers of Sakhalin Island, *Journal of Ichthyology*. 24 (3), 407–416 [In Russian].

Ivankov, V. N., Kurdyayeva, V. P., 1973. Systematic Differences and Ecological Meaning of the Fish Egg Shell Structure, *Journal of Ichthyology*. 13 (6), 1035–1045 [In Russian].

Kimmel, C. B., Ballard, W. W., Kimmel, S. R., Ullman, B., Schilling, T. F., 1995. Stages of Embryonic Development of the Zebrafish, *Developmental Dynamics*. 203, 253–310 [In Russian].

Kitov, V. V., Tarazanov, V. I., Denisenko, E. V., 2007. Some Features of the Biology of the Rainbow Smelt *Osmerus mordax dentex* (Steindachner) in the Inya and Ul'beya Rivers (Northwestern Coast of the Sea of Okhotsk) in the Feeding Period and Condition of Its Stock, *Problems of Fisheries*. 8, 1 (29), 57–66 [In Russian].

Klyukanov, V. A., 1969. Morphological Foundations of Systematics for the Genus *Osmerus* Smelts, *Zoologicheskyy Zhurnal*. 48 (1), 99–109 [In Russian].

Klyukanov, V. A., 1975. Systematics and Kin Relationships of the Genera *Osmerus* and *Hypomesus* Smelts and Their Resettlements, *Journal of Ichthyology*. 54 (4), 590–596 [In Russian].

Koval, M. V., 2024. Estuarine Ichthyofauna of Kamchatka: Formation Conditions, Species Diversity, and Ecological Characterisation. *The Researches of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*. 72, 9–35. DOI: 10.15853/2072-8212.2024.72.9-235 [In Russian].

Kuznetsova, A. F., 1962. New Data on the Rainbow Smelt *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner, *Izvestiya TINRO*. 48, 214–215 [In Russian].

Lebedeva, O. A., 1976. Comparative Characteristics of the Whitefish Early Ontogenesis, *Nature and Commercial Use of Lakes in the North-West of the Russian Plain*. Leningrad, Herzen State Pedagogical Institute, 30–57 [In Russian].

Lovel, M. S., Elder, N., Mecklenburg, W. C., Thorsteinson, K. L., Mecklenburg, T. A., 2016. Alaska Arctic Marine Fish Species Accounts, *Alaska Arctic Marine Fish Ecology Catalog*. Virginia, 41–553.

Makeyeva, A. P., 1992. Fish Embryology. Moscow, Moscow State University [In Russian].

Makoyedov, A. N., Myasnikov, M. I., Kumantsov, A. V., Datsky, A. V., Smirnov, G. P., Andronov, P. Yu., Korotayev, Yu. A., Chikilev, V. G., 2000. Bioresources of Chukotka's Inland Reservoirs and the Adjacent Waters of the Bering Sea. 18–21, 132–136 [In Russian].

McKenzie, R. A., 1964. Smelt Life History and Fishery in the Miramichi River, New Brunswick, *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 144.

Morrow, J. E., 1980. The Freshwater Fishes of Alaska. Anchorage, Alaska, Northwest Publishing Co.

Murawski, S. A., Clayton, G. C., Reed, R. J., Cole, C. F., 1980. Movements of Spawning Rainbow Smelt, *Osmerus mordax*, in a Massachusetts Estuary, *Estuaries*. 3 (4), 308–314.

Musienko, L. N., 1970. Fish Reproduction and Development in the Bering Sea, *Izvestiya TINRO*. 72, 166–224 [In Russian].

Niemi, A., Johnson, J., Majewski, A., Melling, H., Reist, J., Williams, W., 2012. State of the Ocean Report for the Beaufort Sea Large Ocean Management Area, *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*.

O'Malley, A. J., Enterline, C., Zydlewski, J., 2017. Size and Age Structure of Anadromous and Landlocked Populations of Rainbow Smelt, *North American Journal of Fisheries Management*. 37, 326–336.

Nikolsky, G. V., 1956. Fishes of the Amur River Basin. *The Results of the 1945–1949 Amur Ichthyological Expedition*. Moscow, AS USSR [In Russian].

Ovsyannikov, V. P., Nemchenko, A. Yu., Kanzeperova, A. N., 2019. Asiatic Smelt *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 of the Uda River (Northwestern Part of the Sea of Okhotsk): Biology, Ecology, Fishery, *Izvestiya TINRO*. 199 (4), 83–97 [In Russian].

Pavlov, D. A., 1990. Salmonoids: Development Biology and Reproduction. Moscow, Moscow State University [In Russian].

Parpura, I. Z., Kolpakov, V. N., 2001. Biology and Internal Differentiation of Smelts in Primorye, *V. Ya. Levandovskiy Memorial Readings*. Vladivostok, Dalnauka, 1, 284–295 [In Russian].

Podushko, Yu. N., 1971. Fecundity Dynamics of the Asian Smelt *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner and Factors Determining It, *Izvestia TINRO*. 79, 72–83 [In Russian].

- Podushko, Yu. N., 1970. Relationship between Biological Indicators and Population Dynamics of Asian Smelt *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner, Breeding in the Amur River, *Journal of Ichthyology*. 10 (5), 797–806 [In Russian].
- Pravdin, I. F., 1966. Manual on Studying Fish. Moscow, Food Industry [In Russian].
- Rakitina, M. V., Smirnov, A. A., 2017. Asian Rainbow Smelt *Osmerus mordax dentex* from the Taui Bay, Sea of Okhotsk: Ecology, Current Stock State, and Fishery Prospects, *Fisheries*. 6, 63–66 [In Russian].
- Rakitina, M. V., Smirnov, A. A., 2019. Changes of Biological and Morphometric Parameters of Asian Smelt (*Osmerus dentex*) the Gulf of Tauisk (Northern Part the Sea of Okhotsk) in 1983 and 2015 in the Result of Human Impact, *Voprosy rybolovstva*. 20 (3), 303–311 [In Russian].
- Rass, T. S., Kazanova, I. I., 1966. Methodological Guidelines for Collection of Fish Eggs, Larvae, and Juveniles. Moscow, Food Industry [In Russian].
- Reshetnikov, Yu. S., 2002. Atlas of Freshwater Fish in Russia, Moscow, Nauka, 1, 176–178 [In Russian].
- Reshetnikov, Y. S., Muhachev, I. S., Bolotova, N. L., 1989. *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) (PISCES: Coregonidae): Systematics, Morphology, Ecology, Production. Moscow, Nauka [In Russian].
- Smolyanov, I. I., 1957. Development of the Nelma *Stenodus leucichtys nelma* (Pallas) and the Whitefish *Coregonus lavaretus nelmushca* (Pravdin), *Trudy Instituta Morfologii Zhivotnykh, AS USSR*. 20, 275–292 [In Russian].
- Soin, S. G., 1980. On the Types of Salmonoid Fish Eggs Development and Their Taxonomic Significance, *Journal of Ichthyology*. 20, 1 (120), 65–72 [In Russian].
- Soin, S. G., Chernyaev Zh. A., 1961. On the Development of the Periblastic Sinus in Embryos of Salmonoids and Some Other Bony Fishes, *Doklady Akademiyi Nauk*. 137 (5), 1249–1252 [In Russian].
- Shadrin, A.M., 1988. Embryonic-Larval Development of the Far East Smelts (Osmeridae). I. Toothy Smelt *Osmerus mordax dentex*, *Journal of Ichthyology*. 28 (1), 76–87 [In Russian].
- Shchukina, G. F., 1999. Asian Smelt *Osmerus mordax dentex* in the Shelf Waters of Sakhalin and the South Kuril Islands: Distribution, Biology, Population Structure, Avtoref. ... Kand. Biol. Nauk. Vladivostok, Dalnauka, FEB RAS [In Russian].
- Vasilets, P. M., 2000. The Smelts in Kamchatka's Coastal Waters : Avtoref. ... Kand. Biol. Nauk. Vladivostok, IBM FEB RAS [In Russian].
- Vilkina, O. V., 2022. Biological Structure and Abundance Dynamics of the Asian Rainbow Smelt *Osmerus dentex* (Osmeridae) in the Amur River, *Problems of Fisheries*. 23 (4), 113–133 [In Russian].
- Voskresensky, N. A., 1946. Commercial Characteristics of Some Fishes in the Amur River, *Fisheries*. 7, 23 [In Russian].
- Yanagawa, H., 1978. Embryonic Development and Fry of the Kyuriuo, *Osmerus eperlanus mordax* (Mitchill), *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*. 29 (3), 195–198.
- Yusupov, R. R., Santalova, M. Yu., 2016. Reproductive Biology and Development of Pacific Capelin *Mallotus villosus catervarius* (Pennant) (Osmeridae) in the Taui Bay (Northern Part of the Sea of Okhotsk), *Izvestiya TINRO*. 185 (2), 49–66 [In Russian].
- Yusupov, R. R., Yusupov Rus. R., 2019. On of the Periblastic Sinus Development in the Embryogenesis of the Brown *Hexagrammos octogrammus* and the Spotted *H. stelleri* Greenlings (Scorpaeniformes: Hexagrammidae), *Russian Journal of Developmental Biology*. 50 (5), 355–359 [In Russian].
- Zagorodneva, D. S., 1954. Fecundity of the Amur River Domestic Fishes : Avtoref. ... Kand. Biol. Nauk. Tomsk: Tomsk State University [In Russian].
- Zussman, M., 1977. Developmental Biology. Moscow, Mir [In Russian].