

УДК 597.556.35:591.16(265.53-17)

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* ТАУЙСКОЙ ГУБЫ (СЕВЕРНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ)

Р. Р. Юсупов, Е. В. Кашенко



Ст. н. с., н. с., Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
685000 Магадан, Портовая, 36/10
Тел., факс: (4132) 36-44-18
E-mail: yusupov@magniro.ru, magadanniro@magniro.ru

ОХОТСКОЕ МОРЕ, СЕЛЬДЬ, ЭКСПЕРИМЕНТ, ЭМБРИОГЕНЕЗ, ЛИЧИНКИ

В работе показано, что активные подходы сельди в Тауйскую губу происходят раньше, чем в восточной и западной части североохотоморского побережья. Массовая половая зрелость у тауйской сельди наступает в возрасте 4–5 полных лет при длине 24–26 см. Эмбриональный период тауйской сельди завершается через 557 часов после оплодотворения. Общая выживаемость личинок от числа оплодотворенной икры составила около 51%. Сельдь Тауйской губы по многим параметрам существенно отличается от охотской популяции вида.

REPRODUCTION AND DEVELOPMENT OF PACIFIC HERRING *CLUPEA PALLASII* IN TAUYSKAYA BAY, THE NORTHERN OKHOTSK SEA

R. R. Yusupov, E. V. Kaschenko

Senior researcher, scientist, Magadan Research Institute of Fisheries and Oceanography
685000, Magadan, Portovaya, 36/10
Tel., fax: (4132) 36-44-18
E-mail: yusupov@magniro.ru, magadanniro@magniro.ru

OKHOTSK SEA, PAIFIC HERRING, EXPERIMENT, EMBRYOGENESIS, LARVAE

Earlier time of intense runs of herring into Tauyskaya Bay comparing to the time of the runs to the east or west coasts of the Okhotsk Sea is demonstrated. Mass maturation of herring individuals in the Tauyskaya Bay takes place in the age of 4 or 5 years at the body length of 24–26 cm. Embryonal period of Tauyskaya Bay herring individuals takes 557 hours since fertilization. The total survival of larvae from the number of fertilized eggs is about 51%. The herring stock of the Tauyskaya Bay demonstrates significant difference from the Okhotsk Sea herring population in many characteristics.

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* Valenciennes относится к широко распространенным и многочисленным видам рыб, населяющим северную часть Тихого океана. На протяжении своего ареала вид образует три экологических формы: морскую, прибрежную и озерно-лагунную (Науменко, 2001). Как и на всей акватории северной части Охотского моря, в Тауйской губе и Притауйском районе тихоокеанская сельдь представлена морской экологической формой.

В первой половине прошлого века в Тауйской губе добывалось до 4–6 тыс. т сельди, а в отдельные годы (1941, 1942 гг.) вылов достигал 11 тыс. т (Безумов, 1959). Со временем вылов сельди сократился и в первом десятилетии нынешнего века не превышал 736 т.

В литературе нет единого мнения об уровне обособленности стада сельди, воспроизводство которой происходит в Тауйской губе. По данным Б.В. Тюрнина (1973), Тауйская губа является восточной границей репродуктивного ареала охотской популяции сельди. Однако популяционно-генети-

ческие исследования И.Г. Рыбниковой (1985) показали, что сельдь Тауйской губы не входит в стадо охотской сельди и является самостоятельной популяцией. Мнение И.Г. Рыбниковой разделяют и другие исследователи (Смирнов и др., 2005; Кашенко, 2004). Напротив, генетические исследования А.Г. Лапинского с соавторами (2008), использовавшими метод RAPD-гибридизации показали, что сельдь Тауйской губы генетически близка к гижигинско-камчатской популяции.

Существует мнение, что в Тауйской губе нерестится стадо тауйской сельди, которая на нагул уходит в Притауйский район, а более поздней осенью — в акваторию Охотского моря. В последние годы опубликован ряд работ, в которых говорится, что в северной части Охотского моря в период нагула и зимовки происходит смешение североохотоморских стад сельди (Воробьев, 2001; Мельников, Воробьев, 2001; Мельников, 2002; Семенистых, Смирнов, 2002; Melnikov, Loboda, 2004; и др.).

В этой связи цель настоящей работы заключалась в выявлении региональных особенностей вос-

производства, эмбрионального развития и раннего онтогенеза тихоокеанской сельди Тауйской губы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по структуре нерестового стада тихоокеанской сельди собран в мае–июне 2002–2011 гг. в Тауйской губе. Рыб отбирали из уловов ставного, закидного невода и ставных сетей. Всего проанализировано 29 256 экз. Возраст рыб определяли по чешуе. Индивидуальную плодовитость 1466 самок определили счетно-весовым методом.

В период проведения работ температуру воды и воздуха замеряли ежедневно в утреннее, дневное и вечернее время с точностью 0,2 °С.

Наблюдения за эмбриональным и постэмбриональным развитием провели с 30 мая по 30 июня 2011 г. Текучих производителей (2 самки и 5 самцов) отобрали из улова ставного невода в Амахтонском заливе Тауйской губы. Искусственное оплодотворение икры провели традиционным «сухим» способом (Расс, Казанова, 1966). Для удобства наблюдения за развитием отдельных икринок провели обесклеивание икры молоком. Вследствие высокой клейкости внешней оболочки, икра сельди даже в молочной среде быстро и прочно приклеивалась к стенкам сосуда и образовывала агрегации в виде комочков по 10–20 шт. По этой причине удалось получить лишь 984 свободных или попарно склеенных икринок. Развивающиеся яйца инкубировали в воде соленостью 28‰. Инкубацию икры осуществили с применением холодильного оборудования при средней температуре $5,8 \pm 0,06$ °С, в температурном диапазоне от 2,9 до 9,0 °С. Ежедневно три раза в сутки проводили замену 2/3 объема воды в инкубационных емкостях. Предличинки и личинок содержали в 40-литровом аквариуме при средней температуре 13,5 °С. Температуру воды в ходе инкубации измеряли 3–4 раза в сутки с точностью 0,2 °С.

Наблюдения проводили на живом материале через микроскоп МБС-10 в горизонтальной и в вертикальной оптической плоскости сечения с помощью камеры Ж.А. Черняева (1962). Ранжирование этапов и стадий эмбрионального и постэмбрионального развития тихоокеанской сельди проводили по А.П. Макеевой (1992). Возраст отсчитывали с момента осеменения икры. Параметры икринок исследовали в начале II этапа развития. Это обусловлено тем, что на I этапе активации и подготовки икры к дроблению формирование перивителлинового пространства происходит как за счет обводнения внутренней полости и увеличения диаметра оболочки икры, так и сжатия жел-

тка (Панин, 1950; Галкина, 1960; Fujita at Kokubo, 1927, цит. по Галкиной, 1960). Измерения проводили в делениях мерной сетки окуляр-микрометра с последующим пересчетом в миллиметры. В ходе исследований зарисовывали и фотографировали основные стадии. В настоящей работе приводятся результаты микросъемки, выполненной с помощью цифровой фотокамеры «Rekam Presto 40M» через микроскоп МБС-10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размножение

По нашим многолетним наблюдениям, подходы сельди на нерест в Тауйскую губу наблюдаются несколько раньше, чем в Гижигинскую губу и район пос. Охотск. Так, в районе пос. Охотск первые косяки сельди в иные годы появляются уже в конце апреля, в другие — только в начале июня (Тюрнин, 1973). Вблизи пос. Аян (Охотский район) сроки размножения колеблются по годам от первых чисел мая до середины июня (Науменко, 2001). Наиболее ранняя дата подхода гижигинско-камчатской сельди на нерест — 7 мая; поздняя — 6 июня. В Гижигинской губе сельдь чаще всего появляется 15–25 мая (Правоторова, 1965).

Несмотря на то, что в отдельные годы первые преднерстовые косяки могут заходить в Тауйскую губу уже с середины апреля, вне зависимости от ледовой обстановки активные подходы нерестовой сельди всегда отмечаются в начале мая при прогреве прибрежных вод до 1–3 °С, случаев задержки (как у охотской и гижигинско-камчатской сельди) не отмечено. В отдельные годы наблюдаются две волны нерестовых подходов.

Производители сельди, подходящие на береговые отмели в первой декаде мая, в большинстве своем имеют половые продукты на IV стадии зрелости (табл. 1). Наблюдения показали, что созревание половых продуктов у самок происходит несколько быстрее, чем у самцов. Особенно это хорошо прослеживается в первой и второй декадах мая, когда доля самок, готовых к размножению доходила до 13,3–15,7%, тогда как у самцов в этот период доля особей с текучими семенниками возрастала с 3 до 5,3%. Возможно, это связано с тем, что готовые к размножению самцы участвуют в нересте с несколькими самками.

Как показывают наблюдения за температурным режимом поверхностных вод, со второй декады мая происходит активный их прогрев, и к концу месяца температура воды повышается до 6 °С. В это же время впервые начинают встречаться отнерестившиеся особи, относительное число ко-

торых возрастает до 10,2 и 10,7% у самок и самцов соответственно. Массовый нерест сельди в Тауйской губе происходит в июне, при достижении температуры поверхностных вод от 6 до 8,7 °С. По устным сведениям сотрудников МагаданНИРО И.Л. Изергина и М.Н. Белого, проводивших в 2011 г. сбор материала по прибрежным рыбам, в уловах ставных сетей самки сельди с текучими половыми продуктами встречались вплоть до 22 июля.

В целом, сравнительные данные позволяют заключить, что активные подходы сельди в Тауйскую губу происходят раньше, чем в восточной и западной части североохотоморского побережья. Это может быть связано как с более короткой дистанцией от мест зимовки до нерестилищ, так и с геоклиматическими особенностями района, обуславливающими сравнительно быстрое исчезновение ледового покрова и прогрев водных масс.

В Тауйской губе нерестилища сельди располагаются вдоль западного и северного побережий (рис. 1). Ландшафт прибрежного комплекса относится к типу открытых морских побережий с развитыми галечными пляжами. Грунт преимуще-

ственно галечно-валунный. Икрометание у сельди единовременное. По результатам водолазной съемки сотрудника МагаданНИРО М.Н. Белого, кладки икры были обнаружены на водорослях, формирующих наиболее близкую от берега полосу на глубине 3 м и отмечались как на макрофитах (преимущественно цистозира толстоногая, лесония ламинариевидная, алярия, красные водоросли), так и на грунте. После нереста сельдь Тауйской губы откочевывает на шельф Притауйского района на нагул.

Литературные данные отмечают связь нереста тихоокеанской сельди с распресненными водами или водами, соленость которых ниже морской. Более того, распреснение является обязательным условием размножения тихоокеанской сельди, разным этапам эмбриогенеза и стадиям развития личинок соответствуют свои оптимальные пределы колебаний этих факторов. Оптимальными значениями температуры и солености для икры и личинок тихоокеанской сельди являются, соответственно, 5,5–8,7 °С и 13,0–19,0‰ (Alderdice, Velsen, 1971). Тауйская сельдь, также как и охотская (Тюрнин,

Таблица 1. Доля самок и самцов тауйской сельди с разной стадией зрелости половых продуктов в мае–июне, по декадам, %

Пол	Самцы					Самки				
	Май			Июнь		Май			Июнь	
	I	II	III	I	II	I	II	III	I	II
III	32,9	25,7	7,2	1,2	–	16,3	12,8	2,2	0,2	–
IV	64,1	66,9	51,2	38,7	30,4	70,4	67,6	47,0	26,6	20
V	3,0	5,3	30,9	30,8	20,4	13,3	15,7	40,7	41,9	32
VI–II	–	2,0	10,7	29,3	49,2	–	3,8	10,2	31,3	48,5



Рис. 1. Карта-схема нерестилищ сельди в Тауйской губе. Линейный маркер — нерестилища, круглый — промышленные участки

1975; Качина, 1981), во время нереста избегает совершенно пресной воды в устьях небольших рек, хотя и нерестится в непосредственной близости от них. Однако, по мнению местных рыбаков, тауйская сельдь может заходить в реки Тауйской губы (р. Яна), а также в акваторию Ольского лимана и там отнереститься. При водолажном обследовании Ольского лимана следы обикрения действительно были обнаружены в его восточной (менее опресненной) части: от устья р. Адыкчан до Атарганской косы.

Как и в целом по азиатской части ареала, массовая половая зрелость у тауйской сельди наступает в возрасте 4–5 полных лет при длине 24–26 см. Основу нерестовых скоплений составляют рыбы длиной от 25 до 31 см и массой от 140 до 300 г.

Возрастную структуру нерестового стада сельди формируют особи 11 поколений возрастом 3–13 полных лет при доминировании 5–6-годовиков.

Как и в других нерестовых стадах сельди дальневосточных морей (Никольский, 1974; Науменко, 2001), в тауйской группировке соотношение самцов и самок близкое к равному, с небольшим преобладанием первых в младших возрастах, вторых — в старших.

В зависимости от размера, массы и возраста половозрелые самки выметывают от 11,6 до 112,5 тыс. икринок (в среднем 43,1 тыс. икр). Минимальная индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) отмечена у 5-летней самки длиной 25,7 см и полной массой 136 г, максимальная — у особи 10 полных лет, длиной 31,6 см и массой 386 г.

По данным Б.В. Тюрнина (1975), у охотской сельди плодовитость самок увеличивается до возраста 9 лет, а затем снижается. У сельди Тауйской губы этот показатель неуклонно возрастает вплоть до предельного возраста 13 полных лет. С увеличением размера и возраста самок их ИАП возрастает примерно в 2–2,8 раза, а с увеличением массы — в 4,4 раза.

Эмбриональный период

Этап II. Дробление. По техническим причинам, связанным с доставкой икры к месту инкубации, первые наблюдения за ее развитием были проведены через 5 часов после оплодотворения, и скоротечные стадии активации и подготовки яйца к дроблению зафиксировать не удалось. К моменту просмотра икринки приняли сумму тепла 40 градусо-часов (град/час) и находились на II этапе развития, когда в бластодиске завершился третий цикл дробления с образованием 8 бластомеров (рис. 2А).

Размеры выметанной оплодотворенной икры тихоокеанской сельди Тауйской губы, в целом, укладываются в пределы 0,8–1,89 мм, установленные исследователями для вида в азиатской части ареала (Амброз, 1931; Крыжановский, 1956; Галкина, 1960; Тюрнин, 1967; Качина, 1986; Uchida et al., 1958). По нашим результатам измерения 200 нормально развитых икринок сельди тауйской группировки, диаметр их колеблется от 1,3 до 1,6 мм, в среднем $1,45 \pm 0,005$ мм, а желтка — 0,88–1,20 мм, при среднем значении $1,03 \pm 0,009$ мм. Рассчитанные от средних значений объемы яйца и желтка составили, соответственно, 0,90 и 0,32 мм³. Желток занимает 35,2% общего объема яйца, что относит икру сельди к полиплазматическому типу.

По данным Б.В. Тюрнина (1967), у географически близкой охотской группировки сельди в начале II этапа эмбрионального развития диаметр яйца и желтка составляет, соответственно, 1,85–1,89 и 1,26 мм, а рассчитанный нами по этим показателям их объем — 1,86–1,98 и 0,59 мм³. Сопоставление наших и литературных данных показывает, что по этим признакам сельдь Тауйской губы существенно отличается от таковой охотской популяции.

В возрасте 9 часов при сумме принятого тепла 62 град/час развитие икры тауйской сельди достигает стадии 32–64 бластомеров (рис. 2Б, В, Г).

Проведенная серия наблюдений за икрой тауйской сельди в этом возрасте и старше позволила выявить одну особенность, еще не описанную в литературе по тихоокеанской сельди. Наблюдения за икринками через камеру Черняева (в вертикальной оптической плоскости сечения) показали отсутствие четкой ориентации анимального полюса. У разных икринок он занимал, как верхнее, так и нижнее положение, часто ориентируясь вершиной бластодиска в область экватора яйца.

Этап III. Бластуляция. Активное деление клеток бластодиска не только в вертикальном, но и латитудинальном (параллельно экватору желтка) направлении приводит через 18 ч. (102 град/час) к образованию ранней, а через 24 ч. — средней бластулы, которые характеризуются куполообразным расположением клеточного материала на плоском основании желтка (рис. 2Д, Е, Ж). В дальнейшем начинается активное разрастание бластодермы, вследствие чего высота зародышевого диска сильно уплощается, основание желтка выпячивается, и бластула представляет собой в плане симметрично изогнутый вдоль основания желтка валик. При этом бластодиск покрывает около 40% по-

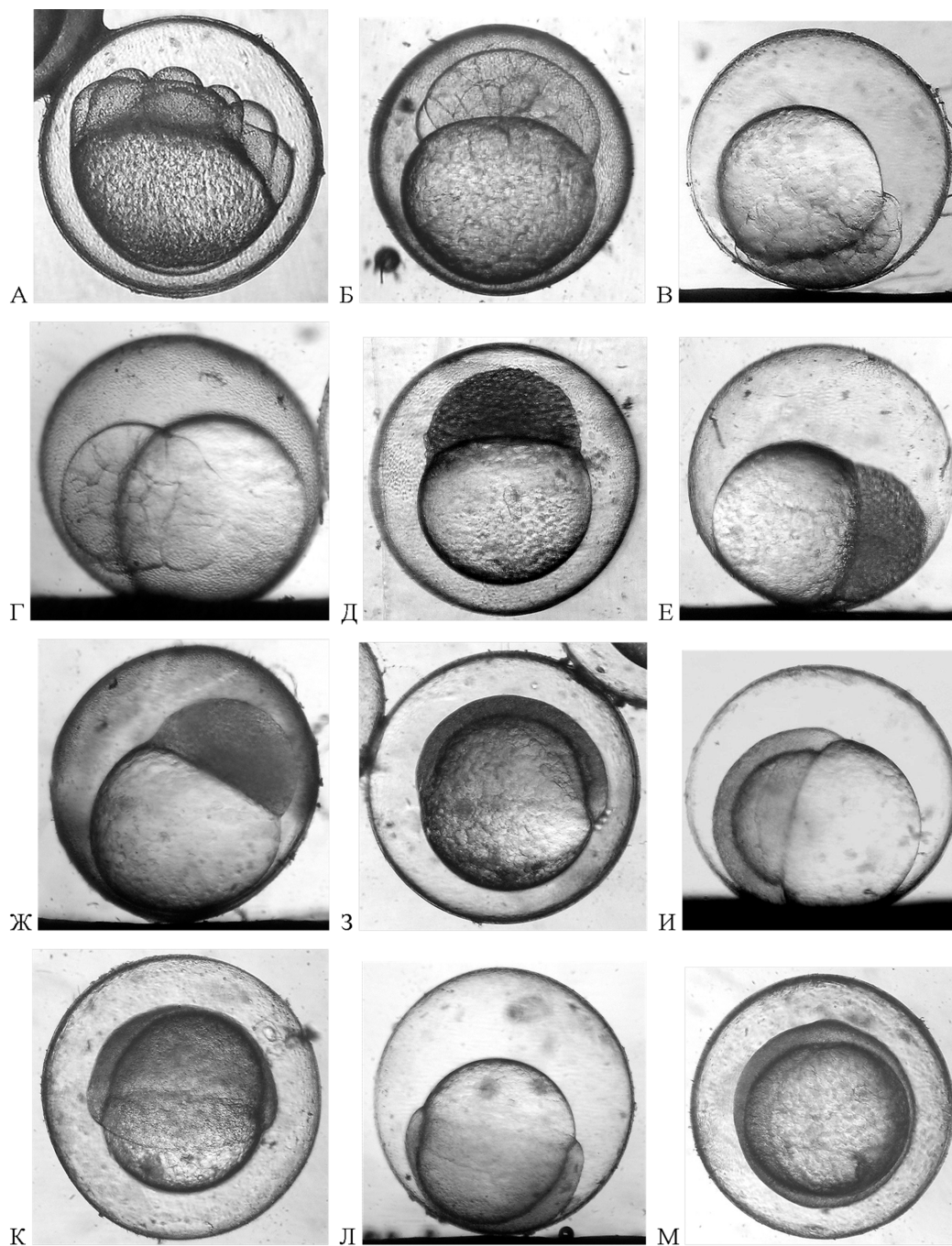


Рис. 2. Развитие тихоокеанской сельди. А — стадия 8 бластомеров (5 час.); Б, В, Г — стадия 32–64 бластомеров (9 час.); Д — ранняя бластула (18 час.); Е, Ж — ранняя бластула (24 час.); З, И — поздняя бластула (72 час.); К, Л, М — гаструляция и образование зародышевого валика (81 час). На рисунках В, Г, Е, Ж, И, Л — вид икринок сбоку

верхности желтка. Известно (Макеева, 1992), что в процессе бластуляции происходят перестройка и удлинение клеточного цикла, что отражается на длительности прохождения этапа. По наблюдениям Б.В. Тюрнина (1967), при средней температуре инкубации 12,6 °С длительность развития зародышей охотской сельди до образования бластулы составляет 24 ч. В нашем эксперименте при средней температуре 4,0 °С аналогичные изменения в развитии зародышей наступают через 72 ч.

Несмотря на значительную разницу в температуре инкубации и длительности развития, необходимое для прохождения этапа количество тепла у охотской и тауйской сельди оказалось близким, в первом случае 302, во втором — 288 град/час.

Этап IV. Гаструляция. В возрасте 81 ч. при 322 град/час в икринках начинается активный процесс эпиболлии, при котором клетки бластодермы перемещаются в меридиональном направлении, покрывая поверхность желтка, а также происходит

их осевая конвергенция (рис. 2К, Л). Оба этих процесса в возрасте 81 ч. и 322 град/час приводят к формированию зародышевого кольца (рис. 2М).

При наблюдении икринок в вертикальной оптической плоскости сечения хорошо видно, что эвакуация клеток из центральной зоны бластодиска происходит немного асимметрично по отношению к центру бластодиска. Судя по тому, что валик клеточной массы по мере обрастания желтка бластодермой сохраняется, эпибolia клеточной массы бластодермы происходит с большей интенсивностью, чем осевая конвергенция клеток (рис. 3А, Б).

Продолжая движение к вегетативному полюсу по мере разрастания бластодермы, валик клеточной массы смыкается с задним отделом туловища формирующегося зародыша с образованием желточной пробки, обнаруживающей себя затемненной областью (рис. 3В).

По данным Б.В. Тюрнина (1967), у охотской сельди продолжительность этапа 20–24 ч, количество градусо-часов — 227. В нашем эксперименте у тауйской сельди этап гастрюляции завершился в возрасте 106 ч при сумме принятого тепла 460 град/час. Для его прохождения потребовалось 35 ч и 188 град/час.

Этап V. Органогенез. В возрасте 115 ч (503 град/час) происходит формирование зародышевого валика. Бластодермой покрыто 2/3 поверхности желточного мешка. В продольном оптическом срезе зародыша хорошо виден тонкий вентральный слой туловищной мезодермы — спланхнотом или боковая пластинка (рис. 3Г, Д).

Через 129 часов после оплодотворения икры в хорошо сформированном головном отделе зародышевого валика закладываются зачатки глазных пузырей, а еще через 19 часов (660 град/час) формируется хорда и происходит сегментация туловищной мезодермы (рис. 3Ж, З, И).

В возрасте 177 часов (782 град/час) у всех эмбрионов сформированы Купферовы пузырьки и глазные бокалы (рис. 3К). Функция Купферова пузырька до сих пор не ясна. Известно, что у костистых рыб он возникает в заднем отделе зачатка кишки и перемещается вместе с ним. В месте его исчезновения образуется анальное отверстие (Крыжановский, 1956; Макеева, 1992). В эксперименте, Купферовы пузырьки у эмбрионов тауйской сельди исчезают через 15 часов после своего появления. В этом возрасте (192 ч) эмбрион полностью охватывает желточный мешок (рис. 3Л, М). Происходит дифференциация головного мозга на отделы и его отделение от спинного мозга с образованием первого энцефаломера. Образуются слу-

ховые плакоды, концевая часть туловища утолщается в хвостовую почку. Наблюдения также показали, что именно в этом возрасте вдоль тела появляется тонкая кайма плавниковой складки. Это раньше, чем дают Л.А. Галкина (1960) и Б.В. Тюрнин (1967) для охотской сельди, у которой плавниковая кайма формируется на этапе отчленения хвостового отдела от желточного мешка.

Сопоставление наших и литературных данных показало, что у сельди, размножающейся в Тауйской губе, для прохождения этапа требуется большее количество тепла, чем у охотской популяции вида. Если у первой сумма температур составила 323 град/час, то у второй — 271 град/час.

Этап VI. Отчленение хвостового отдела от желточного мешка. Возраст 216 ч (957 град/час). Обособившийся от желточного мешка хвостовой отдел, удлиняясь, доходит до переднего края глазных бокалов (рис. 4А). В теле насчитывается 32–35 сегментов, в хвостовом отделе выделилось 4 сегмента. Сформированы слуховые пузыри. Еще через 10 часов (1006 град/час) начало хвоста достигает переднего края хрусталика, число сегментов увеличивается до 36–37. В средней части туловищного отдела эмбрионов начинают формироваться миотомы, и на этом участке тела впервые проявляется мышечная моторика в виде редких судорожных сокращений. Сердечная трубка сформирована, но не функционирует (рис. 4Б).

Этап VII. Развитие эмбриональной сосудистой системы. Возраст 234 ч (1051 град/час) — начало сердечной деятельности. Форменные элементы крови отсутствуют, и сформировавшаяся сердечная трубка перегоняет бесцветную плазму частотой пульсации 25–27 раз в минуту.

С дорсальной и вентральной стороны хвостового отдела плавниковая кайма хорошо выражена. На голове появляются мелкие диффузно разбросанные железки вылупления (рис. 4В). Через 258 ч развития от момента оплодотворения (1218 град/час) в слуховых капсулах образуются отолиты, а в передней части головы — обонятельные пузыри. Двигательная активность эмбрионов проявляется каждые 30–60 сек, частота пульсации сердца возрастает до 30–40 (в среднем 32) раз в минуту (рис. 3Г, Д).

Возраст 332 ч (1654 град/час). Хвостовая часть плавниковой складки достигает 6 туловищного сегмента. Сердце представлено двумя попеременно пульсирующими 51–60 (в среднем 55) раз в минуту отделами: предсердием и желудочком. Поверхностный слой глазных бокалов начинает пигментироваться меланином (рис. 4Е).

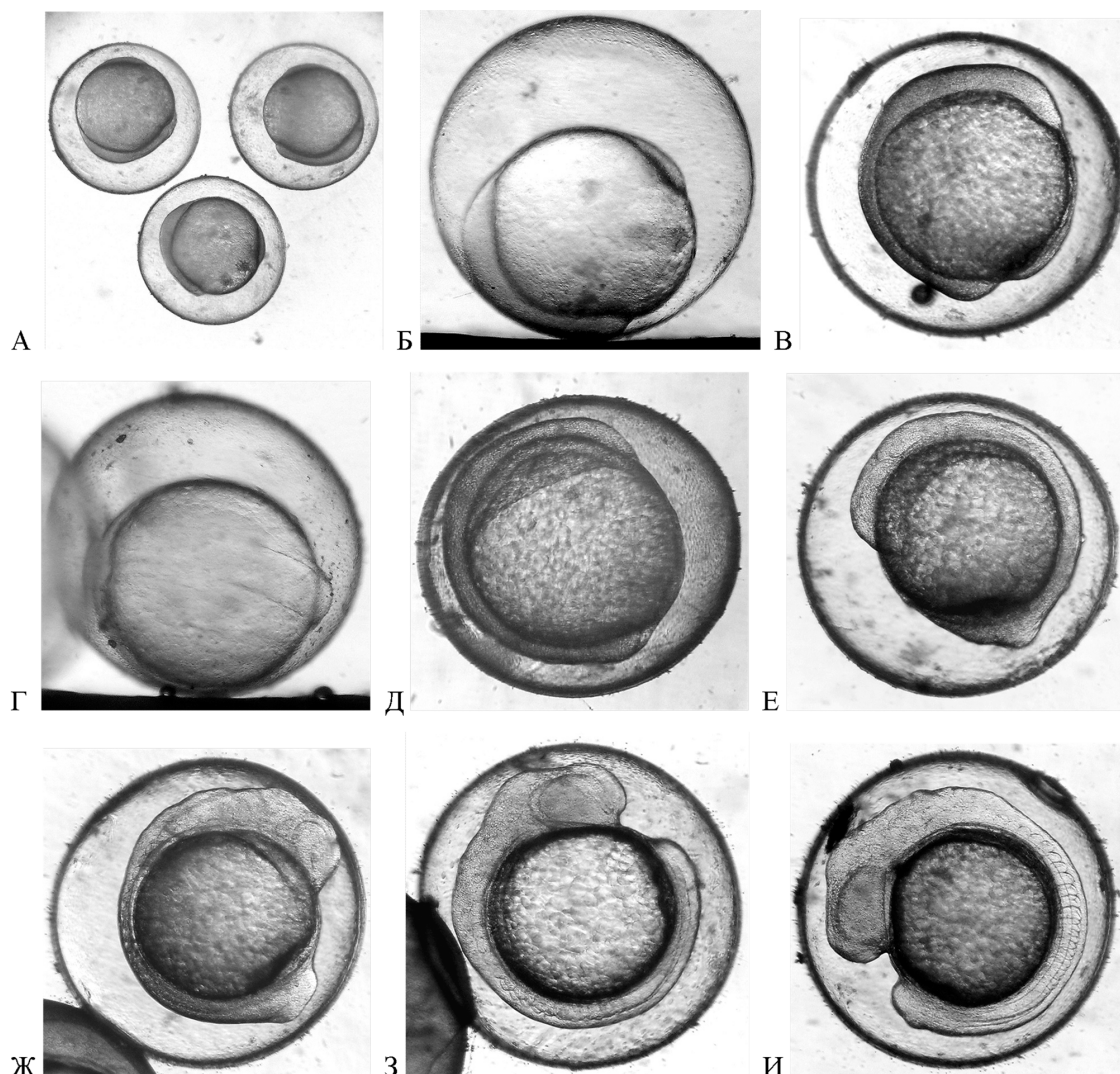


Рис. 3. Развитие тихоокеанской сельди. А, Б — стадии обрастания бластодермой 90% поверхности желтка (96 ч); В — завершение эпиболии и замыкание желточной пробки (106 ч); Г, Д — образование зародышевого валика (115 час); Е — зачатки глазных пузырей (129 ч); Ж — начало сегментации тела (147 ч); З — возраст 162 ч; И — возраст 168 ч; К — появление Купферова пузырька (177 ч); Л, М — дифференциация головного мозга и образование хвостовой почки (192 ч). На рисунках Б, Г — вид икринок сбоку

Развиваясь вначале вдоль их внешнего и внутреннего периметра, через 52 ч (1974 град/час) пигментация постепенно распространяется на всю поверхность глаз. В этом возрасте начало хвоста достигает 9 туловищного сегмента. Сердце работает с частотой 60–75 (в среднем 69) ударов в минуту (рис. 4Ж, З).

Возраст 417 ч (2180 град/час). Из прилегающего к желточному мешку скопления туловищной мезодермы, между 7 и 12 сегментом, формируются грудные плавники. Частота пульсации сердца возрастает до 75–85 (в среднем 79) раз в минуту. Спустя 15 ч грудные плавники перемещаются на латеральную сторону, их основание находится под углом примерно 10° к продольной оси тела, а сами они передвинулись к голове до уровня пятого сегмента. Слуховые капсулы прикрыты развивающимися жаберными крышками (рис. 4И, К).

В возрасте 453 часов у эмбрионов вместе с увеличившейся до 80–92 (в среднем 87) раз в минуту частотой пульсации сердца возрастает и их двигательная активность. Грудные плавники увеличиваются в размерах и, вследствие продолжающейся концентрации головного мозга, смещаются к голове до уровня 3 сегмента.

В поверхностном клеточном слое глазных бокалов и хрусталиков развиваются желтые пигментные клетки, которые в сочетании с черными меланофорами окрашивают глаза в черно-коричневый цвет. Еще через 12 ч в глазах развиваются иридоциты (иридофоры гуанофоры), придающие глазам серебристый оттенок (рис. 4Л, М).

Возраст 486 часов (2669 град/час), подготовка эмбрионов к вылуплению. Эмбрионы непрерывно двигаются, частота работы их сердца достигает 85–108 (в

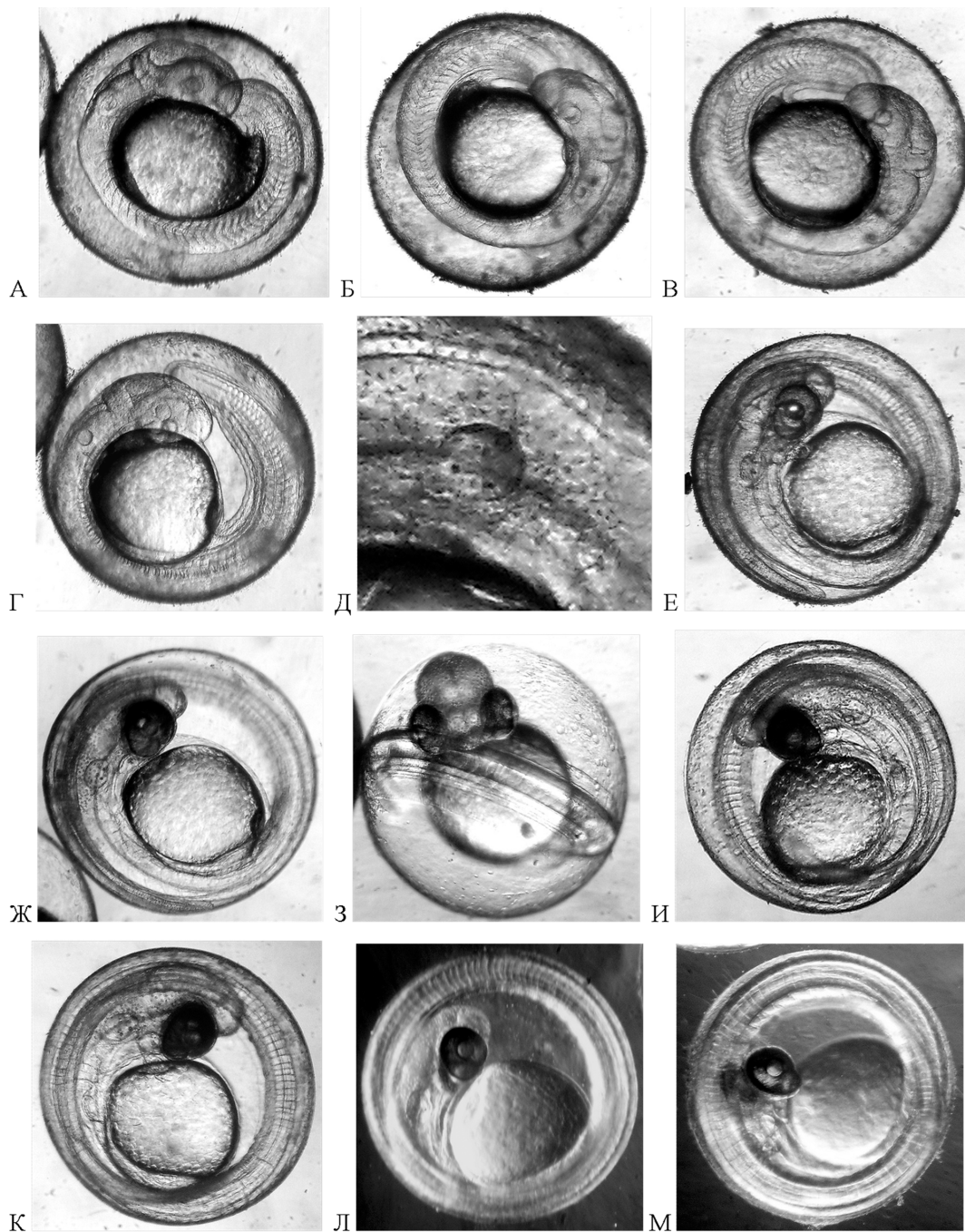


Рис. 4. Развитие тихоокеанской сельди. А — образование хвостового отдела (216 ч); Б — подвижное состояние эмбриона (226 ч); В — начало сердечной деятельности (234 ч); Г, Д — возраст 258 ч; Е — начало пигментации глаз (332 ч); Ж, З — возраст 384 ч; И — развитие грудных плавников (417 ч); К — возраст 432 ч; Л — возраст 453 ч; М — возраст 465 ч

среднем 95) ударов в минуту. Железы вылупления густо покрывают голову и дорзальную часть туловища до первого сегмента. При механическом воздействии на икру происходит выход эмбриона из яйца (рис. 5А, Б).

В этом возрасте полная длина эмбрионов варьирует от 6,5 до 6,9 мм, в среднем $6,72 \pm 0,06$ мм. Процесс концентрации головного мозга не завершился, и головной отдел продолжает оставаться сильно изогнутым.

На теле с обеих сторон, чаще вдоль верхней стенки хорды, развиты 9–13 (в среднем 11) чувствительных сосочков — провизорных органов, предшествующих развитию органов боковой линии. Непарная плавниковая складка развита сравнительно слабо, лишь в хвостовом отделе наблюдается ее расширение. Прямая кишка не сформирована, на ее месте наблюдается скопление туловищной мезодермы. Тело не пигментировано.

Для оценки выживаемости сельди в период эмбриогенеза были учтены все икринки, погибшие в течение инкубации. В целом, из заложенных на инкубацию 984 икринок погибло 119 шт., или 12,1%, а доля выживших эмбрионов составила 87,9%.

По литературным данным, выживаемость эмбрионов сельди на естественных нерестилищах также довольно высока: в заливах Карагинский и Корфа она достигает 60–70%, у побережья Восточного Сахалина — около 70%, в зал. Петра Великого — 85–96%. Лишь в северной части Охотского моря эта величина не превышает 20–30% (Амброз, 1931; Панин, 1950; Пискунов, 1954; Галкина, 1960; Науменко, 2001).

Подпериод — развитие вне оболочки

Этап VIII. Развитие жаберно-челюстного аппарата. В условиях эксперимента при средней температуре воды 5,8 °С развитие большинства эмбрионов сельди Тауйской губы завершается через 557 часов после оплодотворения икры, и происходит их массовый выход из оболочки яиц. При

этом необходимая для прохождения эмбриогенеза сумма тепла составила 3258 град/час или 135,7 градусо-дней. Это существенно выше, чем было установлено для охотской сельди Б.В. Тюрниным (1967), в опытах которого для прохождения эмбрионального развития необходимая сумма тепла составила 2741 град/час или 114 градусо-дней. Интересно также отметить, что установленные нами для тауйской сельди продолжительность и необходимая для завершения эмбриогенеза сумма тепла оказались близкими с данными А.М. Батранина и Е.А. Немиро (цит. по Панину, 1950), согласно которым в зал. Корфа восточного побережья Камчатки развитие икры сельди при температуре 5,9 °С продолжалось 552 часа, при сумме температур 3235 град/час или 136 градусо-дней.

Размеры только что вылупившихся эмбрионов тихоокеанской сельди по азиатской части ареала варьируют в широких пределах. В западной части Берингова моря их длина колеблется от 7,0 до 10 мм, в зал. Корфа — 7,0–8,0 мм, в северо-западной части Охотского моря — от 6,6–7,8 до 9,0–9,3 мм (7,6 мм),

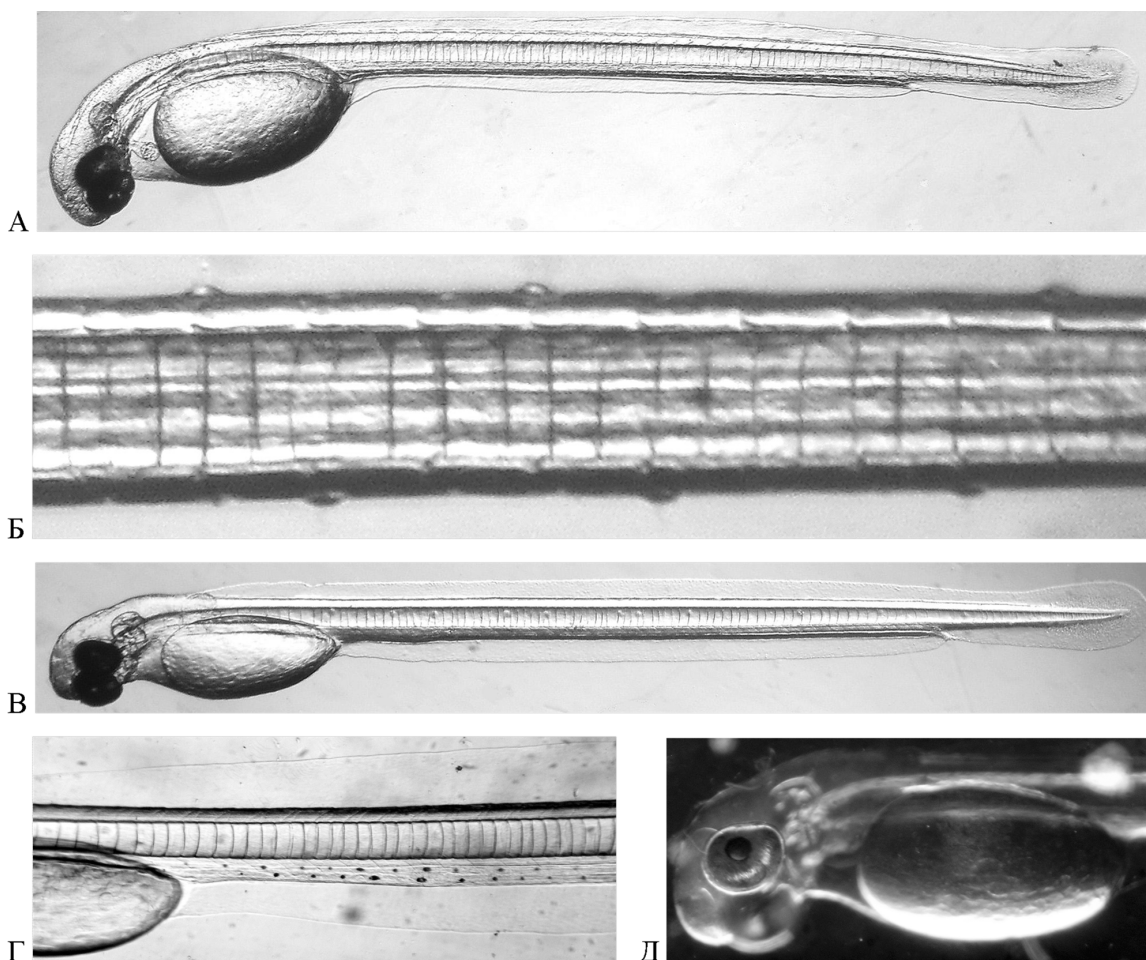


Рис. 5. Развитие тихоокеанской сельди. А, Б — возраст 486 ч; В, Г, Д — массовое вылупление (547 ч). На рисунке Г — предличинка сельди в отраженном свете

в водах юго-западного побережья о. Сахалин — 6,0–6,2 мм, в зал. Петра Великого — 7,5–8,2 мм (Амброз, 1931; Панин, 1950; Фридлянд, 1951; Галкина, 1960; Тюрнин, 1967; Бенко, Богаткин, 1985; Науменко, 2001).

Размеры предличинок тауйской сельди, освободившихся от оболочки в период массового вылупления, варьируют от 7,20 до 8,25 мм, при среднем показателе $7,68 \pm 0,06$ мм. Небольшой, в сравнении с литературными данными, размах колебаний размеров у тауйской сельди, по всей видимости, не является региональной особенностью. Общеизвестно, что скорость развития эмбрионов сельди в значительной мере зависит от положения икринок в многослойной кладке, что, в конечном итоге, отражается на биологической разнокачественности вылупившихся предличинок. В условиях нашего эксперимента икра инкубировалась, большей частью, в обесклеенном состоянии, что обеспечивало эмбрионам равные условия развития и достижение ими к моменту выхода из оболочки яиц сходного морфо-функционального состояния.

В нижней части головы свободных эмбрионов просматривается ротовая щель, начинает развиваться нижняя челюсть. Жаберные крышки хорошо развиты и прикрывают слуховые капсулы. В кишечном тракте произошло отслоение стенок кишечника с образованием узкой полоски кишечной полости.

Грудные плавники сместились вперед, их основание находится на уровне первого сомита. Впервые отмечается их слабое движение синхронно сокращению сердца. Глазные бокалы приобретают радиально-волокнистую структуру и окрашены в буро-коричневый цвет с небольшим металлическим блеском, хрусталики черные (рис. 5В, Г, Д).

Пигментация тела предличинок тауйской сельди в момент массового вылупления по общему характеру сходна с установленной в литературе, как для океанических сельдей рода *Clupea* в целом, так и для охотской популяции тихоокеанской сельди в частности (Крыжановский, 1956; Галкина, 1960; Тюрнин, 1967; Душкина, 1988).

Особенность распределения пигментных клеток на теле предличинок сельди тауйской группировки проявилась в том, что до середины туловищного отдела с обеих сторон имеется двойной (нижнелатеральный и вентральный) ряд мелких меланофоров. Далее, вдоль туловища, вентральный ряд представлен несколькими мелкими меланофорами. Концевая часть хвостового отдела пигментирована очень слабо, а в районе анального отверстия и в области сердца пигментные клетки отсутствуют.

Личиночный период

Этап I. Смешанное (эндогенно-экзогенное) питание. В возрасте 3 суток большинство, а через 3,5 суток все личинки сельди начинают потреблять предлагаемый корм. В качестве стартового корма использовали смесь-микро (измельченные лиофилизированные мотыль, коретра, гаммарус и дафния с растительными добавками), стартовый корм «Малыш» (рыбная и растительная мука с добавками витаминного комплекса) и сваренный вкрутую куриный желток. Из всего предлагаемого комплекса кормов личинки сельди предпочитали куриный желток, измельченный до водно-желтковой суспензии.

Размеры начавших питаться личинок варьировали от 8,4 до 8,6 мм, в среднем 8,53 мм. Спинная часть плавниковой складки стала существенно выше. В ней, на уровне 33–38 сегмента, образовалось скопление мезенхимной ткани будущего спинного плавника. В этом возрасте непарная плавниковая складка достигает максимального развития, в вентральной ее части выделилась преанальная плавниковая складка. Жаберные крышки равновелики диаметру глаз или превышают их. Жаберно-челюстной аппарат сформирован, нижняя челюсть подвижна, положение рта близкое к конечному. Плечевой пояс грудных плавников сформирован, его положение достигает $85-90^\circ$ к продольной оси тела, край подвижных плавников достигает середины третьего сегмента. Глазные бокалы хорошо пигментированы иридоцитами, их цвет приобретает сначала голубовато-серебристый цвет, затем — серебристый. Висцеральная область головы до жаберных крышек окрашена диффузно распределенным желтовато-коричневым пигментом (рис. 6А, Б, В).

На этом этапе личинки приобретают ярко выраженный I тип пигментации (Крыжановский, 1956; Душкина, 1988). Вдоль верхней (от заднего края желточного мешка до середины тела) и, далее, нижней стенки кишечника, меланофоры образуют нижнелатеральную и вентральную пигментные полосы. В области сердца появляется небольшая черная меланофора. Пигментируется также участок прямой кишки в области ее перегиба над анусом. Однако в отличие от сахалино-хоккайдской и охотской сельди, у особой тауйской группировки пигментные клетки обнаружены лишь на задней стенке прямой кишки, в то время как впереди анального отверстия пигментация отсутствовала в течение всего времени наблюдений.

Этап II. Полное внешнее питание, дифференциация непарной плавниковой складки. В условиях аквариального содержания у личинок

сельди полная резорбция желточного мешка происходит к концу четвертых суток, и все они переходят на питание только внешней пищей (рис. 6Г, Д, Е). В этом возрасте размеры личинок составляют 8,7–9,0, в среднем, 8,83 мм. Их желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) дифференцировался на три отдела. У личинок тауйской сельди это происходит намного раньше, чем установлено Л.А. Галкиной (1960) для сельди охотской популяции, у личинок которой дифференциация ЖКТ происходит в возрасте 20–22 дней.

В течение всего периода содержания личинок в аквариуме суточные приросты их длины тела изменялись. За первые 3 дня эндогенного питания

личинки выросли на 0,85 мм, при среднем суточном приросте 0,21 мм. За следующие 5 дней смешанного и полного внешнего питания их линейный прирост составил 0,97 мм, а средний прирост за сутки — 0,19 мм.

В возрасте 8 суток средние размеры личинок составили 9,57 мм, при колебаниях 9,1–9,9 мм. Тело личинок стало более прогонистым, плавниковая кайма продолжает оставаться хорошо развитой. Из скопления мезенхимной ткани дорзальной плавниковой складки развивается спинной плавник, состоящий из 8 лучей. На вентральной стороне тела, между 19 и 22 сегментом, обнаруживаются зачатки брюшных плавников (рис. 6Ж, З, И).

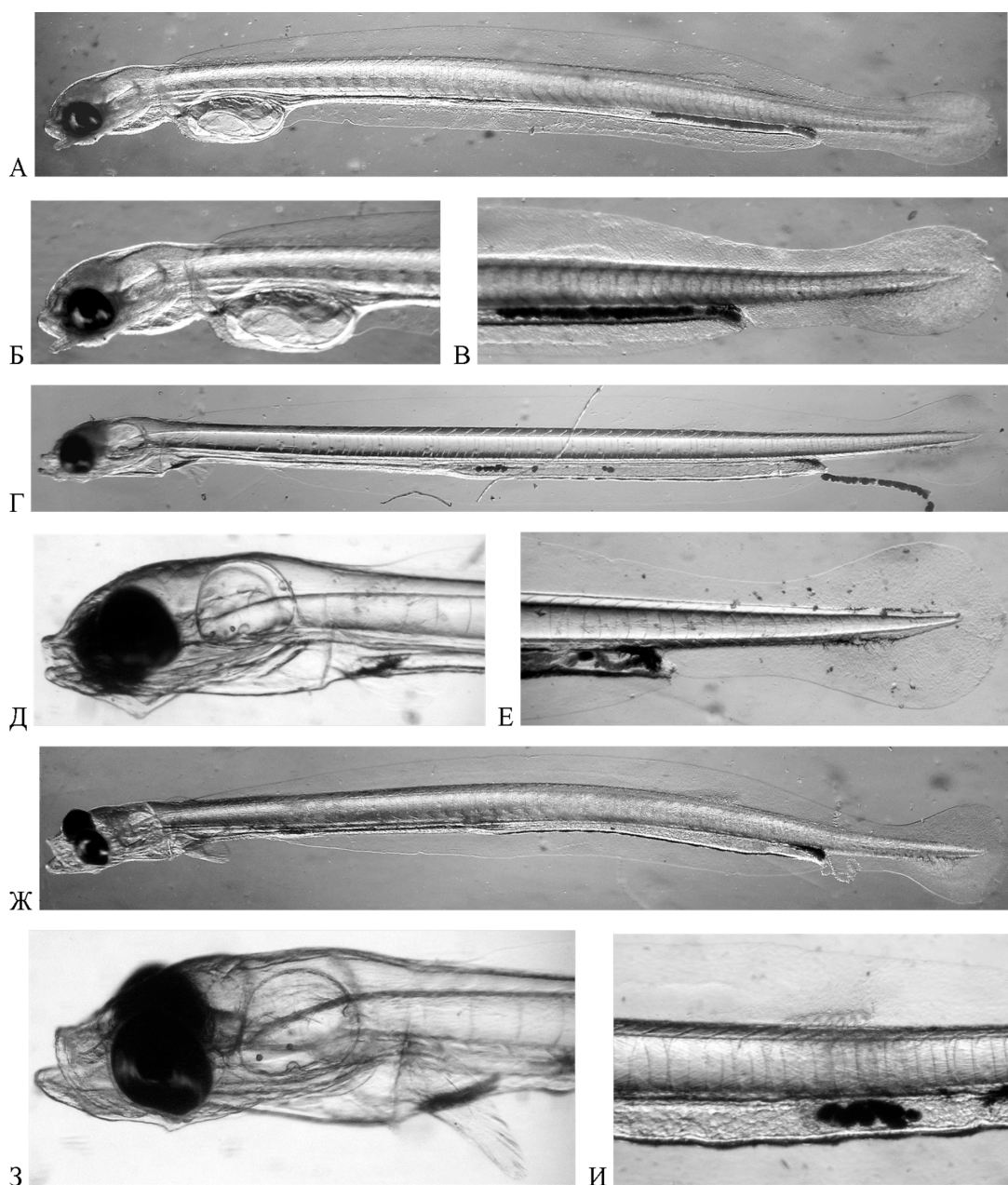


Рис. 6. Развитие тихоокеанской сельди. А, Б, В — смешанное питание (3 суток); Г, Д, Е — полное внешнее питание (4 суток); Ж, З, И — возраст 8 суток

Дальнейшие наблюдения были прекращены и подращенные личинки сельди в количестве около 500 шт. были выпущены в акваторию бух. Нагаево. Выживаемость личинок за время подращивания составила не менее 58%, а их общая выживаемость от числа оплодотворенной икры — около 51%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом сравнительные данные позволяют заключить, что активные подходы сельди в Тауйскую губу происходят раньше, чем в восточной и западной части североохотоморского побережья. Это может быть связано как с более короткой дистанцией от мест зимовки до нерестилищ, так и с гео-климатическими особенностями района, обуславливающими сравнительно быстрое исчезновение ледового покрова и прогрев водных масс. Вне зависимости от ледовой обстановки активные подходы нерестовой сельди всегда отмечаются в начале мая при прогреве прибрежных вод до 1–3 °С.

Как и в целом по азиатской части ареала, массовая половая зрелость у тауйской сельди наступает в возрасте 4–5 полных лет при длине 24–26 см. Основу нерестовых скоплений составляют рыбы длиной от 25 до 31 см, массой от 140 до 300 г, возрастом 5–6 полных лет. В зависимости от размера, массы и возраста, половозрелые самки выметывают от 11,6 до 112,5 тыс. икр. (в среднем 43,1 тыс. икр).

Размеры выметанной икры тихоокеанской сельди Тауйской губы колеблются от 1,3 до 1,6 мм, при среднем значении 1,45±0,005 мм и, в целом, укладываются в пределы 0,8–1,89 мм, отмеченные в литературе для вида азиатской части ареала. Желток занимает 35,2% общего объема яйца, что относит икру сельди к полиплазматическому типу.

В условиях искусственной инкубации через 5 (40 град/час) и 18 часов (102 град/час) от момента оплодотворения в икре тауйской сельди, соответственно, наступают II этап дробления и III этап бластуляции с последовательным образованием крупноклеточной и мелкоклеточной бластулы. В возрасте 81 ч. при сумме тепла 322 град/час в икринках начинается активный процесс эпителии, а также происходит их осевая конвергенция. Оба этих процесса в возрасте 81 ч и сумме тепла 322 град/час приводят к формированию зародышевого кольца, а через 106 ч (460 град/час) — образованию зародышевого валика. В возрасте 115–192 ч (503–852 град/час) эмбрионы проходят V этап органогенеза. В зародышевом валике последовательно закладываются зачатки глазных пузырей,

формируется хорда, происходит сегментация туловищной мезодермы и развитие Купферова пузырька.

Через 557 часов после оплодотворения (3258 град/час или 135,7 градусодней) эмбриональный период тауйской сельди завершается. Освободившиеся от оболочек предличинки имеют длину 7,20–8,25 мм, при среднем показателе 7,68±0,06 мм. Переход личинок на смешанное и полное внешнее питание происходит к концу 3 и 4 суток при средних размерах 8,53 и 8,83 мм соответственно. Выживаемость личинок за время подращивания составила не менее 58%, а их общая выживаемость от числа оплодотворенной икры — около 51%.

Таким образом, исследования показали, что по параметрам икры, скорости прохождения отдельных стадий и этапов и длительности эмбриогенеза в целом, а также необходимой для этого суммы тепла, сельдь Тауйской губы существенно отличается от охотской популяции вида. Выявленные между двумя группировками различия носят характер межпопуляционной изменчивости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амброз А.И. 1931. Сельдь *Clupea harengus pallasii* С. V. залива Петра Великого. Биологический очерк // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 6, 313 с.
- Безумов К.Я. 1959. Промысловые рыбы Магаданской области. Магадан: ОТИ, 39 с.
- Бенко Ю.К., Богаткин Ю.Н. 1985. Выживание эмбрионов охотской сельди *Clupea pallasii pallasii* (Val.) на искусственных нерестилищах // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. С. 30–40.
- Воробьев П.В. 2001. Особенности распределения сельди в северной части Охотского моря в 1998–2000 гг. // Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век: Тез. докл. всерос. конф. молодых ученых. Владивосток, ТИНРО-Центр, 21–23 мая 2001 г. Владивосток: ТИНРО. С. 11–12.
- Галкина Л.А. 1960. Размножение и развитие охотской сельди // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 46. С. 3–40.
- Душкина Л.А. 1988. Биология морских сельдей в раннем онтогенезе. М.: Наука, 192 с.
- Кащенко Е.В. 2004. Биологическая характеристика и промысел нерестовой сельди Тауйской губы по результатам исследований 2002–2003 гг. // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 2. С. 173–189.

- Качина Т.Ф. 1986. Тихоокеанская сельдь // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 146–156.
- Крыжановский С.Г. 1956. Материалы по развитию сельдевых рыб. М.: АН СССР, 433 с.
- Лапинский А.Г., Смирнов А.А., Горбачев В.В., Соловечук Л.Л. 2008. Генетическая дифференциация североохотоморской группировки тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valensienses, 1847 (Clupeidae: Clupeiformes), по данным RAPD // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 1 (33). С. 128–137.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: МГУ, 216 с.
- Мельников И.В. 2002. Результаты оценки запаса сельди в северной части Охотского моря по траловым съемкам 2000 г. // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 130. С. 1098–1114.
- Мельников И.В., Воробьев П.В. 2001. Распределение и миграции неполовозрелой сельди в северной части Охотского моря // Вопр. рыболовства. Т. 2. С. 403–421.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, 334 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Панин К.И. 1950. Материалы по биологии сельди северо-восточного побережья Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 32. С. 3–36.
- Пискунов И.А. 1954. Материалы по биологии сельди Гижигинской губы // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 39. С. 59–72.
- Правоторова Е.П. 1965. Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебанием ее численности и изменением ареала нагула // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 59. С. 102–128.
- Расс Т.С., Казанова И.И. 1966. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М.: Пищ. пром-сть, 42 с.
- Рыбникова И.Г. 1985. Популяционно-генетическая структура сельдей Охотского моря // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. С. 57–63.
- Смирнов А.А., Марченко С.Л., Кашенко Е.В. 2005. Оценка популяционного статуса сельди Тихоокеанской губы Охотского моря по результатам морфометрического анализа 2001 и 2002 гг. // Тез. докл. VI науч. конф.: «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 29–30 ноября 2005 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 253–255.
- Семеновых Ю.Г., Смирнов А.А. 2002. Особенности распределения и промысла охотской и гижигинско-камчатской сельди в смешанных нагульных скоплениях осенью 2001 г. в Притауйском районе Охотского моря: Тез. докл. Всерос. конф. «Пути решения проблем изучения, освоения и сохранения биоресурсов и Мирового океана в свете Морской доктрины РФ на период до 2020 года». М. С. 167–168.
- Тюрнин Б.В. 1967. О продолжительности стадий и этапов эмбрионального периода развития охотской сельди // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 61. С. 196–204.
- Тюрнин Б.В. 1973. Нерестовый ареал охотской сельди // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 86. С. 12–21.
- Тюрнин Б.В. 1975. Структура нерестовой популяции сельди северо-западной части Охотского моря, её динамика и биологические основы прогнозирования улова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 23 с.
- Черняев Ж.А. 1962. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 3. С. 457–462.
- Фридлянд И.Г. 1951. Личинки и мальки сельди в водах юго-западного побережья о. Сахалин // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 32. С. 157–158.
- Melnikov I.V., Loboda S.V. 2004. Interannual variation of the pacific herring stocks in the Okhotsk Sea // PICES Sci. Rep. № 26. P. 127–131.
- Alderdice D.F., Velsen F.P. 1971. Some effects of salinity and temperature on early development of Pacific herring (*Clupea pallasii*) // J. Fish. Res. Board Canada. V. 28. No 10. P. 1545–1562.
- Uchida K., Imai S., Fujita S., Ueno M., Shojima Y., Senta T., Tahuka M., Dotsu Y. 1958. Studies of the eggs, larval and juveniles of Japanese fishes // Series 1: Sec. laboratory of Fish. Biol. Fish. Dep., Fac., Agric.: Kyushu Univ.: Fukuoka. Japan, 148 p.