Известия ТИНРО

2016 **Том 185**

УДК 597.552.3–116(265.53)

Р.Р. Юсупов, М.Ю. Санталова*
Магаданский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 36/10

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ ТИХООКЕАНСКОЙ МОЙВЫ *MALLOTUS VILLOSUS CATERVARIUS* ТАУЙСКОЙ ГУБЫ (СЕВЕРНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ)

На основе многолетних данных приводятся сведения по репродуктивной биологии, эмбриональному развитию и раннему онтогенезу тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius* (Pennant), размножающейся в Тауйской губе северной части Охотского моря. Показано, что произошедшее за 50 лет увеличение средних показателей плодовитости мойвы связано с отсутствием урожайных поколений и, соответственно, увеличением доли рыб старшего возраста. В процессе исследований эмбрионального развития мойвы впервые для рода Mallotus описаны стадии развития перибластического синуса и Купферова пузырька. Наряду с этим проведенные исследования позволяют предполагать развитие у эмбрионов тихоокеанской мойвы эмбриональной сосудистой системы дыхания.

Ключевые слова: тихоокеанская мойва, размножение, эмбриональное развитие, предличинка, личинка.

Yusupov R.R., Santalova M.Yu. Reproductive biology and embryonal development of pacific capelin *Mallotus villosus catervarius* from the Tauiskaya Bay (northern part of the Okhotsk Sea) // Izv. TINRO. — 2016. — Vol. 185. — P. 49–66.

Reproductive biology of embryogeny and early ontogenesis is considered for pacific capelin *Mallotus villosus catervarius* (Pennant) from the Tauiskaya Bay in the northern Okhotsk Sea on the data of long-term sampling. The stages of periblastic sinus and Kupffer's vesicle are described for the first time for the genus Mallotus. Results of the study allow to assume development of the embryonic vascular system of respiration for the capelin embryo. Tendency to the pacific capelin fecundity increasing is observed in the last five decades conditioned by its abundance lowering and consequent increase of the older fish percentage.

Key words: pacific capelin, fish reproduction, embryogeny, embryo, prelarva, larva.

Введение

Тихоокеанская мойва *Mallotus villosus catervarius* (Pennant, 1784) — один из самых распространенных представителей ихтиофауны северной части Тихого океана. Запасы мойвы северной части Охотского моря в годы подъема численности уступают лишь запасам минтая и сельди. Как и на других акваториях дальневосточных морей, в северной части Охотского моря запас мойвы является важной частью сырьевой базы

* *Юсупов Равиль Рашитович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: yusupov@magadanniro.ru; Санталова Мария Юрьевна, научный сотрудник, e-mail: magadanniro@magadanniro.ru.*

Yusupov Ravil R., Ph.D., leading researcher, e-mail: yusupov@magadanniro.ru; Santalova Maria Yu., researcher, e-mail: magadanniro@magadanniro.ru.

прибрежного рыболовства. В связи с этим основная часть публикаций по тихоокеанской мойве посвящена изучению межгодовой динамики сроков миграции, численности, структуры и состояния ее запасов в основных районах промысла.

В то же время данных о репродуктивной биологии, эмбриональном развитии и раннем онтогенезе тихоокеанской мойвы в литературе немного. В отечественной литературе первые сведения общего характера по развитию тихоокеанской мойвы были получены Ю.А. Шилиным (1970) в 1965 г. Позднее более подробные результаты исследований эмбрионального развития мойвы, населяющей воды Сахалина, опубликованы в работах Э.А. Савичевой (1982) и А.М. Шадрина (1988а).

Как показали наши наблюдения за развитием некоторых рыб северной части Охотского моря (Юсупов, 2010, 2011, 2013, 2015; Юсупов, Кащенко, 2012), все исследованные виды характеризуются региональными особенностями сроков прохождения этапов и стадий эмбриогенеза и морфологии в раннем онтогенезе. Следовательно, исследования эмбриогенеза и раннего постэмбрионального развития тихоокеанской мойвы Тауйской губы также имеют теоретическое (как сумма знаний о биологии вида) и прикладное значение, позволяющее в ходе проведения ихтиопланктонных съемок достоверно идентифицировать виды рыб на разных этапах и стадиях их эмбрионального и раннего постэмбрионального развития.

Цель настоящей работы заключалась в описании процесса эмбрионального развития тихоокеанской мойвы Тауйской губы в эксперименте и выявлении региональных особенностей морфологии предличинок и личинок.

Материалы и методы

Материал по нерестовой мойве собран в 2008–2015 гг. на побережье Тауйской губы из уловов закидных и ставных неводов. Всего за период проведения работ проанализировано 10984 экз. Возраст всех рыб определен по отолитам, просветленным в глицерине. У 195 самок счетно-весовым методом (Правдин, 1966) определена индивидуальная абсолютная и относительная плодовитость.

Исследования эмбрионально-личиночного развития мойвы проведены в июне-июле 2015 г. Половые продукты взяты от производителей мойвы в период массового их подхода в литоральную зону Амахтонского залива Тауйской губы. Икринки от 5 самок были искусственно оплодотворены семенной жидкостью, взятой от 10 самцов, «сухим» способом (Расс, Казанова, 1966). Для оценки длительности сохранения фертильности половых продуктов мойвы через час после получения первой партии икры провели второе оплодотворение икры от снулых производителей.

Икру содержали в низкостенных пластиковых емкостях объемом 1 л при средней температуре 8,7 °С и колебаниях 7,4–13,6 °С. Раз в сутки полностью меняли воду. Для предотвращения обрастания икринок в период инкубации использовали только профильтрованную воду.

Прохождение этапов и стадий развития икры и личинок мойвы наблюдали на живом материале через микроскоп МБС-10 в горизонтальной и в вертикальной оптической плоскости сечения с помощью камеры Ж.А. Черняева (1962). Ранжирование этапов и стадий эмбрионального и постэмбрионального развития мойвы проводили по А.П. Макеевой (1992). Возраст отсчитывали с момента осеменения икры. Параметры икринок, предличинок и личинок измеряли в делениях мерной сетки окуляр-микрометра с последующим пересчетом в миллиметры. Сумму тепла, необходимую для прохождения этапов и стадий эмбрионального развития, рассчитывали в градусо-часах (град./час), для чего от 4 до 6 раз за сутки замеряли температуру воды в инкубационных емкостях. В ходе эксперимента провели 76 серий наблюдений с фиксацией основных этапов и стадий развития икры, предличинок и личинок мойвы. Иллюстративный материал представлен по результатам микросъемки с помощью цифровой фотокамеры «Rekam Presto 40M» через микроскоп МБС-10.

Оценку тесноты связи между температурой инкубации и длительностью эмбриогенеза мойвы, имеющей нелинейный характер, выполнили согласно методике

С.Э. Мастицкого (2009). Приведение к линейному виду провели логарифмированием эмпирических значений температуры, после чего связь оценивали корреляцией Пирсона.

Для статистической оценки изменений размера икры в начале и конце инкубации использовали *t*-тест Стьюдента для зависимых выборок в программе Статистика 6.0.

Результаты и их обсуждение

Репродуктивная биология

По данным многолетних исследований, первые подходы нерестовой мойвы в районы Тауйской губы отмечаются в десятых числах июня, среднемноголетние сроки начала массового икрометания приходятся на 15–17-е числа месяца. В зависимости от термического режима прибрежья начало нереста может смещаться в ту или другую сторону. Так, в 2000 г. в результате позднего прогрева воды массовые подходы мойвы отмечались в конце второй декады июня. Аналогичная картина нерестовых подходов мойвы в Тауйскую губу наблюдалась в 2008–2013 гг. Отличительной особенностью периода размножения мойвы в эти годы было то, что нерест отмечался на удаленных от берега участках с глубинами свыше 7 м (Санталова, 2013; Белый, Санталова, 2014). Период воспроизводства мойвы происходит в относительно сжатые сроки, в течение 7–12 дней. В зависимости от сроков освобождения акватории губы ото льда и темпов прогрева литоральной зоны нерест может происходить позднее.

На акватории Тауйской губы наиболее мощные подходы мойвы отмечаются в зал. Одян, бухтах Мелководная, Гертнера, Нагаева, а также на участке побережья между реками Армань и Яна (Санталова, 2001, 2004, 2009; Белый, Санталова, 2014) (рис. 1).

Рис. 1. Основные районы нерестовых подходов мойвы в Тауйской губе
Fig. 1. Main areas of pacific capelin runs for spawning in the Tauyskaya Bay

Половая зрелость мойвы наступает при достижении длины 9,5–14,5 см (в среднем 12,5 см). Массовое созревание происходит на третьем году жизни при более крупных размерах, 10,5–17,8 см, в среднем 13,9 см.

Возрастной состав мойвы, нерестящейся в Тауйской губе, представлен особями 4 поколений, возрастом 2–5 полных лет. Как и в 60-е гг. прошлого века (Шилин, 1970), в течение всего периода наших наблюдений годовалые рыбы в нерестовом стаде мойвы не отмечены. Основу нерестового стада составляют особи трех- и четырехгодовалого возраста (рис. 2).

Как и на других акваториях дальневосточных морей, в нерестовых скоплениях мойвы Тауйской губы в целом наблюдается превалирование самцов. В среднемноголетнем плане их доля составляет 70,3 %. Однако в возрасте первого икрометания

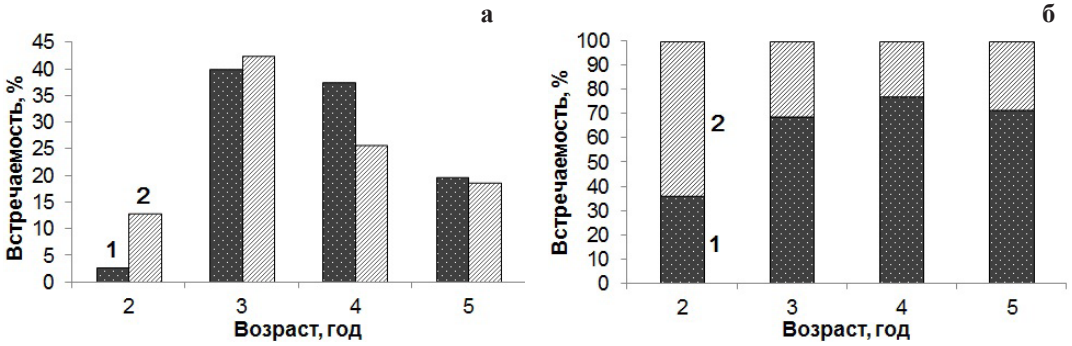

Рис. 2. Возрастной состав (**а**) и соотношение полов (**б**) в нерестовом стаде тихоокеанской мойвы Тауйской губы: *1* — самцы; *2* — самки

Fig. 2. Age composition (**а**) and sex ratio (**б**) of the spawning stock of pacific capelin in the Tauyskaya Bay: *1* — males; *2* — females

относительная численность самцов невелика — 36,5 %, что связано с их более поздним, чем у самок, половым созреванием. Их устойчивое численное доминирование наблюдается в старших возрастных группах.

В зависимости от размера, массы и возраста нерестующие самки мойвы выметывают от 5700 до 32190, в среднем 16247 икр. (табл. 1). Минимальная плодовитость отмечена у трехгодовалой самки длиной 12,8 см и полной массой 17 г, а максимальная — у самки возрастом 4 года длиной 16,0 см и массой 27 г. На 1 г массы тела в среднем приходится 932 икр. Если показатели абсолютной индивидуальной плодовитости самок с возрастом увеличиваются, то наибольшей относительной плодовитостью (1267 икр.) характеризуются самые молодые, двухгодовалые особи. У рыб старших поколений она сохраняет относительную стабильность, но на более низком уровне.

Таблица 1

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

Table 1

Mean values of body parameters, individual absolute fecundity (ИАП), and relative fecundity (ОП) for pacific capelin from the Tauyskaya Bay, by age groups

Возраст, год	Длина по Смитту, см	Масса, г	N, экз.	ИАП, шт. икр.		ОП, шт. икр.	N, экз.
				$\overline{X}$	lim		
2	12,70 ± 0,05	12,80 ± 0,23	681	14511	7200–25230	1267	21
3	14,20 ± 0,02	18,50 ± 0,11	3987	15776	5700–32000	885	99
4	14,80 ± 0,01	21,10 ± 0,10	3647	17939	6750–32190	879	63
5	15,20 ± 0,02	22,90 ± 0,20	2669	21287	12514–31696	904	12
Всего	14,20 ± 0,02	18,80 ± 0,12	10984	16247	5700–32190	932	195

Сопоставление наших материалов по плодовитости мойвы и литературных данных показало, что за последние 50 лет произошло существенное увеличение средних показателей плодовитости. Так, по данным Ю.А. Шилина (1970), средняя абсолютная индивидуальная плодовитость мойвы северной части Охотского моря в 1963–1965 гг. составляла 9145 икр. В начале нынешнего века этот показатель увеличился до 15064 икр. (Санталова, 2004; Черешнев и др., 2006), составив в настоящее время 16247 икр. Наиболее вероятной причиной произошедших изменений следует признать отсутствие у североохотоморской мойвы в последние десятилетия высокоурожайных поколений, формируемых рыбами младших возрастов. В современном стаде существенную долю занимают 5-годовалые самки, отсутствовавшие в сборах середины прошлого века, высокая плодовитость которых существенно влияет на осредненные показатели репродуктивной способности стада.

Эмбриональный период

Этап I. Активация яйца и образование бластодиска

Как и у всех подвидов рода Mallotus (Клюканов, 1972), икра тихоокеанской мойвы Тауйской губы демерсального типа. Развитие икры происходит на песчано-галечном грунте; может встречаться в толще грунта до глубины 18–20 см. Жесткая оболочка икринок мойвы адаптирована к приливно-отливным динамическим нагрузкам и периодическому обсыханию литоральной зоны, где происходит их развитие. В падающем свете оболочка икринки выглядит серовато-белой, в проходящем свете она имеет коричневый или желто-коричневый цвет. На оболочках оплодотворенных развивающихся икринок хорошо развит клейкий слой хориона, создающий, в отличие от других корюшковых рыб, постоянную вторичную оболочку, благодаря которой икринки быстро инкрустируются песчинками и крепко приклеиваются к гравийному грунту на нерестилище. Через час после оплодотворения основные клеящие свойства хориона значительно ослабевают. Тем не менее еще в течение нескольких дней помещаемые в камеру для просмотра икринки продолжают приклеиваться к ее стенкам и отделяются от них лишь после резкого щелчка по стенкам камеры.

В проходящем свете в икринках хорошо просматривается утолщенная и оптически плотная, занимающая около трети поверхности икринки часть хориона, получившая название «пигментной шапочки» (Расс, 1933; Поздняков, 1960). Несмотря на то что затемненная область на икринках мойвы никак не связана с наличием пигмента, а само название «пигментная шапочка» принято считать ошибочным (Fridgeirsson, 1976; Соин, 1980; Lönning, 1981; Воробьева и др., 1988), следует признать его весьма удачным обозначением признака, наглядно отличающего икру мойвы от икры других видов рыб.

Как видно из данных табл. 2, в целом икринки мойвы большинства тихоокеанских популяций существенно меньше икринок мойвы, обитающей в Северной Атлантике и Баренцевом море. В северо-западной части Тихого океана наибольшие размеры икры установлены А.М. Шадриным (1988а) для мойвы западного Сахалина.

Таблица 2

Размеры икринок мойвы по ареалу вида

Table 2

Parameters of eggs of Pacific capelin in different areas

Диаметр икринок, мм		Район	Источник данных
lim	$\overline{X}$		
0,980–1,270	1,120	Побережье Исландии	Fridriksson, Timmermann, 1951
0,800–1,200	–	Баренцево море	Расс и др., 1949
1,050–1,250	1,120	«	Поздняков, 1960
0,901–1,037	0,970	«	Templeman, 1948
1,100–1,230	1,165	«	Gjøsæter, Monstad, 1973
0,920–1,120	–	«	Jorgen et al., 2008
–	0,970	Ньюфаундленд	Templeman, 1948
0,500–0,950	–	Юго-восток Берингова моря	Фадеев, 1970
0,800–1,100	0,930	Западная Камчатка	Савичева, 1975
0,800–1,000	–	Восточная часть Охотского моря	Савичева, 1982
0,830–1,080	0,980	Северная часть Охотского моря	Наши данные
0,650–0,720	–	Южное побережье Сахалина	Великанов, 1986
1,070–1,140	~1,100	Западное побережье Сахалина	Шадрин, 1988а
0,600–1,200	–	Японское море	Румянцев, 1946

По результатам наших измерений 150 икр. мойвы Тауйской губы на втором этапе развития (после завершения формирования бластодиска и начала его дробления) их диаметр варьирует от 0,830 до 1,080 мм, в среднем 0,980 ± 0,003 мм, а желтка — 0,600–0,800 мм при среднем значении 0,690 ± 0,004 мм. При этом средние показатели

объема икры и желтка составили соответственно 0,49 мм^3 (колебания 0,38–0,65) и 0,17 мм^3 (колебания 0,11–0,27). Желток занимает 34,7 % общего объема яйца, что, согласно классификации С.Г. Крыжановского (1949), относит икру мойвы Тауйской губы к мезоплазматическому типу. В отличие от других видов корюшковых, у мойвы место микропиле хорошо обнаруживается относительно крупным воронковидным углублением, сохраняющимся в течение всего периода эмбриогенеза.

В течение основного времени эмбрионального периода параметры икры мойвы относительно стабильны. Повторное измерение 150 икр. через 329 ч инкубации показало, что средний показатель диаметра икринок остался прежним, 0,980 ± 0,005 мм. Однако непосредственно перед завершением эмбриогенеза икринок мойвы происходит их набухание. Впервые такое явление было установлено А.В. Бусловым с соавторами (2010) в ходе эксперимента по инкубации икры тихоокеанской трески юго-восточного побережья Камчатки.

В нашем эксперименте, оставаясь стабильными долгое время, размеры икринок мойвы через 410 ч инкубации увеличились. По результатам измерения 135 икр. этого возраста их диметр составил 0,900–1,150 мм, в среднем 1,020 ± 0,005 мм. Статистическое сравнение диаметра икринок в начале и конце инкубации с помощью *t*-теста Стьюдента для зависимых выборок показало высокий и достоверный уровень их различий 7,001 при *t*-критической 3,29 для максимального уровня значимости *P* — 0,001.

У оплодотворенной икры через 3 ч плазмодиск сформирован в виде высокого купола высотой не менее ⅔ высоты желтка, имеющего в своем основании уплощенную форму (рис. 3, А). Длительность этапа, в течение которого происходят процессы подготовки зиготы к дроблению (кортикальная реакция, формирование перивителлинового пространства и концентрация плазмы на анимальном полюсе), охватывает первые 4 часа развития.

Этап II. Дробление

При средней температуре 8,5 °С продолжительность этапа дробления бластодиска 19 ч. В возрасте 4 час у небольшого числа икринок происходит формирование борозд дробления, а у большинства завершился первый цикл дробления с образованием 2 бластомеров (рис. 3, Б, В).

В дальнейшем с интерфазой в 2 ч (через 6, 8 и 10 ч после оплодотворения, при сумме тепла 58, 76, 93 град./час) происходят следующие 3 цикла дробления зиготы с образованием соответственно 4, 8 и 16 бластомеров (рис. 3, Г–Ж).

Необходимо отметить, что у мойвы Тауйской губы на первом этапе вегетативный полюс икринки достаточно четко был связан с утолщенным участком хориона («пигментной шапочкой»), на что впервые обратил внимание С.Г. Соин (1980), а позднее подтвердил А.М. Шадрин (1988а). Однако в нашем эксперименте такая связь сохранялась только на первом этапе и терялась уже на стадии 2 бластомеров.

Просмотр икринок в вертикальной оптической плоскости показал, что независимо от положения «пигментной шапочки» анимальный полюс у разных икринок мог находиться как в верхнем, так и в нижнем положении, чаще оказываясь в районе экватора икринки.

Этап III. Бластуляция

Через 13 и 16 ч с момента оплодотворения (при сумме принятого тепла 116 и 139 град./час) эмбрионы мойвы проходят соответственно стадии ранней (крупноклеточной) и поздней (мелкоклеточной) бластулы (рис. 3, З, И). Деление клеток происходит быстро, и в возрасте 19 час (162 град./час) зародыш достигает стадии бластуляции. Клетки бластулы настолько мелкие, что бластула, как при сформировавшемся бластодиске на I этапе, вновь выглядит как гомогенная структура, располагающаяся на желтке в виде купола (рис. 3, К). Желток у основания бластодиска сильно уплощен. Если первые два этапа икринки проходят за 12 ч, то процесс бластуляции и подготовки бластулы к эпиболии длится не менее 23 ч.

В течение этапа оболочка хориона истончается, икринки становятся более прозрачными, а гомогенно плотная в начале развития «пигментная шапочка» приобретает

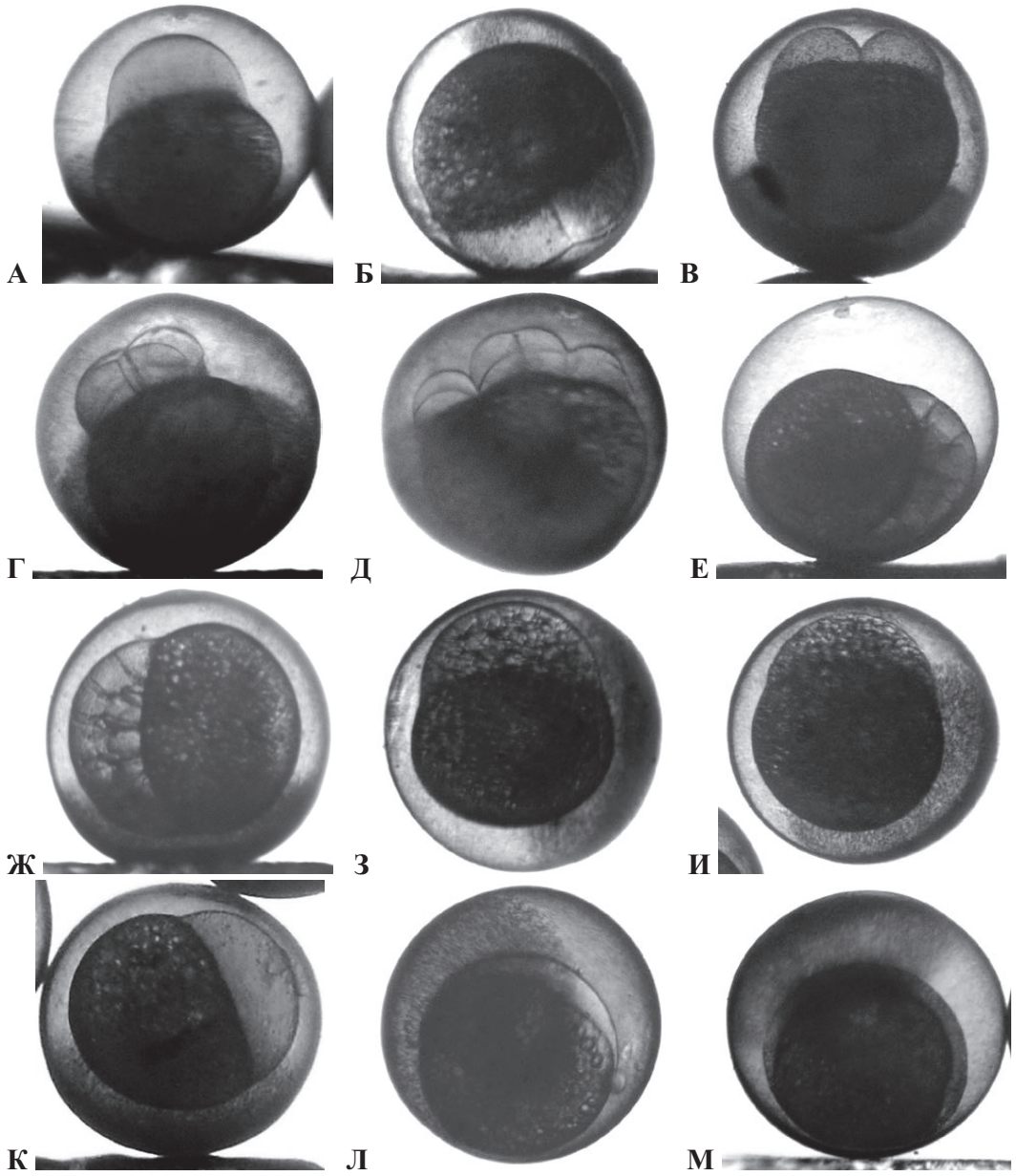

Рис. 3. Развитие тихоокеанской мойвы: **А** — стадия формирования плазмодиска; **Б**, **В** — стадия 2 бластомеров; **Г** — стадия 4 бластомеров; **Д**, **Е** — стадия 8 бластомеров; **Ж** — стадия 16 бластомеров; **З** — ранняя (крупноклеточная) бластула; **И** — поздняя (мелкоклеточная) бластула; **К** — бластуляция; **Л** — эпиболия; **М** — возраст 43 час. На рис. **А**, **Б**, **Г**, **Д**, **Е**, **Л**, **М** — икринки в вертикальной оптической плоскости

Fig. 3. Embryonal development of pacific capelin: **А** — stage of plasmadisc forming; **Б**, **В** — stage of 2 blastomeres; **Г** — stage of 4 blastomeres; **Д**, **Е** — stage of 8 blastomeres; **Ж** — stage of 16 blastomeres; **З** — early (macrocellular) blastula; **И** — late (microcellular) blastula; **К** — blastulation; **Л** — epiboly; **М** — age of 43 h. Vertical optical plane for Figs. **А**, **Б**, **Г**, **Д**, **Е**, **Л**, **М**

зернистую структуру. Интересно отметить, что воронковидное углубление оболочки яйца на месте нахождения микропиле сохраняется у всех икринок.

На третьем этапе развития эмбрионов выяснили, что в первой партии икры, взятой от живых самок и оплодотворенной семенной жидкостью живых самцов, доля неоплодотворенной не превышала 0,3 %, в то время как во второй партии, взятой через час от снулых производителей, она составила 36,3 %.

Этап IV. Гаструляция

В возрасте 36 час (294 град./час) начало гаструляции обнаруживает себя снижением высоты бластодиска (рис. 3, Л). Еще через 7 ч (возраст 43 час, 358 град./час) бластодиск представляет собой равноплечий изогнутый валик, охватывающий около ⅔ окружности желтка (рис. 3, М).

Процесс эвакуации клеток из центральной зоны бластодиска к его периферии происходит интенсивней, чем эпиболия желтка клетками бластодермы, что приводит в возрасте 46 час (392 град./час) к концентрации клеточной массы в периферийной зоне обрастания и образованию зародышевого кольца (рис. 4, А, Б). Еще через 6 ч (461 град./час) наряду с эпиболией бластодермы поверхности желтка начинается активный процесс осевой конвергенции клеточного материала к участку формирования осевого зачатка, зародышевое кольцо визуально размыкается, и запускается процесс соматогенеза эмбриона (рис. 4, В).

Примечательно отметить, что наблюдаемое А.М. Шадриным (1988а) у икринок сахалинской мойвы на этапе гаструляции возникновение перетяжек на желтке, соответствующих передней границе распространения клеток гипо- и эпибласта и кольцу краевых клеток перидермы, в наших наблюдениях у икринок мойвы тауйской популяции не отмечено.

Возраст 68 час (623 град./час). Эмбрион в виде валика охватывает около 70 % поверхности желтка. На валике тела хорошо различаются высокий передний (головной) отдел и относительно низкий туловищный (рис. 4, Г). При детальном анализе фотографий икринок этого возраста мы обратили внимание на одну особенность их внутреннего строения. У всех икринок между головным отделом и концом туловища развивается серповидная полость, слегка возвышающаяся над поверхностью желтка. В возрасте 72 час (669 град./час) она достигает максимума в виде куполообразного возвышения и исчезает у большинства икринок в возрасте закладки хорды и глазных пузырей (90 час и 877 град./час), сохраняясь лишь у некоторых в виде тонкой полоски (рис. 4, Д–Ж).

Таким образом, данные наших наблюдений позволяют заключить, что у тихоокеанской мойвы Тауйской губы на IV этапе эмбриогенеза, в возрастном интервале 68–90 час, развивается перибластический синус. Судя по имеющейся в нашем распоряжении литературе, в более ранних работах по эмбриональному развитию мойвы этот провизорный орган описан не был.

Впервые это образование было отмечено Фогтом (Vogt, 1842, цит. по: Соин, Черняев, 1961) у *Coregonus palaea* Cuv. как «желточный пузырь». С.Г. Соин и Ж.А. Черняев (1961) предложили назвать это образование «перибластическим синусом», так как развивается оно в виде полости под перибластом; под желточным же пузырем обычно подразумевается собственно желточный мешок. К настоящему времени перибластический синус, выполняющий в определенный период эмбриогенеза гидростатическую функцию, был обнаружен у ряда видов лососевидных и других костистых рыб (Смольянов, 1957; Соин, Черняев, 1961; Черняев, 1962, 1968, 1973; Шадрин, 1988б, 1989; Решетников и др., 1989; Юсупов, Болотин, 2009).

Возраст 96 час (942 град./час). Эмбрион охватывает 95–97 % окружности желтка. Перибластический синус редуцировался. В глазных пузырях развиваются глазные бокалы. Воронковидное углубление места микропиле на оболочке сохраняется у всех икринок (рис. 4, З).

Этап V. Органогенез

Возраст 99 час (976 град./час). К началу эмбриогенеза завершается эпиболия клетками бластодермы поверхности желтка. Эмбрионы мойвы охватывают 96–98 % поверхности желтка или желточного мешка. Краниальный отдел существенно выше туловищного. В средней части туловищного отдела начинается сегментация мезодермы с образованием 3–4 пар сомитов (рис. 4, И).

Еще через 5 ч (возраст 104 час и 1027 град./час) число сомитов возрастает до 8 пар. В глазных бокалах возникают радиальные складки, придающие поверхности зрительных органов вид сросшихся лепестков. В центральной их части, благодаря

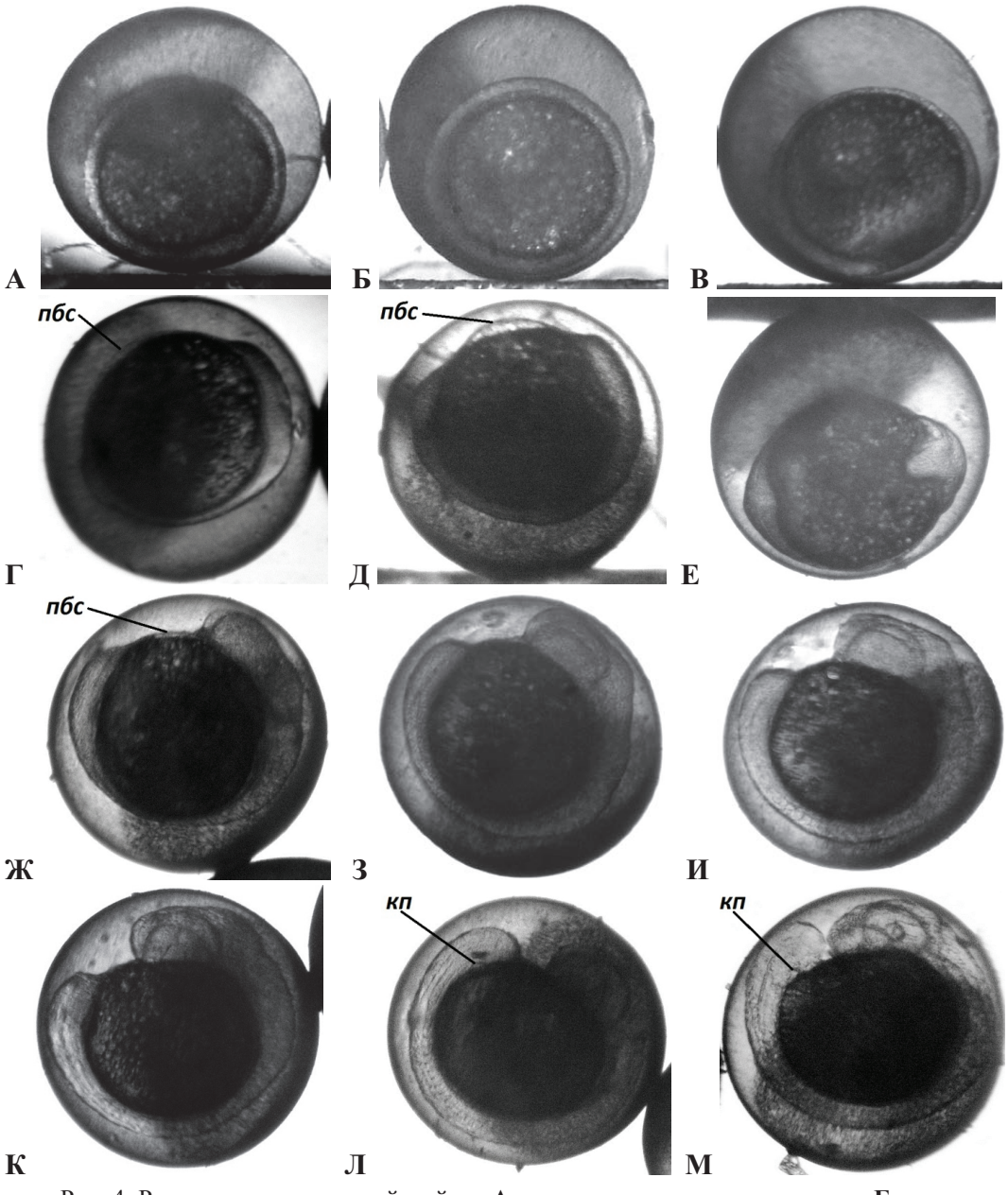

Рис. 4. Развитие тихоокеанской мойвы: **А** — стадия зародышевого кольца; **Б** — то же в возрасте 49 час; **В** — конвергенция клеточного материала; **Г**, **Д**, **Е** — развитие перибластического синуса; **Ж** — развитие глазных пузырей; **З** — развитие глазных бокалов; **И** — начало сегментации тела; **К** — развитие глазных хрусталиков; **Л** — развитие Купферова пузырька; **М** — образование хвостовой почки; *пбс* — перибластический синус; *кп* — Купферов пузырек

Fig. 4. Embryonal development of pacific capelin: **А** — stage of germinal ring; **Б** — stage of germinal ring at age of 68 h.; **В** — convergence of cellular material; **Г, Д**, **Е** — development of periblastic sinus; **Ж** — development of eye-bulbs; **З** — development of eye-sockets; **И** — beginning of body segmentation; **К** — development of eye lens; **Л** — development of Kupffer's vesicle; **М** — tail bud forming; *пбс* — periblastic sinus; *кп* — Kupffer's vesiclee

инвагинации клеточного материала вовнутрь и одновременно с этим утолщением зрительного эпителия, формируются глазные хрусталики.

К концу этапа хрусталики отделяются от эпителия и размещаются в полости глаза (Макеева, 1992). Начинается обособление головного мозга (еще недифференцированного на отделы) от общего нервального тяжа (рис. 4, К).

Возраст 109 час (1075 град./час) (рис. 4, Л). Концевая часть туловищного отдела начинает округляться. Рядом с ней, с вентральной стороны, развивается характерный для костистых рыб провизорный орган — Купферов пузырек. В более ранних работах по эмбриогенезу тихоокеанской мойвы (Шилин, 1970; Савичева, 1982; Шадрин, 1988а) это образование описано не было, хотя у других представителей сем. Osmeridae (азиатская зубастая и морская малоротая корюшки) на этапе органогенеза он развивается (Шадрин, 1988б, 1989). Наши наблюдения за развитием мойвы Тауйской губы показали, что, несмотря на оптически плотную оболочку икринок и высокую насыщенность желтка жировыми капельками, при внимательном микроскопировании Купферов пузырек можно было обнаружить у всех эмбрионов.

К концу этапа в возрасте 124 час (1215 град./час) эмбрион почти полностью охватывает желточный мешок. Купферов пузырек еще сохраняется, но становится меньшим по размеру, более округлым (пузыревидным) и слегка возвышается над желточным мешком. С появлением в слуховых пузырьках продольных щелей начинают развиваться слуховые плакоды. Задний конец туловища расширяется и округляется с образованием хвостовой почки (рис. 4, М).

Этап VI. Отчленение хвостового отдела от желточного мешка

Возраст 133 час (1294 град./час). Конец сформировавшегося хвостового отдела доходит до переднего края глаза. Дифференциация общего мозгового пузыря приводит к появлению первых дефинитивных отделов головного мозга: переднего, среднего и продолговатого мозга. Последний сегментирован на 3 крупных энцефаломера (рис. 5, А). Через сутки (возраст 157 час и 1508 град./час) конец отделившегося от желточного мешка хвостового отдела доходит до зрачка. В теле насчитывается 40–42 сомита, из которых 4–5 находятся в хвостовом отделе (рис. 5, Б).

Возраст 163 час (1555 град./час). Хвостовой отдел достигает середины глаза или заходит за него. Головной мозг четко дифференцирован на отделы: передний, средний, промежуточный и продолговатый. Развиваются слуховые плакоды. Впервые обнаружена мышечная моторика. Она проявляется в одноактных плавных сокращениях тела каждые 2,5–3,0 мин. Сформирована сердечная трубка. Сердце еще не функционирует.

Возраст 168 час (1600 град./час). Мышечная моторика у эмбрионов мойвы проявляется активнее. Сокращения срединной части туловища происходят каждые 2,0–2,5 мин. Начинается пигментация глаз. Меланофоры развиваются на периферии глазных бокалов в виде узкой темной окантовки (рис. 5, В). В центральной части желточного мешка появляется розоватое пятно.

Этап VII. Развитие эмбриональной сосудистой системы

Возраст 175 час (1664 град./час) (рис. 5, Г). Начало сердечной деятельности. Сердечная трубка находится в полости, погруженной в желток, и сокращается с частотой 21 раз в минуту. С началом работы сердца резко возрастает активность эмбрионов, сокращения туловищного отдела происходят каждые 25–30 с. Примечательно отметить также, что место микропиле на внешней оболочке икринок продолжает сохраняться.

Возраст 187 час (1680 град./час) (рис. 5, Д). В головном мозге образовалась продольная перетяжка, разделяющая мозг на левое и правое полушария. Продолжается пигментация глаз. Меланафоры распространяются на всю поверхность глазных бокалов. Активность эмбрионов возросла. Благодаря активным сокращениям туловища эмбрионы каждые 15–20 с как бы ворочаются в икринке. При этом в отделившемся от желточного мешка хвостовом отделе развития миотомов из миомеров еще не произошло, поэтому хвост еще неактивен и колеблется только благодаря изгибам туловищного отдела. Подвижность он приобретает лишь при достижении 197 час развития (1755 град./час). В этом возрасте эмбрионы активно поворачиваются всем телом в икринке, частота работы их сердца возрастает до 54–58 ударов в минуту (рис. 5, Е).

В конце десятых суток развития (2243 град./час) на дермальном слое глазных бокалов начинают развиваться ксантофоры и гуанофоры (Микулин, 2000), придающие радужной оболочке глаз золотистый цвет (рис. 5, Ж). В желточном мешке эмбрионов происходит слияние мелких жировых капелек в несколько более крупных капель. Судя

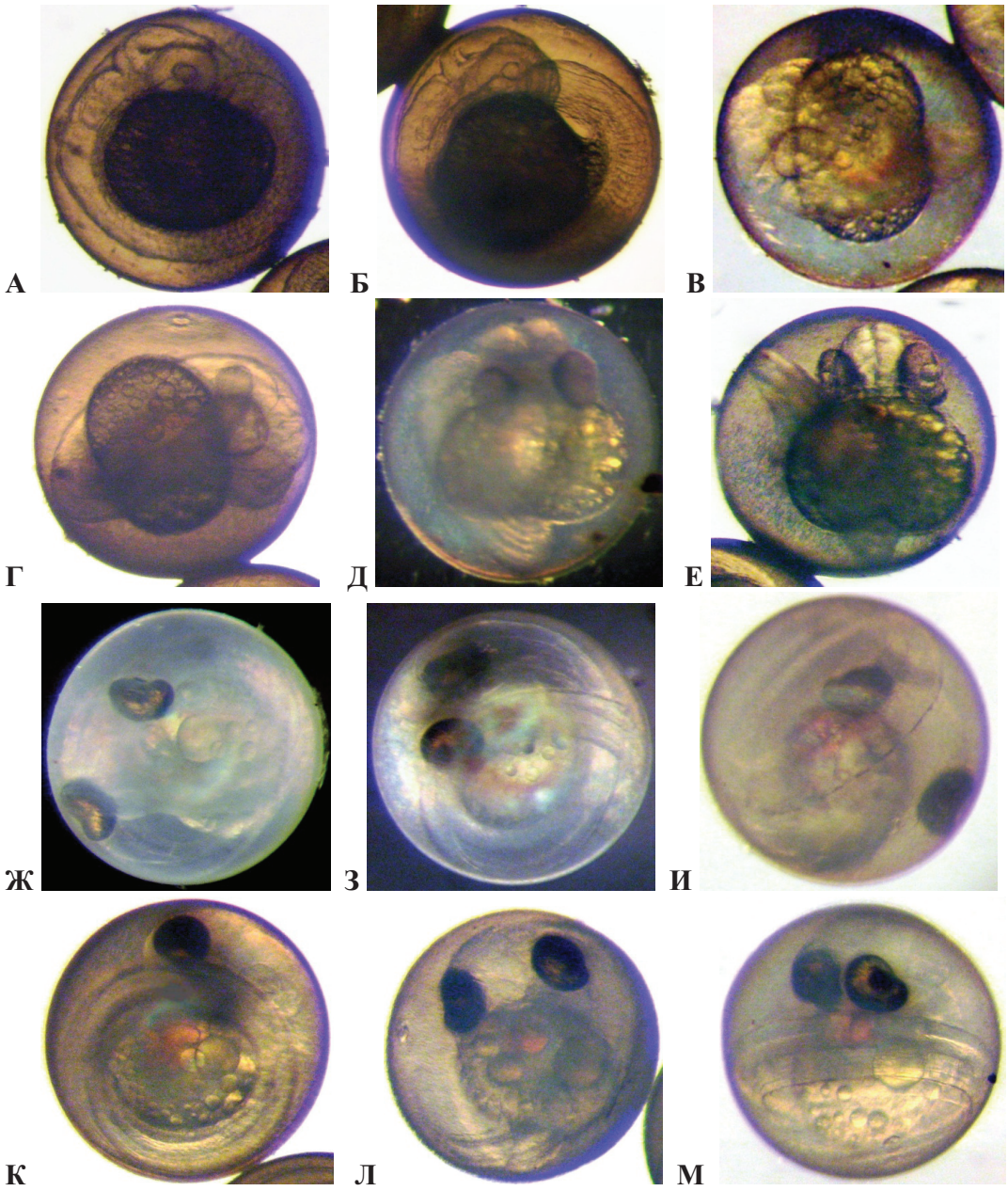

Рис. 5. Развитие тихоокеанской мойвы: **А** — дифференциация мозгового пузыря на отделы; **Б** — возраст 157 час; **В** — начало пигментации глаз; **Г** — начало сердечной деятельности; **Д** — возраст 187 час; **Е** — возраст 197 час; **Ж** — развитие в глазах иридоцитов; **З** — возраст 347 час; **И** — стадия пигментации тела; **К** — возраст 375 час; **Л**, **М** — возраст 408 час

Fig. 5. Embryonal development of pacific capelin: **А** — differentiation of cerebral bulb onto sections; **Б** — age of 157 h.; **В** — beginning of eyes pigmentation; **Г** — beginning of the cardiac activity; **Д** — age of 187 h.; **Е** — age of 197 h.; **Ж** — guanine pigmentation of eyes; **З** — age of 347 h.; **И** — stage of body pigmentation; **К** — age of 375 h.; **Л**, **М** — age of 408 h.

по увеличению прозрачности оболочек икринок, у эмбрионов начали развиваться и функционировать железы вылупления, приводящие к истончению оболочки яйца. Затемненная до этого область «пигментной шапочки» теперь обнаруживает себя лишь слабо выраженной зернистой структурой. Произошедшие изменения позволили проводить дальнейшие наблюдения за развитием эмбрионов в икринках не только в проходящем, но и частично в падающем свете.

Возраст 347 час (3237 град./час). На нижней стенке желточного мешка развивается группа из 5–6 мелких, слабо разветвленных черных пигментных клеток. В передней части желточного мешка образовалась одна крупная клетка. В развитых слуховых плакодах образовалось 2 отолита. Сердечная трубка пульсирует в среднем 64 раза в минуту.

Обсуждая вопрос развития у тихоокеанской мойвы Тауйской губы эмбриональной сосудистой системы, мы исходили из сложившихся в литературе представлений о том, что у подвидов рода Mallotus, как и у всех представителей семейства Osmeridae, в период эмбрионального развития подкишечно-желточная сосудистая система дыхания отсутствует (Соин, 1980; Савичева, 1982; Шадрин, 1988а, б, 1989). В числе прочих особенностей эмбриогенеза отсутствие у эмбрионов всех видов Osmeridae на желточном мешке дыхательной сосудистой системы послужило основанием С.Г. Соину (1980) выделить у лососевидных, наряду с лососево-ленковым и сигово-хариусовым, корюшковый тип эмбрионального развития.

Однако в ходе наблюдений за развитием икринок мойвы мы обратили внимание на следующее. Как было отмечено выше, вскоре после проявления мышечной моторики, в возрасте 168 час, на желточном мешке эмбрионов мойвы под головным отделом мы впервые отметили появление розоватого пятна. Первоначально это было принято нами за хроматическую аберрацию, обусловленную особенностью подсветки камеры с икринками, а также преломлением света жировыми каплями желточного мешка эмбрионов. Дальнейшие наблюдения с разными вариациями освещения показали, что розовое пятно с возрастом не исчезает и продолжает в той или иной степени цветовой насыщенности присутствовать на желточном мешке всех эмбрионов. Более того, в возрасте 347 час на поверхности желточного мешка эмбрионов мойвы, с левой его стороны, первоначально розоватое пятно трансформируется в дугообразно изогнутое образование, имеющее явное морфологическое сходство с подкишечно-желточной веной, развитие которой в эмбриональный период характерно для представителей родственных корюшковым семейств Salmonidae, Thymallidae, Coregonidae (рис. 5, З).

В возрасте 351 час (3277 град./час) развитие этого образования достигает максимума в виде разрастания, подобного сети сосудов (рис. 5, И). В это же время на брюшной стороне тела развивается непарный ряд черных пигментных клеток. На микрофотографиях эмбрионов более старшего возраста (375 и 408 час) видно, что по мере завершения эмбриогенеза выявленные структурные изменения не исчезали и сохранялись до начала вылупления, которое в нашем эксперименте произошло через 415 ч с момента оплодотворения (рис. 5, К, Л, М).

Таким образом, полученные данные прямых наблюдений дают основание предположить, что на VII этапе эмбриогенеза у тихоокеанской мойвы Тауйской губы отмечено еще не описанное в литературе для других ее популяций и в целом семейства Osmeridae развитие подкишечно-желточной сосудистой системы дыхания. Она начинает формироваться вскоре после наступления подвижного состояния эмбриона, с началом пигментации глаз, и исчезает вскоре после выхода эмбриона из оболочки яйца.

На наш взгляд, столь значительное различие результатов наших наблюдений с литературными данными по эмбриогенезу мойвы не свидетельствует об исключительных особенностях развития мойвы Тауйской губы, и, возможно, связано с особенностями условий инкубации икры вида в экспериментах разных авторов. Как показано И.Н. Остроумовой (1969), исследовавшей рост и развитие эмбрионов радужной форели в различных условиях инкубации, степень развития подкишечно-желточной сосудистой системы дыхания эмбрионов в значительной мере зависит от концентрации кислорода в воде. Низкая концентрация кислорода приводит к слабо выраженному развитию сосудистой сети на поверхности желтка, и наоборот, высокая — вызывает усиленное развитие кровеносных сосудов.

В условиях нашего эксперимента икра мойвы инкубировалась в фильтрованной морской воде, ежедневно проводилась полная ее замена. Наряду с этим дважды за период инкубации проводили механическую чистку поверхности икры от грибкового и бактериального обрастания. Можно полагать, что предпринятый нами комплекс мер

обеспечивал благоприятные условия эмбрионального развития мойвы в эксперименте и позволил выявить наличие подкишечно-желточной сосудистой системы дыхания.

Литературные данные по эмбриогенезу мойвы показывают высокую толерантность икры к температуре инкубации. Проведенный Ю.А. Шилиным (1970) эксперимент показал, что повышение температуры до 18,0 °С не оказывает губительного влияния на икру мойвы, и при средней температуре 15,1 °С (средняя величина рассчитана нами по данным автора) вылупление эмбрионов происходило через 211 ч с момента оплодотворения. Наряду с этим Прейбл с соавторами (Praebel et al., 2013) наблюдали нормальное прохождение эмбриогенеза мойвы при относительно низкой температуре 1,4 °С. При этом было установлено, что в условиях низкой солености воды, 3,4 ‰, вылупление предличинок началось через 1248 ч, при концентрации солей 34,0 ‰ — через 1320 ч, а при 50,0 ‰ — через 1416 ч.

Корреляционный анализ совокупных литературных и собственных данных о длительности эмбриогенеза мойвы при различной температуре инкубации показал, что между этими двумя переменными существует очень сильная связь (r = –0,97 ± 0,07). Графически эта связь хорошо аппроксимируется (R^2 = 0,94) логарифмическим уравнением $y = -502{,}8\ln(x) + 1549{,}6$, где ln($x$) — логарифмированные значения температуры воды, y — длительность эмбриогенеза, ч (рис. 6).

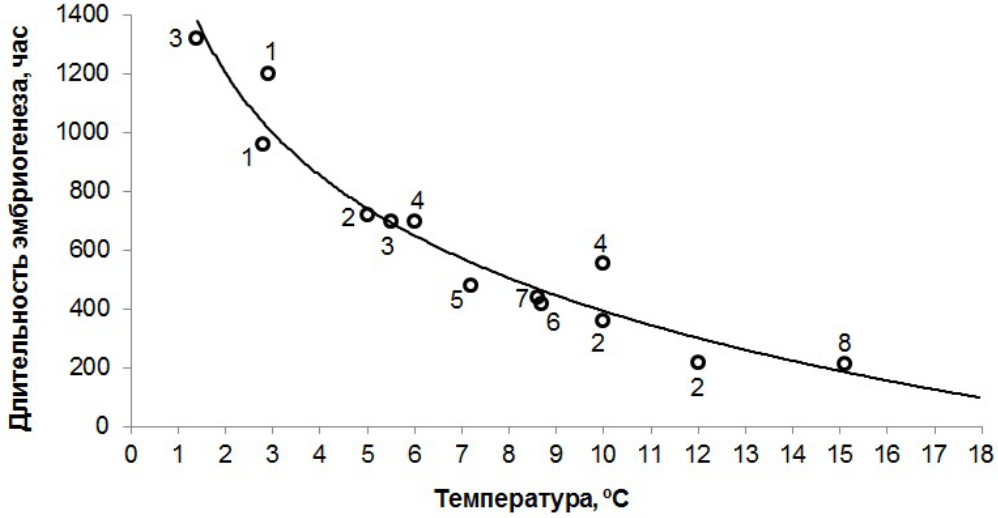

Рис. 6. Длительность эмбрионального развития мойвы в зависимости от температуры воды: *1* — по данным Pitt (1958); *2* — Jeffers (1931, по: Pitt, 1958); 3 — Præbel с соавторами (2013); *4* — В.С. Прохорова (1965); *5* — Fridgeirsson (1976); 6 — по нашим данным; *7* — Э.А. Савичевой (1982); 8 — Ю.А. Шилина (1970)

Fig. 6. Time of embryonal development for capelin in dependence on water temperature: *1* — Pitt (1958); *2* — Jeffers (1931, by: Pitt, 1958); *3* — Præbel et al. (2013); *4* — Prokhorov (Прохоров, 1965); *5* — Fridgeirsson (1976); *6* — authors' data; *7* — Savicheva (Савичева, 1982); 8 — Shilin (Шилин, 1970)

Подпериод — развитие вне оболочки

Этап VIII. Развитие жаберно-челюстного аппарата

В возрасте 415 час (3918 град./час) эмбриональный период мойвы в нашем эксперименте завершился, готовые к выклеву эмбрионы начали освобождаться от оболочки икры. Вылупление предличинок длилось трое суток, с ускорением в первые сутки. Общая длина только что освободившихся от оболочки предличинок тихоокеанской мойвы Тауйской губы варьировала от 4,80 до 5,90 мм при средней величине 5,34 ± 0,04 мм.

Вылупившиеся в условиях нашего эксперимента предличинки характеризуются более крупными размерами, чем их ровесники южного побережья Сахалина и восточной части Охотского моря, средняя длина которых составляет соответственно 4,35 и 5,00 мм (Савичева, 1982; Великанов, 1986). Более крупные предличинки мойвы отмечены

лишь А.М. Шадриным (1988а) у популяции мойвы западного Сахалина (5,70–6,50 мм, в среднем 6,05 мм) и Л.И. Мусиенко (1970) у таковой Берингова моря (5,00–7,00 мм).

Вследствие происходящей концентрации головного мозга вылупившиеся предличинки имеют выпрямленное тело. Жаберные крышки полностью прикрывают слуховые полости и размерами почти соответствуют диаметру глаз. В желточном мешке наряду с мелкими жировыми капельками продолжает присутствовать одна крупная. Цвет глаз остается золотистым. С обеих сторон туловища в промежутке между 2 и 3-й и 16 и 17-й миомерами находятся скопления желез вылупления в виде мелкой пузырьковой сыпи (рис. 7, А, Б). По бокам тела вдоль хорды развиты 11–12 чувствительных бугорков невромастов.

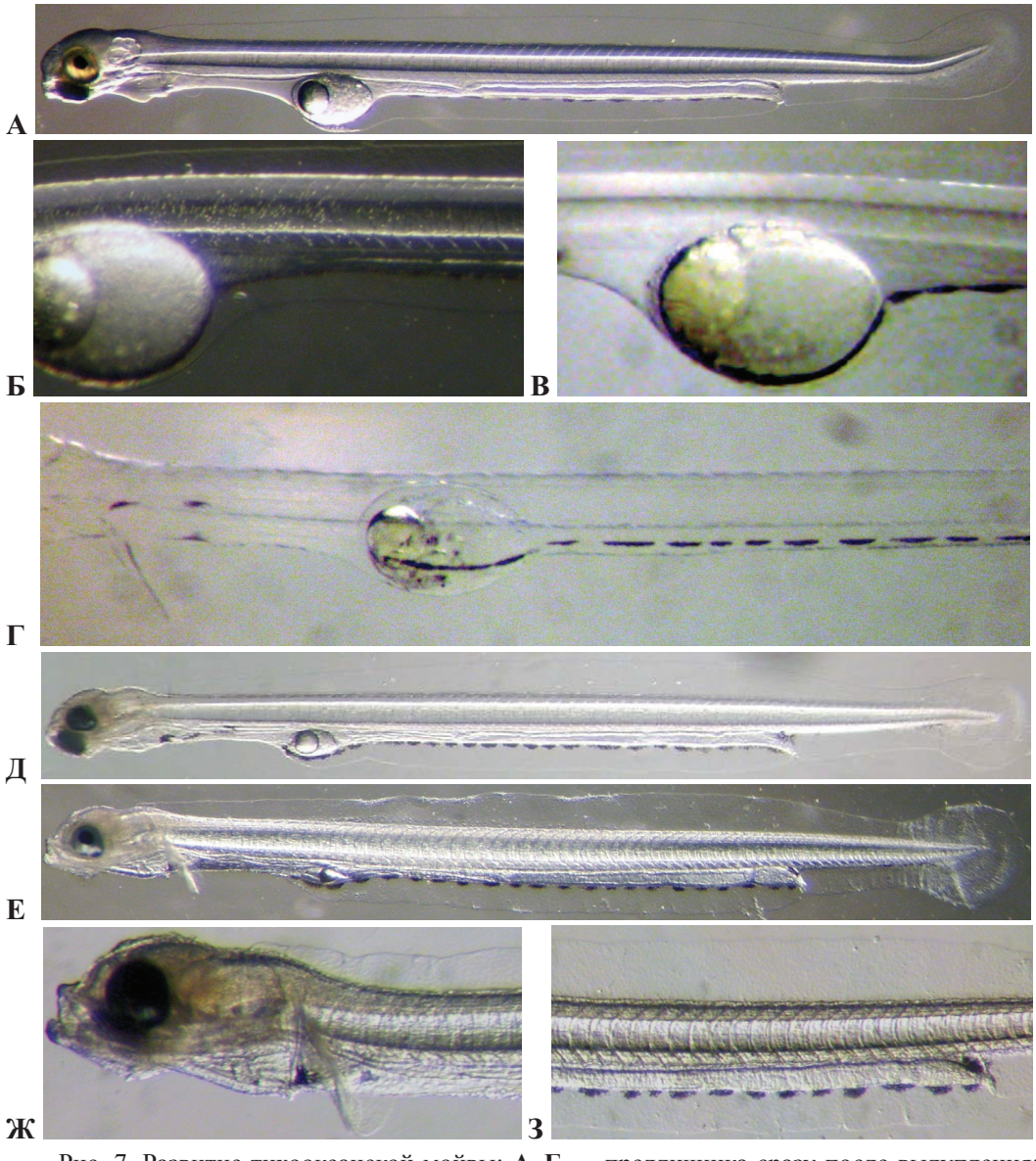

Рис. 7. Развитие тихоокеанской мойвы: **А–Г** — предличинка сразу после вылупления; **Д** — возраст 3 суток; **Е–З** — возраст 6 суток

Fig. 7. Early ontogenic development of pacific capelin: **А–Г** — prelarva just after hatching; **Д** — age of 3 days; **Е–З** — age of 6 days

По всей видимости, с выходом эмбрионов из оболочки яиц и, соответственно, улучшением газообмена значение желточной системы дыхания утрачивается и происходит быстрая ее редукция. Лишь у некоторых предличинок на нижней стороне желточного мешка еще просматриваются образования, которые можно классифицировать

как остатки кровяных островков (рис. 7, В). Форменных элементов крови в сердце и сосудах нами не отмечено. Пищеварительный тракт полностью еще не сформирован и перекрыт спайками в районе пищевода и кишечной трубки. Анальное отверстие перекрыто спайкой плавниковой складки.

Общая пигментация тела предличинок меланофорами достаточно подробно описана в работах Л.И. Мусиенко (1970), Э.А. Савичевой (1982), А.М. Шадрина (1988б). Особенность только что вылупившихся предличинок мойвы Тауйской губы проявляется в том, что непарный брюшной ряд меланофоров не заканчивается у желточного мешка, у всех особей 3–4 дополнительные пигментные клетки продолжают непарный ряд и заходят на него (рис. 7, Г).

За первые трое суток после вылупления предличинки достигли длины 5,90–6,30 мм, в среднем 6,07 мм. Происходит трансформация мезодермальных клеток висцерального скелета и хондрокраниума в хрящевую ткань, вследствие чего головной отдел становится оптически более плотным, чем остальные части тела (рис. 7, Д). Нижняя челюсть становится подвижной. На кишечнике продолжает сохраняться спайка его стенок. По всей видимости, вследствие редукции в радужной оболочке глаз ксантофоров (придававших в совокупности с гуанофорами первоначально золотистый цвет) цвет глаз трехсуточных предличинок меняется на бирюзово-голубой. Между головным отделом и еще сохраняющимся небольшим желточным мешком развивается парный ряд из 3–4 черных пигментных клеток (рис. 7, Е).

В возрасте 6 суток размеры предличинок мойвы увеличились до 6,70–7,00 мм, в среднем 6,83 мм (рис. 7, Ж). Подвижные грудные плавники обеспечивают им хорошую маневренность. Плавниковая складка достигла максимальных размеров. Нижняя челюсть и жаберные крышки, полностью прикрывающие жаберные дужки, приобрели подвижность. Желточный мешок почти полностью резорбировался. Прямая кишка отделена от общего кишечника небольшой складкой, в ней сформировалась концентрическая мускулатура (рис. 7, З). Наблюдается перистальтика кишечника.

Все произошедшие изменения свидетельствуют о переходе мойвы на личиночный период развития. Наблюдается высокая активность поиска пищи. Тем не менее от предложенного корма в виде перетертого куриного желтка личинки мойвы отказались. Учитывая общеизвестный факт задержки или даже полной остановки развития голодающих личинок рыб, наблюдения за развитием мойвы Тауйской губы в эксперименте нами были завершены.

Заключение

Многолетними наблюдениями за распределением нерестовых скоплений мойвы в районах Тауйской губы установлено, что сроки ее нерестовых подходов к побережью варьируют в отдельные годы в зависимости от гидрологического режима, который складывается в открытом море и прибрежной зоне. Возрастной состав мойвы, нерестящейся в Тауйской губе, в настоящее время представлен рыбами 2–5 полных лет. Основу нерестового стада составляют особи трех- и четырехгодовалого возраста.

Сопоставление наших материалов по плодовитости с данными из литературы показало, что за последние 50 лет произошло существенное увеличение плодовитости мойвы. Наиболее вероятной причиной произошедших изменений следует признать отсутствие у североохотоморской мойвы в последние десятилетия высокоурожайных поколений, формируемых рыбами младших возрастов. В современном стаде существенную долю занимают 5-годовалые самки, отсутствовавшие в сборах середины прошлого века, высокая плодовитость которых существенно влияет на осредненные показатели воспроизводительной способности стада.

Размеры развивающихся икринок мойвы Тауйской губы варьируют от 0,830 до 1,080 мм, составляя в среднем 0,980 ± 0,003 мм, а желтка — 0,600–0,800 мм при среднем значении 0,690 ± 0,004 мм. По содержанию желтка икра относится к мезоплазматическому типу. Установлено, что незадолго до вылупления происходит статистически достоверное увеличение размеров икринок.

При средней температуре 8,5 °С продолжительность этапа дробления бластодиска составляет 19 ч. Через 13 и 16 ч эмбрионы мойвы проходят соответственно стадии ранней (крупноклеточной) и поздней (мелкоклеточной) бластулы. В ходе наших наблюдений впервые для рода Mallotus было установлено, что на IV этапе развития, в возрастном интервале 68–90 час, у эмбрионов мойвы развивается перибластический синус, а на V этапе в возрасте 109–124 час — Купферов пузырек.

Данные прямых наблюдений дали нам также основание предположить, что на VII этапе эмбриогенеза у тихоокеанской мойвы Тауйской губы происходит развитие подкишечно-желточной сосудистой системы дыхания, еще не описанной в литературе для подвидов рода Mallotus и в целом семейства Osmeridae. Она начинает формироваться после наступления подвижного состояния эмбрионов, с началом пигментации глаз, и исчезает вскоре после выхода эмбрионов из оболочки яйца.

Региональная особенность только что вылупившихся предличинок мойвы Тауйской губы проявляется в том, что непарный брюшной ряд меланофоров не заканчивается у желточного мешка, у всех особей 3–4 дополнительные пигментные клетки продолжают непарный ряд и заходят на него. Радужная оболочка глаз имеет золотистый цвет, изменяющийся через трое суток на бирюзово-голубой.

Авторы выражают глубокую признательность директору А.А. Зюлькину и руководству рыбообрабатывающей базы ОАО «Арманская рыбопромышленная группа» за содействие в проведении исследований.

Список литературы

Белый М.Н., Санталова М.Ю. К вопросу о состоянии запаса мойвы северной части Охотского моря // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2014. — Вып. 33. — С. 25–30.

Буслов А.В., Сергеева Н.П., Ильин О.И. Эмбриональное развитие тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 160. — С. 71–88.

Великанов А.Я. Плодовитость дальневосточной мойвы *Mallotus villosus socialis* (Pallas) (Osmeridae) прибрежных вод Сахалина // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, вып. 6. — С. 965–973.

Воробьева Э.И., Рубцов В.В., Марков К.П. Влияние внешних факторов на микроструктуру оболочек икры рыб : атлас микрофотографий, получ. при помощи электрон. сканирующего микроскопа. — М. : Наука, 1988. — 107 с.

Клюканов В.А. Систематические отношения атлантической и тихоокеанской форм *Mallotus villosus* (Müller) и остеологическая характеристика рода *Mallotus* (Pisces, Osmeridae) // Зоол. журн. — 1972. — Т. 51, вып. 6. — С. 855–862.

Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб // Тр. ИМЖ АН СССР. — 1949. — Вып. 1. — С. 5–332.

Макеева А.П. Эмбриология рыб : моногр. — М. : МГУ, 1992. — 216 с.

Мастицкий С.Э. Методическое пособие по использованию программы STATISTICA при обработке данных биологических исследований. — Минск : Ин-т рыб. хоз-ва, 2009. — 76 с.

Микулин А.Е. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб : моногр. — М. : ВНИРО, 2000. — 231 с.

Мусиенко Л.И. Размножение и развитие рыб Берингова моря // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 70. — С. 166–224.

Остроумова И.Н. Рост и развитие эмбрионов радужной форели при разной концентрации кислорода в воде // Изв. ГОСНИОРХ. — 1969. — Т. 68. — С. 202–216.

Поздняков Ю.Ф. Материалы о развитии мойвы Баренцева моря // Тр. Мурман. морск. биол. ин-та. — 1960. — Вып. 2(6). — С. 211–225.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

Прохоров В.С. Экология мойвы Баренцева моря и перспективы ее промыслового использования // Тр. ПИНРО. — 1965. — Вып. 19. — С. 3–68.

Расс Т.С. Нерест мойвы *Mallotus villosus* (Müll.) Баренцева моря // Тр. гос. океанограф. ин-та. — 1933. — Т. 4, вып. 1. — С. 3–34.

Расс Т.С., Казанова И.И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 42 с.

Расс Т.С., Казанова И.И., Алексеева С.П., Пономарева Л.А. Материалы по размножению и развитию рыб северных морей : моногр. — М., 1949. — 207 с.

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

Румянцев А.И. Мойва Японского моря // Изв. ТИНРО. — 1946. — Т. 22. — С. 35–75.

Савичева Э.А. Некоторые данные по биологии мойвы западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 97. — С. 45–49.

Савичева Э.А. Эмбриональное развитие дальневосточной мойвы *Mallotus villosus socialis* (Pallas) (Osmeridae) Восточной части Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, вып. 2. — С. 253–258.

Санталова М.Ю. Биологическая структура и состояние запасов мойвы Тауйской губы // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2004. — Вып. 2. — С. 381–390.

Санталова М.Ю. Биологическая характеристика нерестового стада и оценка запасов мойвы северной части Охотского моря // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2001. — Вып. 1. — С. 197–205.

Санталова М.Ю. Особенности биологии и промысла североохотоморской мойвы // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2009. — Вып. 3. — С. 243–249.

Санталова М.Ю. Современное состояние запасов мойвы северной части Охотского моря // Отчетная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2012 года : мат-лы докл. — Магадан, 2013. — С. 138–141.

Смольянов И.И. Развитие нельмы *Stenodus leucichtys nelma* (Pallas) и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmushca* (Pravdin) // Тр. ИМЖ АН СССР. — 1957. — Т. 20. — С. 275–292.

Соин С.Г. О типах развития икры лососевидных рыб и их таксономическом значении // Вопр. ихтиол. — 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 // ДАН СССР. — 1961. — Т. 137, № 5. — С. 1249–1252.

Фадеев Н.С. Данные о плодовитости некоторых донных и придонных рыб юго-восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 74. — С. 47–54.

Черешнев И.А., Шестаков А.В., Ракитина М.В., Санталова М.Ю. Корюшковые рыбы // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2006. — С. 376–386.

Черняев Ж.А. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопр. ихтиол. — 1962. — Т. 2, вып. 3. — С. 457–462.

Черняев Ж.А. Размножение и развитие байкальского озерного сига *Coregonus lavaretus baicalensis* Dyb. в связи с вопросом его искусственного разведения // Вопр. ихтиол. — 1973. — Т. 13, вып. 2(79). — С. 259–274.

Черняев Ж.А. Эмбриональное развитие байкальского омуля : моногр. — М. : Наука, 1968. — 92 с.

Шадрин А.М. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. II. Мойва *Mallotus villosus socialis* // Вопр. ихтиол. — 1988а. — Т. 28, вып. 4. — С. 632–643.

Шадрин А.М. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. I. Зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* // Вопр. ихтиол. — 1988б. — Т. 28, вып. 1. — С. 76–87.

Шадрин А.М. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. III. Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 2. — С. 289–301.

Шилин Ю.А. Некоторые черты биологии мойвы *Mallotus villosus socialis* (Pallas) в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 231–238.

Юсупов Р.Р. Размножение и развитие звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 38–53.

Юсупов Р.Р. Эмбрионально-личиночное развитие желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 145–158.

Юсупов Р.Р. Эмбрионально-личиночное развитие полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 179–193.

Юсупов Р.Р. Эмбрионально-личиночное развитие тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 23–37.

Юсупов Р.Р., Болотин И.А. Эмбриональное развитие чира *Coregonus nasus* (Coregonidae) реки Анадырь в условиях рыбоводного завода // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2009. — № 1. — С. 57–61.

Юсупов Р.Р., Кащенко Е.В. Размножение и развитие тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2012. — Вып. 27. — С. 56–68.

Fridgeirsson E. Observations on spawning behavior and embryonic development of the Icelandic capelin // Rit. Fiskideildar. — 1976. — Vol. 5, № 4. — P. 1–35.

Fridriksson A., Timmermann G. Some remarks on the eggs of herring (*Clupea harengus* L.) and capelin (*Mallotus villosus* (O.F. Müll.)) in Icelandic waters // J. Cons. int. Explor. Mer. — 1951. — Vol. 17, № 3. — P. 261–263.

Gjøsæter J., Monstad T. Fecundity and egg size of spring spawning Barents Sea capelin // Fisk. Dir. Skr. (Ser. HavUnders.). — 1973. — Vol. 16(4). — P. 98–104.

Jorgen S.C., Kim P., Sten I.S., James E.C. Facultative semelparity in capelin Mallotus villosus (Osmeridae) — an experimental test of a life history phenomenon in a sub-arctic fish // J. of Exp. Mar. Biol. and Ecology. — 2008. — № 360. — P. 47–55.

Lönning S. Comparative electron microscope studies of the chorion of the fish egg // Rapp. et proc.-verb. Reun. Cons. perm. Int. explor. Mer. — 1981. — Vol. 178. — P. 560–564.

Pitt T.K. Distribution, spawning and racial studies of the capelin *Mallotus villosus* (Müller) in the offshore Newfoundland waters // J. Fish. Res. Bd Can. — 1958. — № 15. — P. 275–293.

Præbel K., Christiansen J.S., Kettunen-Præbel A., Fevolden S.E. Thermohaline tolerance and embryonic development in capelin eggs (*Mallotus villosus*) from the Northeast Atlantic Ocean // Environ Biol. Fish. — 2013. — № 96. — P. 753–761.

Templeman W. The life history of the capelin (*Mallotus villosus* O. F. Müller) in Newfoundland waters // Bull. Nfld. Gov. Lab. — 1948. — № 17. — P. 1–151.

Поступила в редакцию 26.01.16 г.