

УДК 597.553.2.591.39

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ИНКУБАЦИИ НА КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ АНОМАЛИЙ И СМЕРТНОСТЬ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ МОЙВЫ *MALLOTUS VILLOSUS* (OSMERIDAE) БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2020 г. А. М. Шадрин^{1, *}, В. В. Махотин¹, Е. Эриксен²

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт морских исследований, Берген, Норвегия

*E-mail: shadrin-mail@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.2019 г.

После доработки 23.05.2019 г.

Принята к публикации 30.05.2019 г.

Период развития мойвы *Mallotus villosus* от осеменения до полной резорбции желтка исследован при температуре 5 и 8°C методом индивидуального отслеживания развития каждой особи (3850 яиц, полученных от 77 пар производителей). Выделены десять основных типов аномалий, возникающих в раннем развитии вида. Описана динамика частоты их возникновения и смертность эмбрионов в процессе инкубации. При 8°C общее число аномалий и смертность достоверно больше, чем при 5°C. Связь качества раннего развития мойвы с возрастом и размером самок не выявлена. В большинстве вариантов опытов потомство крупных самок развивалось лучше, но не везде результаты были статистически достоверны. Качественный состав аномалий и их соотношение у мойвы отличаются от выявленных у атлантической трески *Gadus morhua* с помощью аналогичной методики. При этом их доля и смертность в период раннего развития у мойвы значительно меньше.

Ключевые слова: мойва *Mallotus villosus*, треска *Gadus morhua* раннее развитие, морфологические аномалии, смертность, температура инкубации, Баренцево море.

DOI: 10.31857/S0042875220010166

Мойва *Mallotus villosus* имеет циркумполярное распространение. Это единственный вид рода *Mallotus*, принадлежащего семейству Osmeridae отряда Osmeriformes (Nelson et al., 2016). Она является коммерчески значимым видом и имеет ключевое значение в качестве важного звена в трофических связях экосистемы Северной Атлантики (Lavigne, 1996; Нор, Gjøsaeter, 2013). Это короткоцикловый вид, созревающий в возрасте три–четыре года, реже в два или пять лет. Зимой половозрелые рыбы мигрируют с мест нагула на севере ареала к местам нереста у северных берегов Норвегии и России (северное побережье Кольского п-ова), где в феврале–апреле размножается основная часть популяции. Наряду с этим вдоль берегов восточного Финнмарка и Мурмана происходит летний нерест, но для оценки его значения очень мало информации. Температура на путях миграции и месте нереста является одним из основных факторов, определяющих сроки и места размножения. Ранее отмечалось, что в холодные годы нерест происходит западнее, а в тёплые миграция достигает более восточных областей (Collett, 1903; Расс, 1933; Поздняков, 1959; Sætre,

Gjøsaeter, 1975; Gjøsaeter, 1998). В последнее время эта тенденция изменилась: несмотря на заметное потепление Баренцева моря, размножение мойвы в этом районе происходит на всём протяжении нерестового ареала (Eriksen et al., 2009).

Для мойвы известно два типа нереста: прибрежный – на мелководьях, в прибойной периодически осушаемой зоне, и придонный – на глубине 12–280 м, но преимущественно на 25–75 м (Sætre, Gjøsaeter, 1975). При глубинном нересте развитие икры протекает в условиях относительно стабильной и низкой температуры. За последние почти 100 лет она колебалась в пределах 1.5–7.4°C: у побережья Финнмарка и Мурмана в 1931 г. (Расс, 1933) на нерестилищах она составляла 1.7–2.7°C, примерно в том же районе в 1953–1955 гг. – ~2°C (Поздняков, 1959), а в 1971–1974 гг. – 1.5–6.5°C (Sætre, Gjøsaeter, 1975); к северу от побережья Финнмарка в 2008 г. – 4.1–7.4°C, а в 2009 г. – 4–6°C (Eriksen et al., 2009). На относительно мелководных нерестилищах этого же типа, условно названных взаимодействующими с пляжными (Nakashima, Wheeler, 2002), верх-

няя граница колебаний температуры в период нереста и развития мойвы достигает 12.1°C.

Икра, отложенная на мелководье, развивается в условиях значительных колебаний температуры. В частности, в Балсфьерде (Норвегия) развивающаяся икра мойвы подвергается воздействию температуры от отрицательных (–5.3°C) до высоких положительных (26.7°C) значений (Præbel et al., 2009). По мнению этих авторов, нерестящаяся в приливно-отливной зоне мойва выработала адаптации для развития в таких сложных условиях. Однако смертность икры на таких нерестилищах почти всегда больше и иногда может достигать очень высоких значений (Frank, Leggett, 1981). Очевидно, это предположение нужно относить ко всем стадам вида, так как между группами мойвы из разных районов нереста нет морфологической и генетической подразделённости (Dodson et al., 1991; Penton et al., 2014), а выбор места нереста в большой степени определяется преднерестовыми температурными условиями, в которых находятся конкретные особи вне зависимости от того, где нерестились их родители (Davoren, 2013). Способность мойвы на ранних стадиях развития переживать воздействие экстремальных значений температуры частично подтверждают лабораторные исследования, продемонстрировавшие устойчивость её яиц к отрицательной температуре (Davenport et al., 1979; Davenport, Stene, 1986). Наряду с этим, по данным полевых исследований (Penton et al., 2012) и экспериментов с моделированием температурных условий, характерных для нерестилищ мойвы разного типа (Penton, Davoren, 2013), было показано, что повышенная температура всё же отрицательно влияет на выживаемость её потомства. Многократно показано и не вызывает никаких сомнений, что температура является одним из наиболее важных факторов, определяющих многие показатели раннего развития рыб (Pepin, 1991; Blaxter, 1992; Kamler, 1992, 2002). В связи с потеплением климата на планете в настоящее время значение этого фактора неуклонно возрастает.

В результате полевых и лабораторных исследований показано, что в процессе раннего развития многих видов могут формироваться различные типы аномалий (отклонений) (Longwell, Hughes, 1980; Kjórsvik et al., 1984; Stene, 1987; Cameron, Berg, 1992; Solemdal et al., 1998; Makhotin et al., 2001). Каждое из нарушений развития приурочено к определённому комплексу морфогенетических движений (Solemdal et al., 1998; Makhotin et al., 2001). Частота формирования нарушений при развитии и уровень смертности могут иметь явную связь с воздействием определённых факторов среды. Помимо них на раннее развитие влияет и гормональный статус взрослых рыб, их генетические характеристики, возраст, физиологическое состояние и многое другое. Далеко не всегда можно

определить, какой из факторов является ведущим (Brooks et al., 1997). Достаточно хорошо показано, что размерно-возрастной состав нерестового стада рыб влияет на ранние периоды жизни и урожайность нового поколения (Никольский, 1962; Владимиров, 1973, 1974, 1975; Trippel et al., 1997; Marteinsdottir, Begg, 2002; Scott et al., 2006).

На основании анализа большого числа публикаций Камлер (Kamler, 2005) пришла к заключению о том, что наличие положительной связи между размерами производителей с характеристиками, определяющими выживаемость потомства на ранних стадиях онтогенеза, является почти универсальным правилом. Наряду с этим показано, что у некоторых видов эта связь отслеживается в совокупности с показателями состояния самок (Laine, Rajasilta, 1999; Marteinsdottir, Begg, 2002) или этой связи не обнаружено (Trippel et al., 1997). У некоторых рыб именно состояние производителей играет определяющую роль (Marteinsdottir, Steinarsson, 1998), и в то же время связь их размеров с качеством и выживаемостью потомства может не проявляться совсем (Trippel et al., 1997; Chambers et al., 1989). Есть виды, у которых отчётливо отслежена связь качества раннего периода жизни потомства именно с возрастом самок: оно хуже и более молодых (Berkeley et al., 2004) или у впервые нерестящихся рыб (Bromage, Cumaranatunga, 1988; Solemdal et al., 1995; Kjesbu et al., 1996; Brooks et al., 1997; Trippel, 1998).

В литературе представлены описания раннего развития мойвы, дающие достаточно полное представление о хронологии и морфологии раннего онтогенеза вида, выполненные на рыбах баренцево-морской (Поздняков, 1960; Gjøsaeter, Gjøsaeter, 1986) и исландской (Friðgeirsson, 1976) популяций. Детальных исследований влияния постоянной температуры инкубации на ранний онтогенез и, в частности, на смертность мойвы на ранних стадиях развития не проводили. Впервые исследования с использованием метода индивидуального наблюдения с применением культуральных планшетов были использованы при изучении развития икры рыб с аномальным дроблением (Wallin, Nissling, 1988). Позже метод был успешно использован в исследованиях развития потомства трески *Gadus morhua*, полученного от производителей разного возраста и от нерестов (порций) разной очерёдности (Solemdal et al., 1998; Makhotin et al., 2001).

Цель работы – оценить влияние температуры на качество развития и выживаемость мойвы в раннем онтогенезе путём сравнения качественного и количественного состава аномалий, динамики их формирования и величины смертности при инкубации при температуре воды 5 и 8°C. Кроме того, предполагалось выявить возможную связь качества развития потомства с размерно-возрастными характеристиками самок.

Таблица 1. Характеристика размерно-возрастных групп самок мойвы *Mallotus villosus*, использованных в эксперименте

Возраст, лет	Размерная группа	Длина (<i>TL</i>), см		Средняя масса, г	Число рыб, экз.	Число яиц, шт.
		min–max	<i>M</i>			
3	Мелкие	13.0–15.5	15.1	13	28	1400
	Крупные	16.0–18.0	16.6	18	26	1300
4	Мелкие	15.5–16.5	16.1	16	8	400
	Крупные	17.0–19.5	17.4	21	15	750

Примечание. min–max – пределы варьирования длины, *M* – среднее значение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Зрелые преднерестовые производители мойвы получены 16–21.03.2009 г. из уловов кошелькового невода на борту сейнера MS “Libas” во время промысла мойвы к северу от м. Нордкапп (72°08′ с.ш. 26°15′ в.д.). Производителей отбирали немедленно после поступления на борту. Самцов и самок определяли по внешним половым признакам и размещали отдельно в резервуарах (1 × 1 × 1 м) с постоянным протоком свежей морской воды (~100 л/мин) и непрерывной интенсивной аэрацией. Все использованные самки были разделены на четыре группы: две возрастные группы были разделены по размеру относительно среднего ещё на две группы – на мелкие и крупные (табл. 1). После ссезивания половых продуктов измеряли полную длину (*TL*) и массу рыб; для определения возраста извлекали отоциты.

Икру осеменяли “сухим” способом; через 10–15 мин её тщательно промывали сначала чистой, потом стерилизованной морской водой. Икру инкубировали в стандартных (128 × 86 мм) культуральных 24-луночных планшетах Nunc (“Thermo Fisher Scientific”, Дания) с рабочим и общим объёмом лунки 1 и 2 мл каждая. В лунку планшета помещали по одной икринке и в одну из них – две. Таким образом, в каждом планшете инкубировали по 25 яиц. Икру каждой пары производителей инкубировали в двух планшетах (всего 50 яиц) при температуре 5 и 8°C (± 0.1°C), размещённых в двух охлаждающих инкубаторах Termaks KB8182 (“Termaks”, Норвегия). После прибытия судна в порт развивающуюся икру доставили в Институт морских исследований (г. Берген), где инкубацию продолжили в двух термостатированных комнатах, настроенных на соответствующую условия эксперимента температуру – 5 и 8°C (± 0.1–0.3°C). Полную замену стерилизованной морской воды проводили каждые 2 сут. Всего в эксперименте индивидуально отслежено развитие 3850 яиц мойвы, полученных от 77 пар и размещённых в 154 планшетах.

Весь использованный в экспериментах живой эмбриологический материал непрерывно обследовали. За период проведения исследований каждое яйцо прошло от пяти до семи индивидуальных инспекций; каждый цикл занимал от 1 до 4 сут. Результаты наблюдений заносили в специальные протоколы, по которым для каждого яйца можно определить номер самки, время оплодотворения, номер планшета и расположение лунки. При каждом просмотре в протокол вносили все данные о состоянии эмбриона, стадию его развития, морфологическое состояние, наличие и тип отклонений. Период времени от осеменения до начала регулярных наблюдений (начало 1-й инспекции) составил для разных групп яиц от 4 до 5 сут.

При выделении этапов развития и описании зарегистрированных отклонений использованы понятия и терминология по Болларду (Ballard, 1973a, 1973b, 1981). Каждое отклонение определённого типа, сформированное у конкретной особи, учитывали только один раз и только в категории, соответствующей его первой регистрации, т.е., если у особи было не одно отклонение, учитывали только отклонение, зарегистрированное первым. Особей с высокой степенью резорбции запаса желтка и готовых к переходу на внешнее питание, но погибших до завершения опытов при учёте смертности в эксперименте не учитывали, так как их гибель, по нашему мнению, была обусловлена несоответствием условий существования в чрезвычайно ограниченном объёме лунки планшета потребностям эмбрионов на достигнутых стадиях развития.

Достоверность различий в частоте формирующихся отклонений и смертности при инкубации при разной температуре, а также в потомстве от самок разных размерных и возрастных групп оценивали на основании коэффициента угловой трансформации (φ – преобразования Фишера) – аналога *t*-критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Использованные в работе производители относились к двум возрастным группам – 3 и 4 года. Самки были мельче самцов (13.0–19.5 против 16.0–19.5 см), 3-летние самки – меньше 4-летних (табл. 1).

Продолжительность эмбрионального периода развития под оболочкой при температуре 5°C варьировала в пределах 30–36 (в среднем 34) сут, а при 8°C – 22–25 (24) сут

При инкубации мойвы наблюдали возникновение аномалий развития, которые мы разделили на десять типов. Каждое нарушение развития было связано с определённым этапом онтогенеза и соответствующим ему комплексом морфогенетических движений и других процессов, что в большинстве случаев определяло характер этих отклонений и хронологию их появления и регистрации.

1. Нарушение оплодотворения и дробления. К этой группе отнесены яйца либо не приступавшие к развитию, либо погибшие на этапе дробления. Вследствие проведения 1-й инспекции спустя 4–5 сут после осеменения нарушения этого типа были выявлены после гибели яиц по остаточным морфологическим признакам. Для них было характерно полное отсутствие признаков дробления цитоплазматического диска или наличие в перивителлиновом пространстве остатков относительно крупных бластомеров, фрагментов диска дробления.

2. Нарушение бластуляции или остановка развития после завершения бластуляции. Все яйца с аномалиями этого типа во время проведения 1-й инспекции были мертвы. Внутри яйцевых оболочек сохранялся желток с расположенным на его анимальном полюсе остатком бластодиска или в перивителлиновом пространстве присутствовали его фрагменты в виде отдельных или объединённых в мелкие группы относительно мелких клеток. Бластодиск сохранял относительно нормальную форму или имел признаки деформации, однако причиной изменения формы могла быть гибель зародыша.

3. Нарушение гастрюляции – дезорганизация процесса гастрюляции, формирование нерегулярных агрегатов клеток гипобласта с образованием в разных частях зародышевого кольца двух или более центров их конвергенции. Формирование этой аномалии наблюдалось с первых стадий гастрюляции, наступавших почти одновременно с началом эпиболии, и завершалось к моменту обрастания желтка ~ 30–40%. Особи из этой группы после формирования отклонения сохраняли жизнеспособность в течение 6–7 сут. Признаки ранней дезорганизации процесса осевой конвергенции относительно легко идентифицировали во время проведения 1-й инспекции.

4. Остановка эпиболии и желточного синцитиального слоя, блокирующая дальнейшее распространение клеточного материала к вегетативному полюсу, приводит к тому, что в течение 1–3 сут зародыш развивается на очень ограниченной площади, формируя уродливое образование.

5. Микроцефалия – нарушение процесса осевой конвергенции клеточного материала зародыша на этапе органогенеза, приводящее в ходе дальнейшей дифференцировки к деформациям, диспропорциям и недоразвитию различных участков осевого зачатка. Чаще всего наблюдали формирование зародышей меньшего размера, с нарушением пропорций, чаще с недоразвитым головным отделом (микроцефалия). Встречались случаи удвоения некоторых участков осевых структур. Многие из таких зародышей были способны развиваться от нескольких суток до выхода из яйцевых оболочек.

6. Некрозы. Помутнение тканей в разных отделах центральной нервной системы, вероятно, является следствием непрограммированной гибели клеток (Oppenheim, 1991), вызывающей некротические явления в соответствующем месте. Такие помутнения приводят к постепенным деформациям осевых структур, прилегающих к поражённому участку, и не вызывают быстрой гибели зародыша. В зависимости от размера поражённого участка зародыши погибали на поздних стадиях эмбриогенеза или в начале личиночного периода. Иногда при слабых повреждениях формировалась внешне почти нормальная предличинка.

7. Поздняя эмбриональная смертность – гибель эмбрионов, не имевших идентифицированных морфологических отклонений, на поздних стадиях эмбриогенеза. Обычно это происходило после заметного замедления темпа развития зародыша.

8. Аномальные предличинки – вылупление предличинок аномального строения. В подавляющем большинстве случаев эти предличинки имели искривления отделов тела или осевых структур. Такие отклонения, очевидно, формировались ещё в эмбриональном периоде, но оставались не замеченными у эмбрионов, находящихся в сгруппированном состоянии внутри яйцевых оболочек.

9. Гибель после вылупления – гибель в течение 1.0–1.5 сут после вылупления или непосредственно в процессе вылупления, когда эмбрион только что полностью или частично вышел из яйцевой оболочки. Некоторые особи с такими отклонениями имели лёгкие помутнения тканей, пониженную подвижность, немного уменьшенные размеры и т.д., но определить причину их гибели однозначно было невозможно.

Таблица 2. Число эмбрионов с отклонениями развития разного типа и смертность мойвы *Mallotus villosus*, развивающейся при температуре 5 и 8°C

Тип отклонения и смертность	5°C (n = 1925)		8°C (n = 1925)		φ
	n, экз.	%	n, экз.	%	
1. Нарушение оплодотворения и дробления	40	2.10 (20.4)	37	1.9 (13.4)	0.43
2. Нарушение бластуляции	14	0.70 (7.1)	18	0.9 (6.5)	0.34
3. Нарушение гастрюляции	1	0.05 (0.5)	2	0.1 (0.7)	0.56
4. Остановка эпиболии	3	0.20 (1.5)	1	<0.1 (0.4)	1.36
5. Микроцефалия	64	3.30 (32.7)	53	2.8 (19.2)	0.84
6. Некрозы	1	<0.10 (0.5)	39	2.0 (14.1)	7.41**
7. Поздняя эмбриональная смертность	27	1.40 (13.8)	85	4.4 (30.8)	4.84**
8. Аномальные предличинки	8	0.40 (4.1)	9	0.5 (3.2)	0.47
9. Гибель после вылупления	3	0.20 (1.5)	15	0.8 (5.4)	2.79*
10. Невылупившиеся	35	1.80 (17.9)	17	0.9 (6,2)	2.44*
Все типы отклонений	196	10.20 (100)	276	14.3 (100)	3.41**
Смертность:					
– без учёта невылупившихся	118	6.1	223	11.6	2.60**
– включая невылупившихся	153	7.9	240	12.5	4.70**

Примечание. Доля особей с аномалиями развития, %: за скобками – от числа исследованных, в скобках – от числа зарегистрированных отклонений; различия достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01.

10. Невылупившиеся зародыши – неспособность эмбрионов к самостоятельному выходу из яйцевых оболочек. К этому типу отнесены зародыши, которые, имея внешне нормальную морфологию, не вылупились или погибли внутри яйцевых оболочек в течение 3 сут после окончания процесса вылупления остальных эмбрионов.

Отклонения всех выделенных типов были зарегистрированы при развитии мойвы в условиях обоих значений температуры, но частоты их встречаемости и соотношение, их общее число и смертность различались (табл. 2). Различия в числе отклонений 1–5-го и 8-го типов были недостоверны ($p > 0.05$). При 8°C было отмечено гораздо больше, чем при 5°C, аномалий 6-го, 7-го ($p < 0.01$) и 9-го типа ($p < 0.05$), а 10-го типа – меньше ($p < 0.05$). Все суммарные показатели (общее число отклонений, смертность внутри яйцевых оболочек и за эмбриональный период, а также в течение первых 3 сут после вылупления) достоверно ($p < 0.01$) больше при 8°C.

Отклонения 1–4-го типа были зарегистрированы при проведении 1-й инспекции, 5–6-го – 2-й и 3-й, 7–10 типа – 4-й–6-й. Инспекции развивающегося материала следовали непрерывно одна за другой в хронологическом порядке. Каждый цикл просмотров занимал определённый период времени, началу и концу которого соответствовало

определённое морфологическое состояние или событие в онтогенезе развивающегося материала. В течение каждой инспекции было зарегистрировано соответствующее число отклонений и погибших особей, что демонстрирует характерную динамику этих показателей (табл. 3, 4).

Число отклонений, обнаруженных в развитии потомства самок разных размерно-возрастных групп, в условиях разной температуры несколько различалось (табл. 5), однако отчётливых закономерностей не обнаружено. В частности, при 5°C качество развития потомства 3-летних самок всех размеров было достоверно лучше ($\phi = 2.3$, $p < 0.05$) по сравнению с потомством 4-летних самок всех размеров, а при 8°C в потомстве молодых самок отклонений было достоверно больше ($\phi = 4.43$, $p < 0.01$). При 5°C икра мелких младших самок развивалась достоверно лучше ($\phi = 3.72$, $p < 0.01$), чем крупных, а при 8°C – хуже ($\phi = 5.44$, $p < 0.01$). Потомство мелких старших самок при 8°C развивалось достоверно хуже ($\phi = 2.39$, $p < 0.05$), чем потомство крупных. Различия в общем числе отклонений, формирующихся в раннем развитии потомства мелких и крупных старших самок при 5°C недостоверны ($\phi = 1.04$, $p > 0.05$).

Таблица 3. Динамика смертности мойвы *Mallotus villosus* на ранних этапах онтогенеза при температуре 5°C, зарегистрированная в процессе проведения семи инспекций

№ инспекции	Этап развития	Возраст, % средней продолжительности развития под оболочкой	Отклонения развития		Смертность	
			n, экз.	%	n, экз.	%
1	Органогенез: начало сомитогенеза, 0–9 пар сомитов	12–17	93	4.8 (47.5)	58	3.0 (49.2)
2	Начало подвижного состояния, 35–48 мускульных сегментов	29–33	27	1.4 (13.8)	0	0 (0)
3	Дифференцировка желёз вылупления, ~70 мускульных сегментов	50–59	12	0.6 (6.2)	5	0.3 (4.2)
4	Начало вылупления	77–79	27	1.4 (13.8)	31	1.6 (26.3)
5	Вылупление и предличинки (1-е сут после вылупления)	88–100	1	<0.1 (0.5)	12	0.6 (10.2)
6	Завершение вылупления и предличинки (1.0–1.5 сут после вылупления)	103–109	9	0.5 (4.6)	5	0.3 (4.2)
7	3 сут после завершения вылупления	109–115	27	1.4 (13.8)	7	0.4 (5.9)
	Всего		196	10.2 (100)	118	6.1 (100)

Примечание. Здесь и в табл. 4: за скобками – доля особей от общего числа исследованных, в скобках – от числа зарегистрированных с отклонениями развития или от числа погибших.

Таблица 4. Динамика смертности мойвы *Mallotus villosus* на ранних этапах онтогенеза при температуре 8°C, зарегистрированная в процессе проведения пяти инспекций

№ инспекции	Этап развития	Возраст, % средней продолжительности развития под оболочкой	Отклонения развития		Смертность	
			n, экз.	%	n, экз.	%
1	Органогенез: начало сомитогенеза, 0–15 пар сомитов	17–21	91	4.7 (32.9)	56	2.9 (25.1)
2	Подвижное состояние, 40–60 мускульных сегментов, начало пигментации	33–38	44	2.3 (15.9)	1	0.05 (0.5)
3	Дифференцировка желёз вылупления, ~ 70 мускульных сегментов	50–54	112	0.6 (4.4)	1	0.05 (0.5)
4	Начало–конец вылупления	96–104	89	4.6 (32.3)	140	7.3 (62.8)
5	Первые 3 сут после окончания вылупления	113–117	40	2.1 (14.5)	25	1.3 (11.2)
	Всего		276	14.3 (100)	223	11.6 (100)

Таблица 5. Доля особей с отклонениями в потомстве самок разных размерно-возрастных групп мойвы *Mallotus villosus*, развивающихся при температуре 5 и 8°C, %

Возраст самок, лет	Размерная группа	5°C	В среднем	8°C	В среднем	Число исследованных яиц
3	Мелкие	7.3	(9.9)	18.4	(15.7)	700
	Крупные	12.6		12.8		650
4	Мелкие	15.0	(13.1)	15.0	(11.4)	200
	Крупные	12.0		9.2		325

Таблица 6. Возраст начала вылупления и его продолжительность у мойвы *Mallotus villosus*, по данным разных авторов

Температура инкубации, °С	Возраст начала вылупления, сут	Продолжительность вылупления, сут	Источник информации
7.2	20	4	Friðgeirsson, 1976
2.0	59	~30	Gjøsæter, Gjøsæter, 1986
3.6	35	21	То же
4.0	37	~16	»
7.0	25	7	»
4.2	25	34	Penton, Davoren, 2013
7.4	20	4	То же
11.7	13	46	»
5.0	30	6	Наши данные
8.0	22	3	То же

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в наших экспериментах данные о длительности эмбрионального развития мойвы под оболочкой при температуре 5 и 8°C хорошо согласуются с некоторыми опубликованными данными (табл. 6). Однако приведённая в этих работах продолжительность периода вылупления при близких значениях температуры значительно различается и существенно больше, чем установленная в наших экспериментах. Разница в сроках вылупления определяется как индивидуальными особенностями эмбрионов, так и различиями в условиях инкубации разных особей в пределах одной порции или кладки. Ухудшение кислородных условий, например, снижает темп развития, как это, в частности, было показано на атлантическом лососе *Salmo salar* (Hamor, Garside, 1976), и, соответственно, увеличивает диапазон продолжительности инкубационного периода. При использовании метода индивидуальных наблюдений все особи находятся в одинаковых условиях и различия в хронологических характеристиках определяются исключительно индивидуальными особенностями, что, по-видимому, и определяет большую синхронность вылупления.

В наших опытах моделировались условия глубинного нереста, в результате которого потомство развивается при относительно постоянной низкой температуре. При 8°C общее число зарегистрированных отклонений и смертность были значимо больше, чем при 5°C, что позволяет считать последнее значение более благоприятным для развития исследуемого вида. По сравнению с известными для других видов костистых рыб данными смертность мойвы в период развития внут-

ри яйцевых оболочек даже при 8°C была невысока — в среднем 7.5 (5.0–12.4)%. Для сравнения: в процессе инкубации икры японского угря *Anguilla japonica* (Okamura et al., 2007) и атлантического лосося *Salmo salar* (Gunnes, 1979) при оптимальной температуре смертность в яйцевых оболочках составляет ~14%, речного окуня *Perca fluviatilis* — ~20% (Guma'a, 1978), пустынного карпозубика *Cyprinodon macularius* — ~9% (Kinne, Kinne, 1962), пятнистой зубатки *Anarhichas minor* — ~60% (Hansen, Falk-Petersen, 2001), сероспинки, или элевайфа, *Alosa pseudoharengus* — 62% (Edsall, 1970). Смертность осеменённой нормальной по протеканию раннего дробления икры атлантической трески достигает 23% (Avery et al., 2009), а в потомстве колючего хромиса *Acanthochromis polyacanthus* от производителей наивысшего качества минимальная смертность внутри оболочек — 20% (Donelson et al., 2008).

Границы толерантной зоны температуры для раннего развития мойвы не определены, но значения 5 и 8°C, вероятнее всего, находятся в её пределах. Результаты проведённых опытов позволяют предположить, что с дальнейшим увеличением температуры качество развития будет продолжаться снижаться. При меньшей суммарной частоте встречаемости отклонений в развитии при 5°C доля эмбрионов, не способных выйти самостоятельно из яйцевых оболочек, была значимо больше. При дальнейшем снижении температуры инкубации этот тип отклонений, вероятно, будет вносить ещё больший вклад в увеличение смертности. В экспериментах по инкубации икры мойвы при температуре 2°C (Gjøsæter, Gjøsæter, 1986), близкой к нижнему пределу диапазона, продолжительность вылупления была сопоставима с продолжительно-

стью развития под оболочкой (табл. 6), что может являться косвенным признаком негативного влияния низкой температуры на реализацию онтогенеза. В экспериментах с инкубацией икры мойвы при разной постоянной температуре (4,2, 7,4 и 11,2°C) с целью имитации демерсальных и пляжных условий развития наилучший результат был получен при 7,4°C (Penton, Davoren, 2013). При 4,2°C развитие сопровождалось более высокой смертностью, а при 11,2°C кроме повышения смертности в двух вариантах опытов из трёх произошло заметное снижение темпа развития. Этот феномен авторы не обсуждают, однако очень вероятно, что он является признаком негативного воздействия высокой температуры.

Опыты по инкубации икры мойвы при постоянной температуре моделируют естественные условия глубинных нерестилищ только в приближительной степени, так как не учитывают эффект постепенного прогрева в процессе длительного эмбрионального периода, а от крайне изменчивых условий приливно-отливной зоны они отличаются принципиально. Очевидно, что временный характер воздействия экстремальных значений температуры в случае пляжного нереста смягчает отрицательный эффект на развитие мойвы, однако вклад в воспроизводство вида каждой из двух локаций нереста и биологическое значение такой диверсификации в настоящее время остаётся не вполне понятным.

Динамика формирования аномалий при 5 и 8°C имела сходный характер. Наибольший прирост числа отклонений зарегистрирован на первых этапах развития (от осеменения до органогенеза, когда происходит закладка основных систем органов зародыша) и в процессе вылупления. В середине эмбрионального периода прирост также продолжался, но заметно меньшими темпами. Показатель смертности в процессе развития при разной температуре также изменялся сходным образом, но в отличие от динамики формирования отклонений в середине эмбрионального периода смертность практически отсутствовала. Точно такая же динамика смертности отмечена в эмбриональном развитии пятнистой зубатки (Hansen, Falk-Petersen, 2001).

В процессе первой инспекции зарегистрировались отклонения 1–4-го типов, которые в это время преимущественно определяли и величину смертности. Основную долю в этой совокупности составляли неоплодотворённые яйца, икринки с сильными нарушениями деления и бластуляции. Мы учитывали только яйца, погибшие в результате предыдущих нарушений, но, по-видимому, нарушений было больше, так как показано, что многие яйца с аномальным дроблением способны развиваться в личинки с нормальной морфологией (Kjórsvik, 1994; Avery, Brown, 2005; Avery et al.,

2009). По частоте формирования отклонений 1–4-го типов в условиях обоих значений температуры значимые различия не обнаружены. По-видимому, это объясняется тем, что преобладающие аномалии 1–2-го типов (нарушение оплодотворения и дробления и нарушение бластуляции) в основном определяются состоянием ооцитов, качеством спермы, проблемами с включением собственного ядерного генома зародыша и запуском морфогенеза (Neufakh, 1959; Кафиани, Тимофеева, 1964; Kane, Kimmel, 1993), а не температурными условиями.

Дальнейшее увеличение общего числа регистрируемых отклонений происходило за счёт некрозов и микроцефалии, которые не вызывают быстрой гибели зародышей или не вызывают её вообще. Этим объясняется практически полное отсутствие увеличения гибели зародышей в середине эмбриогенеза. К концу эмбриогенеза смертность начинает увеличиваться, значительно опережая темп увеличения числа отклонений. Увеличение смертности в конце эмбриогенеза и в процессе вылупления происходит преимущественно за счёт гибели эмбрионов от не идентифицированных ранее нарушений, которые были объединены в группы “поздняя эмбриональная смертность” и “гибель после вылупления”, а также эмбрионов, отнесённых к группам “микроцефалия”, “некрозы”.

При инкубации мойвы при температуре 8°C общее число отклонений, суммарная смертность за эмбриональный период и вскоре после вылупления, а также смертность внутри яйцевых оболочек значимо больше, чем при 5°C (табл. 2). При этом достоверные различия между двумя вариантами выявлены по частоте формирования отклонений 6–7-го и 9–10-го типов. В составе общего числа отклонений наиболее значимую долю при 5 и 8°C составляли аномалии пяти типов (нарушение оплодотворения и дробления, микроцефалия, некрозы, поздняя эмбриональная смертность и невылупившиеся) – соответственно 84,8 и 77,5%. При этом разные температурные условия инкубации определяли существенные различия в соотношении типов отклонений. Особенно заметно это проявилось в случае некрозов, которых зарегистрировано намного больше при 8°C, и невылупившихся, доля которых значительно больше при 5°C. Причиной более высокого числа невылупившихся при 5°C, возможно, является некоторое снижение активности фермента желёз вылупления (Luczynski et al., 1987) и снижение двигательной активности эмбриона при пониженной температуре. Подвижность эмбриона является в этом процессе вторичным (Yamagami, 1981), но необходимым фактором (Armstrong, 1936).

Ранее с помощью аналогичной методики были проведены многолетние исследования арктоно-

вежской трески (Solemdal et al., 1998; Makhotin et al., 2001). Динамика формирования аномалий в раннем онтогенезе этого вида и мойвы в целом имеет высокое сходство, однако первый пик у трески выражен значительно слабее, а второй — значительно сильнее. При этом среднее значение частоты формирования отклонений у трески в разные годы проведения исследований составляло 22–34% (Makhotin et al., 2001), что значительно превышает число отклонений, выявленных у мойвы при развитии в условиях и 5, и 8°C (10.2 и 14.3%). Динамика суммарной смертности у трески (Solemdal et al., 1998) в общих чертах сходна с таковой у мойвы, но отличается меньшей выраженностью пиков в конце эмбриогенеза и в начале вылупления. При этом суммарная смертность трески в раннем онтогенезе в два–три раза больше, чем у мойвы (23.8–31.0 против 7.9 и 12.5%). Качественный состав отклонений и их соотношения, выявленные в развитии мойвы, отличаются от описанного для трески (Makhotin et al., 2001). У мойвы отсутствуют нарушения водно-солевого баланса, проявляющиеся в виде избыточного обводнения или потери воды, которое отражается на объёме головного гидросинуса, и протоптеригия, присутствующие у эмбрионов трески. Также не зарегистрированы нарушения клеточных контактов провизорных покровов предличинки, вызывавшие их разрыв и быструю гибель особи. Таким образом, с помощью методики индивидуального отслеживания мы показали, что развитие трески по сравнению с мойвой сопровождается формированием гораздо большего числа отклонений и более высокой смертностью. По-видимому, причина этих различий определяется видоспецифическим комплексом особенностей репродуктивной биологии. Треска характеризуется высокой индивидуальной плодовитостью, многопорционностью, особенностями гормональной регуляции синхронного созревания больших порций ооцитов, сложной структурой нерестовой популяции. Короткоцикловая мойва с её практически всегда одноразовым нерестом по всем этим показателям занимает почти противоположное положение. В пользу видоспецифичности отмеченных особенностей раннего развития трески говорит то, что в её икре, выловленной в экологически чистых заливах Норвегии, было обнаружено до 60% хромосомных aberrаций (Kjórsvik et al., 1984) при среднем значении 18.5% (Stene, 1987).

В исследованиях разных аспектов материнского эффекта на качество раннего развития потомства выявлены связи его различных характеристик с размерами, возрастом, темпом роста, показателями состояния самки и последовательным номером нереста, от которого он получен. Эти связи у разных видов проявляются в разной степени (Владимиров, 1975; Knutsen, Tilseth, 1985; Bromage, Cumarantunga, 1988; Kjesbu et al., 1991,

1996; Solemdal et al., 1995; Chambers, Leggett, 1996; Brooks et al., 1997; Trippel et al., 1997; Marteinsdottir, Steinarsson, 1998; Trippel, 1998; Laine, Rajasilta, 1999; Marteinsdottir, Begg, 2002; Berkeley et al., 2004; Donelson et al., 2008). На основании приведённых в этих работах данных можно предполагать, что наиболее успешно будет развиваться потомство крупных самок мойвы старшего возраста при 5°C, однако полученные результаты не подтвердили это предположение. Лучший результат был получен в развитии потомства мелких 3-леток при 5°C, т.е. медленно растущих и молодых рыб. Второй результат был в группе крупных 4-леток при 8°C, что вполне соответствует выдвинутой гипотезе, но противоречие в том, что он лучше, чем развитие потомства самок этой группы при 5°C. Во всех остальных вариантах потомство более крупных рыб развивалось лучше, однако не все различия достоверны. Положительная связь качества развития потомства с размером самки заметно слабее связи с её качественными показателями, имеющими, очевидно, ведущее значение, и иногда может не проявляться вовсе (Knutsen, Tilseth, 1985; Chambers et al., 1989; Marteinsdottir, Steinarsson, 1998). Однако размер одновозрастных рыб в высокой степени является отражением качества их питания и других условий жизни, что проявилось в большинстве вариантов наших экспериментов. Связь с возрастом обнаружить не удалось. Мелкие 4-летки были мельче крупных 3-леток, и в этом случае потомство старших самок развивалось хуже при обоих значениях температуры. В потомстве молодых рыб не наблюдалось заметного снижения выживаемости, как это описано для видов с более сложной структурой нерестовой популяции, у которых констатируется более низкое качество потомства от первого нереста по сравнению с последующими (Bromage, Cumarantunga, 1988; Solemdal et al., 1995; Kjesbu et al., 1996; Brooks et al., 1997; Trippel, 1998). Это согласуется с тем, что у мойвы практически не встречается повторного нереста (Collett, 1903; Расс, 1933; Поздняков, 1960, 1962; Sætre, Gjøsaeter, 1975; Christiansen et al., 2008) и потомство как старших, так и младших рыб является потомством первого нереста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Владимиров В.И. 1973. Влияние скорости роста производителей на выживаемость и численность потомства у рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 13. Вып. 6. С. 963–976.
- Владимиров В.И. 1974. Вариабельность размеров рыб на ранних этапах жизни и выживаемость // *Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб*. Киев: Наук. думка. С. 227–254.
- Владимиров В.И. 1975. Критические периоды развития у рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 15. Вып. 6. С. 955–975.
- Кафиани К.А., Тимофеева М.Я. 1964. Синтез РНК ядер в раннем эмбриональном развитии // *ДАН СССР*. Т. 154. С. 721–724.

- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Никольский Г.В. 1962. О причинах флуктуации численности у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 1. Вып. 4 (21). С. 659–665.
- Поздняков Ю.Ф. 1959. Икротетание мойвы в аквариуме // Изв. Карел. и Кол. филиала АН СССР. Т. 3. С. 145–147.
- Поздняков Ю.Ф. 1960. Материалы о развитии мойвы Баренцева моря // Тр. ММБИ. Т. 2. Вып. 6. С. 211–225.
- Поздняков Ю.Ф. 1962. Распределение личинок мойвы в южной и юго-восточной части Баренцева моря // Там же. Т. 8. Вып. 4. С. 134–145.
- Расс Т.С. 1933. Нерест мойвы *Mallotus villosus* Баренцева моря // Тр. ГОИН. Т. 4. Вып. 1. С. 3–35.
- Armstrong P.B. 1936. Mechanism of hatching in *Fundulus heteroclitus* // Biol. Bull. V. 71. № 2. P. 407.
- Avery T.S., Brown A.J. 2005. Investigating the relationship among abnormal patterns of cell cleavage, egg mortality and early larval condition in *Limanda ferruginea* // J. Fish Biol. V. 67. P. 890–896.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00783.x>
- Avery T.S., Killen S.S., Hollinger T.R. 2009. The relationship of embryonic development, mortality, hatching success, and larval quality to normal or abnormal early embryonic cleavage in Atlantic cod, *Gadus morhua* // Aquaculture. V. 289. P. 265–273.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.12.011>
- Ballard W.W. 1973a. Morphogenetic movements in *Salmo gairdneri* Richardson // J. Exp. Zool. V. 184. № 1. P. 27–48.
- Ballard W.W. 1973b. A new fate map for *Salmo gairdneri* // Ibid. V. 184. № 1. P. 49–73.
- Ballard W.W. 1981. Morphogenetic movements and fate maps of vertebrates // Amer. Zool. V. 18. P. 119–135.
- Berkeley S.A., Chapman C., Sogard S.M. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in marine fish // Ecology. V. 85. P. 1258–1264.
<https://doi.org/10.1890/03-0706>
- Blaxter J.H. 1992. The effect of temperature on larval fishes // Netherl. J. Zool. V. 42. № 2–3. P. 336–357.
<https://doi.org/10.1163/156854291X00379>
- Bromage N.R., Cumarantunga R. 1988. Egg production in the rainbow trout // Recent advances in aquaculture / Eds. Muir J.F., Roberts R. London; Sydney: Croom Helm. P. 65–138.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-9743-4_2
- Brooks S., Tyler C.R., Sumpter J.P. 1997. Egg quality in fish: what makes a good egg? // Rev. Fish Biol. Fish. V. 7. P. 387–416.
<https://doi.org/10.1023/A:1018400130692>
- Cameron P., Berg J. 1992. Morphological and chromosomal aberrations during embryonic development in dab *Limanda limanda* // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 91. P. 163–169.
- Chambers R.C., Leggett W.C. 1996. Maternal influences on variation in egg sizes in temperate marine fishes // Amer. Zool. V. 36. P. 180–196.
<https://doi.org/10.1093/icb/36.2.180>
- Chambers R.C., Leggett W.C., Brown J.A. 1989. Egg size, female effects, and the correlations between early life history traits of capelin, *Mallotus villosus*: an appraisal at the individual level // Fish. Bull. U.S. V. 87. P. 515–523.
- Christiansen J.S., Præbel K., Siikavuopio S., Carscadden J.E. 2008. Facultative semelparity in capelin *Mallotus villosus* (Osmeridae) – an experimental test of a life history phenomenon in a sub-arctic fish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 360. P. 47–55.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.04.003>
- Collett R. 1903. Meddelelser om Norges fiske i aarene 1884–1901. *Mallotus villosus* (Müller) 1776 // Fork. VitenskSehk. Krist. № 9. P. 147–162.
- Davenport J., Stene A. 1986. Freezing resistance, temperature and salinity tolerance in eggs, larvae and adults of capelin, *Mallotus villosus*, from Balsfjord // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 66. № 1. P. 145–157.
<https://doi.org/10.1017/S0025315400039710>
- Davenport J., Vahl O., Lonning S. 1979. Cold resistance in the eggs of the capelin *Mallotus villosus* // Ibid. V. 59. P. 443–453.
<https://doi.org/10.1017/S0025315400042764>
- Davoren G.K. 2013. Divergent use of spawning habitat by male capelin (*Mallotus villosus*) in a warm and cold year // Behav. Ecol. V. 24. № 1. P. 152–161.
<https://doi.org/10.1093/beheco/ars147>
- Dodson J.J., Carscadden J.E., Bernatchez L., Colombani F. 1991. Relationship between spawning mode and phylogeographic structure in mitochondrial DNA of North Atlantic capelin *Mallotus villosus* // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 76. P. 103–113.
- Donelson J.M., McCormick M.I., Munday P.L. 2008. Parental condition affects early life-history of a coral reef fish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 360. P. 109–116.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.04.007>
- Edsall T.A. 1970. The effect of temperature on the rate of development and survival of alewife eggs and larvae // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 99. № 2. P. 376–380.
<https://doi.org/10.1577/1548-8659>
- Eriksen E., Johansen O.G., Tjelmeland S. et al. 2009. Joint survey report. Methodology for assessment of the capelin spawning migration in the Barents Sea, spring 2009. Bergen: Inst. Mar. Res., 34 p.
- Frank K.T., Leggett W.C. 1981. Prediction of egg development and mortality rates in capelin (*Mallotus villosus*) from meteorological, hydrographic, and biological factors // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. № 11. P. 1327–1338.
<https://doi.org/10.1139/f81-179>
- Friðgeirsson E. 1976. Observations on spawning behaviour and embryonic development of the Icelandic capelin // Rit. Fiskideildar. V. 5. № 4. P. 1–35.
- Gjosæter H. 1998. The population biology and exploitation of capelin (*Mallotus villosus*) in the Barents Sea // Sarsia. V. 83. P. 453–496.
<https://doi.org/10.1080/00364827.1998.10420445>
- Gjosæter H., Gjosæter J. 1986. Observations on the embryonic development of capelin (*Mallotus villosus* Müller) from the Barents Sea // Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders. V. 18. P. 59–68.
- Guma'a S.A. 1978. The effects of temperature on the development and mortality of eggs of perch, *Perca fluviatilis* // Freshw. Biol. V. 8. P. 221–227.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1978.tb01443.x>
- Gunnes K. 1979. Survival and development of Atlantic salmon eggs and fry at three different temperatures // Aquacul-

- ture. V. 16. P. 211–219.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(79\)90109-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(79)90109-1)
- Hamor T., Garside E.T.* 1976. Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen, and water exchange // *Can. J. Zool.* V. 54. P. 1912–1917.
<https://doi.org/10.1139/z76-221>
- Hansen T.K., Falk-Petersen I.B.* 2001. The influence of rearing temperature on early development and growth of spotted wolffish *Anarhichas minor* (Olafsen) // *Aquat. Res.* V. 32. P. 369–378.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2001.00567.x>
- Hop H., Gjøsaeter H.* 2013. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // *Mar. Biol. Res.* V. 9. P. 878–894.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2013.775458>
- Kamler E.* 1992. Early life history of fish, an energetics approach // *Fish and fisheries.* V. 4. London: Chapman and Hall, 267 p.
- Kamler E.* 2002. Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 12. № 1. P. 79–103.
<https://doi.org/10.1023/A:1022603204337>
- Kamler E.* 2005. Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective // *Ibid.* V. 15. P. 399–421.
<https://doi.org/10.1007/s11160-006-0002-y>
- Kane D.A., Kimmel C.B.* 1993. The zebrafish midblastula transition // *Development.* V. 119. P. 447–456.
- Kinne O., Kinne E.M.* 1962. Rates of development in embryos of a cyprinodont fish exposed to different temperature-salinity-oxygen combinations // *Can. J. Zool.* V. 40. P. 231–253.
<https://doi.org/10.1139/z62-025>
- Kjesbu O.S., Klungsoyr J., Kryvi H. et al.* 1991. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition // *Can. J. Fish Aquatic Sci.* V. 48. P. 2333–2343.
<https://doi.org/10.1139/f91-274>
- Kjesbu O.S., Solemdal P., Bratland P., Fonn M.* 1996. Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Ibid.* V. 53. P. 610–620.
<https://doi.org/10.1139/f95-215>
- Kjørvik E.* 1994. Egg quality in wild and broodstock cod *Gadus morhua* L. // *World Aquacult. Soc.* V. 25. № 1. P. 22–29.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1994.tb00800.x>
- Kjørvik E., Stene A., Lønning S.* 1984. Morphological, physiological and genetical studies of egg quality in cod (*Gadus morhua* L.) // *The propagation of cod, Gadus morhua* L. Flødevigen Rapportser. № 1 / Eds. Dahl E. et al. Skien: Oluf Rassmussen. P. 67–86.
- Knutsen G.M., Tilseth S.* 1985. Growth, development, and feeding success of Atlantic cod larvae *Gadus morhua* related to egg size // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 114. P. 507–511.
<https://doi.org/10.1577/1548-8659>
- Laine P., Rajasilta M.* 1999. The hatching success of Baltic herring eggs and its relation to female condition // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 237. P. 61–73.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00213-5](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00213-5)
- Lavigne D.M.* 1996. Ecological interactions between marine mammals, commercial fisheries and their prey: unraveling the tangled web // *High-latitude seabirds.* V. 91. Pt. 4. Trophic relationships and energetics of endotherms in cold ocean systems / Ed. Montevecchi W.A. Ottawa: Can. Wildlife Serv. Occas. P. 59–71.
- Longwell A.C., Hughes J.B.* 1980. Cytologic, cytogenetic and developmental state of Atlantic mackerel eggs from the sea surface of New York Bight, and prospects for biological effects monitoring with ichthyoplankton // *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* V. 179. P. 275–291.
- Luczynski M., Strzezek J., Brzuzan P.* 1987. Secretion of hatching enzyme and its proteolytic activity in Coregoninae (*Coregonus albula* L. and *C. lavaretus* L.) embryos // *Fish Physiol. Biochem.* V. 4. P. 57–62.
<https://doi.org/10.1007/BF02044314>
- Makhotin V., Solemdal P., Korsbrekke K., Salthaug A.* 2001. Types and frequency of malformations and mortality in eggs of Arcto-Norwegian cod: a field study // *ICES CM.* № 12. 17 p.
- Marteinsdottir G., Begg G.A.* 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua* // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 235. P. 235–256.
- Marteinsdottir G., Steinarsson A.* 1998. Maternal influence on the size and viability of Iceland cod (*Gadus morhua*) eggs and larvae // *J. Fish Biol.* V. 52. P. 1241–1258.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00969.x>
- Nakashima B.S., Wheeler J.P.* 2002. Capelin (*Mallotus villosus*) spawning behaviour in Newfoundland waters – the interaction between beach and demersal spawning // *ICES J. Mar. Sci.* V. 59. P. 909–916.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1261>
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H.* 2016. *Fishes of the World.* Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p.
- Neyfakh A.A.* 1959. X-ray inactivation of nuclei as a method for studying their function in the early development of fishes // *J. Embryol. Exp. Morphol.* V. 7. P. 173–192.
- Okamura A., Yamada Y., Horie N. et al.* 2007. Effects of water temperature on early development of Japanese eel *Anguilla japonica* // *Fish. Sci.* V. 73. P. 1241–1248.
<https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2007.01461.x>
- Oppenheim R.W.* 1991. Cell death during development of the nervous system // *Ann. Rev. Neurosci.* V. 14. P. 453–501.
- Penton P.M., Davoren G.K.* 2013. A common garden experiment on capelin (*Mallotus villosus*) early life history stages to examine use of beach and deepwater spawning habitats // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 439. P. 54–60.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.10.009>
- Penton P., Davoren G., Montevecchi W., Andrews D.* 2012. Beach and demersal spawning in capelin (*Mallotus villosus*) on the northeast Newfoundland coast: egg developmental rates and mortality // *Can. J. Zool.* V. 90 № 2. P. 248–256.
<https://doi.org/10.1139/z11-132>
- Penton P.M., McFarlane C.T., Spice E.K. et al.* 2014. Lack of genetic divergence in capelin (*Mallotus villosus* – Osmeridae) spawning at beach versus subtidal habitats in coastal embayments of Newfoundland // *Ibid.* V. 92. P. 377–382.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0261>
- Pepin P.* 1991. Effect of temperature and size on development, mortality and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* V. 48. P. 503–518.
<https://doi.org/10.1139/f91-065>

- Præbel K., Christiansen J.S., Fevolden S.E.* 2009. Temperature and salinity conditions in a sub-Arctic intertidal spawning habitat for capelin // *Mar. Biol. Res.* V. 5. P. 511–514. <https://doi.org/10.1080/17451000902729670>
- Sætre R., Gjørseter J.* 1975. Ecological investigations on the spawning grounds of the Barents Sea capelin // *Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders.* V. 16. P. 203–227.
- Scott B.E., Marteinsdottir G., Begg G.A. et al.* 2006. Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Ecol. Model.* V. 191. P. 383–415. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.015>
- Solemdal P., Kjesbu O.S., Fonn M.* 1995. Egg mortality in recruit- and repeat-spawning cod – an experimental study // *ICES CM 1995/G.* №35. 10 p.
- Solemdal P., Makhotin V., Fonn M.* 1998. Long-term studies on spawning in Arcto-Norwegian cod – mortality pattern of eggs and early larvae // *ICES CM 1996/DD.* № 8. 24 p.
- Stene A.* 1987. Light microscopical studies of chromosomes in embryos of cod, *Gadus morhua* L. // *J. Fish. Biol.* V. 31. P. 445–450. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05250.x>
- Trippel E.A.* 1998. Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 127. P. 339–359. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1998\)127<0339:ESAV-AS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1998)127<0339:ESAV-AS>2.0.CO;2)
- Trippel E.A., Kjesbu O.S., Solemdal P.* 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes // *Early life history and recruitment in fish populations. Fish and Fisheries. Ser. 21* / Eds. Chambers R.C., Trippel E.A. London: Chapman and Hall. P. 31–62. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1439-1_2
- Wallin L., Nissling A.* 1988. Cell morphology as an indicator of viability of cod eggs, *Gadus morhua* – results from an experimental study // *Fish. Res.* V. 38. № 3. P. 247–255. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00157-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00157-X)
- Yamagami K.* 1981. Mechanisms of hatching in fish: secretion of hatching enzyme and enzymatic choriolysis // *Amer. Zool.* V. 21. P. 459–471. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.459>