

УДК 597–13:597.562

А.В. Буслов, Н.П. Сергеева, О.И. Ильин*

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MACROCEPHALUS* (GADIDAE)

Выполнено инкубирование икринок тихоокеанской трески в 8 сериях с разными температурными условиями — от минус 0,04 до плюс 4,03 °С, в том числе со сменой температурного режима с теплого на холодный и наоборот. По результатам инкубирования подробно описаны морфологические изменения, проходящие в период эмбриогенеза. В течение развития выделены 22 морфологических признака, которые легко идентифицируются и отражают процесс морфогенеза. По результатам инкубирования, а также по литературным данным показано, что продолжительность эмбрионального периода тихоокеанской трески экспоненциально возрастает с уменьшением температуры воды. В ходе эксперимента выявлено, что развивающиеся икринки трески нормально переносят понижение температуры вплоть до замерзания воды, а также резкую смену температуры (более 3 °С) в сторону как потепления, так и похолодания. Периодизация эмбриогенеза трески в рамках общепринятой шкалы Расса показала, что в среднем I стадия занимает 21 % продолжительности всего эмбриогенеза, II — 23 %, III — 17 % и IV стадия — 39 %. Однако при отрицательной температуре инкубирования несколько сокращается относительная продолжительность стадий дробления и зародышевой полоски, а стадия оформившегося эмбриона растягивается практически на половину эмбриогенеза. При анализе влияния температуры на ход развития в более подробном рассмотрении выявлено, что снижение скорости эмбриогенеза в связи с уменьшением температуры приурочено преимущественно к поздним этапам роста зародыша. Моделирование процесса развития по выделенным морфологическим признакам показало, что при снижении температуры инкубирования продолжительность развития увеличивается линейно в первой половине эмбриогенеза, затем возрастает экспоненциально. В результате подобрана функция, которая удовлетворительно описывает полученные результаты и может использоваться для расчета продолжительности всего эмбриогенеза (или части) при любых изменениях температуры воды в характерном для тихоокеанской трески диапазоне.

Ключевые слова: тихоокеанская треска, икра, эмбриогенез, температура, стадии развития, продолжительность стадий.

Buslov A.V., Sergeeva N.P., Ilyin O.I. Embryonic development of pacific cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) // Izv. TINRO. — 2010. — Vol. 160. — P. 71–88.

Eggs of pacific cod were incubated in the experiment of 8 series in different temperature conditions from –0.04 to +4.03 °C including regimes of increasing or

* Буслов Александр Вячеславович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: Buslov.A.V@kamniro.ru; Сергеева Надежда Петровна, старший научный сотрудник, e-mail: Sergeeva.n.p@kamniro.ru; Ильин Олег Игоревич, кандидат физико-математических наук, старший научный сотрудник, e-mail: Ilin@kamniro-avacha.kamchatka.ru.

decreasing temperature, and morphological transformations in the process of embryogenesis are described in detail. Twenty two morphological signs are revealed which characterize well the process of morphogenesis and can be identified easily. There is concluded from the experiment and cited data that duration of the pacific cod embryonic period increases exponentially with water temperature decreasing, however, its developing eggs survive in conditions of low temperature (to the point of water freezing) or sharp changing of the temperature, both warming and cooling. Four stages of the embryogenesis (according to Rass scale) take the following shares for the pacific cod: I stage — 21 %, II stage — 23 %, III stage — 17 %, and IV stage — 39 %. However, under the temperature of incubation below 0 °C, relative duration of the stage of cleavage and embryonic shield shortens slightly whereas the stage of mature embryo extends to almost a half of the embryogenesis period because of decreasing of the rate of embryogenesis in late stages of embryonic growth. Modeling of the embryogenesis process with using the revealed morphological signs shows linear dependence of its rate on water temperature in the first half of the process and exponential dependence on the temperature in the second half of the process. The best fitted function describes satisfactory results of the experiment and can be used to estimate duration of the whole embryogenesis or any its stage under water temperature within usual range in the natural habitat of pacific cod.

Key words: pacific cod, fish eggs, embryogenesis, water temperature, stage of embryogenesis, duration of embryogenesis.

Введение

Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* — ценный и многочисленный объект промысла в дальневосточных морях. Разные стороны биологии этого вида широко освещены в литературе, чего нельзя сказать о вопросах эмбрионального развития, хотя данный период онтогенеза считается одним из критических в формировании численности поколений рыб (Светлов, 1960). До настоящего времени отечественными исследователями был осуществлен только один успешный эксперимент по искусственной инкубации икринок трески (Мухачева, Звягина, 1960). Другие известные попытки заканчивались гибелью икры на ранних стадиях (Горбунова, 1954; Полотов, Трипольская, 1954). Что касается работы В.А. Мухачевой и О.А. Звягиной (1960), то в ней описанию процесса собственно эмбрионального развития уделено относительно мало внимания. Еще в меньшей степени к этому вопросу обращались зарубежные исследователи, хотя известно большое количество работ с результатами экспериментов по инкубации икринок тихоокеанской трески (Yamamoto, Nishioka, 1952; Forrester, 1964; Forrester, Alderdice, 1966; Alderdice, Forrester, 1971; Mishima, 1984; Zhang, 1984; Seo et al., 2007; Laurel et al., 2008).

Из вышесказанного следует, что такой важный этап жизненного цикла тихоокеанской трески, как эмбриональное развитие, изучен и описан недостаточно. Кроме того, большинство опытов по инкубации икринок было выполнено в диапазоне температур 2–12 °C, а во время попытки проведения эксперимента при более низкой температуре (1 °C) выклева личинок не произошло (Yamamoto, Nishioka, 1952), из чего был сделан вывод, что нерест тихоокеанской трески при низких температурах не эффективен (Alderdice, Forrester, 1971). Однако сообщения о поимках в феврале-марте преднерестовой и нерестовой трески из-под льда в Тауйской губе Охотского моря (Хованский, Скрылев, 2001) и лагунах Чукотского полуострова (Датский, Андронов, 2007) позволяют предположить, что икрометание и эмбриональное развитие трески могут проходить при температурах, близких к отрицательным. Таким образом, цель исследования заключалась в проведении инкубации икринок тихоокеанской трески, описании морфологических процессов эмбрионального развития и выяснении его особенностей при разных температурных условиях, в том числе и при отрицательных значениях.

Материалы и методы

Текущие особи трески были пойманы 14 и 26 марта 2009 г. у юго-восточного побережья Камчатки в координатах 51°48'–50' с.ш. 158°20'–23' в.д. на изобатах

139–150 м. Лов производили снюрреводом на судне МРТК-316. Длина производителей изменялась от 69 до 78 см. Оплодотворение икры выполняли “сухим способом” на борту судна. Икру сцеживали в емкость, затем добавляли сперму, осторожно перемешивая, и оставляли на 10–15 мин, после чего добавляли воду. Оплодотворенной икре давали отстояться около часа, затем при помощи сита икру помещали в стеклянные банки с морской водой вместимостью 3 л. Транспортировка банок с икрой осуществлялась в термобоксах, снабженных аккумуляторами холода. Во время перевозки температура составляла 1,8 °С. В лаборатории икру помещали в стеклянные аквариумы-инкубаторы размерами 12х16х20 см, наполненные морской водой на 1/2 объема. Инкубацию икры проводили в охлаждаемых камерах холодильников “Samsung” при разном температурном режиме. Один раз в сутки половину объема воды в аквариумах заменяли на свежую. Температура свежей воды была такой же, как в инкубаторах, для чего воду наливали в стеклянные банки объемом 3 л и держали в тех же холодильниках. Морскую воду доставляли в пластиковых 20-литровых контейнерах из Авачинского залива. Соленость воды в экспериментах составляла 29–30 ‰.

Измерения температуры и наблюдения за развитием осуществляли два раза в сутки — утром и вечером. Инкубирование было проведено в 8 сериях с разными температурными условиями: –0,04; 1,26; 1,84; 2,59; 3,31; 4,03; 1,35 и 3,30 °С (средняя температура). В двух последних случаях в процессе эксперимента была осуществлена смена температурного режима с относительно теплого (3,93 °С) на холодный (0,22 °С) после 10 сут, и наоборот (с 0,86 до 4,55 °С) — после 8 сут. Описание морфогенеза и фотографирование проводили только на живых икринках. Для ранжирования процесса эмбрионального развития по стадиям и сопоставления с предыдущими исследованиями использовали шкалу, предложенную Т.С. Рассом (1946).

Наблюдения и измерения осуществляли при помощи бинокулярного микроскопа Olympus SZH10 и окуляр-микрометра 10X-D. Изображения объектов получены с помощью цифровой камеры-окуляра DCM35 с программным обеспечением “ScopePhoto”. Обработку изображений выполняли в PhotoShop. Всего было просмотрено и измерено свыше 1000 развивающихся икринок. Статистическую обработку данных выполняли в программе Statistica.

Авторы глубоко признательны сотруднику лаборатории морских промысловых рыб КамчатНИРО П.М. Починку, обеспечившему получение и доставку проб с развивающейся икрой.

Результаты и их обсуждение

Поскольку для доставки оплодотворенных икринок требовалось время, то процесс активации яйца и кортикальной реакции нами не зафиксирован. На начало наблюдений икринки находились на стадии 2–4 бластомеров, располагались на дне банок, образуя небольшие сгустки за счет незначительной клейкости, которая ощущалась при прикосновении. Однако при взбалтывании воды эти сгустки легко распадались. Клейкость исчезала примерно на третьи сутки, и икринки свободно лежали на дне, всплывая и постепенно оседая при взбалтывании воды. Утрата клейкости у икринок тихоокеанской трески также отмечалась некоторыми исследователями (Yamamoto, Nishioka, 1952; Мухачева, Звягина, 1960; Forrester, 1964).

При описании эмбриогенеза остановимся на наиболее заметных диагностических признаках, характеризующих морфологические процессы развития икринок, которые достаточно четко наблюдаются и могут быть легко идентифицированы. Измерения икринок и некоторых внутренних структур, выполненные в ходе эксперимента, сведены в табл. 1.

Таблица 1
Table 1

Размерные характеристики икринок и эмбрионов тихоокеанской трески в течение развития, мкм

Dynamics of size parameters for the pacific cod eggs and embryos in the process of embryogenesis, μm

Номер признака (рис. 1-3)	Диаметр икринки, min—max (среднее)	Диаметр желтка, min—max (среднее)	Диаметр бластодиска, min—max (среднее)	Высота бластодиска, min—max (среднее)	Толщина оболочки	Ширина	Высота	Диаметр глаз	Измерено икринко, экз.
1	1145,2-1263,8 (1206,3)	1099,0-1137,0 (1105,2)	—	—	—	—	—	—	54
2	1158,5-1288,6 (1226,4)	1053,0-1152,2 (1111,1)	826,4-973,0 (912,0)	112,7-268,3 (188,4)	11,4-12,9 (12,2)	—	—	—	62
3	1197,3-1263,6 (1220,6)	1056,9-1162,2 (1095,1)	779,2-908,7 (848,3)	319,8-382,2 (348,4)	—	—	—	—	17
4	1204,0-248,0 (1225,5)	1046,0-1119,3 (1088,4)	978,9-998,4 (988,7)	337,3-413,9 (369,6)	11,4	—	—	—	13
5	1178,0-1240,0 (1214,0)	1059,0-1131,5 (1083,9)	821,5-930,0 (871,2)	248,0-279,0 (271,2)	—	—	—	—	8
6	1200,8-1247,0 (1223,5)	1016,0-1138,9 (1062,8)	939,1-1031,4 (981,1)	277,1-354,1 (320,8)	12,3	—	—	—	10
7	1216,2-1262,4 (1226,4)	1062,2-1139,2 (1100,7)	—	461,8-600,4 (531,1)	—	—	—	—	6
8	1143,7-1269,6 (1217,9)	1012,7-1145,4 (1054,9)	—	—	—	202,0	226,2	—	41
9	1162,7-1253,3 (1208,0)	996,6-1041,9 (1026,8)	—	—	—	202,8-214,5 (208,0)	241,6-317,1 (274,8)	—	5
10	1178,7-1255,4 (1211,5)	993,3-1082,4 (1022,0)	—	—	—	224,0	286,9-362,4 (318,6)	226,5-286,9 (256,7)	13
11	1175,8-1223,8 (1205,3)	948,5-1050,8 (1004,5)	—	—	—	347,1	319,0-348,0 (334,9)	—	22
12	1135,1-1236,5 (1193,8)	890,2-995,0 (937,7)	—	—	—	351,0-467,9 (409,5)	354,9	260,0	20

13	1170,0-1227,3 (1195,3)	955,1-1072,5 (984,7)	-	-	11,3	392,3-431,4 (414,4)	347,0	248,1-292,5 (266,1)	13
14	1215,6-1241,0 (1225,6)	1033,5-1076,4 (1056,1)	-	-	-	367,5	-	-	6
15	1142,7-1224,6 (1191,4)	971,1-994,5 (982,8)	-	-	-	417,3-452,4 (436,8)	401,3	257,4-281,6 (265,7)	12
16	-	-	-	-	-	-	-	-	0
17	1123,2-1236,3 (1203,3)	846,3-1113,4 (997,6)	-	-	-	495,3	-	237,9-290,2 (265,8)	16
18	1193,4-1240,2 (1219,1)	877,5-1045,2 (941,8)	-	-	-	510,9-565,5 (539,8)	-	241,8-290,6 (262,5)	14
19	1162,2-1263,6 (1207,1)	787,8-1103,7 (898,0)	-	-	11,3	448,5-562,8 (503,9)	479,7	241,8-305,0 (268,8)	29
20	1185,6-1267,5 (1214,0)	955,5	-	-	-	456,3-495,3 (475,8)	-	261,3-280,8 (272,0)	15
21	1177,8-1259,7 (1206,5)	857,3	-	-	8,3-9,7	444,6-573,3 (525,5)	-	257,4-347,1 (291,1)	15
22	1337,7-1606,8 (1440,5)	686,4-943,8 (825,8)	-	-	6,5	-	-	-	33

Стадия дробления (I).

Дробление икринок тихоокеанской трески меробластическое, поскольку яйца телolecитального типа. Первая борозда дробления делит диск на две равные части, причем борозды деления не выходят за пределы анимального полушария и не распространяются на вегетативное (рис. 1, 1). В естественном положении икринки ориентированы анимальным полюсом вниз. На стадии 4 бластомеров диаметр диска дробления составляет около 80 % от диаметра желтка, а размер blastomera по диагонали — 507 мкм. На протяжении первых дроблений перивителлиновое пространство занимает около 8,4 % от диаметра икринки. Борозды дробления образуются быстро, а интерфазные промежутки покоя между дроблениями минимальны.

В результате следующих делений blastodiska (более 24 blastomeres) образуется крупноклеточная морула (рис. 1, 2). На момент образования 32 blastomeres их размеры колеблются от 180 до 203 мкм, а при дальнейших делениях уменьшаются до 115 мкм. Диаметр blastodiska увеличивается до 89 % от диаметра желтка, а его высота составляет около 22 %. Перивителлиновое пространство возрастает до 9,4 % от диаметра икринки. Последующие морфологические изменения хорошо прослеживаются при образовании мелко-клеточной морулы (рис. 1, 3). На этом этапе размер blastomeres не превышает 57 мкм, причем в центре blastodiska они более мелкие, чем по краям. По сравнению с крупноклеточной морулой диаметр blastodiska несколько уменьшился, а высота, наоборот, увеличилась (табл. 1). Контуры дис-

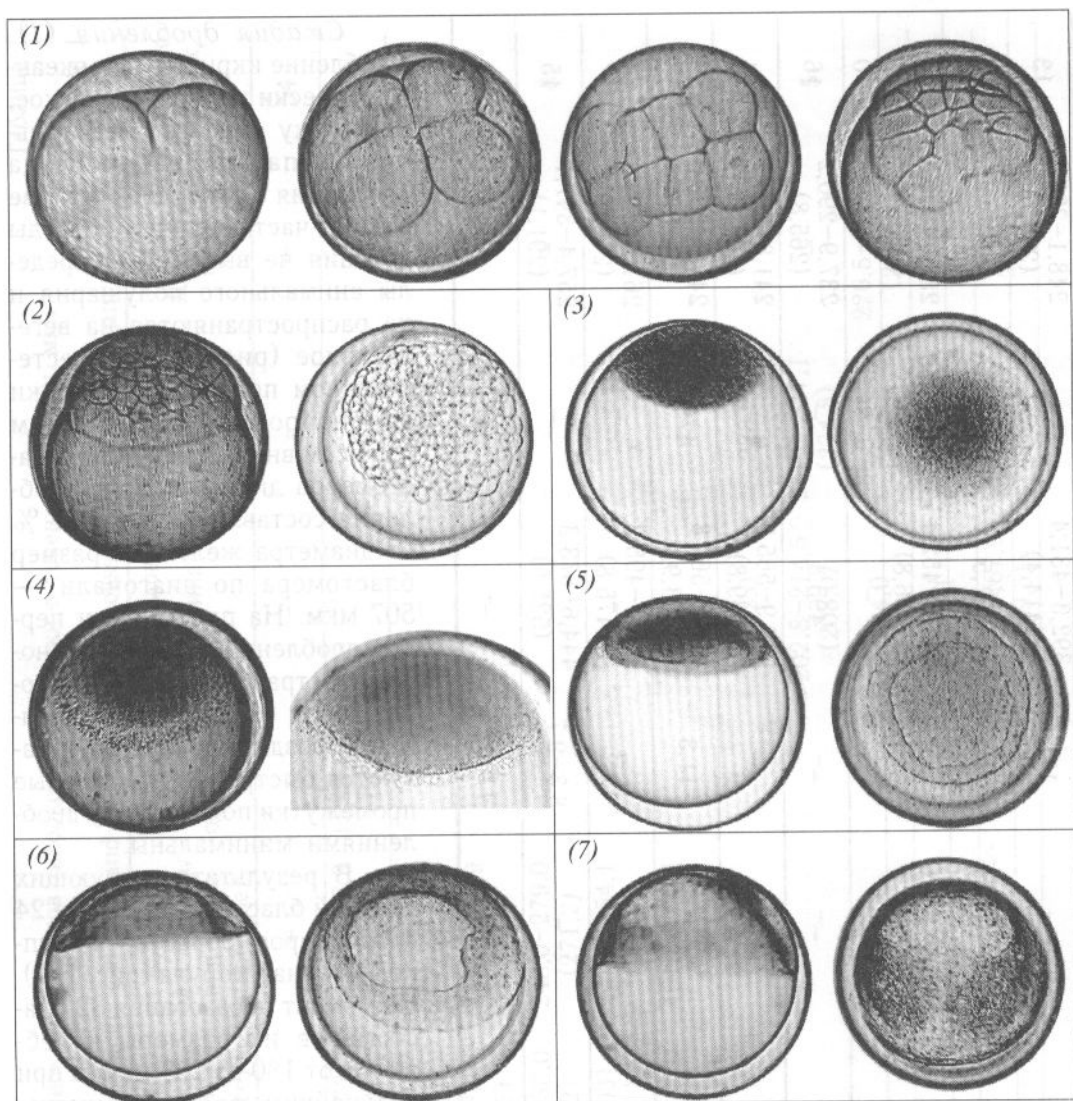


Рис. 1. Эмбриональное развитие тихоокеанской трески на стадии дробления (I): 1 — собственно дробление (2–24 blastomeres); 2 — крупноклеточная морула; 3 — мелкоклеточная морула; 4 — образование перибласта; 5 — образование зародышевого валика; 6 — образование зародышевого узелка и гастроцели; 7 — обрастание мезодермой половины желтка

Fig. 1. Pacific cod embryonic development at the stage of cleavage (I): 1 — proper cleavage (2–24 blastomers); 2 — the morula of large blastomers; 3 — the morula of small blastomers; 4 — formation of periblast; 5 — formation of embryonic streak; 6 — formation of embryonic knot and gastrogroove; 7 — coating of mesodermal half of the yolk

ка не совсем четкие, а по периферии начинают появляться blastomeres с минимальным количеством цитоплазмы размерами 9–12 мкм. Перивителлиновое пространство составляет 10,3 % от диаметра икринки, и его величина в дальнейшем практически не меняется.

Продолжающийся морфогенез характеризуется завершением бластуляции. Достаточно отчетливо проявляется образование желточного синцития, или перибласта. Он представлен кольцом ядер у основания диска, расположенных на поверхности желтка в тонкой пленке цитоплазмы (рис. 1, 4). Если в начале процесса образования перибласта контуры blastodiska по-прежнему оставались не совсем четкими, то к окончанию оформились. Диаметр и высота blastodiska несколько увеличились (табл. 1). С началом гаструляции, которая сопровождается образова-

нием зародышевого валика, резко возросла скорость обрастания желтка бластодермой. Зародышевый валик отчетливо виден в краевой зоне бластодиска (рис. 1, 5). При этом края последнего становятся еще более четкие, так как под бластодиском располагается тонкий слой перибласта, осуществляющего переработку желтка. В этот момент развития диаметр бластодиска составляет в среднем 85 % от диаметра желтка, а высота — 25 %. Дальнейший ускоряющийся процесс эпиболии сопровождается увеличением ширины зародышевого валика с образованием зародышевого узелка и гастроцели, средняя длина которой 565 мкм, а ширина — 445 мкм (рис. 1, 6). Диаметр бластодиска возрастает до 92 %, а его высота достигает трети диаметра желтка. Когда обрастание бластодермой доходит до “экватора”, на месте зародышевой полосы видны утолщения мезодермы (рис. 1, 7). Ширина зародышевого кольца напротив узелка в среднем равна 59 мкм. Клетки на нем значительно крупнее, чем клетки мезодермы. Однако у части икринок при обрастании бластодермой до половины желтка утолщения мезодермы заметны очень слабо. На наш взгляд, это несколько затрудняет идентификацию начала стадии зародышевой полосы у тихоокеанской трески по сравнению, например, с минтаем (Буслов, Сергеева, 2009). Дальнейшие наблюдения позволяют сделать вывод, что для трески в качестве диагностического признака окончания I стадии более удобно использовать такой показатель, как достижение бластодермой “экватора”. При распространении эпиболии за середину желтка наступает II стадия.

Стадия зародышевой полосы (II). Зародышевая полоска хорошо различима, когда обрастание составляет от 1/2 до 2/3 желтка (рис. 2, 8). Диаметр бластопора составляет 905 мкм, а ширина кольца перибласта — 43 мкм. В головной части зародыша появляются “выросты”, что свидетельствует о начале формирования глазных бокалов и дифференциации мозговых пузырей. Между головной и задней частью расположена полоска несегментированной мезодермы. Зародыш распластан по бластодиску, его размер составляет четверть окружности желтка. По мере дальнейшего обрастания зародыш становится более выпуклым, прежде всего в районе головного мозга, так как этот отдел растет вверх и вперед (рис. 2, 9). К моменту смыкания бластопора величина зародыша немного превышает треть окружности желтка (38 %), а ширина его головы (вместе с ореолом клеток мезодермы) — 224 мкм. Завершение процесса эпиболии сопровождается смыканием бластопора с образованием желточной пробки. Эмбрион в этот период становится относительно выпуклым, хотя тело все еще уплощено и охватывает половину или чуть больше половины желтка. Глазные капсулы сформированы. Кончик хвоста уплощен и виден неотчетливо. Хорошо заметна хорда. Начинается сегментация. Первые сегменты появляются приблизительно посередине, далее продолжают по направлению к хвостовому концу зародыша. На месте замыкания желточной пробки образуется воронка бластопора. Когда бластопор становится закрыт, зародыш охватывает чуть более 60 % окружности желтка (рис. 2, 10). Голова и хвост возвышаются над желтком, а тело остается уплощенным. Появляются купферов и слуховой пузырьки. Диаметр глаза колеблется от 227 до 287 мкм. Начинается утолщение хвостовой почки, которая кажется утопленной в желток. Рост зародыша продолжается. При охвате им от 75 до 83 % окружности желтка последний немного сплющивается головой (рис. 2, 11). Хвостовая почка в этот момент округлая, но еще не сформирована, так как ее нижняя часть утоплена в желток. Купферов пузырек в диаметре равен 96 мкм, а в высоту — 47 мкм. Тело стало “валиком” возвышаться над желтком. Число сегментов 9–16. Когда длина зародыша достигает 4/5 окружности желтка, на голове появляются клетки пигмента. Хорошо заметны глазные хрусталики, средний диаметр глаза равен 260 мкм. Появляются зачатки органов с брюшной стороны тела. В конце II стадии при охвате зародышем около 90 % окружности желтка хвостовая почка сформирована, но не обособлена (рис. 2, 12). Количество сегментов увеличивается до 20–25. У основания головы видны пузырьки: один боль-

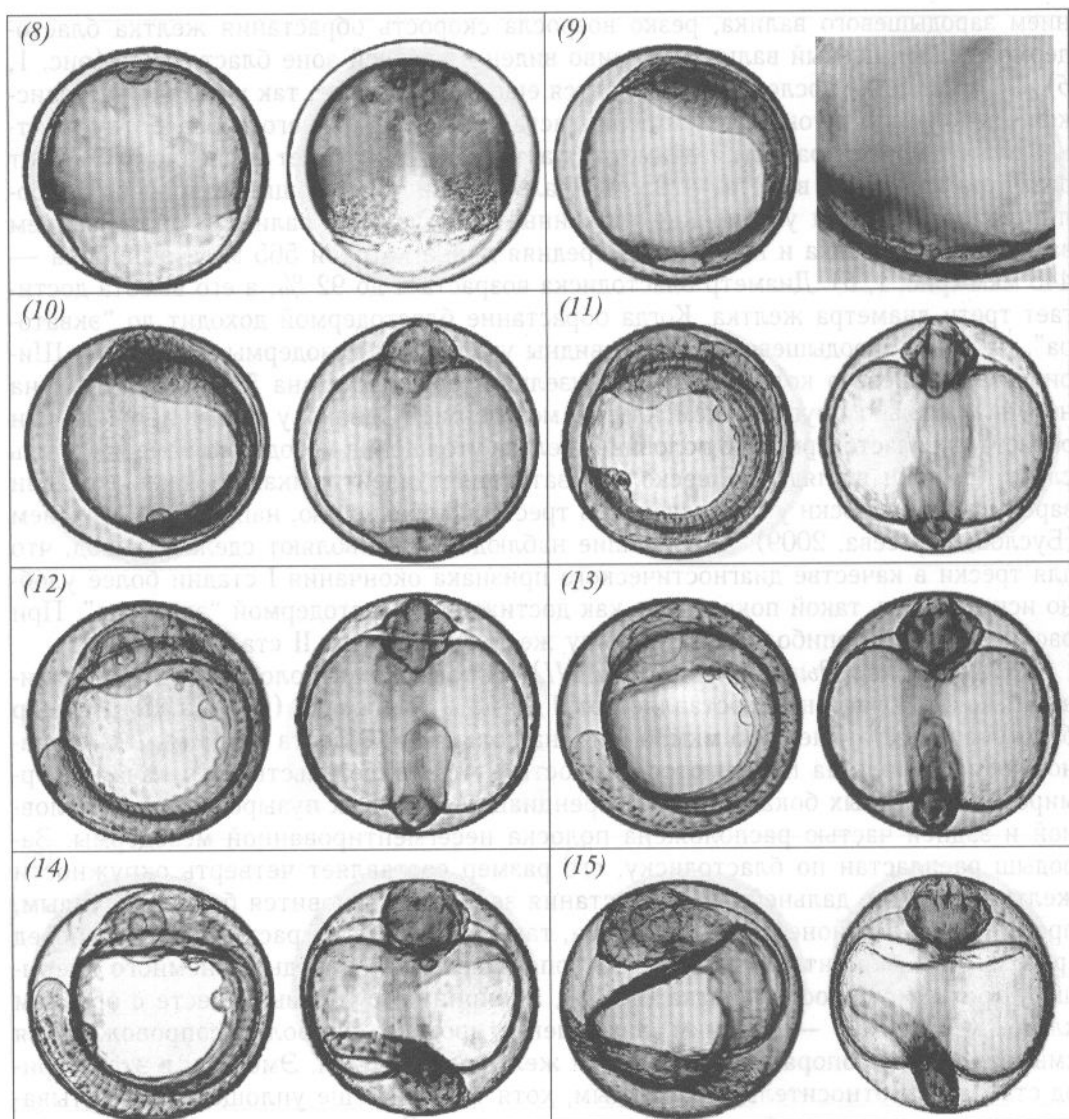


Рис. 2. Эмбриональное развитие тихоокеанской трески на стадии зародышевой полоски (II) (8–12) и неоформившегося эмбриона (III) (13–15): 8 — зародышевая полоска; 9 — замыкание бластопора (желточная пробка); 10 — бластопор закрыт; 11 — формирование хвостовой почки; 12 — хвостовая почка сформирована, конец II стадии; 13 — обособление хвостовой почки; 14 — загиб хвоста, начало отчленения головы от желтка; 15 — голова отчленена от желточной капли, эмбрион охватывает весь желток

Fig. 2. Pacific cod embryonic development at the stages of embryonic shield (II) (8–12) and immature embryo (III) (13–15): 8 — embryonic shield; 9 — locking of blastopore (yolk plug); 10 — the locked blastopore; 11 — formation of caudal bud; 12 — the formed caudal bud (end of the stage II); 13 — the caudal bud isolation; 14 — bending of the cauda, starting the head isolation from the yolk; 15 — end of the stage II: the head is isolated, the embryo embraces the yolk

шой (зачаток печени) диаметром 50 мкм и два поменьше — до 41 мкм. Голова как бы утоплена в желток до середины глаз. Пигмент отмечается на голове и дорзальной стороне тела. Заметна сердечная трубка.

Стадия неоформившегося эмбриона (III). Характерным диагностическим признаком наступления III стадии является обособление хвостовой почки, высота которой составляет 221 мкм (рис. 2, 13). В этот момент на теле зародышей насчитывается 27–33 сегмента. Толщина первого сегмента несколько больше,

чем последних (в хвостовой части), — 53 против 41 мкм. Голова прижата к желтку. Средний диаметр глаза равен 262 мкм, а хрусталика — 93 мкм. В глазах появляется пигмент, а кончик хвоста не пигментирован, кроме того, в хвостовой части заметна узкая плавниковая складка. Когда длина зародыша превышает 90 % окружности желтка, хвостовая часть загибается вправо относительно оси тела (рис. 2, 14). Голова несколько обособляется, но еще плотно прилегает к желтку, который в этом месте приобретает усеченную форму. Сердце остается вдавленным в желток. Начинает формироваться кишечная трубка. Видны зачатки грудных плавников в виде пологой дуги. Длина несегментированного хвостика за купферовым пузырьком увеличивается, одновременно на нем появляются пигментные клетки. У некоторых эмбрионов в передней части головы можно различить железы вылупления. Дальнейшее развитие сопровождается отчленением головы от желтка (рис. 2, 15). Наблюдаются слабые сокращения сердца, которое лежит на желточной капле. Кончик хвоста становится заостренным и еще более отклоняется вправо, при этом постепенно приближаясь к голове. Плавниковая кайма хорошо просматривается, ее ширина в несколько раз уже ширины хвостика. Грудные плавники хорошо выражены. Пигмент рассеян по спинной стороне. Очень хорошо видна желточная оболочка, отходящая от головы к кромке желточной капли. Морфологическим признаком завершения стадии неоформившегося эмбриона считается охват зародышем всего желтка, т.е. когда кончик хвоста достает до головы. Однако нами не встречено ни одной икринки, где бы можно было четко отметить этот момент. У всех эмбрионов трески хвостовая часть остается сильно загнутой и приподнимается над желточной каплей в направлении головы. Поэтому началом следующей (IV) стадии можно считать момент, когда кончик хвоста находится у кромки желточной капли, так как если мысленно выпрямить тело, то эмбрион охватит всю окружность.

Стадия оформившегося эмбриона (IV). В начале стадии хвост загнут по кромке желточной капли (рис. 3, 16). Плавниковая кайма вполне сформирована, и ее ширина равна ширине конца самого хвоста. Отмечаются подергивания зародыша. Желточная капля становится несимметричной. Хвост достает до заднего края глаз (рис. 3, 17). При таких размерах у зародыша начинают темнеть глаза, их диаметр в среднем равен 266 мкм. Заметны слуховые капсулы, длина которых составляет 65 мкм. Пигмент в виде звездочек разбросан по всему телу. Перитонеум не пигментирован. Увеличивается ширина и высота головы, а высота желточной капли уменьшается. Хвост достигает грудного плавника (рис. 3, 18). Такие размеры сопровождаются “выпрямлением” эмбриона, т.е. он ровным витком закручивается вокруг желтка. Пигмент глаз более интенсивный. Желточная капля становится сильно несимметричной: туловищный отдел эмбриона сдавливает каплю, а ее большая часть располагается справа от тела, под витком хвостового отдела. Высота желточной капли равна половине диаметра икринки. Длина и ширина слуховых капсул составляют соответственно 75 и 21 мкм. Хвост за грудными плавниками до перитонеума (рис. 3, 19). При такой длине зародыш темнеет. Клетки пигмента еще разбросаны по телу, но начинают сгруппировываться в пояски. Сначала появляется второй поясок, который расположен на уровне между передним краем глаза и слуховой капсулой. На перитонеуме может быть слабая пигментация. К моменту достижения хвостом переднего конца перитонеума глаза становятся темными или почти черными. Средний диаметр глаз — 269 мкм. Частота сердечных сокращений — 58 ударов в минуту. Хвост доходит до середины перитонеума (рис. 3, 20). При таком положении длина зародыша достигает 1,5 окружности, а передний край головы лежит между пигментными поясками. Кончик хвоста находится рядом с 5–8-м сегментами. Перитонеум хорошо пигментирован меланофорами в виде ветвистых звездочек. Высота желточной капли еще больше уменьшилась и составляет чуть более трети диаметра икринки. Диаметр глаз увеличился до 272 мкм. Длина слуховых капсул состав-

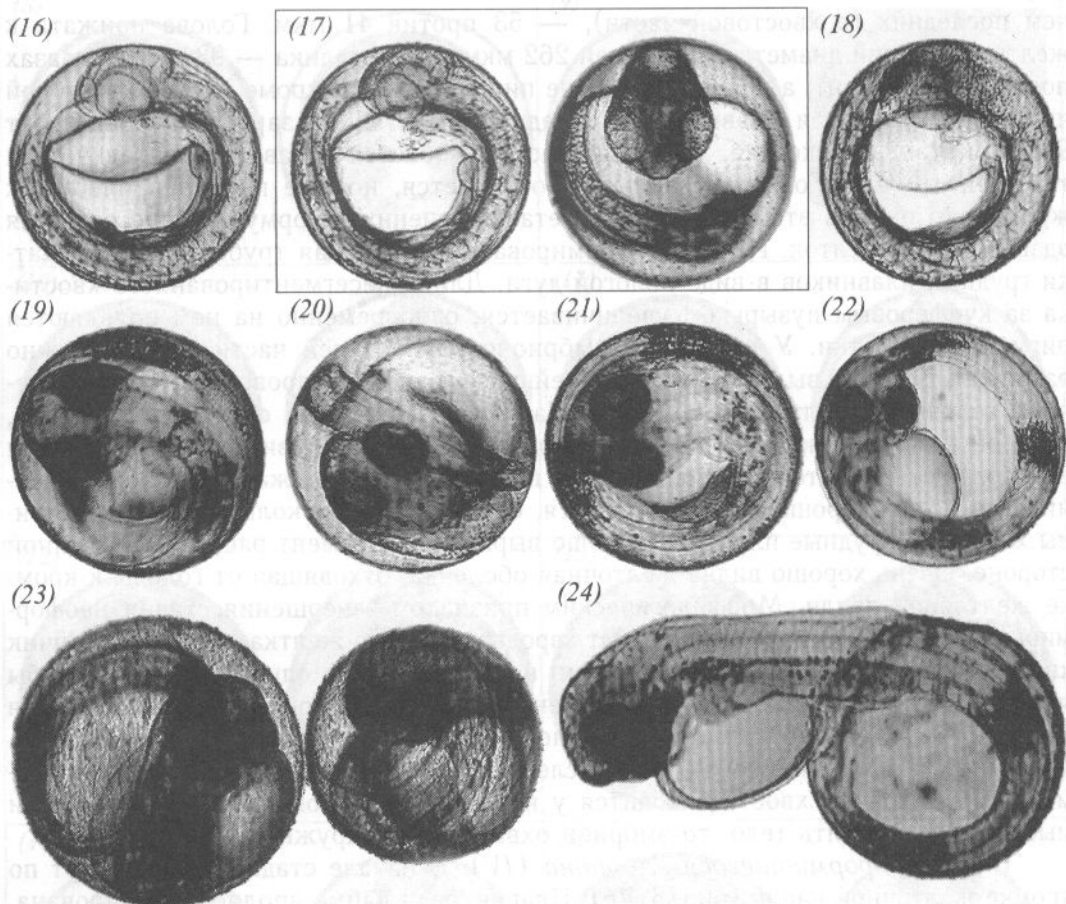


Рис. 3. Эмбриональное развитие тихоокеанской трески на стадии оформившегося эмбриона (IV): 16 — длина зародыша больше окружности желтка; 17 — хвост достигает заднего края глаз; 18 — хвост достигает грудного плавника; 19 — хвост достигает перитонеума; 20 — хвост достигает середины перитонеума; 21 — хвост достигает конца перитонеума; 22 — набухание; 23 — соотношение размеров набухшей и обычной икринки; 24 — выклев предличинки

Fig. 3. Pacific cod embryonic development at the stage of mature embryo (IV): 16 — the embryo length exceeds diameter of the yolk; 17 — the cauda reaches the posterior edge of eyebulb; 18 — the cauda reaches the pectoral fin; 19 — the cauda reaches the peritoneum; 20 — the cauda reaches the middle of the peritoneum; 21 — the cauda reaches the end of the peritoneum; 22 — swelling; 23 — compare the size of swelled and unswelled eggs; 24 — hatching of prelarva

ляет уже 130 мкм, а ширина — 21 мкм. Хвост достигает конца перитонеума (рис. 3, 21). Когда наблюдается этот признак, глаза зародыша приобретают темно-бирюзовый оттенок. Рыло располагается на уровне заднего края хвостового пигментного пояса. Диаметр глаз возрастает до 291 мкм. Наблюдается набухание (рис. 3, 22). Примерно за сутки перед выклевом происходит существенное увеличение размеров икринок трески (рис. 3, 23). Примечательно, что ранее такая особенность для тихоокеанской трески не отмечалась. Непосредственно перед набуханием эмбрион меняет свое положение в икринке, немного изгибаясь телом в переднем отделе. Желточная капля в это время еще более несимметрична, так как оттесняется головой и передней частью тела. Когда икринка увеличивается в размерах, желточная капля становится яйцеобразной формы. Тело эмбриона упирается в оболочку, совершая частые распрямляющие пульсирующие движения. Далее следует выклев предличинки (рис. 3, 24). Процесс выхода эмбриона из оболочки икринки занимает, как правило, несколько минут.

Необходимо отметить, что в течение развития оболочка икринок становится тоньше. Если в период начального дробления ее толщина колебалась от 11,0 до 13,0 мкм, то перед выклевом она составляла в среднем 6,5 мкм. Очевидно, вылупление через более тонкую оболочку будет происходить легче и потребует меньше энергетических затрат. Размеры икринок также претерпевают изменения на протяжении эмбриогенеза. Ранее отмечалось, что средний диаметр выметанных икринок трески восточного побережья Камчатки составлял 1,17 мм (Полутов, Трипольская, 1954). Наши наблюдения за развитием икринок от одной самки показали, что средний диаметр неоплодотворенных (1,205 мм) и оплодотворенных (1,206 мм) практически не различался. Однако на стадии оформившегося эмбриона он возрос до 1,230 мм, а у набухших икринок — до 1,450 мм (рис. 4). При этом достаточно растянутый размерный ряд последних объясняется разной степенью набухания на момент измерений. Следует также заметить, что икринки восточнокамчатской трески несколько крупнее, чем в других районах. Так, для трески западного побережья о. Сахалин указывается, что средний диаметр развивающихся икринок равен 1,0 мм (Мухачева, Звягина, 1960), для зал. Петра Великого — 0,92–1,04 мм (Горбунова, 1954), северного побережья о. Хонсю — 1,1 мм (Yamamoto, Nishioka, 1952), для вод Британской Колумбии — 1,0 мм (Alderdice, Forrester, 1971), восточного побережья п-ова Корея — 1,03 мм (Seo et al., 2007), хотя ранее для последнего района сообщалась величина 1,27 мм (Zhang, 1984). По всей видимости, у тихоокеанской трески наблюдается уменьшение размеров икры в пределах ареала с севера на юг. Аналогичная клинальная изменчивость отмечена и для минтая (Буслов, 2005).

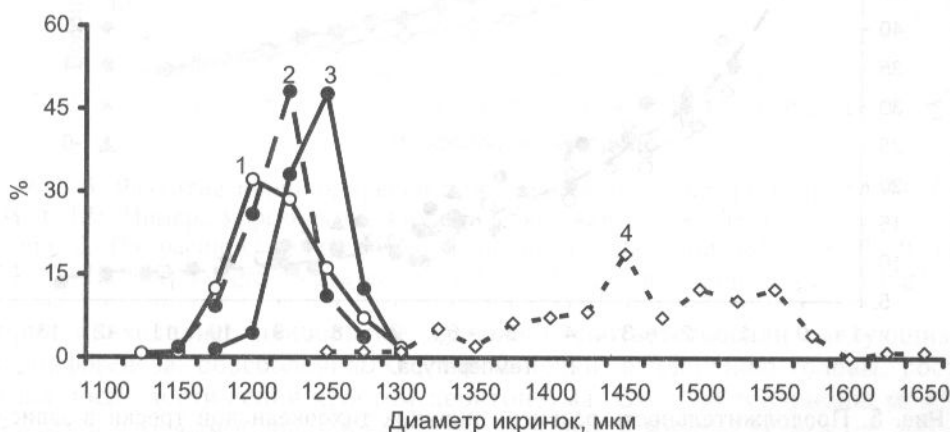


Рис. 4. Размерный состав икринок трески от одной самки: 1 — неоплодотворенная, 2 — оплодотворенная, 3 — на стадии оформившегося эмбриона, 4 — набухшая перед выклевом

Fig. 4. Size composition of the eggs taken from one female specimen of pacific cod: 1 — non fertilized eggs, 2 — fertilized eggs, 3 — eggs at the stage of mature embryo, 4 — swelled eggs before the hatching

Известно, что важнейшим абиотическим фактором, который влияет на продолжительность и характер эмбрионального развития трески в естественных условиях, является температура воды (Alderdice, Forrester, 1971). Максимальная известная температура, при которой наблюдалось успешное развитие икринок, составила 12,8 °С. Икринки были получены от производителей северного побережья о. Хонсю (Yamamoto, 1939, по: Forrester, Alderdice, 1966). В водах Южной Кореи при попытке инкубирования при 15 °С вся икра погибла, не дойдя до 4 бластомеров (Seo et al., 2007). Таким образом, очевидно, что верхний температурный предел развития икры трески лежит в диапазоне 13–14 °С. Что касается нижнего предела, то до недавнего времени считалось, что он близок к 1 °С.

Однако в работе Лорела с соавторами (Laurel et al., 2008) отмечается, что икра от производителей зал. Аляска успешно развивалась при 0 °С. Наши результаты свидетельствуют, что и при отрицательных значениях температуры эмбриогенез протекает без каких-либо изменений. Более того, в ходе эксперимента в одном из инкубаторов с холодным режимом трижды (на 18, 38 и 47-е сут развития) понижали температуру воды до образования льда (-1,8 °С), и икринки более суток находились в шуге. Несмотря на этот факт, в дальнейшем их развитие и выклев прошли нормально. Тем не менее логично полагать, что для рыб из северной и южной частей ареала границы температурных диапазонов, при которых может проходить эмбриогенез, будут различаться.

В целом данные настоящего исследования вместе с литературными материалами позволяют обобщить представления о продолжительности эмбрионального развития икринок тихоокеанской трески в зависимости от температуры воды (рис. 5). Эта зависимость удовлетворительно (с коэффициентом детерминации (R^2), равным 0,96) аппроксимируется функцией вида:

$$T = a \cdot \exp(b \cdot t + c \cdot t^2),$$

где a , b и c — коэффициенты, рассчитанные методом наименьших квадратов (табл. 2); T — продолжительность эмбрионального развития икринок, сут; t — температура воды, °С.

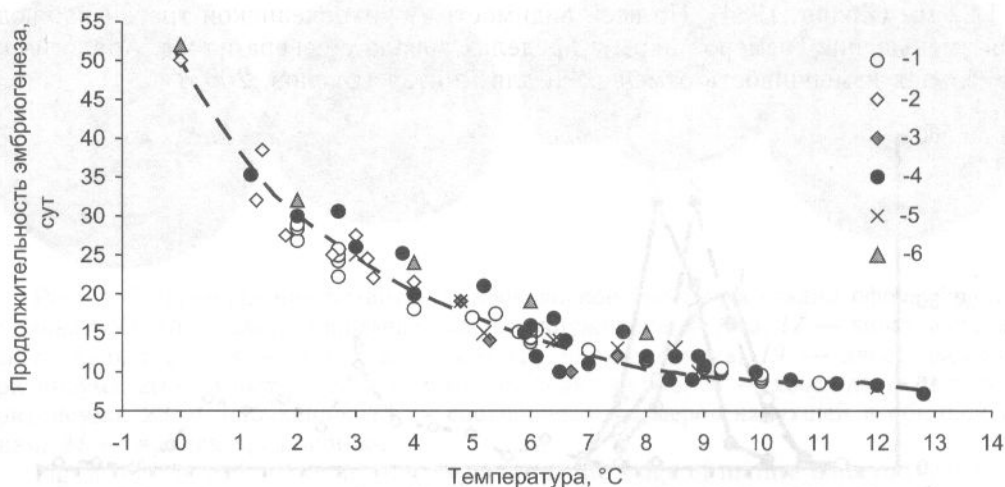


Рис. 5. Продолжительность развития икринок тихоокеанской трески в зависимости от температуры воды в разных экспериментах и районах: 1 — Британская Колумбия (Forrester, 1964; Forrester, Alderdice, 1966; Alderdice, Forrester, 1971); 2 — восточная Камчатка (наши данные); 3 — западный Сахалин (Мухачева, Звягина, 1960); 4 — воды Японии (Yamamoto, Nishioka, 1952; Mishima, 1984; Yamauchi et al., 1993; Narimatsu et al., 2007; Tezuka, 2008); 5 — воды Южной Кореи (Zhang, 1984; Seo et al., 2007); 6 — зал. Аляска (Laurel et al., 2008)

Fig. 5. Duration of the pacific cod eggs development in dependence on water temperature in different experiments and natural habitats: 1 — British Columbia (Forrester, 1964; Forrester, Alderdice, 1966; Alderdice, Forrester, 1971); 2 — East Kamchatka (the considered experiment); 3 — West Sakhalin (Мухачева, Звягина, 1960); 4 — Japanese waters (Yamamoto, Nishioka, 1952; Mishima 1984; Yamauchi et al., 1993; Narimatsu et al., 2007; Tezuka, 2008); 5 — South Korean waters (Zhang, 1984; Seo et al., 2007); 6 — Gulf of Alaska (Laurel et al., 2008)

Как видно, длительность развития икринок существенно возрастает в области низких температур. Действительно, если сравнить ход эмбриогенеза в самой холодной (-0,04 °С) и самой теплой (+4,03 °С) сериях нашего эксперимента, то в первом случае он оказался дольше на 28,5 сут (рис. 6). При этом периоды, на

Таблица 2

Значения и вероятностные характеристики коэффициентов a , b и c зависимости продолжительности эмбрионального периода развития тихоокеанской трески от температуры воды

Table 2

Assessments and probabilistic measures for the coefficients a , b , c in dependence of the pacific cod embryogenesis duration on water temperature

Коэффициент	Значение	Уровень значимости	Стандартное отклонение	Граница 95 %-ного доверительного интервала	
				Верхняя	Нижняя
a	48,7649	$p < 0,001$	1,0200	46,7362	50,7936
b	-0,2568	$p < 0,001$	0,0108	-0,2783	-0,2353
c	0,0094	$p < 0,001$	0,0011	0,00712	0,0116

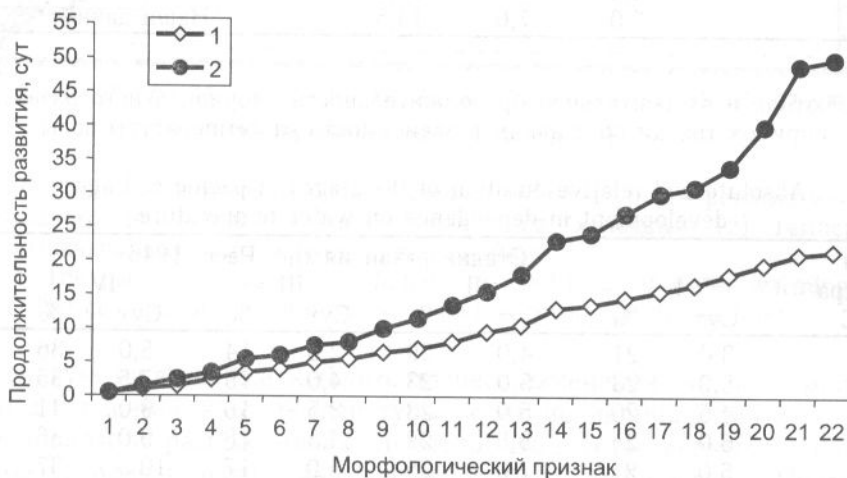


Рис. 6. Развитие икринок трески при средней температуре воды $+4,03$ °C (1) и $-0,04$ °C (2). Номера морфологических признаков как на рис. 1–3

Fig. 6. The pacific cod eggs development under water temperature $+4,03$ °C (1) and $-0,04$ °C (2). Morphological signs are indicated with the same numbers as at Figs 1–3

которые приходились наибольшие задержки, соответствовали следующим этапам морфогенеза: обособлению хвостовой почки, отчленению головы, росту зародыша после достижения хвостом перитонеума. Схожую тенденцию можно обнаружить и у трески в водах Канады, п-ова Корея и Японии (Forrester, Alderdice, 1966; Seo et al., 2007; Tezuka, 2008). Здесь также с понижением температуры наибольшие приращения продолжительности развития икринок отмечались после того, как длина зародыша становилась равна длине окружности желтка. Однако провести полноценное сравнение разных экспериментов не представляется возможным из-за значительно различающейся периодизации эмбриогенеза, принятой в разных странах. Тем не менее описанные нами выше основные признаки морфогенеза эмбрионов трески позволяют сопоставить некоторые периоды развития (табл. 3). С учетом неопределенностей, связанных с точностью идентификации признака, можно констатировать, что результаты экспериментов оказались достаточно близки.

Если обобщить данные нашего исследования в рамках принятой среди отечественных исследователей шкалы Расса, то заметно, что при значительных изменениях продолжительности стадий в абсолютном выражении их относительное соотношение остается достаточно постоянным (табл. 4). В среднем I стадия занимает 21 % продолжительности всего эмбриогенеза трески, II стадия — 23 %, III стадия — 17 % и IV стадия — 39 %. Однако следует отметить, что при отрицательной температуре воды несколько сокращается относительная продол-

Таблица 3

Сравнительная характеристика продолжительности отдельных этапов эмбриогенеза трески в различных экспериментах, сут

Table 3

Comparison of duration for certain stages of the pacific cod embryogenesis in different series of the experiment, day

Температура инкубации, °С	Морфологический признак (номер согласно рис. 1–3)					Источник данных
	2	8	10	15	16	
+2,0		6,8	9,0	14,0		Forrester, Alderdice, 1966
+1,84		7,0	8,5	15,5		Наши данные
+3,0	1,0		7,0		15,0	Seo et al., 2007
+3,31	1,0		7,0		14,0	Наши данные
+4,0		4,0	5,0	10,0		Forrester, Alderdice, 1966
+4,03		5,0	7,0	13,5		Наши данные

Таблица 4

Абсолютная и относительная продолжительность эмбрионального развития икринок трески по стадиям в зависимости от температуры воды

Table 4

Absolute and relative duration of the stages of pacific cod eggs development in dependence on water temperature

Средняя температура воды, °С	Стадии развития (по: Расс, 1946)								Всего, сут
	I		II		III		IV		
	Сут	%	Сут	%	Сут	%	Сут	%	
+5,50*	3,0	21	4,0	29	2,0	14	5,0	36	14,0
+4,03	5,0	23	5,0	23	4,0	19	7,5	35	21,5
+3,31	4,5	20	5,0	23	3,5	16	9,0	41	22,0
+2,59	6,0	24	5,5	22	4,5	18	9,0	36	25,0
+1,84	6,0	21	7,0	25	5,0	17	10,5	37	28,5
+1,26	7,0	22	7,0	22	5,0	16	13,0	40	32,0
-0,04	7,5	15	10,0	20	9,0	18	23,5	47	50,0

* По данным В.А. Мухачевой, О.А. Звягиной (1960).

жительство стадий дробления и зародышевой полоски, а стадия оформившегося эмбриона растягивается практически на половину эмбриогенеза. Весьма показательны в этом смысле результаты инкубирования икринок со сменой температурного режима (рис. 7). В первую очередь привлекает внимание тот факт, что резкое изменение температуры в процессе развития (более чем на 3 °С) не привело к гибели или ненормальному развитию икринок. Таким образом, можно заключить, что и в естественных условиях икра тихоокеанской трески толерантна к резким перепадам температуры воды. Как видно на рис. 7, эмбриогенез в разных температурных режимах протекал вполне закономерно. Если в икринках, развивавшихся при температуре 1 °С, зародышевая полоска образовалась только на 8-е сут, то при 4 °С в эти сроки уже проходило формирование хвостовой почки. После смены режимов на 14-е сут эксперимента произошло выравнивание уровня развития, а на 25-е сут эмбрионы, перешедшие на “теплый” режим, выклюнулись. Выклев же икринок, развивавшихся во второй части эксперимента при 0,22 °С, наблюдался лишь на 39-е сут. При этом на графике развития этих икринок заметно, что значительная задержка произошла на самых последних этапах роста эмбриона. Такая особенность, по всей видимости, имеет приспособительный характер. Очевидно, появление личинок трески должно быть приурочено к весеннему прогреву воды и вспышке фито- и зоопланктона, когда в достатке появляется стартовый корм. Однако уже задолго до этого икринки находятся в состоянии, близком к выклеву, поэтому, например, при раннем расплывании льда и прогреве воды не потребуется лишнего времени для формирования

зародыша и выклева предличинки. В противном случае, когда температура остается низкой, развитие эмбриона затормаживается до наступления благоприятного периода для выклева.



Рис. 7. Развитие икринок трески со сменой температурного режима инкубирования с “холодного” на “теплый” (1) и с “теплого” на “холодный” (2). Температурные режимы обозначены сплошной и пунктирной линиями

Fig. 7. The pacific cod eggs development in conditions of water warming (1) and cooling (2). The changes of temperature are shown by solid and dotted lines

Как следует из вышеизложенного, процесс изменения скорости эмбриогенеза трески в зависимости от температуры носит нелинейный характер и имеет свои особенности на разных этапах. Понятно, что в естественных условиях температурные условия развития икры не могут быть стабильными. Поэтому возможность рассчитать или спрогнозировать продолжительность эмбриогенеза трески при изменяющейся температуре представляется весьма актуальной задачей. Для ее решения мы придали целочисленные значения тем морфологическим признакам, которые приведены на рис. 1–3, поскольку какое-либо другое количественное выражение качественных изменений эмбриогенеза на существующем уровне изученности вряд ли возможно. Далее по результатам выполненных экспериментов при фиксированных значениях температуры (t , °C) исследовали зависимость продолжительности инкубационного периода (T , сут) от уровня развития эмбриона, выраженного через номер морфологического признака (x). Для всех серий было характерно линейное увеличение продолжительности при небольших значениях номера морфологического признака ($x < 10$) и экспоненциальный рост при больших значениях ($x \geq 10$). В связи с этим для аппроксимации процесса была выбрана функция $T = a \cdot x \cdot \exp(c \cdot x)$. Для всех температур эта зависимость удовлетворительно описывала наблюдаемые данные (коэффициент детерминации $R^2 > 0,98$). Затем при фиксированных значениях номера морфологического признака (x) исследовали зависимость продолжительности (T) от температуры (t). При $T > 5$ эта зависимость удовлетворительно описывается экспонентой $T = a \cdot \exp(b \cdot t)$ (коэффициент детерминации R^2 был не менее 0,82). Сопоставив эти результаты, для описания процесса эмбрионального развития трески при изменяющихся температурных условиях выбрали функцию:

$$T = a \cdot x \cdot \exp(b \cdot t) \cdot \exp(c \cdot x),$$

где a , b , c — коэффициенты, оцененные методом наименьших квадратов по 132 экспериментальным данным (табл. 5). Эмпирические результаты удовлетворительно аппроксимируются полученной зависимостью ($R^2 = 0,98$) (рис. 8), что, на наш взгляд, позволяет использовать ее для расчета продолжительности всего

эмбриогенеза (или части) при любых изменениях температуры воды в характерном для тихоокеанской трески диапазоне.

Таблица 5

Оценки и вероятностные характеристики коэффициентов *a*, *b* и *c* нелинейной регрессии эмбриогенеза тихоокеанской трески

Table 5

Assessments and probabilistic measures for the coefficients *a*, *b*, *c* in nonlinear regression of the pacific cod embryogenesis duration

Коэффициент	Значение	Уровень значимости	Стандартное отклонение	Граница 95 %-ного доверительного интервала	
				Верхняя	Нижняя
<i>a</i>	0,9232	$p < 0,001$	0,0357	0,8526	0,9938
<i>b</i>	-0,1868	$p < 0,001$	0,0058	-0,1983	-0,1754
<i>c</i>	0,0356	$p < 0,001$	0,0020	0,0316	0,0397

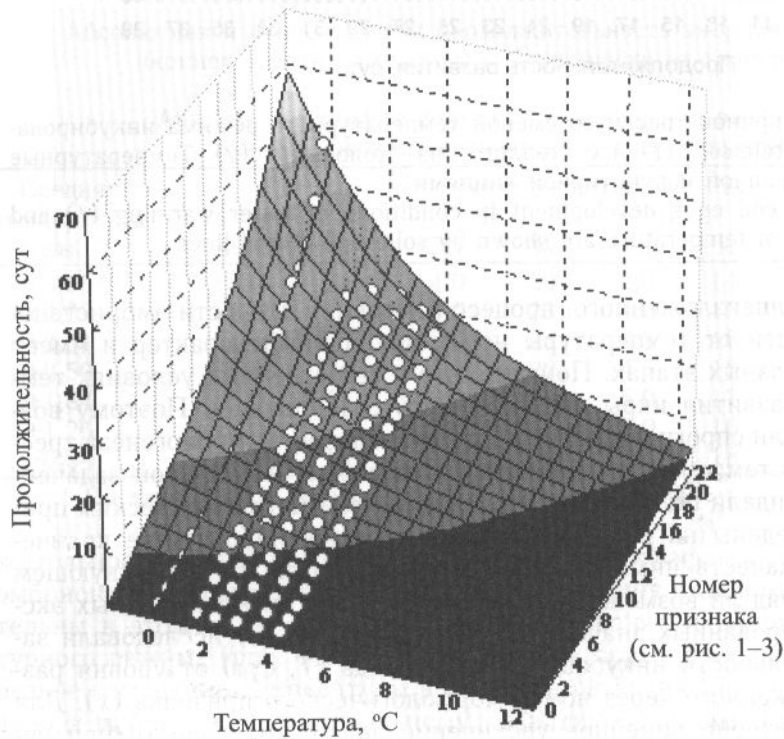


Рис. 8. Моделирование эмбрионального развития тихоокеанской трески (кружки в поле — данные экспериментальных наблюдений)
Fig. 8. Modeling of the pacific cod embryonic development (experimental data are shown by circles)

Закключение

Выполнено инкубирование икринок тихоокеанской трески в 8 сериях с разными температурными условиями, в том числе со сменой температурного режима с теплого на холодный и наоборот. По результатам инкубирования подробно описаны морфологические изменения, проходящие в период эмбриогенеза. В течение развития выделены 22 морфологических признака, которые легко идентифицируются и отражают процесс морфогенеза: 1 — собственно дробление (2–24 blastomeres); 2 — крупноклеточная морула; 3 — мелкоклеточная морула; 4 — образование перибласта; 5 — образование зародышевого валика; 6 — образование зародышевого узелка и гастроцели; 7 — обрастание мезодермой половины желтка; 8 — зародышевая полоска; 9 — замыкание blastopore (yellowish plug); 10 — blastopore closed; 11 — формирование хвостовой почки; 12 — хвостовая почка сформирована, конец II стадии; 13 — обособление хвостовой почки; 14 — загиб хвоста, начало отчленения головы от желтка; 15 — голова отчленена

от желточной капли, эмбрион охватывает весь желток; 16 — длина зародыша больше окружности желтка; 17 — хвост достигает заднего края глаз; 18 — хвост достигает грудного плавника; 19 — хвост достигает перитонеума; 20 — хвост достигает середины перитонеума; 21 — хвост достигает конца перитонеума; 22 — набухание.

По результатам инкубирования, а также по литературным данным показано, что продолжительность эмбрионального периода тихоокеанской трески экспоненциально возрастает с уменьшением температуры воды. В ходе эксперимента выявлено, что развивающиеся икринки трески нормально переносят понижение температуры вплоть до замерзания воды, а также резкую смену температуры (более 3 °C) как в сторону потепления, так и в сторону похолодания.

Периодизация эмбриогенеза трески в рамках общепринятой шкалы Расса показала, что в среднем I стадия занимает 21 % продолжительности всего эмбриогенеза, II стадия — 23 %, III стадия — 17 % и IV стадия — 39 %. Однако при отрицательной температуре инкубирования несколько сокращается относительная продолжительность стадий дробления и зародышевой полоски, а стадия оформившегося эмбриона растягивается практически на половину эмбриогенеза. При анализе влияния температуры на ход развития в более подробном рассмотрении выявлено, что снижение скорости эмбриогенеза в связи с уменьшением температуры приурочено преимущественно к поздним этапам роста зародыша. Моделирование процесса развития по выделенным морфологическим признакам показало, что при снижении температуры инкубирования продолжительность развития увеличивается линейно в первой половине эмбриогенеза, затем возрастает экспоненциально. Подобрана функция, которая удовлетворительно описывает полученные результаты и может использоваться для расчета продолжительности всего эмбриогенеза (или части) при любых изменениях температуры воды в характерном для тихоокеанской трески диапазоне.

Список литературы

- Буслов А.В.** Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций : монография. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 224 с.
- Буслов А.В., Сергеева Н.П.** Некоторые результаты эксперимента по инкубированию икры восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 82–94.
- Горбунова Н.Н.** Размножение и развитие минтая // Тр. ИОАН СССР. — 1954. — Т. 11. — С. 132–195.
- Датский А.В., Андронов П.Ю.** Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря : монография. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2007. — 261 с.
- Мухачева В.А., Звягина О.А.** Развитие тихоокеанской трески *Gadus morhua macrocephalus Tilesius* // Тр. ИОАН СССР. — 1960. — Т. 31. — С. 145–165.
- Полутов И.А., Трипольская В.Н.** Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 295–307.
- Расс Т.С.** Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei) // Зоол. журн. — 1946. — Т. 25(2). — С. 137–148.
- Светлов П.Г.** Теория критических периодов в развитии и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии и общей физиологии. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. — С. 263–285.
- Хованкий И.Е., Скрылев С.В.** Биологические характеристики и перспективы развития прибрежного промысла тихоокеанской трески в северной части Охотского моря // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2001. — № 1. — С. 174–183.
- Alderdice D.F., Forrester C.R.** Effects of salinity, temperature, and dissolved oxygen on early development of the Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1971. — Vol. 28(6). — P. 883–901.
- Forrester C.R.** Laboratory observations on embryonic development and larvae of the Pacific cod (*Gadus macrocephalus Tilesius*) // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1964. — Vol. 21(1). — P. 9–16.

Forrester C.R., Alderdice D.F. Effects of salinity and temperature on embryonic development of the Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1966. — Vol. 23(3). — P. 319–340.

Laurel B.J., Hurst T.P., Copeman L.A., Davis M.W. The role of temperature on the growth and survival of early and late hatching Pacific cod larvae (*Gadus macrocephalus*) // J. of Plank. Res. — 2008. — Vol. 30(9). — P. 1051–1060.

Mishima S. Stock assessment and biological aspects of Pacific cod (*Gadus macrocephalus* Tilesius) in Japanese waters // Intern. North Pac. Comm. Bull. — 1984. — Vol. 42. — P. 180–188.

Narimatsu Y., Hattori T., Ueda Y. et al. Somatic growth and otolith microstructure of larval and juvenile Pacific cod *Gadus macrocephalus* // Fish. Sci. — 2007. — Vol. 73, № 6. — P. 1257–1264.

Seo Y.S., Park M.E., Kim J.G., Lee S.U. Egg development and juvenile growth of the Pacific cod *Gadus macrocephalus* (Korean East Sea population) // J. Kor. Fish. Soc. — 2007. — Vol. 40(6). — P. 380–386.

Tezuka N. Present state on Sea-Farming of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in Notojima Station // Intern. Sympos. on Stock Enhancement and Fisheries Management of Pacific Cod : Program and Abstracts. — Geoje City, Rep. Korea, 2008. — P. 80–96.

Yamamoto G., Nishioka C. The egg development and rearing of the larvae of North Pacific cod (*Gadus macrocephalus* Tilesius) // Mem. Rep. 3rd Anniversary Founding Japan Sea Natl. Fish. Res. Lab. — 1952. — P. 301–308.

Yamauchi S., Kono S., Sakai M., Kobayashi M. Artificial propagation of Pacific cod in Esan, southern Hokkaido // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1993. — Vol. 42. — P. 283–294.

Zhang C.I. Pacific cod of South Korean waters // Intern. North Pac. Comm. Bull. — 1984. — Vol. 42. — P. 116–129.

Поступила в редакцию 5.11.09 г.