

УДК 597.556.334.1–13(265.53)

Р.Р. Юсупов, Рус.Р. Юсупов*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18**ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И РАННЕЕ ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ
ПЯТНИСТОГО ТЕРПУГА *HEXAGRAMMOS STELLERI*
(HEXAGRAMMIDAE, SCORPAENIFORMES)
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ**

Проведена инкубация икры пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* в эксперименте. Представлено подробное и иллюстрированное описание морфологии развития вида от момента оплодотворения икры до перехода личинок на внешнее питание. Установлено, что оплодотворенные яйца *H. stelleri* северной части Охотского моря имеют диаметр 2,03 мм (1,80–2,30). При среднесуточной температуре воды 7,1–12,4 °С (в среднем 11,5 °С) эмбрионы вылупляются через 30 сут и 6 ч после оплодотворения икры. Вылупившиеся предличинки имеют размеры TL 7,73–9,20 мм ($8,49 \pm 0,09$ мм) и SL 7,48–8,80 ($8,15 \pm 0,08$ мм).

Ключевые слова: пятнистый терпуг *Hexagrammos stelleri*, эмбриональное развитие, предличинка, личинка, северная часть Охотского моря.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-141-151.

Yusupov R.R., Yusupov R.R. Embryonic and early larval development of whitespotted greenling *Hexagrammos stelleri* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) from the northern Okhotsk Sea // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 199. — P. 141–151.

In vitro morphological development of whitespotted greenling *Hexagrammos stelleri* from the northern Okhotsk Sea is described in detail and illustrated from the eggs fertilization to the larvae transition to exogenous feeding. Mean diameter of the fertilized eggs is determined as 2.03 mm (1.80–2.30 mm). The embryos hatch in 30 days and 6 hours after fertilization of eggs under the water temperature of 7.1–12.4 °C (on average 11.5 °C). The hatched prelarvae have the size TL 7.73–9.20 mm (on average 8.49 ± 0.09 mm) and SL 7.48–8.80 (8.15 ± 0.08 mm).

Key words: whitespotted greenling *Hexagrammos stelleri*, embryonic development, prelarva, larva, northern Okhotsk Sea.

Введение

По данным ряда авторов [Черешнев и др., 2001, 2005, 2012, 2013; Черешнев, Назаркин, 2004] в северной части Охотского моря обитают 5 видов терпугов семейства Hexagrammidae. Наибольшей численности в водах региона достигает пятнистый терпуг

* Юсупов Равиль Рашитович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: ryusupov_mag@mail.ru; Юсупов Руслан Равильевич, младший научный сотрудник, e-mail: russyusupov@ibpn.ru.

Yusupov Ravil R., Ph.D., senior researcher, Institute of Biological Problems of the North, Far-Eastern Branch, Russian Ac. Sci., Portovaya Str., 18, Magadan, 685000, Russia, e-mail: ryusupov_mag@mail.ru; Yusupov Ruslan R., junior researcher, Institute of Biological Problems of the North, Far-Eastern Branch, Russian Ac. Sci., Portovaya Str., 18, Magadan, 685000, Russia, e-mail: russyusupov@ibpn.ru.

Hexagrammos stelleri Tilesius, 1810. Летом он населяет участки морской сублиторали в батиметрическом диапазоне 5–20 м. Зимует на шельфе с изобатами 100–200 м, спускаясь до материкового склона 475 м [Мусяенко, 1970; Allen, Smith, 1988; Черешнев и др., 2001; Федоров и др., 2003; Mecklenburg et al., 2016].

Сведений по биологии пятнистого терпуга северной части Охотского моря в литературе немного, и охватывают они постэмбриональный период [Черешнев и др., 2001; Шестаков, Назаркин, 2006; Юсупов и др., 2006]. Еще меньше данных по эмбриональному развитию этого вида. В работе Н.Н. Горбуновой [1962] данные по пятнистому терпугу ограничены только описанием крупных личинок. Некоторые сведения по эмбриональному развитию пятнистого терпуга зал. Петра Великого Японского моря приводят Д.В. Антоненко и В.П. Гнубкина [2001]. К сожалению, для *H. stelleri* они получились краткими и не содержат подробного ряда наблюдений, которые сопровождалось бы иллюстративным материалом.

Цель исследований — дать более подробное описание морфогенеза *H. stelleri* северной части Охотского моря с фиксацией сроков и темпов прохождения этапов его эмбрионального и раннего постэмбрионального развития до перехода на внешнее питание.

Материалы и методы

Исследования проводили в июле-августе 2018 г. Текущие производители пятнистого терпуга были отловлены 21 июля в Тауйской губе на сублиторали о. Недоразумения (рис. 1). Икринки от 2 готовых к нересту самок (TL 27,6 и 29,4 см) были искусственно оплодотворены семенной жидкостью, взятой от 5 самцов (TL 25,7–28,3 см). Вскоре после оплодотворения до затвердевания оболочки яиц и клейкого хориона и их агрегации в плотную кладку были отделены 304 неповрежденные икринки, после чего вся икра была доставлена в г. Магадан. В период транспортировки температуру воды понижали до 3,1 °С. Отделенные икринки и икринки, находящиеся в общей кладке (контрольная группа), были размещены в разные емкости объемом 1 л. Температуру воды измеряли 4 раза в сутки. Среднесуточная температура воды в период инкубации изменялась от 7,1 до 12,4 °С (рис. 2). В течение всего периода исследований поддерживалась непрерывная аэрация воды. При инкубации икры использовали воду из бухты Нагаево соленостью 28 ‰. Для предотвращения развития грибкового и бактериального обрастания икры воду предварительно проводили через фильтр.

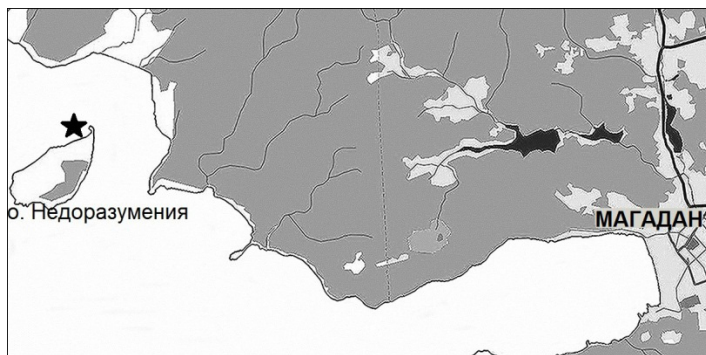


Рис. 1. Карта-схема района исследований

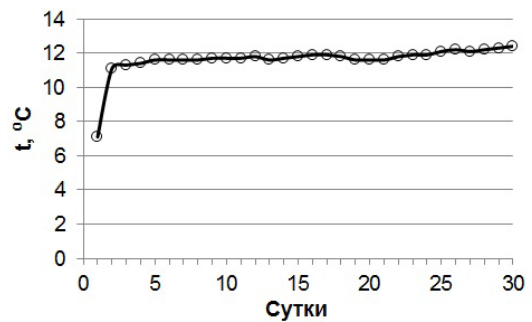
Fig. 1. Scheme of the study area

Развитие наблюдали на живом материале в горизонтальной и вертикальной оптической плоскостях сечения с помощью камеры Ж.А. Черняева [1962]. При определении этапов и стадий развития руководствовались работой А.П. Макеевой [1992].

Сумму тепла (град./час) рассчитывали с учетом динамики температуры в течение инкубации икры. Личинок содержали в аквариуме. В процессе исследований проведено 106 серий наблюдений. Иллюстративный материал представлен по результатам микросъемки с помощью цифровой фотокамеры «Rekam Presto 40M» через микроскоп МБС-10.

Рис. 2. Динамика среднесуточной температуры воды при инкубации икры. Маркером отмечен участок отлова пятнистого терпуга

Fig. 2. Dynamics of mean daily water temperature during incubation of eggs. The time of whitespotted greenling catch is marked



Результаты и их обсуждение

У многих представителей отряда Scorpaeniformes зрелые ооциты агрегированы слизистой массой [Washington et al., 1984; The early stages..., 1996]. Сходная структура кладок икры описана Н.Н. Горбуновой [1962] у двух видов рыб из семейства Hexagrammidae: *H. lagocephalus* и *H. octogrammus*. По данным автора слизистая масса, соединяющая выметанные икринки в компактное скопление, состоит из более плотного основного комка и отходящих от него во все стороны слизистых тяжей. В воде слизь затвердевает, и соединение икринок между собой приобретает большую прочность. Существует мнение [Moyer, Zaiser, 1981], что вещества, входящие в слизь, являются репеллентами для других видов рыб, присутствующих на нерестилище и активно поедающих выметанную икру.

Зрелая икра *H. stelleri* также агрегирована гелеобразной массой. Несмотря на эластичность, эта структура крепко удерживает икринки, затрудняя их извлечение в неповрежденном состоянии. Просмотр кладки икринок через 7 ч после их оплодотворения показал, что гелеобразная оболочка исчезла, а икринки плотно скреплены между собой в объемную сетчатую структуру. Нами отмечено, что на завершающих стадиях эмбриогенеза с развитием у эмбрионов желез вылупления сцепление между икринками ослабевает и их агрегация легко распадается при небольшом механическом воздействии, что, по всей видимости, облегчает выход эмбрионов из глубоких слоев кладки.

Общая окраска икринок *H. stelleri* обусловлена цветом желтка, который может варьировать от зеленого, голубого и фиолетового (сливового) до серого [Горбунова, 1962; Hart, 1973; DeMartini, 1986]. В северной части Охотского моря икринки от разных самок окрашены в желтоватый цвет с оттенками голубого или фиолетового.

Размеры выметанных развивающихся икринок пятнистого терпуга по ареалу различаются. Самые крупные икринки отмечены в северо-восточной части Тихого океана, где их диаметр составляет 2,0–2,5 мм (в среднем 2,2 мм) [DeMartini, 1986], а в его северо-западной части — около 2,0 мм [Новиков и др., 2002; Григорьев, 2007]. В зал. Петра Великого Японского моря развивающиеся икринки пятнистого терпуга имеют диаметр 1,8–2,0 мм [Антоненко, Гнубкина, 2001]. По результатам выполненных нами промеров 304 развивающихся икринок пятнистого терпуга северной части Охотского моря их диаметр колеблется в пределах 1,80–2,30 мм, при среднем показателе $2,06 \pm 0,01$ мм.

Оболочка хориона оплодотворенных икринок через несколько часов теряет свои адгезивные свойства, и, отделенные от общей кладки, они в дальнейшем не образуют друг с другом агрегаций. Развивающиеся свободно икринки имеют прочную оболочку с легкой волокнистой структурой, отрицательную плавучесть, а небольшое перивителлиновое пространство (менее 20 % общего объема яйца) относит их к олигоплазматическому типу. В желтке имеется скопление бесцветных жировых капель. Воронковидное микропиле сохраняется большую часть эмбриогенеза. На его поверхности присутствуют продольные канальца и 7–9 мелких углублений, отсутствующих на остальной поверхности икринки (рис. 3, А).

Вследствие кратковременного понижения температуры воды во время транспортировки до места стационарных наблюдений этап активации икры был продолжительным, и первое дробление зиготы произошло через 12 ч после оплодотворения (рис. 3,

Б). Через сутки икринки достигли стадии 64 бластомеров, а через 48 ч начался III этап бластуляции (см. таблицу, рис. 3, В).

Этапы и стадии эмбрионального развития пятнистого терпуга северной части Охотского моря
Phases and stages of embryonic development in whitespotted greenling from the northern Okhotsk Sea

Этап	Длительность этапа, ч	Стадия развития	Возраст, час	T, °C
I	12	Активация икры, образование бластодиска	–	3,1
II	36	2 бластомера	12	4,7
		4 бластомера	14	5,5
		8 бластомеров	15	6,1
		32 бластомера	20	7,1
		Крупноклеточная бластула	32	11,2
		Мелкоклеточная бластула	38	11,2
III	10	Бластуляция	48	11,2
IV	43	Гастрюляция и эпиболия	58	11,3
		Обрастание 20 %, зародышевое кольцо	62	11,4
		Обрастание желтка 30 %	72	11,4
		Обрастание желтка 50 %	81	11,5
		Осевой зачаток эмбриона	90	11,4
V	103	Зародышевый валик	101	11,5
		Развитие перибластического синуса	105	11,5
		Завершение эпиболии	120	11,5
		Сегментация туловищной мезодермы	138	11,6
		Развитие Купферова пузырька	144	11,6
		Формирование хвостовой почки	174	11,6
VI	35	Отчленение хвостового отдела	204	11,6
		Образование перикардальной полости	210	11,7
		Подвижное состояние эмбрионов	215	11,7
		Развитие отолитов	233	11,7
VII	206	Начало сердечной деятельности	239	11,6
		Пигментация тела	248	11,7
		Образование гемоглобина в плазме	273	11,6
		Пигментация глаз меланофорами	299	11,8
		Образование эритроцитов	311	11,7
		Развитие подкишечно-желточной вены	317	11,7
		Образование зачатков грудных плавников	351	11,7
		Зародыш охватывает желточный мешок	371	11,7
		Пигментация глаз гуанофорами	383	11,8
Отчленение рыла от желточного мешка	399	11,9		
VIII	281	Развитие жаберно-челюстного аппарата	445	11,9
		Развитие первых желез вылупления	503	11,6
		Подвижное состояние грудных плавников	527	11,7
		Подвижное состояние нижней челюсти	571	12,0
		Развитие моторики глаз	576	11,8
		Вылупление	726	12,2

В возрастном интервале 58–120 час эмбрионы пятнистого терпуга проходят IV этап развития. В процессе гастрюляции и эпиболии клеточного материала бластулы последовательно формируются зародышевое кольцо (62 ч) и осевой зачаток (90 ч). Стоит отметить, что в ходе развития этого процесса происходит сжатие желтка клетками бластодермы и перибласта, в результате чего он в поперечном плане приобретает сначала грушевидную, затем грибовидную форму, восстанавливая свою округлость после завершения эпиболии и замыкания бластопора (рис. 3, Г, Д).

В ходе наблюдений впервые для семейства Hexagramidae было установлено, что в возрасте 105 час у всех эмбрионов пятнистого терпуга развивается перибластический синус (рис. 3, Е). Более подробно этот вопрос был рассмотрен нами в отдельной работе [Юсупов, Юсупов, 2019].

V этап развития эмбрионов пятнистого терпуга охватывает 54 ч и завершается образованием хвостовой почки. В этом процессе продолжает формироваться зародышевый валик, в котором через 120 ч инкубации головной отдел начинает выделяться своей высотой, происходит сегментация туловищной мезодермы (138 ч) с образованием первых сомитов (рис. 3, Ж), а через 144 ч развивается Купферов пузырек.

На VI этапе развития последовательно происходит отчленение хвостового отдела от желточного мешка (204 ч) и образование перикардиальной полости, в которой формируется сердце (210 ч). В возрасте 215 час сомиты туловища трансформируются в миомеры, и эмбрионы приобретают подвижность (рис. 3, З).

В возрастном интервале 239–399 час эмбрионы проходят VII этап развития эмбриональной сосудистой системы, в течение которого начинает пульсировать сердце, в слуховых капсулах развиваются отолиты, а по бокам задней части туловища появляются несколько пигментных клеток.

Формирование эмбриональной сосудистой системы начинается в возрасте 274 час с появления вдоль нижней стенки перикардиальной полости серповидного образования, имеющего гомогенную структуру розоватого или красноватого цвета (рис. 3, И).

Развитие эритроцитов и концентрация в них гемоглобина происходит в возрасте 311 час. В этом же возрасте хорошо заметна начавшаяся пигментация глазных бокалов меланофорами.

Рассматривая процесс кроветворения у костистых рыб, З.С. Кауфман [1990] отмечал, что у одних видов гемоглобин сразу структурируется в цитоплазме полихроматофильного эритроцита, у других — он, возможно, появляется в плазме и лишь затем в эритроцитах. По всей видимости, процесс эмбрионального кроветворения у пятнистого терпуга происходит по второму типу.

В возрасте 318 и 351 час на поверхности желточного мешка последовательно образуются крупная подкишечно-желточная вена, огибающая левую сторону желточного мешка, и сеть кровеносных сосудов на его поверхности (рис. 3, К). В это же время резко возрастает двигательная активность эмбрионов, которые почти непрерывно совершают внутри икринки вращательные движения. На нижней стороне туловища в виде небольших бугорков на брюшной стороне происходит закладка грудных плавников. Этап развития также характеризуется интенсивной пигментацией глазных бокалов меланином, а впоследствии — развитием на радужной оболочке глаз гуанофоров в виде серебристых вкраплений.

VIII этап эмбриогенеза самый продолжительный, начинается в возрасте 425 час и охватывает по времени более трети общего периода эмбриогенеза. В течение этапа продолжается развитие мощной сосудистой системы желточного кровообращения, покрывающей всю поверхность желточного мешка, в возрасте 359 час сформирована погруженная в желтковую массу крупная печень глыбчатой структуры (рис. 3, Л). Пигментация тела усиливается вследствие не только развивающегося вдоль спины парного ряда черных меланофор, но и появления их на перитонеуме. К этому возрасту сердце и грудные плавники смещаются на латеральную сторону. Головной и спинной мозг дифференцируется вычленением из общей нервной трубки 4–5 энцефаломеров. Развивается жаберно-челюстной аппарат и происходит формирование пищеварительного тракта и выделительной системы.

Возраст 399 час. Происходит выпрямление головного отдела, и рыло отделяется от желточного мешка, а над слуховыми капсулами развиваются жаберные крышки. Грудные плавники сместились на латеральную сторону, но их основание остается ориентированным вдоль тела.

Возраст 504 час. Начинается постепенная редукция подкишечно-желточной вены, хотя кровеносная сеть на поверхности желточного мешка остается хорошо разветвленной. На поверхности головного отдела развиваются многочисленные железы вылупления (рис. 3, М).

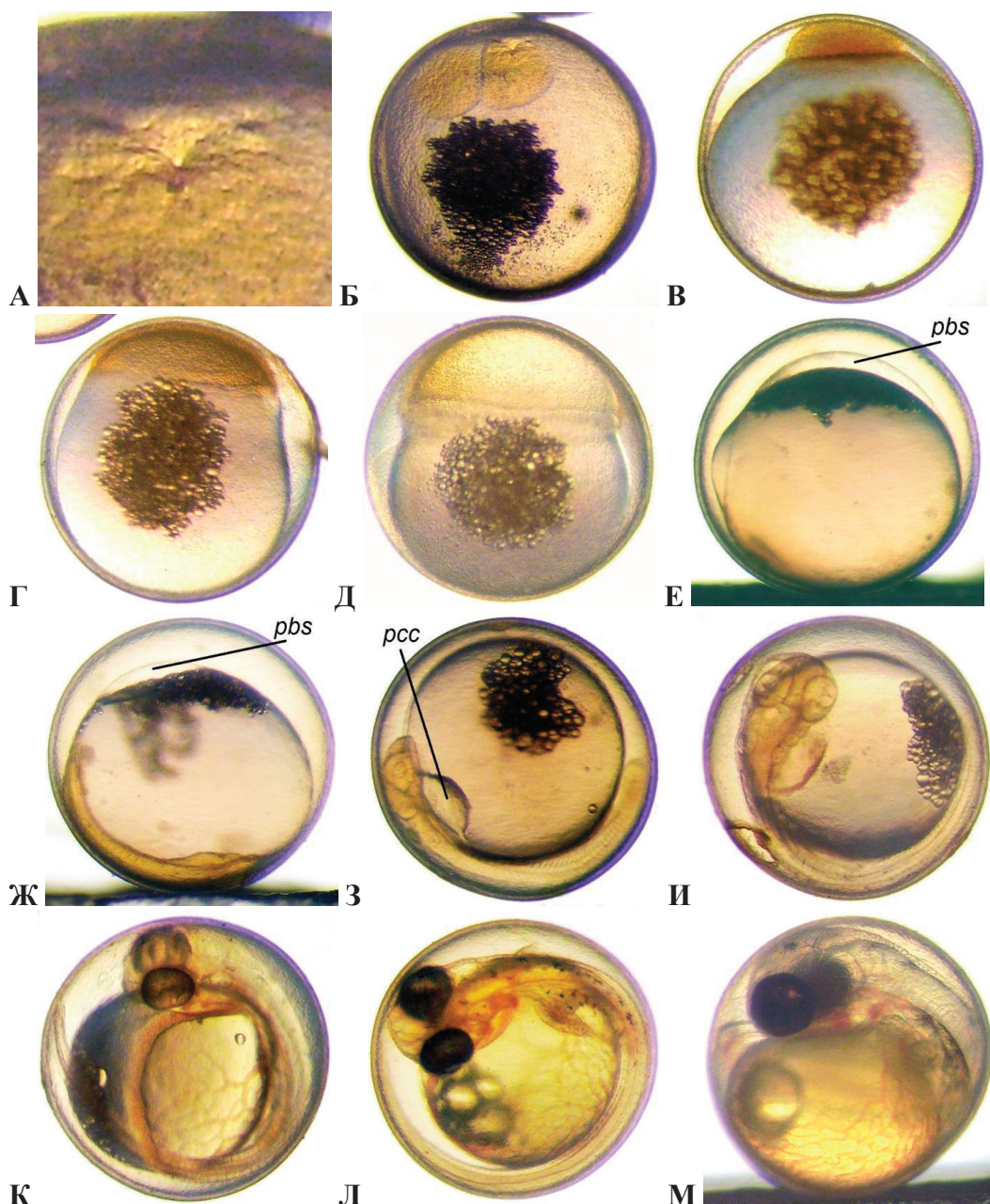


Рис. 3. Эмбриональное развитие пятнистого терпуга северной части Охотского моря: А — микропиле; Б — стадия 2 бластомеров; В — бластуляция; Г — эпиболия 20 %-ная, зародышевое кольцо; Д — эпиболия 40 %-ная; Е — эпиболия 90 %-ная; Ж — сегментация тела; З — отчленение хвостового отдела; И — начало кроветворения; К — развитие желточного кровообращения; Л — развитие печени; М — развитие желез вылупления; *pbs* — перибластический синус; *psc* — перикардальная полость

Fig. 3. Embryonic development of whitespotted greenling from the northern Okhotsk Sea: А — micropyle; Б — 2-blastomere stage; В — blastulation; Г — epiboly 20 %, germ ring; Д — epiboly 40 %; Е — epiboly 90 %, periblastic sinus; Ж — body segmentation; З — separation of the caudal division; И — onset of hematopoiesis; К — development of yolk blood circulation; Л — development of liver; М — development of hatching glands; *pbs* — periblastic sinus; *psc* — pericardial cavity

В нашем эксперименте при средней температуре 11,5 °С эмбриональное развитие пятнистого терпуга длилась 30 сут и 6 ч. Сумма принятого икринками тепла составила 8449 град./час. Вылупление эмбрионов в экспериментальной и контрольной группах

икринок происходило синхронно в течение 2 сут. Только что освободившиеся от оболочки яиц предличинки пятнистого терпуга имеют общую длину TL 7,73–9,20 мм (в среднем $8,49 \pm 0,09$ мм) и длину от начала рыла до конца хорды SL 7,48–8,80 (в среднем $8,15 \pm 0,08$ мм). В сравнительном плане они крупнее ровесников из других регионов как по размаху колебаний, так и по среднему показателю. По данным Кендалла и Винтера [Kendall, Vinter, 1984] в зал. Аляска пятнистый терпуг вылупляется при средней длине SL 8,3 мм. Для водоемов северо-восточной части Тихого Океана Матарезе с соавторами [Matarese et al., 1989] указывают длину ровесников этого вида в пределах 7–9 мм. По данным ряда авторов [Антоненко, 2000; Антоненко, Гнубкина, 2001; Антоненко, Пущина, 2002] предличинки пятнистого терпуга зал. Петра Великого Японского моря вылупляются при общей длине TL 7–8 мм.

Только что вылупившиеся предличинки пятнистого терпуга морфофункционально хорошо развиты (рис. 4). Кровеносная система частично сохраняет эмбриональный тип циркуляции крови на желточном мешке, но быстро редуцируется. Размер жаберных крышек достигает $\frac{2}{3}$ диаметра глаза. Челюстной аппарат характеризуется подвижной нижней челюстью, а в пищеварительном тракте начинает дифференцироваться желудок в виде расширяющейся передней части кишечника. Формирующаяся прямая кишка и анус вычленяют из нижней плавниковой каймы небольшую преанальную складку. Грудные плавники подвижные, их двигательная активность наблюдалась нами у эмбрионов еще за 8 сут до завершения эмбриогенеза. В проходящем свете цвет глаз интенсивно черный, а в падающем — они имеют желтоватую, реже — зеленоватую окраску с металлическим блеском. Перитониум пигментирован двумя рядами меланофоров и гуанофорами, придающими его поверхности серебристо-голубой цвет. Общий характер пигментации тела новорожденных предличинок *H. stelleri* исследуемого района в целом соответствует видовому описанию в литературе [Горбунова, 1962; Kendall, Vinter, 1984, Антоненко, Гнубкина, 2001]. Вместе с тем необходимо отметить, что от момента вылупления и до возраста 4 сут ни у одной особи вида мы не обнаружили в хвостовом отделе верхнебокового и нижнебокового ряда меланофоров, аналогичных описанным Д.В. Антоненко и В.П. Гнубкиной [2001] у предличинки пятнистого терпуга длиной TL 7,5 мм. Кендалл и Винтер [Kendall, Vinter, 1984] также отмечали их отсутствие у личинок этого вида до длины 15 мм. В связи с этим есть все основания полагать, что отмеченный Д.В. Антоненко и В.П. Гнубкиной [2001] характер развития меланофоров на теле в виде боковых рядов у только что вылупившихся личинок *H. stelleri* является региональной особенностью вида из Японского моря и не может служить обобщенным видовым признаком по ареалу.

По данным Д.В. Антоненко и В.П. Гнубкиной [2001] только что вылупившиеся личинки вели себя активно, плавая в толще воды, у них отмечалась реореакция и положительный фототаксис. В темноте личинки опускались на дно.

Наши наблюдения выявили несколько другие поведенческие особенности предличинок пятнистого терпуга. Несмотря на функциональную готовность к активному плаванию (сравнительно крупные размеры и подвижные грудные плавники), они с момента вылупления и в течение этапа эндогенного питания характеризовались слабой активностью, находясь у дна вне зависимости от освещенности. Предположительно такое поведение личинок может иметь защитную функцию, позволяющую им первые дни наибольшей уязвимости от хищников оставаться под защитой родителя, продолжающего охранять территорию «гнезда» с кладками икры более позднего нереста.

К концу четвертых суток личинки пятнистого терпуга достигают средней длины $9,05 \pm 0,11$ мм. В этом возрасте у личинок происходит полная резорбция желточного мешка и сохраняется лишь небольшая жировая капля. Желточное кровообращение редуцируется, и кровеносная система становится дефинитивной. В пищеварительном тракте происходит дифференциация желудка. Рост средней кишки приводит к образованию кишечной петли, и наблюдаются периодические сокращения стенки прямой кишки в районе ануса. Образование плавательного пузыря и наполнение его газом

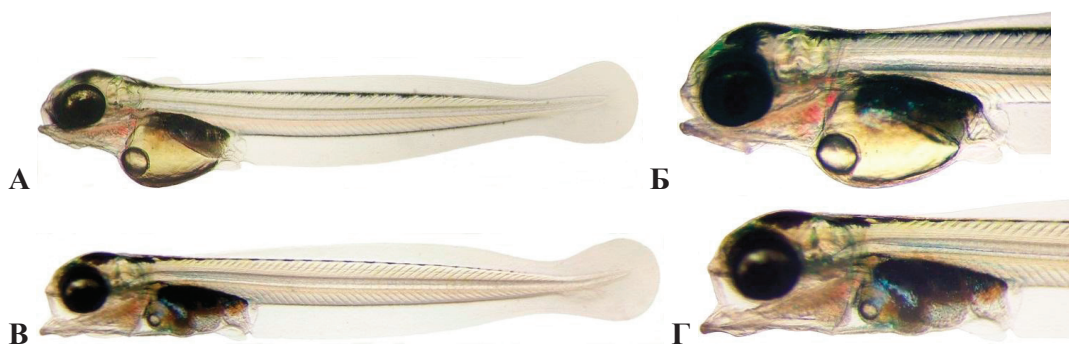


Рис. 4. Постэмбриональное развитие пятнистого терпуга: А, Б — только что вылупившаяся предличинка; В, Г — личинка в возрасте 4 сут

Fig. 4. Postembryonic development of whitespotted greenling: А, Б — newly hatched prelarva; В, Г — larva, age 4 days

обеспечивает личинкам возможность свободно передвигаться или находиться в покое на всех горизонтах аквариума. В этом возрасте личинки начинают активно плавать и охотиться за науплиями копепод.

В связи с запланированными экспедиционными работами наблюдения завершены, и личинки пятнистого терпуга выпущены в акваторию бухты Нагаево.

Заключение

В ходе лабораторных наблюдений получены первые данные о параметрах икры и подробно исследованы сроки прохождения этапов и основных стадий эмбрионального и раннего постэмбрионального развития пятнистого терпуга, обитающего в северной части Охотского моря.

В ходе наблюдений за эмбриогенезом было установлено, что на V этапе развития у эмбрионов пятнистого терпуга развивается перибластический синус. При средней температуре 11,5 °С и сумме принятого икринками тепла 8449 град./час длительность инкубации пятнистого терпуга составляет 30 сут и 6 ч. Слабая активность предличинок пятнистого терпуга может иметь защитную функцию, позволяющую им оставаться под защитой родителей. Переход личинок на внешнее питание происходит в возрасте 4 сут.

Благодарности

Авторы выражают признательность сотруднику Института биологических проблем Севера ДВО РАН А.В. Щербакову за оказанное техническое содействие в сборе текущих производителей *H. stelleri* и транспортировке икры к месту стационарных наблюдений.

Авторы также благодарят к.б.н., науч. руководителя лаб. ихтиологии Национального научного центра морской биологии ДВО РАН А.А. Баланова за ценные замечания, которые были учтены при подготовке настоящей рукописи к печати.

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Дополнительная информация

Orcid ID:

Юсупов Равиль Рашитович: 0000-0002-3831-5695

Юсупов Руслан Равильевич: 0000-0002-2851-0024

Список литературы

Антоненко Д.В. Новые данные о возрасте и росте пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Scorpaeniformes, Hexagrammidae) в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 119–121.

Антоненко Д.В., Гнубкина В.П. Некоторые особенности раннего онтогенеза бурого *Hexagrammos octogrammus* и пятнистого *H. stelleri* терпугов из залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, № 6. — С. 799–803.

Антоненко Д.В., Пушина О.И. Основные черты биологии терпуговых рыб рода *Hexagrammos* в зал. Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 164–178.

Горбунова Н.Н. Размножение и развитие рыб семейства Терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИОАН СССР. — 1962. — Т. 59. — С. 118–182.

Григорьев С.С. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоемы): атлас-определитель. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — 331 с.

Кауфман З.С. Эмбриология рыб : моногр. — М. : Агропромиздат, 1990. — 271 с.

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

Мусиенко Л.Н. Размножение и развитие рыб Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. 70: Изв. ТИНРО. Т. 72. — 1970. — С. 166–224.

Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья : моногр. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. — 552 с.

Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — 204 с.

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

Черешнев И.А., Назаркин М.В. Первая находка северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) в районе Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Вопр. ихтиол. — 2004. — Т. 44, № 3. — С. 375–379.

Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В. и др. Морские и пресноводные рыбы Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — С. 545–575.

Черешнев И.А., Радченко О.А., Петровская А.В. Первая находка южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) в районе Тауйской губы (северная часть Охотского моря). Описание экземпляра и обоснование его видовой принадлежности // Вопр. ихтиол. — 2013. — Т. 53, № 2. — С. 181–188. DOI: 10.7868/S0042875213020021.

Черешнев И.А., Радченко О.А., Петровская А.В. Южный одноперый терпуг *Pleurogrammus azonus* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) — новый вид для фауны северной части Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 13-й междунар. науч. конф., посвящ. 75-летию со дня рождения известного отечественного специалиста в области лесоведения, ботаники и экологии д.б.н. С.А. Дыренкова. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2012. — С. 307–311.

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

Шестаков А.В., Назаркин М.В. Первые данные по биологии пятнистого *Hexagrammos stelleri* и бурого *H. octogrammus* терпугов (Hexagrammidae) Тауйской губы Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, № 5. — С. 711–714.

Юсупов Р.Р., Басов И.Д., Рябченко Е.Н. Биология и состояние запаса пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* Tilesius (Hexagrammidae) в прибрежье Магаданской области (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 146. — С. 150–157.

Юсупов Р.Р., Юсупов Рус.Р. О развитии периластического синуса в эмбриогенезе бурого *Hexagrammos octogrammus* и пятнистого *H. stelleri* терпугов (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) // Онтогенез. — 2019. — Т. 50, № 5. — С. 355–359. DOI: 10.1134/S0475145019050082.

Allen M.J., Smith G.B. Atlas and Zoogeography of Common Fishes in the Bering Sea and Northeastern Pacific : NOAA Tech. Rep. NMFS. — 1988. — № 66. — 151 p.

DeMartini E.E. Reproductive colorations, paternal behavior and egg masses of kelp greenling, *Hexagrammos decagrammus*, and whitespotted greenling, *H. stelleri* // Northwest Science. — 1986. — Vol. 60, № 1. — P. 32–35.

Hart J.L. Pacific fishes of Canada : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1973. — № 180. — 740 p.

Kendall A.W. Jr., Vinter B. Development of hexagrammids (Pisces: Scorpaeniformes) in the Northeastern Pacific Ocean : NOAA Tech. Rep. NMFS. — Wash., 1984. — № 2. — 44 p.

Matarese A.C., Kendall A.W. Jr., Blood D.M., Vinter B.M. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes : U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 80. — Seattle, 1989. — 652 p.

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. Pacific Arctic Marine Fishes : CAFF Monitoring Ser. Rep. — 2016. — № 23. — 398 p.

Moyer J.T., Zaiser M.J. Social organization and spawning behavior of the pteroine fish *Dendrochirus zebra* at Miyake-jima, Japan // Jan. J. Ichthyol. — 1981. — Vol. 28, № 1. — P. 52–69.

The early stages of fishes in the California Current Region : California COFI. Atlas № 33 / ed. H.G. Moser. — Lawrence : Allen Press Inc., 1996. — 1505 p.

Washington B.B., Moser H.G., Laroche W.A., Richards W.J. Scorpaeniformes: development // Ontogeny and systematics of fishes / H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen et al. (eds). — Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol., 1984. — Spec. Publ. № 1. — P. 405–428.

References

Antonenko, D.V., The new data on age and growth of whitespotted greenling *Hexagrammos stelleri* (Scorpaeniformes, Hexagrammidae) in Peter the Great Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2000, vol. 127, pp. 119–121.

Antonenko, D.V. and Gnyubkina, V.P., Some peculiarities of the early ontogeny of the Alaska greenling *Hexagrammos octogrammus* and fat greenling *H. stelleri* from the Peter the Great Bay (Sea of Japan), *Vopr. Ikhtiolog.*, 2001, vol. 41, no. 6, pp. 799–803.

Antonenko, D.V. and Pushchina, O.I., The main biological features of greenlings (genus *Hexagrammos*) in Peter the Great Bay (Japan sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 131, pp. 164–178.

Gorbunova, N.N., Reproduction and development of fish of the Terpugov family (Hexagrammidae), *Tr. Inst. Okeanol. im. P. P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1962, vol. 59, pp. 118–182.

Grigoryev, S.S., *Rannie stadii ryb severo-vostoka Rossii (pribrezhnye morskije vody i vnutrennie vodoemy): atlas-opredelitel'* (Early Stages of Fish in the Northeast of Russia (Coastal Sea Waters and Inland Waters): Atlas for Identification), Vladivostok: Dal'nauka, 2007.

Kaufman, Z.S., *Embriologiya ryb* (Embryology of fish), Moscow: Agropromizdat, 1990.

Makeeva, A.P., *Embriologiya ryb* (Fish Embryology), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1992.

Musienko, L.N., Reproduction and development of fishes in the Bering Sea, *Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 70, pp. 166–224.

Novikov, N.P., Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., and Yakovlev, Yu.M., *Ryby Primorya* (Fishes of Primorsky Krai), Vladivostok: Dal'rybvvtuz, 2002.

Fedorov, V.V., Chereshev, I.A., Nazarkin, M.V., Shestakov, A.V., and Volobuev, V.V., *Katalog morskikh i presnovodnykh ryb severnoi chasti Okhotskogo morya* (Catalogue of Marine and Freshwater Fishes from the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2003.

Chereshev, I.A., Volobuev, V.V., Khovansky, I.E., and Shestakov, A.V., *Pribrezhnye ryby severnoi chasti Okhotskogo morya* (Coastal Fishes of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2001.

Chereshev, I.A. and Nazarkin, M.V., The First Finding of the Atka Mackerel *Pleurogrammus monopterygius* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) in the Tauiskaya Bay (Northern Part of the Sea of Okhotsk), *Vopr. Ikhtiolog.*, 2004, vol. 44, no. 3, pp. 375–379.

Chereshev, I.A., Nazarkin, M.V., Shestakov, A.V., Skopets, M.V., and Grunin, S.I., Marine and freshwater fishes of the Tauysk Bay, in *Biologicheskoye raznoobrazie Tauyskoy guby Okhotskogo morya* (Biological diversity of the Tauis Bay of the Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2005, pp. 545–575.

Chereshev, I.A., Radchenko, O.A., and Petrovskaya, A.V., First finding of the Okhotsk Atka mackerel *Pleurogrammus azonus* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) in Tauy bay (northern Sea of Okhotsk): Description of the specimen and the justification of its species definition, *J. Ichthyol.*, 2013, vol. 53, no. 2, pp. 164–171.

Chereshev, I.A., Radchenko, O.A., and Petrovskaya, A.V., Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) – a newly recorded species for the ichthyofauna of the

northern part of the Sea of Okhotsk, in *Mater. 13 mezhdunar. nauchn. konf. posvyashch. 75-letiyu so dnya rozhdeniya izvestnogo otechestvennogo spetsialista v oblasti lesovedeniya, botaniki i ekologii d.b.n. S.A. Dyrenkova "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 13th Int. Sci. Conf. Commem. dedicated to the 75th anniversary of S.A. Dyrenkov's birthday "Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2012, pp. 307–311.

Chernyaev, Zh.A., Vertical camera for monitoring the development of salmon eggs, *Vopr. Ikhtiol.*, 1962, vol. 2, no. 3, pp. 457–462.

Shestakov, A.V. and Nazarkin, M.V., Data on the Biology of the White Spotted *Hexagrammos stelleri* and Masked *H. octogrammus* Greenlings (Hexagrammidae) from the Taui Lagoon, the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 2006, vol. 46, no. 5, pp. 711–714.

Yusupov, R.R., Basov, I.D., and Ryabchenko, E.N., Biology and stock of white spotted greenling in the coastal zone of the Magadan Region (northern Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 146, pp. 150–157.

Yusupov, R.R. and Yusupov, Rus.R., On the Development of Periblastic Sinus In Embriogenesis of Masked *Hexagrammos octogrammus* and Whitespotted *H. stelleri* Greenlings (Scorpaeniformes: Hexagrammidae), *Ontogenez*, 2019, vol. 50, no 5, pp. 355–359. doi 10.1134/S0475145019050082

Allen, M.J. and Smith, G.B., Atlas and Zoogeography of Common Fishes in the Bering Sea and Northeastern Pacific, *NOAA Tech. Rep., NMFS*, 1988, no. 66.

DeMartini, E.E., Reproductive colorations, paternal behavior and egg masses of kelp greenling, *Hexagrammos decagrammus*, and whitespotted greenling, *H. stelleri*, *Northwest Science*, 1986, vol. 60, no. 1, pp. 32–35.

Hart, J.L., Pacific fishes of Canada, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1973, no. 180.

Kendall, A.W. Jr. and Vinter, B., Development of hexagrammids (Pisces: Scorpaeniformes) in the Northeastern Pacific Ocean, *NOAA Tech. Rep., NMFS*, Wash., 1984, no. 2.

Matarese, A.C., Kendall, A.W., Jr., Blood, D.M., and Vinter, B.M., Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes, *NOAA Tech. Rep., NMFS*, 1989, no. 80.

Mecklenburg, C.W., Mecklenburg, T.A., Sheiko, B.A., and Steinke, D., Pacific Arctic Marine Fishes, *CAFF Monitoring Ser. Rep.*, 2016, no. 23.

Moyer, J.T. and Zaiser, M.J., Social organization and spawning behavior of the pteroine fish *Dendrochirus zebra* at Miyake-jima, Japan, *Jpn. J. Ichthyol.*, 1981, vol. 28, no. 1, pp. 52–69.

The early stages of fishes in the California Current Region, California COFI Atlas, Moser, H.G., ed., Lawrence: Allen Press Inc., 1996, no. 33.

Washington, B.B., Moser, H.G., Laroche, W.A., and Richards, W.J., Scorpaeniformes: development, *Ontogeny and systematics of fishes*, Moser, H.G., Richards, W.J., Cohen, D.M., Fahay, M.P., Kendall, A.W. Jr., Richardson S.L., eds., Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol., 1984, Spec. Publ. no. 1, pp. 405–428.

Поступила в редакцию 9.10.2019 г.

После доработки 24.10.2019 г.

Принята к публикации 29.10.2019 г.