

УДК 597.556.35–13(265.53)

Р.Р. Юсупов\*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,  
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18**ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ  
СЕВЕРНОЙ ПАЛТУСОВИДНОЙ КАМБАЛЫ  
*HIPPOGLOSSOIDES ROBUSTUS* (PLEURONECTIDAE)  
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ**

На основе экспериментальных данных дано первое описание эмбрионального и раннего постэмбрионального развития северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus*, обитающей в северной части Охотского моря. Установлено, что развивающиеся икринки имеют диаметр 1,80–2,60 мм, в среднем  $2,33 \pm 0,01$  мм. Желток занимает 24,40 % общего объема икры, что относит ее к полиплазматическому типу. Плотность желтковой массы меньше плотности перивителлиновой жидкости, вследствие чего желток в пространстве икринки занимает верхнее положение. При температуре воды 8,1 °C длительность эмбриогенеза составляет 262 ч, а сумма необходимого тепла — 2236 градусо-часов. Предличинки вылупляются при длине 4,85–6,00 мм, в среднем  $5,44 \pm 0,06$  мм. Переход на смешанное и экзогенное питание происходит в возрасте соответственно 2 и 3 сут при средних размерах 5,75 и 5,83 мм.

**Ключевые слова:** северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus*, эмбриональное развитие, эмбрион, предличинка, личинка, Охотское море.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-194-42-53.

**Yusupov R.R.** Embryonic and larval development of bering founder *Hippoglossoides robustus* (Pleuronectidae) in the northern Okhotsk Sea // *Izv. TINRO*. — 2018. — Vol. 194. — P. 42–53.

The main stages of embryonic and early post-embryonic development of bering flounder in the northern shelf areas of the Okhotsk Sea are described for the first time, their timing is determined and the heat amounts necessary to achieve the stages are evaluated on the base of experimental data. The developing eggs had an average diameter of  $2.33 \pm 0.01$  mm and volume —  $5.66 \pm 0.05$  mm<sup>3</sup>. The yolk occupied 19.36–31.15 % (on average 24.40 %) of the egg volume that corresponded with the polyplasmatic type of eggs. Time of the eggs incubation from the beginning of epiboly to hatching of prelarvae was 238 hours in the experiment under temperature 8.1 °C. The total time of embryogenesis was estimated as 276 h, and the heat amount required for the total embryogenesis — as 2236 degree-hours. At the stage of the blastula cells gastrulation, the process of axial convergence of the blastoderm directed to forming of an axial bud in the embryo. The Kupfer vesicle was developed and the body pigmentation appeared before closing of the blastopore, but segmentation of the body started after the closing. The muscle activity was detected only with start of the heart working, in opposite to other studied flounders which muscles became active earlier. The newly hatched prelarvae had the body length 4.85–6.00 mm, on average  $5.44 \pm 0.06$  mm. Their transition to mixed and exogenous nutrition occurred at the age of 2 and 3 days, respectively, when their

\* Юсупов Равиль Рашитович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: ryusupov\_mag@mail.ru.

Yusupov Ravil R., Ph.D., senior researcher, e-mail: ryusupov\_mag@mail.ru.

average size was  $5.75 \pm 0.17$  and  $5.83 \pm 0.17$  mm. Following to the experimental and cited data, morphology of prelarvae and larvae of bering flounder is distinguished by weak development of black melanophore on the dorsal side and its absence on the fin fold, as well as relatively early pigmentation of eyes with guanophore.

**Key words:** bering flounder, *Hippoglossoides robustus*, embryonic development, embryo, prelarva, larva, Okhotsk Sea.

## Введение

Северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus* широко распространена в северной части Тихого океана, населяя Охотское и Берингово моря, зал. Аляска и южную часть Чукотского моря. На юг распространяется до северного побережья о. Хоккайдо. В Охотском море в «чистом» виде (без примеси других видов палтусовидных камбал) обитает в его северной части, к западу от впадины ТИНРО, включая восточный Сахалин и зал. Терпения (Моисеев, 1953; Андрияшев, 1954; Фадеев, 1987, 2005; Черешнев и др., 2001; Федоров и др., 2003).

Несмотря на широкое распространение северной палтусовидной камбалы, сведений о ее раннем онтогенезе в литературе немного. В монографии Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961a) дано описание икринок *H. robustus* на отдельных стадиях развития из сборов в северо-западной части Берингова моря. Описание личинок этой камбалы выполнено по одному экземпляру, выловленному в Авачинской бухте юго-восточного побережья Камчатки, и двум — в Анадырском заливе Берингова моря. Морфологическая характеристика крупных личинок и молоди этого вида Охотского моря приводится в работах Л.Н. Мусиенко (1954), А.Ю. Дубининой и А.О. Золотова (2008), О.С. Воскобойниковой с соавторами (2012). В то же время полное описание эмбрионального развития и морфологии только что вылупившихся предличинок северной палтусовидной камбалы в литературе отсутствует.

В связи с этим была поставлена цель дать описание и изучить сроки прохождения основных этапов и стадий эмбрионального и раннего постэмбрионального развития северной палтусовидной камбалы, обитающей в северной части Охотского моря.

## Материалы и методы

По литературным данным (Перцева-Остроумова, 1961a; Черешнев и др., 2001), на североохотоморском шельфе северная палтусовидная камбала нерестится с середины мая вплоть до первой половины июля. Ряд предпринятых нами попыток в начале июня (выход в море в более ранние сроки затруднен из-за тяжелой ледовой обстановки) 2008 и 2011 гг. отловить текучих особей этой камбалы с помощью снюрревода были безуспешными. В эти сроки половые продукты взрослых особей неизменно оказывались в постнерестовом состоянии (стадия зрелости VI–II). В 2017 г. провели ихтиопланктонную съемку с целью собрать икру этой камбалы от естественного нереста. Икру отлавливали 6 июня 2017 г. в Тауйской губе у северо-западного побережья о. Завьялова с помощью планктонной сети Джели, в приповерхностном слое воды, над глубинами 65–75 м (рис. 1).

Отловленную икру в прижизненном состоянии транспортировали до стационара, где проводили ее подсчет и сортировку по этапам и стадиям развития. Было определено, что из 628 отловленных икринок этой камбалы 13 шт. находились в начале процесса эпиболии, 63 — на стадии зародышевого кольца, 162 — на стадии зародышевого валика, 193 — с оформившимся у эмбрионов Купферовым пузырьком, 175 — на этапе отчленения хвостового отдела, 22 шт. — на стадии подвижного состояния эмбрионов. Для исследования эмбриогенеза была выбрана первая группа икринок. Для более точного определения сроков прохождения этапов и стадий развития параллельно с первой группой провели наблюдения за всеми остальными выделенными группами икринок. В работе представлены общие результаты наблюдений.

Икру содержали в пластиковых низкостенных контейнерах объемом 500 мл. Раз в сутки проводили полную замену воды. Для предотвращения обрастания икринок ис-



Рис. 1. Карта-схема района проведения работ. Заштрихованной областью отмечен участок икорной съемки

Fig. 1. Scheme of survey. The area of fish eggs sampling is shaded

пользовали фильтрованную воду. По мере общего прогрева атмосферы среднесуточная температура воды в инкубационных емкостях постепенно повышалась с 4,7 до 9,3 °С, составив за весь период исследований в среднем 8,1 °С. Предличинки и личинок содержали в 40-литровом аквариуме при средней температуре 9,9 °С.

Развитие наблюдали на живом материале через микроскоп МБС-10 в горизонтальной и вертикальной оптической плоскости сечения с помощью камеры Ж.А. Черняева (1962). При определении этапов и стадий развития руководствовались работой А.П. Макеевой (1992). Параметры икринок и личинок измеряли в делениях мерной сетки окуляр-микрометра с последующим пересчетом в миллиметры. Сумму тепла рассчитывали в градусо-часах (град./час). В течение инкубации икры 3–4 раза в сут и в течение аквариального содержания предличинки и личинки палтусовидной камбалы 1 раз в сут проводили описание процесса развития и фотосъемку. В ходе эксперимента проведено 45 серий наблюдений. Иллюстративный материал представлен по результатам микросъемки с помощью цифровой фотокамеры «Rekam Presto 40M» через микроскоп МБС-10.

## Результаты и их обсуждение

### *Эмбриональный период*

Литературных данных по параметрам икры северной палтусовидной камбалы крайне мало. Первые такие сведения для Чукотского моря приводит Т.С. Расс (Расс, 1945, цит. по: Перцева-Остроумова, 1961а). Размеры собранных в этом водоеме икринок колебались от 2,17 до 2,46 мм, размеры желтка — от 0,90 до 1,02 мм. Все другие исследователи, публиковавшие такие сведения в дальнейшем (Мусяенко, 1970; Matarese et al., 1989; Линдберг, Федоров, 1993; Черешнев и др., 2001), ссылаются на данные, приводимые в монографической работе Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961а) для северо-западной части Берингова моря. Исследованная этим автором икра по размерам и строению была близка к таковой из Чукотского моря. Диаметр икринок варьировал от 2,17 до 2,69 мм, а размеры желтка — от 0,86 до 1,14 мм (в среднем 0,98 мм). Используя эти данные, мы рассчитали относительную долю желтка в общем объеме икры, которая составила 15,70–17,96 %.

Как и в других районах ареала, в северной части Охотского моря икринки северной палтусовидной камбалы бесцветные, тонкая оболочка и внутренняя структура яйца характеризуются слабой оптической плотностью. Проведенные нами измерения 167 икринок показали, что их диаметр варьирует от 1,80 до 2,60 мм, составляя в среднем  $2,33 \pm 0,01$  мм, а объем — от 3,39 до 7,08 мм<sup>3</sup> при среднем показателе  $5,66 \pm 0,05$  мм<sup>3</sup>. В общем объеме икры желток (диаметр  $1,15 \pm 0,01$  мм и объем  $1,37 \pm 0,01$  мм<sup>3</sup>) занимает 19,36–31,15 % (в среднем 24,40 %), что существенно выше, чем у северных популяций

вида. Как и по ареалу, икра северной палтусовидной камбалы исследуемого района также характеризуется ярко выраженным полиплазматическим типом. Значительное расхождение в относительном объеме желтковой массы в икре *H. robustus* по нашим данным с данными из литературы может быть обусловлено тем, что измерения проведены Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961а) на фиксированном формалином материале, влияющим на мерные показатели икринок и их внутренних структур (Перцева-Остроумова, 1961б).

#### **Этап IV. Гастрюляция**

К началу наблюдений икринки палтусовидной камбалы от самого позднего нереста находились на начальной стадии эпиболии (рис. 2, А). Движения клеточной массы бластулы еще не произошло. Активно мигрировали к вегетативному полюсу лишь крупные клетки перибласта, покрывавшие на момент наблюдений 30–35 % поверхности желтка.

Через 9 ч инкубации (52 град./час) скорость движения клеток перибласта замедлилась, началась активная миграция клеточной массы бластулы в сторону вегетативного полюса. Более высокая, чем темпы эпиболии, скорость эвакуации клеток из центральной зоны бластулы приводит к их «наплыву» на периферийную зону обрастания с образованием кругового утолщения — зародышевого кольца (рис. 2, Б, В). При этом бластодерма покрывает около четверти поверхности желтка, высота бластодиска снижается, он в плане представляет собой равномерно изогнутый валик.

После 35 ч инкубации (238 град./час) бластодермой покрыто 35–40 % поверхности желтка. Наряду с активно протекающим процессом эпиболии начинаются процесс осевой конвергенции клеток и их движение в широтном направлении (рис. 2, Г). На микрофотографиях икринок одинаково хорошо видны как периферийная зона эпиболии желтка бластодермой, так и краевая зона осевой конвергенции клеток в сторону формирующегося осевого зачатка, а также освободившаяся (оптически менее плотная) область желтка, покрытая клетками перидермы. Вследствие этого процесса валик бластулы теряет свою равномерность. Одно его плечо постепенно истончается, а другое, представляющее собой будущий осевой зачаток эмбриона, напротив, становится более массивным. В этом возрасте высота задней части туловищного отдела формирующегося зародышевого валика (примыкающего к краевой зоне обрастания) существенно выше, чем еще не оформившийся головной отдел. Увеличивающаяся масса зародыша постепенно смещает центр тяжести, что приводит к наклону вегетативного и анимального полюсов на 15–20° по отношению к вертикальной оси икринки.

Через 47 ч инкубации (326 град./час) икринки достигают стадии зародышевого щитка (рис. 2, Д, Е). При этом бластодермой покрыто 70–75 % поверхности желтка, а зародыш охватывает около трети его окружности. Передний отдел эмбриона стал заметно выше задней части туловища. Продолжающаяся увеличиваться масса зародыша приводит к еще большему смещению анимального и вегетативного полюсов, которое достигает 40–45° по отношению к вертикальной оси икринки.

После 57 ч инкубации (405 град./час) бластодерма покрывает 85–90 % поверхности желтка (рис. 2, Ж). Частично погруженный в желтковую массу зародышевый валик рельефно сформирован. В еще не обособившемся головном отделе происходит закладка глазных плакод.

Через 62 ч (444 град./час) происходит замыкание бластопора (рис. 2, З). Рядом с концевой частью туловища начинает формироваться Купферов пузырек, имеющий первоначально вид небольшой полусферы. В этом же возрасте появляются первые пигментные клетки. Мелкие меланофоры черного цвета рассеянно располагаются вдоль дорзальной стороны тела.

Купферов пузырек достигает максимального развития через 71 ч (511 град./час) и приобретает сферическую форму (рис. 2, И, К). Глазные плакоды сформированы, начинается развитие глазных бокалов. Интенсивность и характер пигментации остаются прежними, но структура пигментных клеток изменяется. На начальной стадии пигментации темный цвет пигментных клеток на теле эмбрионов сохраняется независимо от направленности

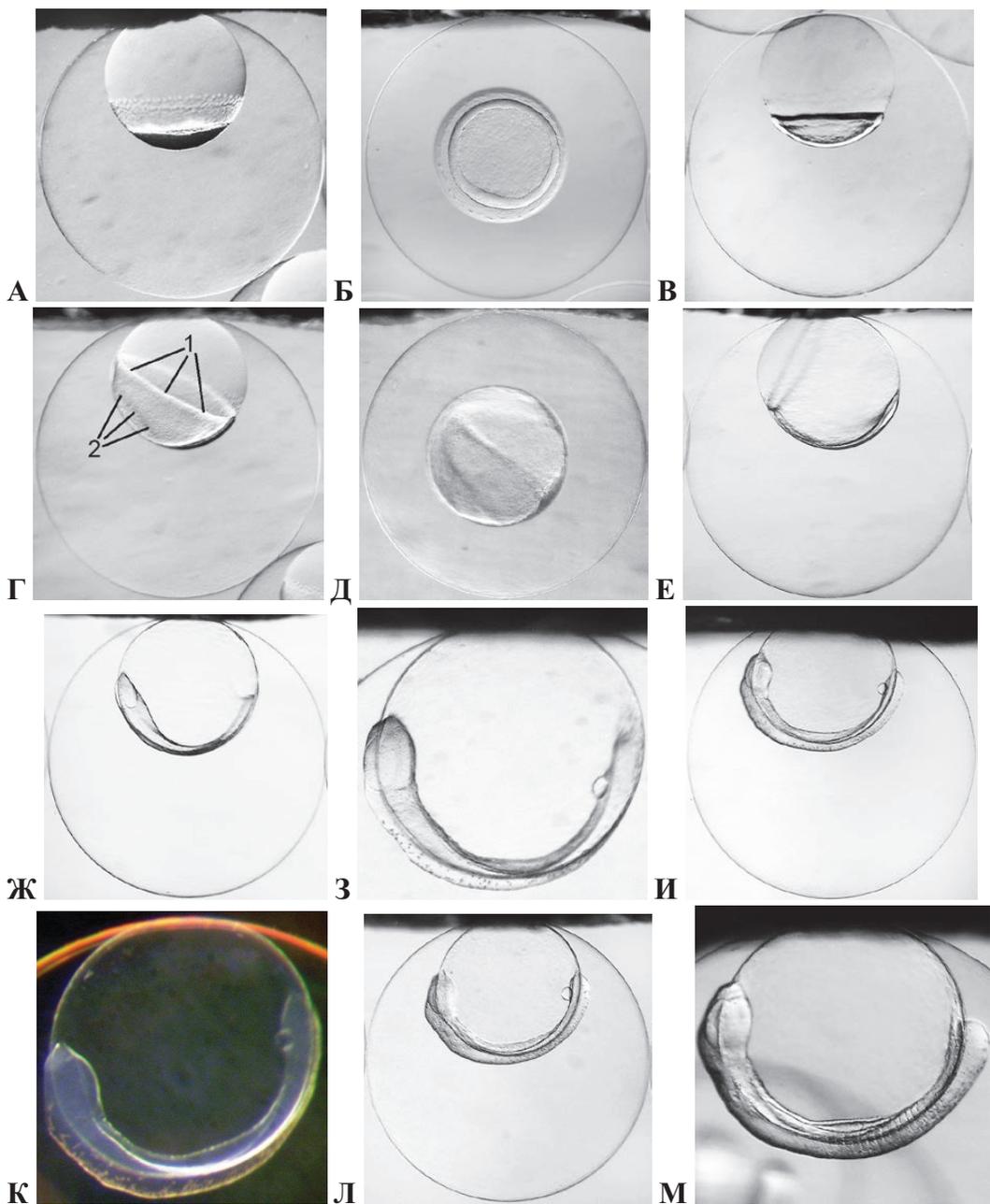


Рис. 2. Эмбриональное развитие северной палтусовидной камбалы: А — начало эпиболлии; Б, В — стадия зародышевого кольца; Г — осевая конвергенция клеток; Д, Е — стадия зародышевого щитка; Ж — возраст 57 час; З — образование желточной пробки; И, К — стадия Купферова пузырька; Л — начало сегментации тела; М — закладка слуховых пузырей. На рисунках А, В, Г, Е–М — вид икринок сбоку; 1 — периферийная зона эпиболлии, 2 — периферийная зона осевой конвергенции

Fig. 2. Embryonic development of bering flounder: А — beginning of epiboly; Б, В — germinal ring formation; Г — axial convergence of cells; Д, Е — stage of embryonic shield; Ж — age of 57 h.; З — formation of yolk plug; И, К — stage of Kupfer vesicle; Л — beginning of body segmentation; М — development of auditory bubbles. А, В, Г, Е–М — side view; 1 — peripheral zone of epiboly, 2 — peripheral zone of convergence

света. У эмбрионов палтусовидной камбалы со сформировавшимся Купферовым пузырьком пигментные клетки в проходящем свете продолжают оставаться темными, в то время как в падающем свете их окраска меняется на желтый или светло-желтый цвет.

Наиболее вероятной причиной этого может быть развитие на внешней поверхности меланофоров желтого пигмента. А.Е. Микулин (2000) указывает, что в организме рыб желтый или оранжевый цвет может быть обусловлен птеринами, синтезируемыми пигментными клетками ксантофорами. По его мнению, в эмбриональном развитии костистых рыб пигментные клетки разных типов возникают в определенной последовательности: сначала дифференцируются меланофоры дермы, затем ксантофоры.

По всей видимости, у палтусовидной камбалы сочетание этих типов пигментных клеток и хронология их развития вполне объясняют описанную трансформацию окраски эмбрионов в проходящем и падающем свете.

#### **Этап V. Органогенез**

81 ч (585 град./час). Эмбрионы палтусовидной камбалы охватывают около 60 % окружности желтка. Происходит всплеск активности их развития. В визуально гомогенной до этого структуре туловищного отдела начинается процесс сегментации тела с образованием первой пары сомитов (рис. 2, Л). Еще через 5 ч (623 град./час) число их возрастает до 9–10 пар.

Рядом с головным отделом происходит закладка слуховых плакод, имеющих в этом возрасте вид щелевых полостей. Вдоль нижней стороны туловища развивается погруженный в желточный мешок нефротом (рис. 2, М).

99 ч (720 град./час). Эмбрион охватывает около  $\frac{2}{3}$  окружности желточного мешка, сферическая форма которого постепенно начинает приобретать вид эллипсоида. Число пар сомитов увеличивается до 20–23. Щелевидные образования слуховых плакод преобразовались в слуховые пузыри овальной формы. В центральной зоне глазных пузырей происходит расслоение клеток дермального слоя с образованием контуров будущих глазных хрусталиков. Головной отдел хорошо выражен своей высотой, но дифференциации головного мозга от общего нервного тяжа еще не произошло. Пигментация эмбрионов усиливается за счет развития на поверхности тела новых мелких пигментных клеток, рассеянных вдоль дорзальной стороны. В этом морфофункциональном состоянии завершается этап органогенеза эмбрионов палтусовидной камбалы с образованием хвостовой почки (рис. 3, А). Вдоль спинной стороны тела начинает просматриваться тонкая кайма плавниковой складки, охватывающая и хвостовую почку.

#### **Этап VI. Отчленение хвостового отдела от желточного мешка**

105 ч инкубации (765 град./час). Эмбрион охватывает около 65–70 % окружности желтка (рис. 3, Б). В теле насчитывается 26–27 пар сомитов. В формировании хвостового отдела выделяются два процесса. В начале этапа происходит отслоение концевой, несегментированной, части туловища от желточного мешка. На микрофотографии (рис. 3, Б) хорошо заметен светлый слой соединительной ткани, расслоение которой приводит к образованию хвостового отдела. Параллельно процессу отчленения наблюдается активный соматический рост образовавшегося хвостового отдела. Происходит обособление головного мозга от общего нервного тяжа с образованием энцефаломера и общего (еще не дифференцированного на отделы) мозгового пузыря. В центральной зоне дермального слоя глазных пузырей проявляется сферическая граница формирующихся хрусталиков. У основания головного отдела, на участке между задним краем глаз и слуховыми капсулами, концентрируются в виде пузырьковидного скопления клетки мезенхимы, участвующие в формировании сердца (рис. 3, В). Пигментные клетки на теле эмбрионов этого возраста продолжают оставаться локализованными вдоль дорзальной стороны (рис. 3, Г). Небольшое количество меланофор распространяется также на тыльную область головы (до уровня середины глаза) и несегментированную часть хвостового отдела, обрамляя кончик хвоста тонкой прерывистой линией.

#### **Этап VII. Развитие эмбриональной сосудистой системы**

134 ч (989 град./час). Хвостовой отдел эмбрионов северной палтусовидной камбалы составляет не менее 40 % общей длины тела (рис. 3, Д, Е). У всех эмбрионов обнаруживается сердцебиение. Бесцветная плазма без форменных элементов крови прогоняется через сердце (состоящее из попеременно пульсирующих отделов: предсердия и желудочка) с частотой 12–15 сокращений в минуту. Произошедшая транс-

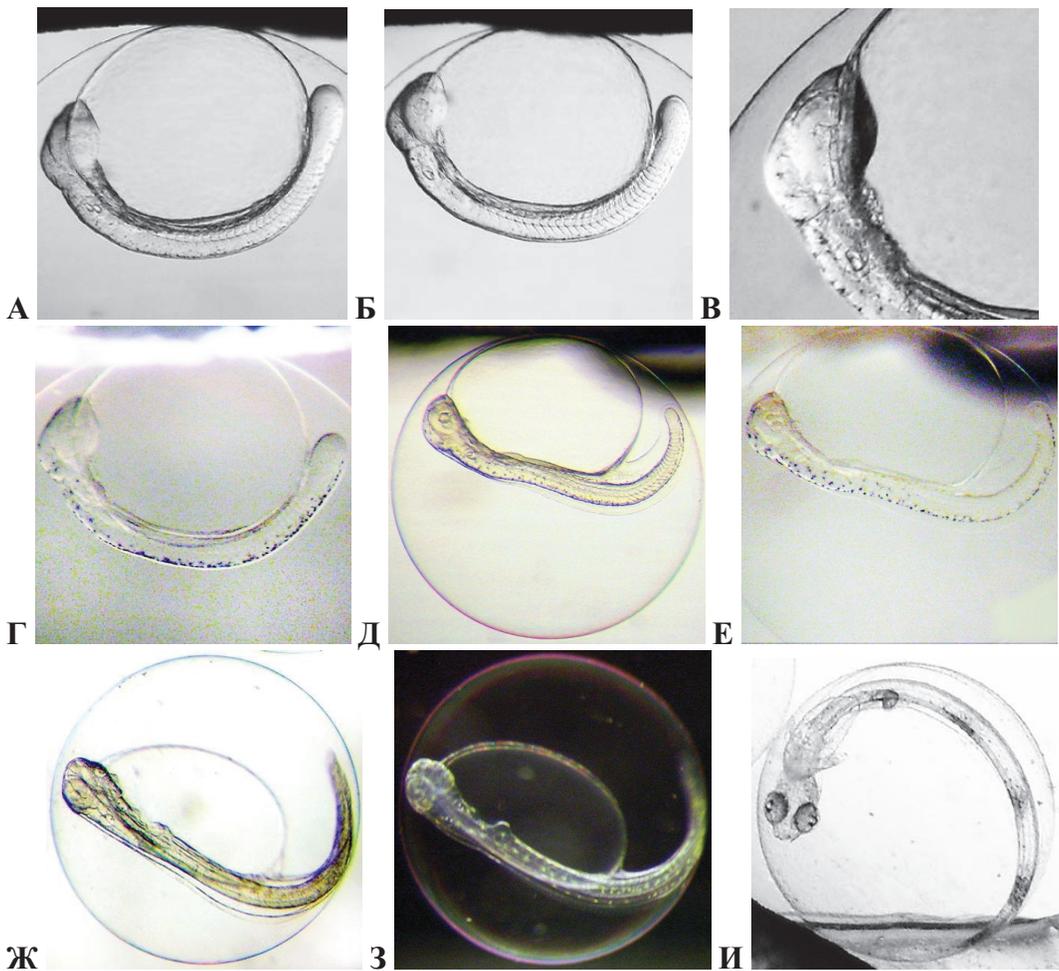


Рис. 3. Эмбриональное развитие северной палтусовидной камбалы: А — стадия хвостовой почки; Б — этап отчленения хвостового отдела от желточного мешка; В — то же, закладка сердца; Г — то же, пигментация; Д, Е — начало сердечной деятельности; Ж, З — 166 ч инкубации; И — 225 ч инкубации. На рисунках А–Е — вид икринок сбоку

Fig. 3. Embryonic development of bering flounder: А — stage of tail bud; Б — partition of caudal section from the yolk sac; В — heart forming; Г — pigmentation; Д, Е — beginning of cardiac activity; Ж, З — 166 h of incubation; И — 225 h of incubation. А–Е — side view

формация туловищных сомитов в мускульные сегменты миомеры проявляется в редких сокращениях туловища. Двигательная активность еще слабая и проявляется не у всех эмбрионов. В головном отделе происходит утолщение наружных стенок глазных пузырей и инвагинация клеток эктодермы вовнутрь с образованием глазных бокалов и хрусталиков. На брюшной стороне тела, на уровне 3–5-го мускульных сегментов (миомеров), происходит закладка грудных плавников в виде пологих бугорков, погруженных в область желточного мешка.

В течение следующих 32 ч (166 ч инкубации, 1252 град./час) происходит активный рост хвостового отдела, который в этом возрасте составляет не менее 50 % общей длины тела (рис. 3, Ж, З). В слуховых пузырьках развиваются отолиты. Из зачатков грудных плавников формируются лопасти, основание которых продолжает оставаться ориентированным вдоль тела. Частота сердцебиения возрастает до 46–56 (в среднем 51) ударов в минуту. Двигательную активность проявляют все эмбрионы, сокращения их туловищного отдела происходят каждые 2–3 мин. Пигментация черными и желтыми пигментными клетками распространяется на всю поверхность тела, по 3–5 желтых меланофоров развивается на поверхности глазных бокалов.

225 ч инкубации (1768 град./час). Часть икринок палтусовидной камбалы, а спустя 10 ч все они, приобретают нулевую или отрицательную плавучесть, распределяясь по всей толще до дна инкубационного контейнера (рис. 3, И). В этом морфофизиологическом состоянии головной отдел у эмбрионов отделен от желточного мешка до уровня заднего края глазных бокалов. В глазных бокалах начинают развиваться меланофоры, окрашивающие их в серый цвет. Грудные плавники сравнительно крупные, полностью сместились на латеральную сторону и вперед, их основание достигло уровня 1–2-го миомеров и находится под углом 35–40° к брюшной стороне тела. Кишечник хорошо выражен, прямая кишка доходит до края плавниковой каймы, вычленяя из нее преанальную плавниковую складку. В хвостовом отделе небольшого числа эмбрионов этого возраста хаотично распределенные до этого пигментные клетки начинают группироваться в 4 пояска, не распространяясь на плавниковую складку.

Через 238 ч инкубации (1888 град./час) эмбрионы северной палтусовидной камбалы начали освобождаться от оболочки яиц. Процесс вылупления проходил активно и завершился через 28 ч.

Учитывая, что в нашем эксперименте отловленная икра палтусовидной камбалы находилась на начальном этапе гастрюляции, мы предприняли попытку определить общую продолжительность ее эмбрионального периода и сумму необходимого тепла. Для этого воспользовались единственными имеющимися в литературе данными результатов эксперимента Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961а) по инкубации южной палтусовидной камбалы *H. dubius*.

Проведенные нами расчеты показали, что для прохождения икринками этой камбалы этапов активации, дробления и бластуляции необходимо 259 град./час.

С учетом этой величины определили, что у *H. robustus* требуемая для полного прохождения эмбрионального развития сумма тепла составит  $1888 + 259 = 2147$  град./час. Соответственно при среднесуточной температуре инкубации 8,1 °С расчетное время эмбрионального периода в целом составляет 262 ч.

### **Подпериод — развитие вне оболочки**

#### **Этап VIII. Развитие жаберно-челюстного аппарата**

Описание только что освободившихся от оболочки предличинок северной палтусовидной камбалы в литературе отсутствует. Рассматривая этот вопрос, Т.А. Перцева-Остроумова (1961а) предположила, что размеры только что вылупившихся предличинок этой камбалы в соответствии с размерами желтка должны быть меньше, чем у узкозубой *H. elassodon*, но больше, чем у южной палтусовидной камбалы *H. dubius* (вероятно, около 4 мм).

Только что вылупившиеся в нашем эксперименте предличинки *H. elassodon* были существенно крупнее, чем теоретически предполагалось в литературе. Они имели длину  $TL$  от 4,85 до 6,00 мм при средней величине  $5,44 \pm 0,06$  мм (рис. 4, А, Б).

Вышедшие из оболочки яиц предличинки северной палтусовидной камбалы имеют полностью выпрямленное тело. Голова отделена от желточного мешка большой околожелтковой полостью, в которой располагается сердце. Выше крупных долей переднего мозга хорошо развиты обонятельные ямки. Слуховые капсулы прикрыты небольшими жаберными крышками, размер которых примерно соответствует радиусу глаза. Глаза имеют серый цвет, наиболее плотно пигментирована их периферийная зона. Жаберно-челюстной аппарат у предличинок находится на начальной стадии формирования, ротовая полость просматривается в виде узкой щели, верхняя и нижняя челюсти еще не сформированы. На уровне 4–5-го миомеров находится частично погруженная в желток печень крупнозернистой структуры. По бокам тела вдоль хорды просматриваются в виде небольших бугорков 10–11 невромастов. Желточный мешок продолговато-овальной формы. Его передний край не доходит до уровня основания грудных плавников, сместившихся по отношению к продольной оси тела на угол 70–80°. Кишечник прямой. Внутри задней части кишечной трубки, на участке изгиба прямой кишки, наблюдается небольшое расслоение мышечной ткани с образованием тонкой

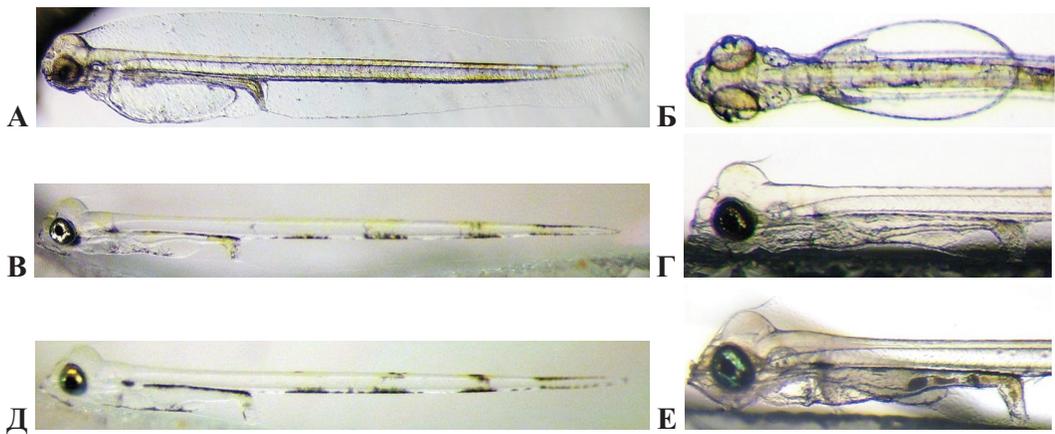


Рис. 4. Постэмбриональное развитие северной палтусовидной камбалы: А, Б — только что вылупившаяся предличинка; В, Г — возраст 1 сут; Д, Е — возраст 2 сут

Fig. 4. Post-embryonic development of bering flounder: А, Б — just hatched prelarva; В, Г — age 1 day; Д, Е — age 2 days

кишечной полости. Достигающая края плавниковой складки прямая кишка продолжает оставаться замкнутой. Дорзальная плавниковая складка начинается с теменной части головы на уровне середины глаза и достигает максимальной высоты на уровне 5–9-го туловищных миомеров, постепенно сужаясь в хвостовом отделе.

Поведение освободившихся от оболочки яиц предличинок северной палтусовидной камбалы отличается от описанного в литературе Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961а) поведения ровесников южной *H. dubius*. В отличие от последних они характеризуются отрицательной плавучестью и в течение первых суток обитают в придонных слоях и на дне аквариума, активно передвигаются, изредка поднимаясь к поверхности. В процессе движения тело находится в нормальном положении, спиной вверх. В спокойном состоянии голова предличинок еще продолжает как бы слегка «заваливаться» вниз. На резкий стук предличинки реагируют продолжительными бросками вперед или в сторону, что может свидетельствовать о частичной подвижности грудных плавников. Пигментация тела остается та же, что и в конце эмбрионального периода. В проходящем свете пигментация тела меланофорами просматривается слабо. Более четко пигментные сгущения в хвостовом отделе проявляются только при наблюдении предличинок сверху. Сравнительный анализ наших и литературных данных позволяет заключить, что по своим морфофункциональным показателям только что вылупившиеся предличинки северной *H. robustus* соответствуют особям южной *H. dubius* в возрасте 3 сут.

Через сутки содержания в аквариуме при температуре 9,9 °С предличинки достигают  $TL\ 5,65 \pm 0,15$  мм (рис. 4, В, Г). Желточный мешок небольшой, составляет около 20–25 % от первоначального объема. Основание грудных плавников располагается вертикально, а сами они приобретают полную подвижность. Благодаря этому предличинки энергично плавают во всех направлениях от поверхности до дна. Продолжается концентрация головного мозга, проявляющаяся в сильном выпячивании среднего его отдела. Жаберно-челюстной аппарат хорошо развит, рот слегка раскрыт, нижняя челюсть еще неподвижна. Пищеварительный тракт начинает дифференцироваться на пищевод, переходящий за печенью в расширенную часть формирующегося желудка, и, постепенно сужаясь, заканчивается изгибом прямой кишки. Сердце и печень полностью сместились на латеральную сторону. В проходящем свете глаза интенсивно окрашены в черный цвет. Наряду с пигментацией глаз меланофорами происходит формирование их радужной оболочки развитием на поверхности глазных бокалов гуанофоров, придающих им в падающем свете серебристо-желтоватую окраску.

Пигментация тела проявляется в более четкой концентрации желтых и черных пигментных клеток в 5 скоплений. Первая, самая протяженная, пигментная полоса про-

ходит над кишечником, остальные, более короткие, на равном удалении друг от друга располагаются в хвостовом отделе. Наряду с этим 3–4 крупных хорошо разветвленных меланофора имеется на прямой кишке и ряд их просматривается на нижней стороне передней половины желточного мешка. Отдельные меланофоры видны у основания грудных плавников, в области сердца и на конце рыла. Черным пигментом в виде узкой полоски окаймлена нижняя челюсть. Плавниковая складка не пигментирована. При наблюдении предличинки сбоку в падающем свете хорошо видно, что их черепная коробка и вся дорзальная сторона тела покрыты рассеянным желтым пигментом. В хвостовом отделе черные меланофоры концентрируются в основном вдоль нижней стороны, а желтые — в виде рассеянного пигмента покрывают верхнюю сторону. Исключение составляет концевое скопление пигментного пояса, где черные меланофоры представлены дорзальным и вентральным рядами, прерывисто окаймляющими конец хвоста.

Учитывая морфо-функциональное состояние предличинки, достигнутое ими за первые сутки развития и оцененное нами как готовность к переходу их на следующий этап развития, провели первую подкормку в виде перетертого вареного куриного желтка. Однако ни у одной особи пищи в кишечнике обнаружено не было.

### **Личиночный период**

#### **Этап I. Смешанное (эндогенно-экзогенное) питание**

Через 2 сут личинки достигают  $TL\ 5,75 \pm 0,17$  мм, энергично плавают во всех направлениях, ненадолго задерживаясь перед крупинками пищи и, резко распрямляя слегка изогнутое тело, броском вперед производят их захват. Желточный мешок почти редуцирован (рис. 4, Д, Е). На лопастях грудных плавников развиваются по 4 мезенхимных луча, придающих им определенную жесткость и возможность личинкам осуществлять быстрые броски. Размеры увеличившихся жаберных крышек слегка овальной формы по своему большему диаметру сопоставимы с диаметром глаз. Форма головы становится заостренной, нижняя челюсть слегка выдается вперед, придавая рылу полу-верхнее положение.

Наряду с меланофорами и гуанофорами в дермальном слое глазных бокалов развиваются пурины, придающие радужной оболочке глаз вначале золотисто-изумрудный, а позднее чисто изумрудный блеск. Пигментация тела в целом остается прежней, с той разницей, что интенсивность окраски спины желтыми пигментными клетками снижается, а располагавшиеся на желточном мешке и сердечной сумке ранее разрозненные меланофоры сливаются в сплошную непарную темную полосу. При этом плавниковая складка продолжает оставаться свободной от пигментных клеток.

#### **Этап II. Экзогенное питание**

Через 3 сут аквариального содержания личинки северной палтусовидной камбалы утрачивают желточный мешок и полностью переходят на внешнее питание. Морфологический облик личинок изменений не претерпел и в целом соответствовал выполненному ранее Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961а) описанию таковых из северо-западной части Берингова моря. Вместе с тем нами были выявлены некоторые особенности, отличающие северную палтусовидную камбалу от *H. elassodon* и *H. dubius*. Наряду с размерами только что вышедших из оболочки предличинки их видовая морфологическая особенность проявляется в сравнительно слабом развитии черных меланофор на дорзальной стороне тела и полном отсутствии пигментации плавниковой складки, а также более ранней пигментации глаз гуанофорами.

Несмотря на активное потребление личинками предлагаемого корма они характеризовались слабым ростом. За 3 сут выращивания их средняя  $TL$  увеличилась до  $5,83 \pm 0,17$  мм, а прирост за это время составил 0,39 мм. Слабый рост был отмечен также Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961а) в ходе эксперимента по выращиванию *H. dubius*. Личинки этой камбалы также охотно заглатывали вареный желток куриного яйца, но, видимо, не усваивали, так как дальнейшее их развитие быстро приостановилось. Учитывая этот опыт, наблюдения за развитием северной палтусовидной камбалы нами были завершены.

## Заключение

На основе экспериментальных данных получены первые сведения по срокам прохождения и необходимой сумме тепла для основных этапов и стадий эмбрионального и раннего постэмбрионального периодов развития северной палтусовидной камбалы, размножающейся на североохотоморском шельфе. Развивающиеся икринки имеют средний диаметр  $2,33 \pm 0,01$  мм, объем —  $5,66 \pm 0,05$  мм<sup>3</sup>. Желток занимает 19,36–31,15 % (в среднем 24,40 %) общего объема яйца, что относит икру этой камбалы к полиплазматическому типу.

В нашем опыте при температуре 8,1 °С инкубация икры северной палтусовидной камбалы от начала эябулии до выклева предличинок длилась 238 ч. Расчетное время общего периода эмбриогенеза составило 276 ч, а необходимая сумма тепла — 2236 град./час. На этапе гастрюляции клеток бластулы хорошо обнаруживает себя процесс осевой конвергенции бластодермы в сторону формирующегося осевого зачатка эмбриона. Развитие Купферова пузырька и начало пигментации тела происходит еще до закрытия бластопора, а сегментация тела — после. В сравнении с другими исследованными нами видами камбал, у которых мышечная активность проявляется еще до начала функционирования сердечнососудистой системы, у северной палтусовидной камбалы это происходит только с началом работы сердца.

Только что вылупившиеся в эксперименте предличинки северной палтусовидной камбалы имеют полную длину тела от 4,85 до 6,00 мм, в среднем  $5,44 \pm 0,06$  мм. Переход на смешанное и экзогенное питание происходит в возрасте соответственно 2 и 3 сут при средних размерах  $5,75 \pm 0,17$  и  $5,83 \pm 0,17$  мм. Наряду с данными, описанными в литературе, видовые особенности морфологии предличинок и личинок северной палтусовидной камбалы проявляются в слабом развитии черных меланофоров на дорзальной стороне тела и полном отсутствии их на плавниковой складке, а также сравнительно ранней пигментации глаз гуанофорами.

*Автор выражает признательность Д.В. Бессонову за оказанную техническую помощь в проведении икорной съемки.*

## Список литературы

- Андряшев А.П. Рыбы северных морей СССР : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1954. — 566 с.
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В., Голубова Е.Ю. Ранние стадии развития рыб северной части Охотского моря : моногр. — СПб. : ЗИН РАН, 2012. — 108 с. (Исслед. фауны морей, т. 68(76)).
- Дубинина А.Ю., Золотов А.О. Сравнение личинок палтусовидных камбал *Hippoglossoides robustus* и *H. elassodon* из Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2008. — Вып. 10. — С. 57–63.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей : моногр. — СПб. : Наука, 1993. — Ч. 6. — 272 с. (Определители по фауне СССР, изд. АН СССР, № 166.)
- Макеева А.П. Эмбриология рыб : моногр. — М. : МГУ, 1992. — 216 с.
- Микулин А.Е. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб : моногр. — М. : ВНИРО, 2000. — 231 с.
- Моисеев П.А. Треска и камбалы дальневосточных морей : Изв. ТИНРО. — 1953. — Т. 40. — 288 с.
- Мусиенко Л.Н. Молодь камбал (сем. Pleuronectidae) дальневосточных морей СССР // Тр. ИОАН СССР. — 1954. — Т. 11. — С. 62–131.
- Мусиенко Л.Н. Размножение и развитие рыб Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. 70: Изв. ТИНРО. Т. 72. — 1970. — С. 166–224.
- Перцева-Остроумова Т.А. Размножение и развитие дальневосточных камбал : моногр. — М. : АН СССР, 1961а. — 484 с.
- Перцева-Остроумова Т.А. Влияние фиксации на величину икринок, предличинок и личинок некоторых видов камбал семейства Pleuronectidae // Тр. ИОАН СССР. — 1961б. — Т. 43. — С. 337–345.

- Фадеев Н.С.** Северотихоокеанские камбалы (распространение и биология) : моногр. — М. : Агропромиздат, 1987. — 175 с.
- Фадеев Н.С.** Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2005. — 366 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.
- Черняев Ж.А.** Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопр. ихтиол. — 1962. — Т. 2, вып. 3. — С. 457–462.
- 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.

## References

- Andriyashev, A.P.,** *Ryby severnykh morei SSSR* (Fishes of the Northern Seas of the USSR), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954.
- Voskoboinikova, O.S., Nazarkin, M.V., and Golubova, E.Yu.,** *Issledovaniya Fauny Morei. T. 68(76): Rannie stadii razvitiya ryb severnoi chasti Okhotskogo morya* (Explorations of the Fauna of the Seas, vol. 68(76): Earlier Stages of Fishes from the Northern Part of the Okhotsk Sea), St. Petersburg: Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk, 2012.
- Dubinina, A.Yu. and Zolotov, A.O.,** Comparison of the larvae of flathead soles *Hippoglossoides robustus* and *H. elassodon* (Pleuronectidae) in the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2008, vol. 10, pp. 57–63.
- 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.
- Lindberg, G.U. and Fedorov, V.V.,** *Opredeliteli po faune, izdavaemye zoologicheskimi institutami Rossiiskoi akademii nauk. T. 166. Ryby Yaponskogo morya i soprodel'nykh chastei Okhotskogo i Zheltogo morei* (Keys to Fauna Published by the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, vol. 166: Fishes of the Sea of Japan and Adjacent Waters of the Sea of Okhotsk and the Yellow Sea), St. Petersburg: Nauka, 1993, part 6.
- Makeeva, A.P.,** *Embriologiya ryb* (Fish Embryology), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1992.
- Mikul'in, A.E.,** *Funktsional'noe znachenie pigmentov i pigmentatsii v ontogeneze ryb* (Functional Importance of Pigments and Pigmentation in Fish Ontogeny), Moscow: VNIRO, 2000.
- Moiseev, P.A.,** Cod and flounders of the Far Eastern seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1953, vol. 40.
- Musienko, L.N.,** Juvenile flounders (family Pleuronectidae) in the Far Eastern seas of the USSR, *Tr. Inst. Okeanol. im. P. P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1954, vol. 11, pp. 62–131.
- 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.
- Pertseva-Ostroumova, T.A.,** *Razmnozhenie i razvitie dal'nevostochnykh kambal* (Reproduction and Development of Far Eastern Flounders), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1961.
- Pertseva-Ostroumova, T.A.,** The effect of fixation on the size of eggs, pre-larvae, and larvae of some flounder species of the family Pleuronectidae, *Tr. Inst. Okeanol. im. P. P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1961, vol. 43, pp. 337–345.
- Chereshev, I.A., Volobuev, V.V., Khovansky, I.E., and Shestakov, A.V.,** *Pribrzhnye ryby severnoi chasti Okhotskogo morya* (Coastal Fishes of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2001.
- Fadееv, N.S.,** *Severotikhookeanskіe kambaly (rasprostranenie i biologiya)* (North Pacific Flounders (Distribution and Biology)), Moscow: Agropromizdat, 1987.
- Fadееv, N.S.,** *Spravochnik po biologii i promyslu ryb severnoi chasti Tikhogo okeana* (A Reference Book on Biology and Harvesting of Fishes in the Northern Pacific Ocean), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.
- Chernyaev, Zh.A.,** Vertical camera for monitoring the development of salmon eggs, *Voпр. Ikhtiол.*, 1962, vol. 2, no. 3, pp. 457–462.
- 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.

Поступила в редакцию 20.06.18 г.

Принята в печать 13.07.18 г.