

ЭМБРИОГЕНЕЗ И КАНЦЕРОГЕНЕЗ

УДК 597.556.334.1:591.31

О РАЗВИТИИ ПЕРИБЛАСТИЧЕСКОГО СИНУСА В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ БУРОГО *HEXAGRAMMOS OCTOGRAMMUS* И ПЯТНИСТОГО *H. STELLERI* ТЕРПУГОВ (SCORPAENIFORMES: HEXAGRAMMIDAE)

© 2019 г. Р. Р. Юсупов^а, *, Рус. Р. Юсупов^а

^аИнститут биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: ryusupov_mag@mail.ru

Поступила в редакцию 05.02.2019 г.

После доработки 23.03.2019 г.

Принята к публикации 01.04.2019 г.

В лабораторных условиях проведены наблюдения за эмбриональным развитием бурого *H. octogrammus* и пятнистого *H. stelleri* терпугов, обитающих в Тауйской губе северной части Охотского моря. Впервые для семейства Hexagrammidae установлено, что в процессе V этапа эмбриогенеза у обоих видов рыб происходит развитие перибластического синуса.

Ключевые слова: бурый терпуг *H. octogrammus*, пятнистый терпуг *H. stelleri*, эмбриогенез, перибластический синус

DOI: 10.1134/S0475145019050082

ВВЕДЕНИЕ

По данным ряда авторов (Черешнев и др., 2001, 2004, 2005, 2012, 2013) в северной части Охотского моря обитают 5 видов терпугов семейства Hexagrammidae. Наибольшей численности в сублиторали региона достигают пятнистый *Hexagrammos stelleri* Tilesius, 1810 и бурый *Hexagrammos octogrammus* (Pallas, 1810) терпуги. Летом населяют участки морского побережья в батиметрическом диапазоне 5–20 м. Зимуют на шельфе до материкового склона с изобатами до 475 м, чаще 100–200 м (Мусиенко, 1970; Черешнев и др. 2001; Шейко и др., 2003; Allen, Smith, 1988; Mecklenburg et al. 2016). В силу особенностей обитания все виды Hexagrammidae отсутствуют в каталоге Н.Г. Богутской и А.М. Насеки (2004) среди списка бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России. Их биология в условиях северной части Охотского моря остается слабо изученной, литературные данные охватывают только постэмбриональный период (Черешнев и др., 2001; Шестаков, Назаркин, 2006; Юсупов и др., 2006; Шестаков, Грунин, 2018). Еще меньше данных по эмбриональному развитию этих видов. В работе Н.Н. Горбуновой (1962) впервые был представлен рисунок нескольких икринок бурого терпуга на разных стадиях развития, собранных автором в 1958 г. на нерестилище в бухте Тафуин (ныне бухта Южно-Морская) Японского моря. Некоторые сведения по раннему онтогенезу, в том числе и эмбриональному развитию, бурого и пятнистого терпугов зал. Пет-

ра-Великого Японского моря приводят Д.В. Антоненко и В.П. Гнубкина (2001). Однако краткость приводимых в работе этих исследователей данных не дают полного представления по эмбриональному периоду жизни этих видов.

В ходе проведенных нами наблюдений в эксперименте по инкубации икры бурого и пятнистого терпугов удалось наиболее полно проследить сроки и темпы прохождения этапов и основных стадий их развития. В процессе наблюдений впервые для этих видов и, в целом, для семейства Hexagrammidae было установлено, что на определенных этапах эмбриогенеза происходит развитие перибластического синуса. Выявленная особенность в эмбриональном развитии пятнистого и бурого терпугов послужила основанием для настоящего сообщения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования эмбрионального развития бурого и пятнистого терпугов провели в июле–августе 2018 г. Текущие производители были отловлены в Тауйской губе на сублиторали о. Недоразумения. Икринки от 2 готовых к нересту самок каждого из исследуемых видов одномоментно были искусственно оплодотворены семенной жидкостью, взятой, соответственно, от 5 самцов. Вскоре после оплодотворения, до затвердевания клейкой оболочки хориона икринок в плотную кладку, были отделены 304 и 456 неповрежденных икринок пятнистого и бурого терпугов соответственно,

после чего вся икра была доставлена к месту проведения стационарных наблюдений. Икру содержали в емкостях с непрерывной аэрацией. Раз в сутки проводили полную замену воды. При этом использовали фильтрованную воду. Первую партию воды для инкубации соленостью 27‰ взяли на участке отлова текучих особей терпугов, в дальнейшем — использовали воду из бухты Нагаева, где концентрация солей составила 28‰. Соленость определяли с помощью солемера Water-Liner WDS-34. Развитие эмбрионов обоих видов наблюдали параллельно, на живом материале, 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). В процессе инкубации икры проведено 186 серий наблюдений. Иллюстративный материал представлен по результатам микросъемки с помощью цифровой фотокамеры “Rekam Presto 40M” через микроскоп МБС-10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры развивающихся икринок пятнистого и бурого терпугов северной части Охотского моря статистически достоверно отличаются на максимальном уровне значимости ($t_{\phi} = 63.32$, $t_{st} = 3.29$ при $P = 0.001$). Диаметр икры пятнистого терпуга колеблется в пределах 1.80–2.30 мм, при среднем показателе 2.06 ± 0.004 мм. Икра бурого терпуга этого же возраста мельче, средний ее диаметр составил 1.75 ± 0.002 мм, варьируя от 1.61 до 1.98 мм.

В ходе наблюдений за развитием терпугов исследуемых видов мы обратили внимание на то, что у всех икринок в конце или завершении IV этапа развития гастрюляции и эпиболии в верхней части желтка, над скоплением жировых капель, образовалась обширная полость серповидной формы, площадь основания которой занимает не менее трети поверхности желтка. У пятнистого терпуга это образование проявилось через 105 ч инкубации при обрастании клетками бластодермы около 85–90% поверхности желтка. В это время происходит активное формирование осевого зачатка эмбриона (рис. 1а). У бурого терпуга аналогичная полость развивается в возрасте 120 ч. К этому времени эмбрионы находятся на V этапе развития, процесс обрастания желтка бластодермой в икринках завершился образованием желточной пробки в задней части тела эмбриона, оформленного в виде зародышевого валика (рис. 1б).

Через 138 ч инкубации в икринках обоих видов терпугов основание образовавшейся полости сокращается и становится плоским, а высота ее достигает максимума (рис. 1в, 1г). В этом возрасте у зародышей пятнистого терпуга начинается сегментация тела и формирование головного отдела с образованием глазных плакод, в то время как у

бурого терпуга в головном отделе уже сформировались глазные пузыри, а в туловище насчитывается 3–5 пар сомитов.

В возрасте 204 ч эмбрионы пятнистого терпуга находятся в конце V этапа развития на стадии сформировавшейся хвостовой почки. В туловище насчитывается 35–37 сомитов, головной мозг отделен от спинного 4–5 энцефаломерами, в сформированных слуховых капсулах образовались отолиты. Полость над скоплением жировых капель сохраняет свои прежние параметры (рис. 1д). Просмотр икринок через 5 ч (возраст 209 ч) показал, что эмбрионы пятнистого терпуга достигли подвижного состояния, а полость редуцировалась.

У бурого терпуга уже в возрасте 175 ч полость сильно сокращается, ее основание становится выпуклым, и в плане вертикального оптического сечения она имеет форму небольшого диска (рис. 1е). Через 5 ч (возраст эмбрионов 180 ч) полость едва заметна в виде узкой светлой полосы, а через 185 ч инкубации она редуцируется. В этот промежуток времени эмбрионы достигают стадии хвостовой почки, в головном отделе происходит формирование глазных бокалов и закладываются хрусталики, развиваются слуховые плакоды, происходит развитие 5 энцефаломеров. В теле насчитывается 27–28 пар сомитов, вдоль него развивается тонкая полоска плавниковой складки.

Описанная нами внутренняя структура икринок в процессе эмбриогенеза пятнистого и бурого терпугов, сроки ее развития и редукции, в целом, хорошо согласуются с литературными данными по другим видам рыб. Впервые на это образование обратили внимание С.Г. Соин и Ж.А. Черняев при изучении в 1956 г. развития черного байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874, давшие ему название “перибластический синус”, т.к. развивается он в виде полости под перибластом (Соин, Черняев, 1961). В дальнейшем развитие перибластического синуса было установлено для многих видов рыб Salmoniformes (Смольянов, 1966; Соин, 1968; Лебедева, 1976; Турдаков, Никитин, 1976; Переньях, Прихода, 1981; Павлов, 1989; Решетников и др., 1989; Микулин, 2003; Юсупов, Болотин, 2009). Наряду с этим, С.Г. Соин (1962) установлено развитие перибластического синуса у трех видов байкальских бычков — каменной широколобки (*Paracottus kneerii* (Dybowski, 1874)), песчаной широколобки (*Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874)) и желтокрылки (*Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874)).

Развитие этого провизорного органа также описано А.М. Шадриным (1988, 1989) для двух видов корюшек — тихоокеанской зубастой *Osmerus mordax dentex* Steindachner et Kner, 1870 и морской малоротой *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856). В 2015 г. нами впервые было установлено развитие перибластического синуса в эмбриогенезе друго-

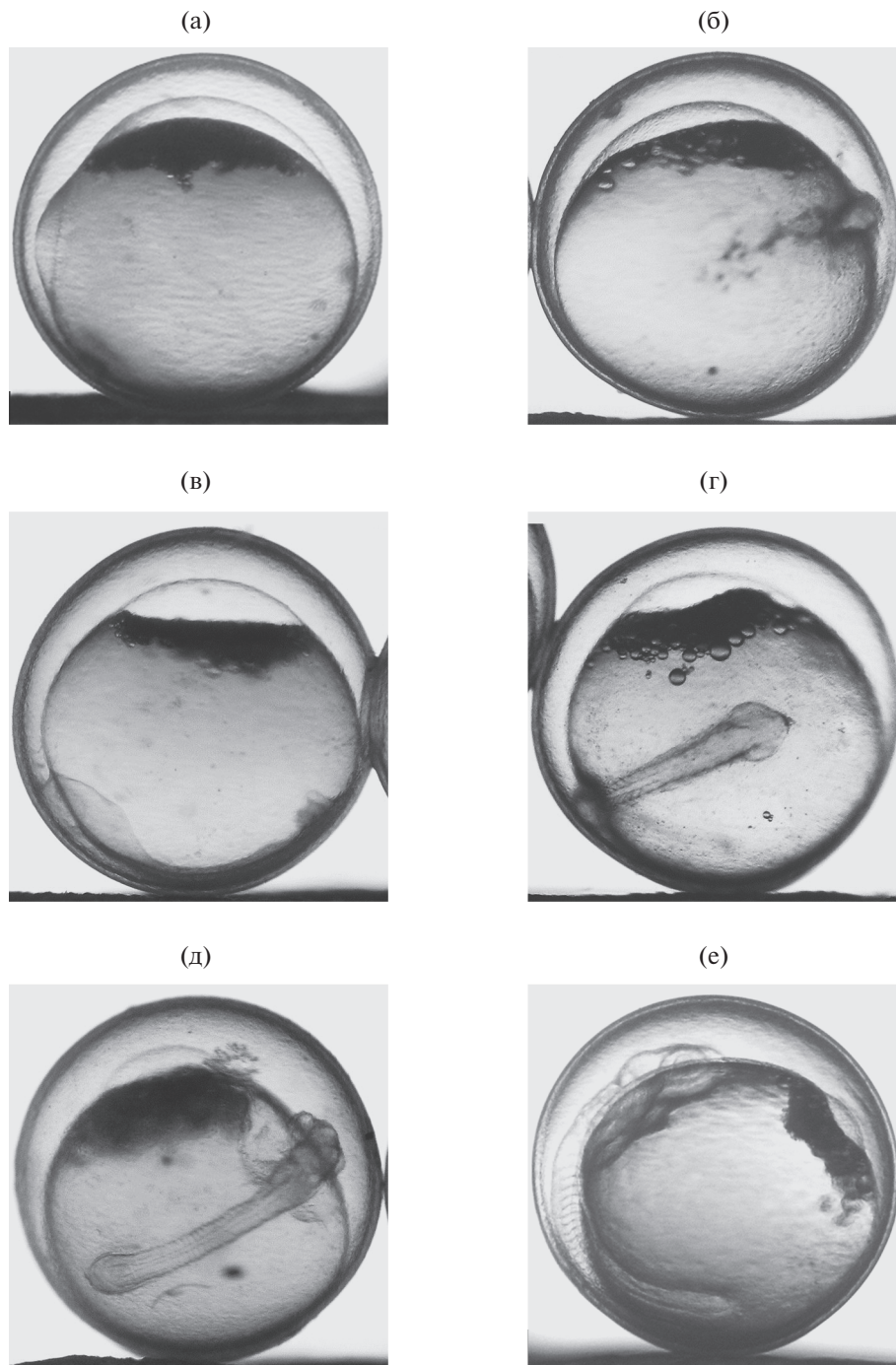


Рис. 1. Эмбриональное развитие пятнистого (а, в, д) и бурого (б, г, е) терпугов: (а) — возраст 105 ч; (б) — возраст 120 ч; (в, г) — возраст 138 ч; (д) — возраст 204 ч; (е) — возраст 175 ч.

го представителя семейства Osmeridae — тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius* (Pennant, 1784) (Юсупов, Санталова, 2016).

Предполагается (Соин, Черняев, 1961), что этот провизорный орган формируется путем выпячивания бластоцеля и принимает на себя совместно с жировыми каплями гидростатическую функцию.

Однако наблюдения Д.А. Павлова (1989) показали, что полость, появляющаяся на этапе гастрюляции, на самом деле, бластоцелем не является. Кроме того, этим исследователем отмечалось, что у некоторых видов перибластический синус имеет небольшие размеры, быстро исчезает и, в этом случае не может выполнять гидростатическую функцию.

Ж.А. Черняев (2017) полагает, что функции перибластического синуса могут быть шире, этот провизорный орган способствует не только улучшению газообмена эмбриона с окружающей средой, но и играет определенную роль в обеспечении водно-солевого баланса развивающейся икры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Детальные наблюдения за эмбриональным развитием исследуемых видов терпугов показывают, что у всех икринок в конце IV этапа развития гастрюляции и эпиболии (пятнистый терпуг), или в начале V этапа органогенеза (бурый терпуг), в верхней части желтка над скоплением жировых капель, развивается обширная полость. Сохраняясь в течение V этапа органогенеза, она редуцируется незадолго до наступления стадии подвижного состояния эмбрионов и отчленения их хвостового отдела от желточного мешка. Сроки и морфология развития этого образования в значительной степени согласуются с литературными данными по другим видам рыб. Все это в комплексе позволяет заключить, что в эмбриональном развитии бурого и пятнистого терпугов происходит развитие перибластического синуса. В совокупности с литературными данными, результаты наших исследований показывают, что развитие этого провизорного органа в эмбриогенезе характерно не только для большого числа видов пресноводных и солоноватоводных рыб, но и имеет место у некоторых видов, размножение и развитие которых происходит на сублиторали морского побережья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 6. С. 799–815.
- Макеева А.П. Эмбриология рыб. М.: МГУ, 1992. 216 с.
- Мусиенко Л.Н. Размножение и развитие рыб Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 72. С. 166–224.
- Павлов Д.А. Лососевые (Биология развития и воспроизводство). М.: МГУ, 1989. 214 с.
- Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. Пеллядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1783): Систематика, морфология, экология, продуктивность. М.: Наука, 1989. 303 с.
- Смольянов И.И. Развитие нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmushca* (Pravdin) // Тр. ин-та морфол. живот. АН СССР. 1957. Т. 20. С. 275–292.
- Соин С.Г. Эмбриональные приспособления к дыханию у рыб и особенности их развития у байкальских бычков-подкаменщиков (СОТТОИДЕИ) // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2. Вып. 1(22). С. 127–139.
- Соин С.Г., Черняев Ж.А. О развитии перибластического синуса у эмбрионов лососевидных и некоторых других костистых рыб // ДАН СССР. 1961. Т. 137. № 5. С. 1249–1252.
- Турдаков А.Ф., Никитин А.А. Инкубация икры и подращивание личинок севанских сигов. Фрунзе: Илим, 1976. 35 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. 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. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 3. С. 375–379.
- Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Скопец М.Б., Грунин С.И. Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 545–576.
- Черешнев И.А., Радченко О.А., Петровская А.В. Южный одноперый терпуг *Pleurogrammus azonus* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) – новый вид для фауны рыб северной части Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тез. докл. XIII междунар. науч. конф., посвящ. 75-летию со д. р. С.А. Дыренкова. П.-Камчатский: Камчатпресс. 2012. С. 307–311.
- 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. ихтиологии. 2013. Т. 53. № 2. С. 181–188.
- Черняев Ж.А. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2. Вып. 3. С. 457–462.
- Черняев Ж.А. Размножение и развитие байкальского озерного сига *Coregonus lavaretus baicalensis* Dyb. в связи с вопросом его искусственного разведения // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13. Вып. 2(79). С. 259–274.
- Черняев Ж.А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.: Наука. 1968. 92 с.
- Шадрин А.М. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. I. Зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 1. С. 76–87.
- Шадрин А.М. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. III. Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29. Вып. 2. С. 289–301.
- Шейко В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2003. 204 с.
- Шестаков А.В., Назаркин М.В. Первые данные по биологии пятнистого *Hexagrammos stelleri* и бурого *H. octogrammus* терпугов (Hexagrammidae) Тауйской губы Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. Вып. 5. С. 711–714.
- Шестаков А.В., Грунин С.И. Биология бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* (Pallas, 1810) Тауйской губы Охотского моря // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2018. № 2. С. 101–106.

- 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., Болотин И.А. Эмбриональное развитие чира *Coregonus nasus* (Coregonidae) реки Анадырь в условиях рыбоводного завода // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2009. № 1. С. 57–61.
- Юсупов Р.Р., Санталова М.Ю. Репродуктивная биология и развитие тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius* (Pennant) (Osmeridae) Тайской губы (Северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 185. С. 1–18.
- Allen J.M., Smith G.B. Atlas and Zoogeography of Common Fishes in the Bering Sea and Northeastern Pacific // NOAA Technical Report NMFS. 1988. № 66. 153 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. Pacific Arctic Marine Fishes // CAFF Monitoring Series Report. 2016. № 23. 398 p.

On the Development of Periblastic Sinus In Embriogenesis of Masked *Hexagrammos octogrammus* and Whitespotted *H. stelleri* Greenlings (Scorpaeniformes: Hexagrammidae)

R. R. Yusupov^{1,*} and Rus. R. Yusupov¹

¹Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Portovaya ul. 18, Magadan, 685000 Russia

*e-mail: ryusupov_mag@mail.ru

Received February 5, 2019; revised March 23, 2019; accepted April 1, 2019

In the laboratory carried out monitoring of the embryonic development of the Masked *H. octogrammus* and Whitespotted *H. stelleri* greenlings living in Tauyskaya Lip of the Northern of Okhotsk Sea. For the first time for the family Hexagrammidae it is established that in process V phase of embryogenesis in both species of fish is the development Periblastic sinus.

Keywords: Masked greenling *H. octogrammus*, Whitespotted greenling *H. stelleri*, Embryogenesis, Periblastic sinus