

УДК 597.556.331.7:591.3/.4

РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ТОЛСТОШИПОГО МАСЛЮКА *PHOLIS CRASSISPINA* (PHOLIDAE) ИЗ ВОД ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ

© 2025 г. А. А. Баланов^{1,*}, М. О. Ростовцева²

¹Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН,
Владивосток, Россия

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

*E-mail: abalanov@imb.dvo.ru

Поступила в редакцию 19.06.2024 г.

После доработки 12.07.2024 г.

Принята к публикации 17.07.2024 г.

Приведены описание личинок и основные меристические признаки ювенильных и половозрелых особей *Pholis crassispina* из вод залива Петра Великого Японского моря. Предложена оригинальная схема обозначения меланофоров. Описана динамика развития меланофорной окраски у личинок. Клейтральный пигмент у этого вида встречается со стадии *preflexion*. На этой же стадии по достижении абсолютной длины тела 14.3 мм на боках брюха появляется поверхностный меланофорный ряд, меланофоры могут иметь лучевое строение или быть в виде точек. Примерно с длины тела 18.4 мм каждый постапанальный вентральный меланофор соответствует одному членистому лучу анального плавника. С этого значения длины можно узнать число членистых лучей в анальном плавнике, подсчитав число меланофоров в их основании. Предложен набор признаков, который позволяет надёжно идентифицировать личинок *P. crassispina* на каждой стадии развития.

Ключевые слова: *Pholis crassispina*, личинки, развитие, меланиновая окраска, скелет хвостового плавника, залив Петра Великого, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875225020053, **EDN:** CUXTGR

Семейство маслюковых (Pholidae) в зал. Петра Великого Японского моря представлено пятью видами: *Pholis crassispina* (Temminck et Schlegel, 1845), *P. nebulosa* (Temminck et Schlegel, 1845), *P. picta* (Kner, 1868), *P. fasciata* (Bloch et Schneider, 1801) и *Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814) (Линдберг, Красюкова, 1975; Черешнев, Назаркин, 2008; Соколовский и др., 2011; Парин и др., 2014). Из них чешуя на голове есть только у *P. nebulosa* и относительно недавно описанного для ихтиофауны залива *P. crassispina* (Yatsu, 1981; Черешнев, Назаркин, 2008). Из вод зал. Петра Великого указаны личинки только *P. nebulosa* (Соколовский, Соколовская, 2008). Также, по литературным данным, *P. nebulosa* является резидентным и широко распространённым в зал. Петра Великого видом, а *P. crassispina* имеет статус малочисленного вида (Соколовский и др., 2011).

Однако при изучении признаков чешуеголовых маслюков из бух. Средняя и массовых личинок

маслюков из бух. Житкова (зал. Петра Великого) было выявлено, что значения признаков у всей выборки выходят за пределы изменчивости вида *P. nebulosa*. Описанию данных личинок и идентификации вида исследованных чешуеголовых маслюков посвящена настоящая статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили личинки, ювенильные и половозрелые особи *P. crassispina* из зал. Петра Великого Японского моря (рис. 1). В прибрежных водах бух. Житкова (Balanov et al., 2022) личинки абсолютной длиной (*TL*) 12.2–30.8 мм (*n* = 42 экз.) пойманы в марте–июне 2022 г. Ювенильные и половозрелые особи *TL* 91–175 мм (*n* = 22 экз.) отловлены в бух. Средняя в 2007–2022 гг. Личинок собирали на световых станциях сачком (Баланов и др., 2020). Ювенильных и половозрелых рыб отлавливали мальковым

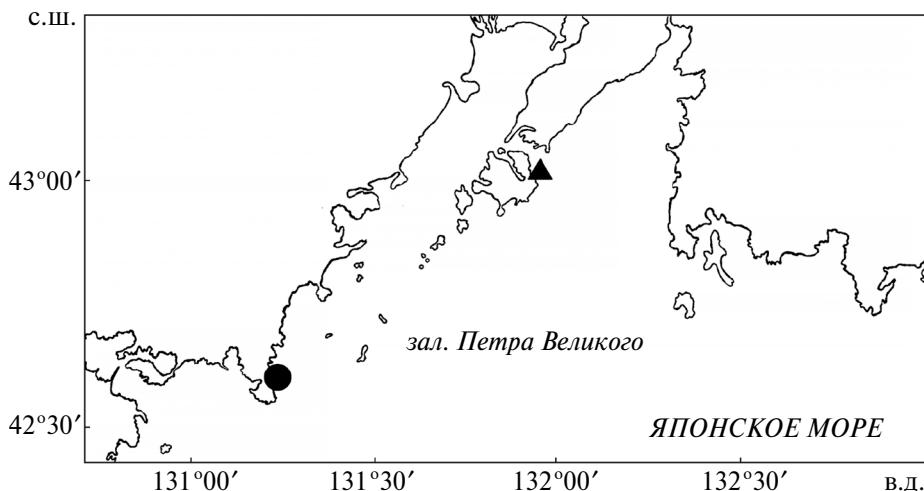


Рис. 1. Места отлова *Pholis crassispina* в заливе Петра Великого, Японское море: (●) — бух. Средняя (ювенильные и половозрелые рыбы), (▲) — бух. Житкова (личинки).

неводом. Весь материал был зафиксирован в 4%-ном растворе формальдегида, затем перенесён для хранения в 60%-ный изопропиловый спирт. Длину тела всех особей измеряли на фиксированном материале, для измерения длины личинок использовали программу Zen Pro (“Carl Zeiss Microscopy GmbH”, Германия).

Все измерения и подсчёты выполнены по схемам, предложенным Макушком (1958), Ятцу (Yatsu, 1981) и Воскобойниковой (2005). В описании использованы следующие обозначения признаков: *D*, *A*, *P*, *V*, *C* — спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; *TL* — абсолютная длина от переднего края рыла до конца плавниковой складки (до стадии *postflexion*) или до конца средних лучей хвостового плавника (у остальных экземпляров).

Пигментацию изучали у фиксированных экземпляров. Описание изменений пигментации и степени развития скелета у личинок выполнено по фотографиям, сделанным с использованием стереомикроскопа SteREO Discovery.V12, (“Carl Zeiss AG”, Германия). Каждую личинку фотографировали до и после окрашивания ализариновым красным и просветления в 1.5%-ном растворе гидроксида калия (Якубовски, 1970). Для изучения наружного пигmenta использовали фотографии неокрашенных личинок. При описании внутреннего пигmenta и исследовании различий в окраске ализарином скелета на различных стадиях личиночного развития использовали фотографии окрашенных особей. Всего изучено 176 фотографий. Парные меланофоры подсчитывали на левой стороне тела. В анальном

плавнике исследовали меланофоры в основании членистых лучей, первые два меланофора в начале плавника соответствуют колючим лучам, поэтому их не считывали. Живых личинок просматривали на наличие эритро- и ксантофоров.

Общепринятая методика обозначения элементов меланиновой окраски для рыб семейства маслюковых отсутствует. Мы предлагаем оригинальную схему обозначения меланофоров (рис. 2) на основе ранее опубликованных работ по видам этого семейства (Kendall et al., 1984; An atlas ..., 1988; Matarese et al., 1989; Watson, 1996) и собственных данных, по аналогии со схемами меланофоров у стихеевых рыб (Stichaeidae) (Баланов и др., 2020).

Меристические признаки ювенильных и половозрелых рыб подсчитывали по рентгенограммам, полученным на цифровом рентген-аппарате Faxitron MX-20 (“Faxitron”, США). Для подсчёта лучей *P* их окрашивали ализарином в растворе 1.5%-ного гидроксида калия.

Для описания развития личинок были выделены стадии в зависимости от наличия или отсутствия желточного мешка и степени загиба хорды (Kendall et al., 1984): *yolk-sac* — стадия желточного мешка, *preflexion* — перед загибом хорды, *flexion* — формирование лучей в хвостовом плавнике и загиб хорды, *postflexion* — после завершения загиба хорды и формирования лучей в хвостовом, анальном и спинном плавниках.

Исследованные особи хранятся в коллекции лаборатории ихтиологии ННЦМБ ДВО РАН (г. Владивосток).

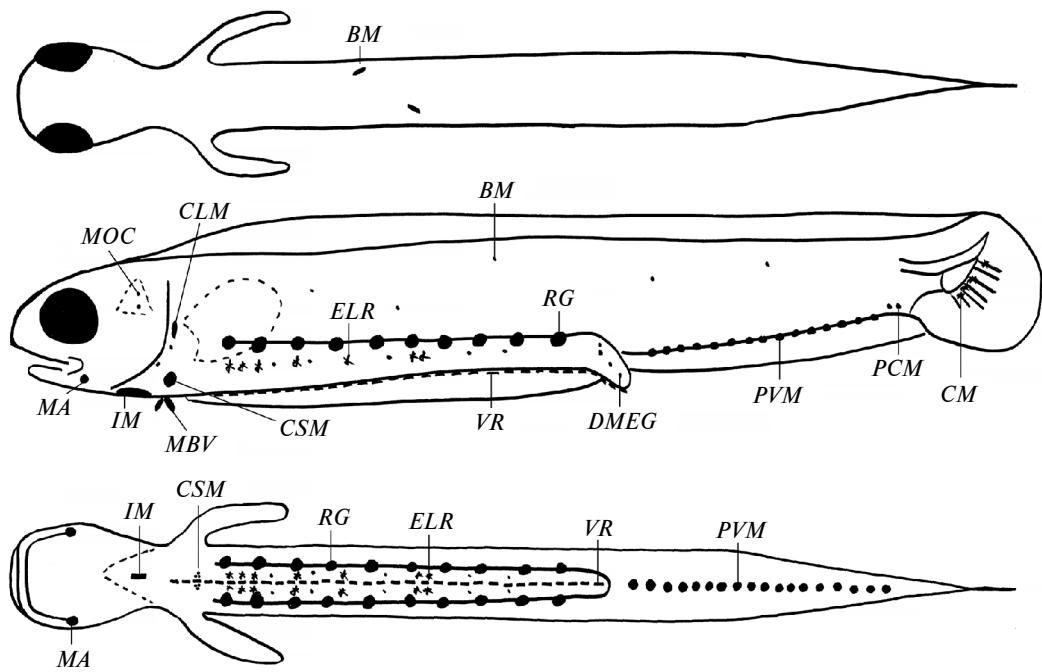


Рис. 2. Обозначения и общая схема расположения меланофоров у личинок семейства Pholididae на примере *Pholis crassispina*, вид: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. Здесь и на рис. 5: BM — меланофоры на боках тела, CLM — клейтрапильные меланофоры, CM — меланофоры на хвостовом плавнике, CSM — меланофоры околосердечной сумки, DMEG — дорсальные меланофоры на конце кишечной трубки, ELR — поверхностный меланофорный ряд на боках брюха, IM — истмусовые меланофоры, MA — меланофоры в месте сочленения dentale и anguloarticulare, MBV — меланофоры под брюшными плавниками, MOC — меланофоры в слуховой капсуле, PVM — постанальные вентральные меланофоры, PCM — предхвостовые меланофоры, RG — ряд на дорсальной поверхности кишечной трубки, VR — вентральный ряд.



Рис. 3. Личинки *Pholis crassispina* на разных стадиях развития: а — yolk-sac (TL 12.7 мм), б — prefexion (TL 16.6 мм), в — flexion (TL 23.1 мм), г — postflexion (TL 30.2 мм).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Pholis crassispina (Temminck et Schlegel, 1845)
(рис. 3–5)

Описание личинок на разных стадиях развития

Личинки **TL 12.2–13.0 мм** ($n = 3$ экз.), находящиеся на стадии yolk-sac, были пойманы в середине марта 2022 г. Характерным признаком данной стадии является наличие желточного мешка. Хорда прямая, *D* и *A* в виде плавниковых складок (рис. 3а). Окрашиваются ализарином только челюсти и клейтрум. Хвост представлен симметричной плавниковой складкой (рис. 4а).

Личинки слабо пигментированы, меланофоры крупные и не имеют чёткой формы. На желточном мешке вблизи будущей околосердечной сумки присутствует крупный парный звёздчатый меланофор *CSM* (здесь и далее: обозначения и общую схему расположения меланофоров см. на рис. 2). Над кишечной трубкой проходит ряд *RG* из 11–12 парных звёздчатых меланофоров, которые ближе к концу кишки становятся менее чёткими и сливаются в сплошную линию. Три–пять близко лежащих звёздчатых меланофоров *DMEG* расположены на конце кишечной трубки. По середине брюха от головы до конца кишечной трубки проходит ряд *VR*, представленный штриховой линией.

Вдоль основания *A* расположен ряд *PVM*, состоящий из звёздчатых меланофоров, число которых не соответствует числу будущих лучей (табл. 1, 2). На хвосте под хордой один–два звёздчатых меланофора *CM* (рис. 4а).

Личинки **TL 14.2–18.4 мм** ($n = 9$ экз.), находящиеся на стадии preflexion были пойманы 14.04–06.05.2022 г. (рис. 3б). Хорда прямая. Ализарином окрашены кости черепа, жаберные дуги, клейтрум, все позвонки туловищного отдела, основания лучей *A* и колючек *D*; обнаруживаются невральные дуги позвонков на границе туловищного и хвостового отделов позвоночника. К концу стадии preflexion в хвостовом отделе ализарином окрашиваются почти все позвонки за исключением семи предхвостовых. Хвостовой плавник асимметричной формы. Нижняя лопасть крупнее, овальной формы и направлена вниз и назад, в ней ализарином окрашиваются до 11 основных лучей (рис. 3б).

Только у одной личинки на этой стадии в слуховой капсуле обнаружен слабо пигментированный меланофор *MOC* в виде мелкой точки. У всех экземпляров встречен один меланофор *CLM* в виде полосы. *IM* наблюдается редко — 33.3% выборки (табл. 1) и представляет собой скопление меланофоров на горле. *MBV* имеет вид скопления меланофоров в основании *V*.

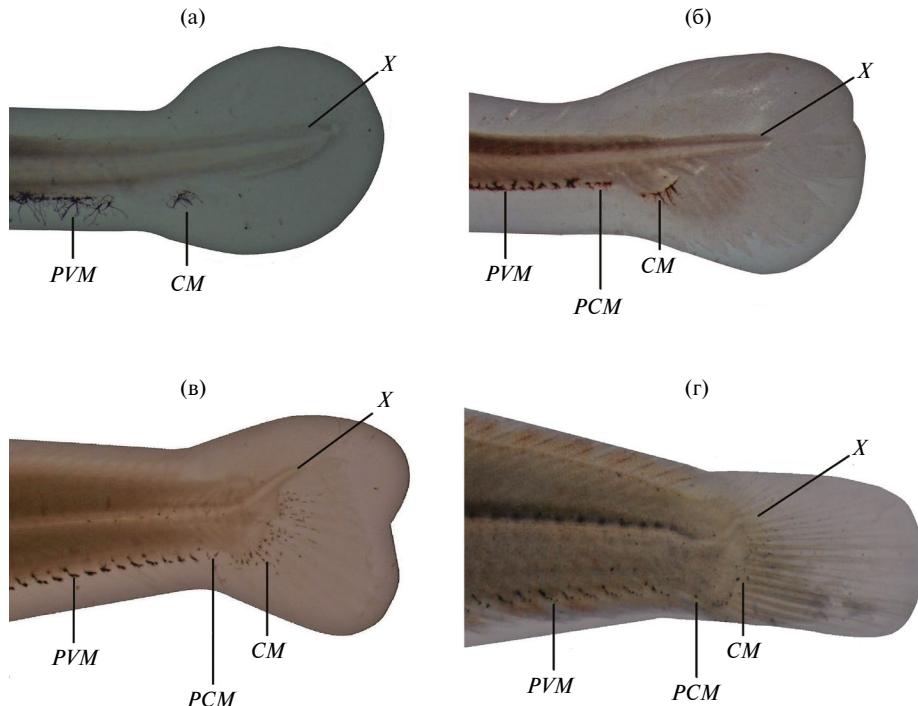


Рис. 4. Расположение меланофоров в основании лучей хвостового плавника у личинок *Pholis crassispina* на разных стадиях развития: а – yolk-sac (TL 12.7 мм), б – preflexion (TL 16.0 мм), в – flexion (TL 24.4 мм), г – postflexion (TL 30.2 мм). *X* – хорда, ост. обозначения см. на рис. 2.

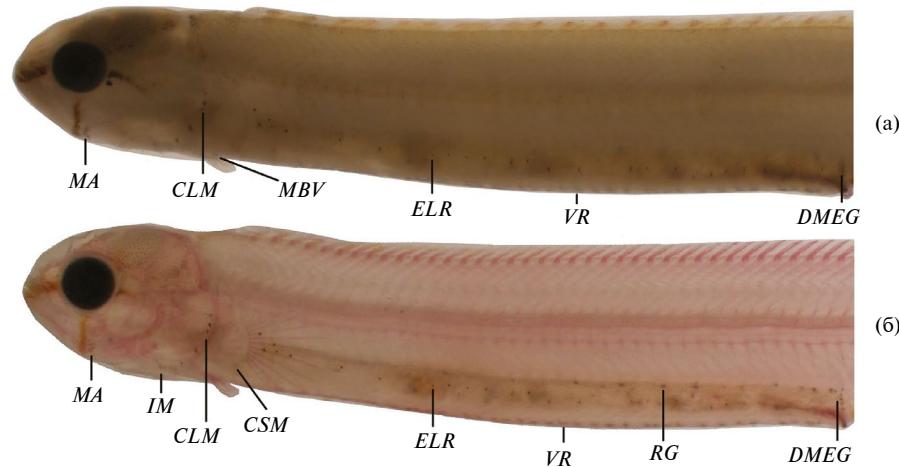


Рис. 5. Туловищный отдел личинки *Pholis crassispina* (TL 30.2 мм) до (а) и после (б) окрашивания ализарином.

Таблица 1. Встречаемость основных элементов меланиновой пигментации у личинок *Pholis crassispina* на разных стадиях развития, %

Признак	Yolk-sac	Preflexion	Flexion	Postflexion
<i>PVM</i>	100	100	100	100
<i>RG</i>	100	100	100	100
<i>ELR*</i>		66.7	92.9	100
25% CA		50.0	7.7	
50% CA		33.3		
75% CA			30.8	18.8
100% CA		16.7	61.5	81.2
<i>CM</i>	100	100	100	100
<i>CLM</i>	33.3	66.7	100	100
<i>MOC</i>		11.1	21.4	43.8
<i>CSM</i>	100	100	100	100
<i>MA</i>			28.6	81.3
<i>IM</i>	33.3	33.3	85.7	43.8
<i>MBV</i>		11.1	100	75.0
<i>DMEG</i>	100	100	100	100
<i>PCM</i>	100	100	100	100
<i>n</i>	3	9	14	16

Примечание. * Эта строка — встречаемость признака, последующие четыре строки показывают, насколько далеко от клейтрума располагается последний меланофор ряда *ELR*; CA — расстояние от клейтрума до анального отверстия. Здесь и в табл. 2: обозначения и схемы расположения меланофоров см. на рис. 2. Здесь и в табл. 2, 3: *n* — число исследованных особей, экз.

Таблица 2. Число меланофоров в некоторых пигментных рядах у личинок *Pholis crassispina* на разных стадиях развития

При-знак	Yolk-sac			Preflexion			Flexion			Postflexion		
	min—max	$M \pm m$	<i>n</i>	min—max	$M \pm m$	<i>n</i>	min—max	$M \pm m$	<i>n</i>	min—max	$M \pm m$	<i>n</i>
<i>PVM</i>	x	x	3	x	x	9	35—39	37.0 ± 0.3	14	36—38	36.8 ± 0.3	16
<i>RG</i>	10—11	10.7 ± 0.3	3	9—11	9.8 ± 0.2	9	8—12	10.0 ± 0.4	14	8—12	10.5 ± 1.0	4
<i>ELR</i>	—	—	3	1—4	1.3 ± 0.5	9	4—28	15.7 ± 2.0	14	7—28	19.6 ± 1.6	16

Примечание. min—max — пределы варьирования; $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка; “—” — признак не обнаружен; “x” — меланофоры присутствуют, но не подсчитаны.

Ряд *ELR* проходит чуть ниже серединной линии брюшной стенки. Он имеет от одного до четырёх меланофоров (модальный класс — 1), которые обычно (у 50.0% особей, имеющих данный пигмент) располагаются не далее 25% расстояния от клейтрума до анального отверстия, только у одной личинки этот ряд доходит до анального отверстия (табл. 1, 2). Меланофоры *ELR* имеют форму точек или лучевое строение. Ряд *RG* проходит вдоль дорсальной поверхности кишечной трубки и состоит из 9–11 парных крупных звёздчатых меланофоров (модальный класс — 9). На конце кишечной трубки присутствуют три–семь звёздчатых меланофоров *DMEG* (модальный класс — 7), которые иногда сливаются в единое пятно (рис. 5). При *TL* 14.2 у исследованных личинок в начале *A* меланофоры *PVM* располагаются в основании будущих лучей и заходят на проксимальную часть птеригиофора (рис. 3б), однако ближе к концу *A* меланофоры становятся более рыхлыми, располагаются очень близко друг другу, образуя сплошную линию, поэтому их число не соответствует числу лучей *A*. При достижении личинками *TL* 18.4 мм меланофоры *PVM* отделяются друг от друга, становятся более структурированными и имеют вид крупных точек. С этого значения длины и далее один меланофор *PVM* соответствует одному лучу *A*.

Между *C* и последними меланофорами *A* располагаются меланофоры *PCM* (рис. 4б). В отличие от меланофоров *PVM* они представлены тонкими рыхлыми ветвистыми линиями или небольшими пятнами. Кроме того, меланофоры *PCM* не привязаны к лучам *A* и располагаются более хаотично.

Меланофоры *CM* расположены в основании лучей и на лучах хвостового плавника. На раннем этапе *preflexion* *CM* состоит из трёх звёздчатых меланофоров. У более крупных личинок наблюдается характерное скопление *CM* (более пяти меланофоров) в основании лучей и на лучах до 1/3 их длины (рис. 4б).

Характерные признаки стадии *preflexion*: хорда прямая, ализарином окрашиваются все туловищные позвонки и до 11 основных лучей *C*, хвостовой плавник асимметричной и его основные лучи направлены вниз и назад, гипуральные кости не окрашиваются, *ELR* содержит не больше четырёх меланофоров.

Личинки *TL* 20.0–25.0 мм ($n = 14$ экз.), находящиеся на стадии *flexion*, были пойманы 06–18.05.2022 г. (рис. 3в). У личинок загнута хорда (рис. 4в). В начале стадии ализарином не окрашиваются четыре предхвостовых позвонка, но к её завершению окрашены практически

полностью уростиль и позвонки, а также почти все гемальные и невральные отростки позвонков (кроме невральных дуг и первого–третьего предхвостовых отростков). У личинок на этой стадии ализарином начинают окрашиваться гипаксиальная и две эпаксиальных гипуралии. Хорошо прокрашиваются лучи *A*, *D* и *P*. Хвостовой плавник асимметричен. Нижняя лопасть крупнее, овальной формы и направлена вниз и назад. Ализарином в хвостовом плавнике окрашиваются до четырёх верхних и до трёх нижних краевых лучей, а также по семь основных лучей на верхней и нижней гипуралиях (рис. 6б).

На стадии *flexion* у 28.6% выборки в месте сочленения *dentale* и *anguloarticulare* отмечаются меланофоры *MA*. В слуховой капсуле у 21.4%

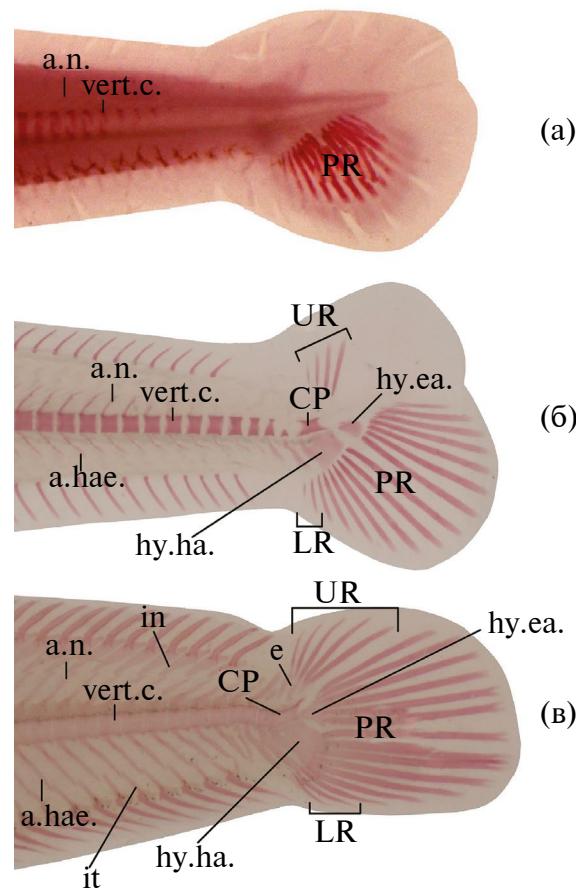


Рис. 6. Окрашенные ализарином хвостовые плавники *Pholis crassispina* на разных стадиях личиночного развития: а — *preflexion* (*TL* 18.4 мм), б — *flexion* (*TL* 23.7 мм), в — *postflexion* (*TL* 30.2 мм). a.n. и a.hae. — невральные и гемальные отростки позвонков, in — interneural, it — interhaemalia, hy.ha. и hy.ea. — гипаксиальные и эпаксиальные гипуралии, e — epurale, vert.c. — хвостовые позвонки, CP — уростиль, PR — основные лучи, UR и LR — верхние и нижние краевые лучи.

присутствуют меланофоры *MOC*, их число варьирует от одного до шести (модальный класс — 1). У личинок *CLM* может быть представлен одним меланофором в виде полосы или одним—четырьмя в виде точек. Меланофор *CSM* по сравнению с предыдущими стадиями более округлый и меньше в размерах. Скопление меланофоров *IM* в области горла выражено слабо и встречается у 85.7% личинок в выборке. У всей выборки присутствует пигмент *MBV* в основании *V* (табл. 1).

Ряд *ELR* представлен 4–28 меланофорами (модальный класс — 19) (табл. 2). У 61.5% выборки ряд *ELR* доходит до анального отверстия. Данный признак отсутствовал только у одной личинки из выборки. У экземпляров одной и той же длины ряд *ELR* может сильно различаться в числе и распределении пигмента. Парный ряд *RG* состоит из 8–12 меланофоров (модальный класс — 10), а скопление *DMEG* включает от четырёх до восьми (модальная группа — 5–6) меланофоров.

У преобладающей части выборки меланофоры *PVM* в виде плотных, крупных точек, однако у некоторых особей прослеживается распад на несколько мелких точек. На *C* скопление мелких меланофоров *CM* (рис. 4г). На теле можно увидеть хаотично расположенные мелкие, в виде точек, меланофоры *BM*.

Характерные признаки стадии *flexion*: хорда загнута; ализарином окрашиваются гипуральные кости и все позвонки, лучи *A*, *D*, и *P*. В хвостовом плавнике окрашиваются до четырёх верхних и до трёх нижних краевых, а также 14 основных лучей; *C* асимметричен и его основные лучи направлены вниз и назад, ряд *ELR* содержит до 28 меланофоров, каждый меланофор *PVM* соответствует лучу *A*.

Личинки *TL* 25.0–30.8 мм ($n = 16$ экз.), находящиеся на стадии *postflexion*, были пойманы 12.05–16.06.2022 г. (рис. 3г). Хорда уко-

рачивается, при этом её верхний конец загнут и направлен назад (рис. 4г). У личинок хорошо прокрашиваются ализарином птеригиофоры *A* и *D*, эпуралии в *C*, тазовые кости и лучи *V*. Верхние краевые лучи *C* располагаются близко к основным лучам эпаксиальных гипуралей. В хвостовом плавнике окрашиваются до шести верхних и до пяти нижних краевых, а также 14 основных лучей. Хвостовой плавник симметричен и его лучи направлены назад (рис. 6в).

В слуховой капсуле *MOC* присутствует у 43.8% особей (табл. 1). Меланофор *CSM* значительно уменьшился в размере, заметен только при просветлении (рис. 6). Меланофор *CLM* распадается на два—пять более мелких меланофоров (модальный класс — 2; у одного экземпляра число меланофоров достигло 12).

Число меланофоров в ряду *ELR* варьирует от семи до 28 (модальная группа — 21–24). У 81.2% личинок меланофоры доходят до анального отверстия (табл. 2). Ряд *RG* состоит из 8–12 меланофоров (модальный класс — 12). *DMEG* представлен одним—семью меланофорами (модальный класс — 3).

В конце стадии меланофоры *PVM* представлены скоплением мелких точек. На *C* скопление меланофоров *CM*, которые вдоль лучей могут быть представлены в виде точек или полос.

При *TL* 29.1 мм начинает формироваться мальковая окраска: появляются коричневые прямоугольные пятна на *A*, *D* и по серединной линии тела; на голове четыре полосы — от середины переднего края глаза к рылу, от нижнего края глаза вниз, по диагонали от заднего края глаза к грудному плавнику, от правого верхнего края глаза к затылку (рис. 5а).

Характерные признаки стадии *postflexion*: вершина хорды загнута назад, скелет полностью окра-

Таблица 3. Значения некоторых меристических признаков ювенильных и половозрелых особей *Pholis crassispina* в бух. Средняя зал. Петра Великого и на всём ареале

Признак	Зал. Петра Великого (наши данные, $n = 22$)	Весь ареал (по: Yatsu, 1981; $n = 38$)
Число:		
колючих лучей в спинном плавнике	77–81	73–81
членистых лучей в анальном плавнике	35–39	34–41
позвонков:		
— туловищных	39–41	37–42
— хвостовых	44–48	42–49
— общее	84–87	80–88
лучей в грудном плавнике	11–13	11–13

шивается ализарином и соответствует мальковому состоянию; хвостовой плавник симметричный, включает в себя до шести верхних и до пяти нижних краевых, а также 14 основных лучей, направленных назад; формируется мальковая окраска.

Ни на одной стадии развития у личинок не обнаружены эритро- или ксантофоры.

Ювенильные и половозрелые рыбы

Значения основных меристических признаков особей из зал. Петра Великого приведены в табл. 3. Число членистых лучей A варьирует от 35 до 39, лучей P — от 11 до 13. На голове есть чешуя.

ОБСУЖДЕНИЕ

Первый вопрос, который следует обсудить: к какому виду маслюков относятся личинки, которые в массе встречались в бух. Житкова зал. Петра Великого Японского моря? У всех исследованных особей — и у личинок (табл. 2), и у ювенильных и половозрелых рыб (табл. 3) — число членистых лучей A варьирует от 35 до 39. Напомним, что у личинок подсчитывали меланофоры PVM в основании A , число которых соответствует числу членистых лучей в этом плавнике. В зал. Петра Великого из пяти известных видов семейства маслюковых такое число членистых лучей A может быть только у двух видов — *P. crassispina* и *P. nebulosa*. У остальных видов лучей больше: 40–51 у *R. dolichogaster*, 45–48 у *P. picta* и 41–48 у *P. fasciata* (Yatsu, 1981).

В зависимости от литературного источника для вод зал. Петра Великого из чешуеголовых маслюков (ранее род *Enedrias*) указан или один вид — *P. nebulosa* (Солдатов, Линдберг, 1930; Линдберг, Красюкова, 1975; Fedorov, 2004; Соколовский и др., 2007) или два — *P. crassispina* и *P. nebulosa* (Черешнев, Назаркин, 2008; Соколовский и др., 2011; Парин и др., 2014). Последнее систематическое описание видов рода *Enedrias* было проведено Ятцу (Yatsu, 1981), который доказал валидность обоих видов и показал, что они хорошо различаются по числу лучей P : 11–13 у *P. crassispina* и 14–15 у *P. nebulosa*. У исследованных рыб из вод зал. Петра Великого (личинок со стадии *flexion*, ювенильных и половозрелых рыб) число лучей варьировало от 11 до 13 (табл. 3). Таким образом, все исследованные особи принадлежат к виду *P. crassispina*. Ювенильные и половозрелые рыбы были пойманы в западной части зал. Петра Великого, личинки — в центральной, на основании этого факта можно предположить массовое распространение *P. crassispina* в этом районе. Для подтверждения

присутствия/отсутствия здесь *P. nebulosa* необходимы дополнительные исследования.

Данных о личинках *P. crassispina* опубликовано крайне мало. Известные размеры личинок этого вида на разных стадиях развития (TL 10.8–28.4 мм — по: An atlas ..., 1988) близки к нашим данным — TL 12.0–31.0 мм. В водах зал. Петра Великого личинки этого вида встречаются с марта по май–июнь.

Ранее предполагали (Tokuya, Amaoka, 1980; Kimura et al., 1988), что наличие или отсутствие меланофоров *CLM* вблизи клейтральных костей является диагностическим признаком для разделения *P. crassispina* и *P. nebulosa*. Токуя и Амаока (Tokuya, Amaoka, 1980) при изучении планктонных проб, собранных вблизи о-ва Хоккайдо (Япония), разделили личинок маслюков на две группы на основе наличия или отсутствия *CLM*. Так как по счётным признакам личинки не различались, авторы предположили, что личинки могут принадлежать либо к *P. crassispina*, либо к *P. nebulosa*. Кимура с соавторами (Kimura et al., 1988), исследуя личинок *P. nebulosa*, выращенных в аквариальных условиях, обнаружили у них наличие клейтральных меланофоров на всех личиночных стадиях (на стадии *yolk-sac CLM* встречался у некоторых экземпляров). Они предположили, что группа рыб с меланофорами на клейтруме — это *P. nebulosa*, а без них — *P. crassispina*. Согласно нашим данным, у личинок *P. crassispina* из вод зал. Петра Великого *CLM* есть на всех личиночных стадиях (рис. 3, 5; табл. 1), кроме того, наличие данных меланофоров у этого вида отмечали и другие исследователи (An atlas ..., 1988). Таким образом, *CLM* не является диагностическим признаком для разделения данных видов.

Несмотря на схожесть внешнего облика личинок у видов маслюков с чешуйей на голове, при сравнении описаний личинок *P. nebulosa* (Kimura et al., 1988; An atlas ..., 1988) с нашими собственными данными о личинках *P. crassispina* были обнаружены различия в пигментации. Однако стоит отметить, что мы исследовали меланофоры у фиксированных личинок, а японские ихтиологи, вероятно, смотрели окраску на живом или нефиксированном материале. Возможно, именно поэтому у исследованных личинок *P. crassispina* мы не обнаружили пигментации вдоль позвоночного столба и на боках задней части тела (присутствует у *P. nebulosa* — по: Kimura et al., 1988). У личинок *P. crassispina* из зал. Петра Великого отсутствуют цветные меланофоры в слуховых капсулах и вдоль позвоночника (присутствует у *P. nebulosa*). По данным из работ

японских авторов (Kimura et al., 1988; An atlas ..., 1988) непонятно, есть ли у *P. nebulosa* меланофоры *ELR* и как они развиты (у *P. crassispina* появляются со стадии *preflexion*), — из приведённых описания и рисунков это понять нельзя.

При описании личинок *P. crassispina* из вод у Японского архипелага у этого вида отмечают наличие меланофоров *CLM*, *RG*, *ELR*, *VR* и *PVM* (An atlas ..., 1988). Описание *RG*, *VR* и *PVM* почти полностью совпадает с нашими данными. У личинок, пойманных в водах у Японии, на ранних стадиях *CLM* представлен одиничным меланофором, а по мере развития распадается на два—три меланофора, однако не уточняется стадия, с которой этот пигмент появляется. Согласно данным для вод залива Петра Великого, у личинок *P. crassispina* *CLM* отмечается уже со стадии *yolk-sac*, сначала он имеет вид мелкой точки, затем вытянутого овала, не покрывающего полностью клейтрум (стадия *preflexion*), а после распадается обычно на два—пять округлых меланофоров (табл. 1). У личинок из вод у Японии при длине тела > 20 мм начинают появляться звёздчатые меланофоры *ELR*, ряд сильно изменчив. По нашим данным, ряд *ELR* появляется на стадии *preflexion* с *TL* 14.3 мм, меланофоры могут иметь лучевое строение или быть в виде точек. Также у личинок *P. crassispina* из японских вод отмечается низкая высота тела, что совпадает с нашими данными.

Хотелось бы отметить, что личинки рыб из семейства маслюковых исследованы довольно фрагментарно (Рассел, 1949; Fahay, 1983; Matarese et al., 1984, 1989; Watson, 1996). Крайне редки работы, в которых рассматривается полный цикл развития личинок отдельных видов (Russell, 1976; Kimura et al., 1988; An atlas ..., 1988). В этих работах каждый из авторов описывал пигментацию по-своему, и поэтому иногда тяжело понять, какие именно меланофоры рассматриваются в разных статьях (см. выше о меланофорах *ELR* у *P. nebulosa*).

С целью унифицировать обозначения меланофоров мы предложили их оригинальную схему на примере *P. crassispina* (рис. 2). Для *P. crassispina* также уточнён состав и динамика появления меланофоров на теле и плавниках. Показано, что меланофорный ряд *ELR* появляется на стадии *preflexion* при *TL* 14.3 мм и меланофоры могут иметь лучевое строение или быть в виде точек. Выяснено, что у личинок *P. crassispina* примерно с *TL* 18.4 мм один меланофор *PVM* соответствует одному членистому лучу *A*. С этого значения длины можно узнать число членистых лучей *A*, подсчитав число меланофоров *PVM*. Ранее об этом для *P. gunnellus* сообщал Рассел (Russell, 1976).

Ранее было показано (Kimura et al., 1988), что у *P. crassispina* определение стадии развития личинок может быть затруднено из-за слабого загиба хорды (переход между *preflexion* и *flexion*) и отсутствия точных критериев при переходе от *flexion* к *postflexion*. Анализ размещения лучей и костей хвостового плавника, а также окраска их ализарином в 1.5%-ном растворе гидроксида калия позволили получить набор признаков, более надёжно характеризующих каждую стадию развития личинок. Перед загибом хорды в конце *preflexion* ализарином окрашиваются до 11 основных лучей *C*, хвостовой плавник асимметричный, его основные лучи направлены вниз и назад, гипуральные кости не окрашиваются. На стадии *flexion* хорда загнута, ализарином окрашиваются гипуральные кости, хвостовой плавник асимметричен, его основные лучи направлены вниз и назад. На стадии *postflexion* вершина хорды загнута назад, хвостовой плавник симметричный, его лучи направлены назад.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета ННЦМБ ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биомедицинской этике ННЦМБ ДВО РАН считает, что настоящая работа не противоречит Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf). Выписка № 1-170724 из протокола заседания № 7 от 17.07.2024 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баланов А.А., Енур И.В., Шелехов В.А. 2020. Описание пелагических личинок *Chirolophis japonicus* и *Ch. saitone* (Stichaeidae) из вод залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 271–281. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030066>
- Воскобойникова О.С. 2005. О развитии скелета в онтогенезе атлантического маслюка *Pholis gunnellus*, анизархуса среднего *Anisarchus medius* и люмпенуса Фабрициуса *Lumpenus fabricii* (Zoarcoidei, Perciformes) // Там же. Т. 45. № 4. С. 502–511.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.

- Макушок В.М.* 1958. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeidae, Blennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Вып. XXV. 129 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Расс Т.С.* 1949. Икринки и личинки рыб Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 17. С. 37–38.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г.* 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 223 с.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф.* 2007. Рыбы российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.* 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 с.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У.* 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 576 с.
- Черешнев И.А., Назаркин М.В.* 2008. Первое достоверное обнаружение нового для фауны России вида маслюка *Pholis (Enedrias) crassispina* (Pisces: Pholidae) в северо-западной части Японского моря, с замечаниями по составу видов этого семейства в данном районе // Биология моря. Т. 34. № 5. С. 318–323.
- Якубовски М.* 1970. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1401.
- An atlas of the early stage fishes in Japan. 1988. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1154 p.
- Balanov A.A., Epur I.V., Shelekhov V.A., Turanov S.V.* 2022. The first description of larvae and comments on the taxonomy of *Stichaeus ochriamkini* Tarantzi, 1935 (Perciformes: Stichaeidae) // J. Fish Biol. V. 100. № 5. P. 1214–1222. <https://doi.org/10.1111/jfb.15030>
- Fahay M.P.* 1983. Guide to the early stages of marine fishes occurring in the western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the southern Scotian Shelf // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 4. P. 3–423. <https://doi.org/10.2960/J.v4.a1>
- Fedorov V.V.* 2004. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Part 6: Suborder Zoarcoidei // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 1. P. S73–S128.
- Kendall A.W. Jr., Ahlstrom E.H., Moser H.G.* 1984. Early life history stages of fishes and their characters // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 11–22.
- Kimura S., Okazawa T., Mori K.* 1988. Development of eggs, larvae and juveniles of the tidepool gunnel *Pholis nebulosa*, reared in the laboratory // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 54. № 7. P. 1161–1166. <https://doi.org/10.2331/suisan.54.1161>
- Matarese A.C., Watson W., Stevens E.G.* 1984. Blennioidea: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 565–573.
- Matarese A.C., Kendall A.W., Blood D.M., Vinter B.M.* 1989. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific fishes // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 80. 653 p.
- Russell F.S.* 1976. Fam.: Pholidae // The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London: Acad. Press. P. 309–314.
- Tokuya K., Amaoka K.* 1980. Studies on larval and juvenile blennies in the coastal waters of the southern Hokkaido (Pisces: Blennioidei) // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 31. № 1. P. 16–49.
- Watson W.* 1996. Pholidae: gunnels // The early stages of fishes in the California current region. CalCOFI Atlas № 33. Lawrence: Allen Press. P. 1120–1125.
- Yatsu A.* 1981. A revision of the gunnel family Pholididae (Pisces, Blennioidei) // Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A. V. 7. № 4. P. 165–190.

DEVELOPMENT OF *PHOLIS CRASSISPINA* (PHOLIDAE) LARVAE FROM THE WATERS MOTTLED GUNNEL OF PETER THE GREAT GULF, SEA OF JAPAN

A. A. Balanov¹, * and M. O. Rostovtceva²

¹National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,

Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

²Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

*E-mail: abalanov@imb.dvo.ru

The article describes the larvae and provides the main meristic features of juvenile and mature *Pholis crassispina* specimens from the waters of Peter the Great Gulf, Sea of Japan. An original scheme for designating melanophores is proposed. The dynamics of melanophore coloration development in larvae is described. The cleithral pigment in this species is present from the preflexion stage. At the same stage, after reaching an absolute body length of 14.3 mm, a superficial melanophore row appears on the sides of the abdomen; melanophores can have a ray structure or appear as dots. After a body length reaches approximately 18.4 mm, each postanal ventral melanophore corresponds to one segmented ray of the anal fin. From this larval length, the number of segmented rays in the anal fin can be determined by counting the number of melanophores at their bases. A set of features is proposed that allows reliable identification of *P. crassispina* larvae at each stage of development.

Keywords: *Pholis crassispina*, larva, development, melanin coloration, caudal fin skeleton, Peter the Great Gulf, Sea of Japan.