

НОМЕНКЛАТУРА ПИГМЕНТАЦИИ ЛИЧИНОК СВЕТЯЩИХСЯ АНЧОУСОВ (МУСТОРНИДАЕ)

© 2023 г. Я. Ю. Большакова¹, А. М. Прокофьев². *

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 26.02.2023 г.

После доработки 18.04.2023 г.

Принята к публикации 18.04.2023 г.

Предложена унифицированная терминология пигментации личинок светящихся анчоусов (семейство Mусторнидае). Выделены две основные группы пигментации (наружная и внутренняя), подразделяемые на более дробные формирования согласно положению на теле рыбы, суммарно включающие 77 структурных единиц, соответствующих конкретному пигментному скоплению. Использование данной номенклатуры даёт возможность единообразного описания пигментации разными авторами. Приведены примеры характеристики пигментации личинок с использованием предлагаемой номенклатуры в виде формального описания и в форме сводных диагностических таблиц.

Ключевые слова: мезопелагические рыбы, ранние стадии развития, меланофорная пигментация, идентификация, методология.

DOI: 10.31857/S0042875223050028, EDN: TFBGCF

Личинки рыб семейства Mусторнидае являются важной составляющей ихтиопланктона большинства районов Мирового океана и показывают большое разнообразие форм. Для их идентификации используют разные группы признаков, в частности, форму разных частей тела; последовательность появления и положение плавников, фотофоров и костных элементов; размер личинок при трансформации и так далее (Moser, Ahlstrom, 1972; Moser et al., 1984). Все эти признаки обычно помогают определить личинку до родового уровня, однако критическую роль в идентификации видов играет пигментация. Личинки миктофид имеют разнообразный и часто видоспецифичный паттерн меланофоров и, хотя пигментные клетки могут быть обнаружены по всему телу личинки, их положение строго детерминировано (Moser, Ahlstrom, 1970; Moser et al., 1984; Moser, 1996; Richards, 2005). Кроме того, последовательность их формирования в разных отделах тела также может быть диагностически значимой (Moser, Ahlstrom, 1970).

Первые описания личиночных стадий миктофид появляются с конца XIX в. (Emery, 1883; Lo Bianco, 1903–1904; Holt, Byrne, 1907, 1911; Mazzarelli, 1909, 1910, 1912; Fage, 1910; Regan, 1916), однако полные серии развития, включающие метаморфизирующие экземпляры, сочетающие личиночные и ювенильные признаки, которые характеризуют их пигментацию, впервые описал Тонинг (Tåning,

1918) для 18 видов из Северной Атлантики. Тонинг первым выделил группы меланофоров на разных участках тела применительно к личиночным стадиям миктофид, заимствуя и дополняя терминологию Шмидта (Schmidt, 1905), разработанную для описания пигментации личинок тресковых рыб (Gadidae). Тонинг выделял следующие группы пигмента по терминологии Шмидта: затылочную, абдоминальную, преанальную, дорсальную, вентральную, медиолатеральную, латеральную, добавив к ним обозначения супракаудального, инфракаудального и внутреннего пигмента. Однако последующие исследователи по большей части не использовали терминологию Тонинга, а просто описывали расположение меланофоров по отношению к частям тела или отдельным морфологическим структурам (Legendre, 1934; Sparta, 1952; Перцева-Остроумова, 1964, 1967). Попытку формализовать описание личиночной пигментации применительно к любой таксономической группе предпринял Расс (1949), однако выделяемые им типы слишком схематичны и в отношении личинок миктофид недостаточно детализированы.

Наибольший вклад в изучение ранних стадий развития светящихся анчоусов внесли исследования Мозера и Альстрема (Moser, Ahlstrom, 1970, 1972, 1974, 1996; Moser et al., 1984). Эти авторы идентифицировали личинок практически всех известных родов и разработали критерии их диа-

гностики, включая пигментацию. Фундаментальное значение имеет работа Мозера с соавторами (Moser et al., 1984), в которой положение пигмента, значимого для идентификации таксонов, распределено по 47 группам. В последующих работах (Ozawa, 1986; Olivar, Fortuño, 1991; Olivar, Beckley, 1997; Evseenko et al., 1998; Moser, Watson, 2001; Sassa et al., 2003; Bolshakova, Evseenko, 2020) при описании пигментации авторы в основном использовали эти обозначения, но всё же единой системы, применимой к личинкам всех родов миктофид, принято не было. Например, скопление пигмента над терминальным отделом кишки разные авторы описывали под следующими названиями: на анальном сосочке (on the anal papilla) (Tåning, 1918), на свободном терминальном отделе кишечника (on the free terminal section of the gut) (Moser, Ahlstrom, 1970), над терминальным отделом кишки (over the terminal portion of the gut) (Olivar, Palomera, 1994), анальный пигмент (anal pigment) или анальное пятно (anal blotch) (Evseenko et al., 1998), над анусом (over the anus) (Olivar, Beckley, 1997; Большакова, Евсеенко, 2016). Скопления пигмента на мозговых оболочках над продолговатым мозгом обозначали как: сзади от мозжечка (posterior to cerebellum) (Moser, Ahlstrom, 1970), меланофор в затылочной области (melanophore in occipital region) (Moser, Watson, 2001), на заднем мозге (on the hindbrain) (Moser et al., 1984; Olivar, Beckley, 1997) или как medulla oblongata-pigment (Evseenko et al., 1998). Меланофор между окончанием спинного плавника и основанием жирового плавника указывали как: между спинным и жировым плавниками (between the dorsal and adipose fins) (Tåning, 1918), перед жировым плавником (anterior to adipose fin) (Moser, Watson, 2001), между окончанием спинного плавника и жировым (between dorsal fin insertion and adipose fin) (Moser, Ahlstrom, 1996), дорсальный меланофор на задней половине тела (dorsal melanophore on the posterior half of the body) (Olivar, Fortuño, 1991), кпереди от середины основания жирового плавника (Большакова, Евсеенко, 2015).

Учитывая, что меланофоры у личинок миктофид как в пределах одного рода, так и у разных родов концентрируются в строго определённых местах, а межвидовая изменчивость проявляется в наличии или отсутствии тех или других скоплений пигмента (Moser, 1996; Richards, 2005), для единообразного описания пигментации целесообразно унифицировать её терминологию. Цель настоящей работы – свести разнообразие пигментации личинок миктофид в детерминированные по положению на теле группы, охарактеризовать их и составить общую схему описания пигментации. Единая номенклатура элементов пигментации, предлагаемая в настоящей работе, позволит формализовать морфологические описания личинок, сделав их более понятными и сопоставимыми для

специалистов широкого профиля и доступными для компьютерной обработки в рамках DELTA-формата (DEscription Language for Taxonomy) или подобных алгоритмов (Dallwitz, 1980; Duncan, Meacham, 1986; Pankhurst, 1991; Dallwitz, Paine, 2015; Singh, 2010).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на коллекционных материалах ИО РАН. Изученная коллекция включает представителей ранних стадий развития (от стадии reflexion до трансформирующихся мальков) всех 34 валидных родов и подродов миктофид (Fricke et al., 2023), за исключением рода *Hintonia* Fraser-Brunner, 1949, личинки которого до сих пор не известны. Непосредственно изучены ранние стадии 97 видов светящихся анчоусов из большинства акваторий Мирового океана (табл. 1), также проанализированы литературные данные (Tåning, 1918; Moser, Ahlstrom, 1972, 1974, 1996; Moser et al., 1984; Ozawa, 1986; Olivar, 1987; Olivar, Beckley, 1994; Olivar et al., 1999; Moser, Watson, 2001; Sassa et al., 2003; Bonecker, Castro, 2006; Евсеенко, 2008; Lee et al., 2022), включающие описания личиночных стадий ещё 41 вида, что в сумме составляет 55% рецентной фауны миктофид (Fricke et al., 2023). Фотографии личинок получены с использованием стереомикроскопа Leica S6E с камерой Canon 1200D.

Наименования пигментных групп образованы по их местоположению на теле личинки относительно ключевых морфологических структур (плавники, кишка, челюсти и так далее). Предлагается стандартизированное русскоязычное и эквивалентное ему англоязычное наименование пигментной группы и её уникальная аббревиатура (табл. 2). Схема распределения пигментных групп согласно предлагаемой номенклатуре показана на рис. 1, 2. Использованное сокращение: *SL* – стандартная длина.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Унифицированная номенклатура элементов меланофорной пигментации личинок *Mystophidae*

Все элементы меланофорной пигментации у личинок миктофид могут быть объединены в две основные группы – *наружная пигментация (external pigmentation)*, связанная с покровами и плавниками (рис. 1), и *внутренняя пигментация (internal pigmentation)*, связанная с мозговыми оболочками, сагиттальной межпозвоночной септой, брюшиной и кишечной трубкой (рис. 2). Необходимо отметить, что скопления меланофоров в одних и тех же группах наружной пигментации могут располагаться в верхних слоях эпидермиса – *поверхностная (superficial) пигментация* (постанальная серия у *Diaphus theta*, передний субдорсальный

Таблица 1. Сведения о изученном материале ранних стадий развития представителей семейства Mусторhidae

Экспедиционное судно, номер рейса	Район	Координаты	Период сбора	Число видов	Число экземпляров	Описание сборов*
СРТ-710, 1	Северо-Западная Атлантика	30°00'–42°52' с.ш., 48°51'–68°00' з.д.	Май–август 1960 г.	18	76	Нет
“Дмитрий Менделеев”, 16	Австрало-Новозеландские воды, нотальные воды Тихого океана	07°33'–59°52' ю.ш., 114°36'–173°33' з.д.	Январь–февраль 1976 г.	41	62	Белянина, Ковалев- ская, 1978, 1979
“Академик Курчатов”, 36	Северо-западная часть Индий- ского океана	6°18' с.ш.–9°22' ю.ш., 53°83'–61°31' в.д.	Март–май 1983 г.	27	102	Белянина, 1985
“Дмитрий Менделеев”, 34	Субтропические и нотальные воды Тихого океана	57°16'–17°13' ю.ш., 125°14'–158°12' з.д.	Январь–март 1985 г.	38	453	Евсеевко, 1988
“Академик Мстислав Келдыш”, 22	Северная часть Тихого океана	27°28'–09°00' с.ш., 155°14'–89°29' з.д.	Сентябрь–октябрь 1990 г.	15	56	Евсеевко, Шгаут, 2005
“Академик Иоффе”, 29	Тропические и субтропические воды Южной Атлантики	09°27' с.ш.–36°56' ю.ш., 19°51'–07°19' з.д.	Ноябрь 2009 г.	45	274	Большакова, Евсе- енко, 2016а, 2016б
“Академик Вавилов”, 43	Тропические и субтропические воды Северной Атлантики	30°02' с.ш.–00°01' ю.ш., 32°11'–41°05' з.д.	Октябрь 2016 г.	28	88	Большакова, Евсе- енко, 2019
“Профессор Логачев”, 39	Северная Центральная Аплан- тика	14°35'–16°16' с.ш., 44°59'–46°38' з.д.	Февраль–март 2018 г.	19	144	Кобылянский и др., 2021

Примечание. СРТ – средний рыболовный траулер, *представлены обобщённые данные по рейсу и характеристики некоторых личинок.

Таблица 2. Предлагаемые обозначения и названия пигментных групп у личинок семейства *Mystophidae* и сопоставление их с ранее использовавшимися названиями

Обозначение	Название	Moser et al., 1984	Moser, Ahlstrom, 1996; Moser, Watson, 2001
А. Наружная пигментация			
А1. Медиодорсальная пигментация			
<i>MD</i>	Медиодорсальный ряд (mediodorsal)	Series on each side of dorsal midline, postanal dorsal midline, dorsal spots	Along dorsum
<i>AMD</i>	Антедорсальный (antedorsal)		Anterior to dorsal fin
<i>SMD</i>	Субдорсальный (subdorsal)	Postanal dorsal midline, dorsal spots	Dorsal fin base
<i>SMDa</i>	Передний субдорсальный (anterior subdorsal)	Dorsal fin origin	Dorsal fin origin
<i>SMDp</i>	Задний субдорсальный (posterior subdorsal)		Dorsal fin insertion
<i>PMD</i>	Постдорсальный (postdorsal)	Postanal dorsal midline, dorsal spots	Along dorsum
<i>PMDa</i>	Передний или преадипозный (preadipose)	Dorsal spot at adipose fin	Anterior to adipose fin, at adipose fin, adipose fin origin
<i>PMDm</i>	Средний или субадипозный (subadipose)	Dorsal spot at adipose fin	Adipose fin insertion, adipose fin base
<i>PMDp</i>	Задний или супракаудальный (supracaudal)	Dorsal median at caudal peduncle	Above (dorsal) caudal peduncle, posterior to ad
<i>PMDpa</i>	Постадипозный (postadipose)		Adipose fin insertion, posterior to ad
А2. Медиолатеральная пигментация			
<i>ML</i>	Медиолатеральный (mediolateral)	Along horizontal septum	Lateral midline
<i>MLA</i>	Передний медиолатеральный (anterior mediolateral)	Along horizontal septum	Lateral midline above pectoral fin base, lateral midline anterior to d
<i>MLD</i>	Средний медиолатеральный (subdorsal mediolateral)	Bar below dorsal fin	Lateral midline at midbody
<i>MLP</i>	Задний медиолатеральный (posterior mediolateral)	Lateral caudal peduncle, lateral hypural region	Postanal blotches, lateral midline of tail*
<i>MS</i>	Миосептальный (myoseptal)	Trunk and tail myosepta	Trunk myosepta
<i>MSa</i>	Туловищный миосептальный (abdominal myoseptal)	Trunk myosepta	Trunk myosepta
<i>MSc</i>	Хвостовой миосептальный (caudal myoseptal)	Tail myosepta	Laterally on tail*
<i>EMS</i>	Эпаксиальный (epaxial myoseptal)		Epaxial above gut
<i>EMSa</i>	Эпаксиальный туловищный (epaxial abdominal myoseptal)	Trunk myosepta	Trunk myosepta, epaxial above gut
<i>EMSc</i>	Эпаксиальный хвостовой (epaxial caudal myoseptal)	Tail myosepta	Laterally on tail*
<i>HMS</i>	Гипаксиальный миосептальный (hypaxial myoseptal)	Hypaxial myosepta	Hypaxial myosepta
<i>HMSa</i>	Гипаксиальный туловищный миосептальный (hypaxial abdominal myoseptal)	Hypaxial myosepta, trunk myosepta	Trunk myosepta, hypaxial myosepta

Таблица 2. Продолжение

Обозначение	Название	Moser et al., 1984	Moser, Ahlstrom, 1996; Moser, Watson, 2001
<i>HMSc</i>	Гипаксиальный хвостовой мио-септальный (hypaxial caudal myoseptal)	Hypaxial myosepta, tail myosepta	Laterally on tail*
<i>CL</i>	Латеральный клейтральный (lateral cleithral)	Lateral to cleithrum	At cleithrum near upper edge of pectoral fin base, at cleithrum
<i>CLv</i>	Вентральный клейтральный (ventral cleithral)		Near bottom of p fin base*
<i>BP</i>	Базипекторальный (basipectoral)	Pectoral fin blade	Pectoral fin base
<i>BC</i>	Базикаудальный (basicaudal)	Base of caudal rays	Hypural margin, basal region of caudal fin
<i>BC_S</i>	Базикаудальный верхний (basicaudal superior)		Dorsally on c fin base*
<i>BC_M</i>	Базикаудальный средний (basicaudal medium)		Mid-hypural
<i>BC_I</i>	Базикаудальный нижний (basicaudal inferior)		Ventrally on c fin base*
A3. Медиовентральная пигментация			
<i>IPV</i>	Префлекторальный (prepectoral (isthmie))	Isthmus	On isthmus
<i>AAV</i>	Преанальный (preanal)	Median ventral melanophore, preanal finfold	Ventral midline below gut, ventral margin of finfold
<i>AAVp</i>	Перипроктальный (periproctal)		On finfold just anterior to anus
<i>PAV</i>	Постанальный (postanal)	Postanal median ventral, postanal ventral midline	Postanal median ventral
<i>PAVa</i>	Субанальный (subanal)	Anal fin base	Anal fin base
<i>PAVi</i>	Терминальный субанальный (terminal subanal)		Anal fin insertion
<i>PAVp</i>	Инфракаудальный (infracaudal)	Ventral median at caudal peduncle	Below (ventral) caudal peduncle
<i>SC</i>	Симфизно-клейтральный (symphyseal-cleithral)	Ventral to cleithrum	Midline at cleithral symphysis
<i>PSC</i>	Постсимфизно-клейтральный (postsymphyseal-cleithral)	Ventral to cleithrum	Ventrolateral just posterior to cleithrum
A4. Краниовисцеральная пигментация			
<i>LJS</i>	Симфизно-нижнечелюстной (lower-jaw symphyseal)	Lower jaw symphysis, tip of lower jaw	Tip of lower jaw
<i>UJS</i>	Симфизно-верхнечелюстной (upper-jaw symphyseal)	Upper jaw symphysis, tip of upper jaw	Tip of upper jaw
<i>LJP</i>	Задненижнечелюстной (posterior lower-jaw)	Lower jaw	Lower jaw
<i>UJP</i>	Задневерхнечелюстной (posterior upper-jaw)	Upper jaw	Upper jaw, angular region of jaw
<i>BR</i>	Бранхиостегальный (branchiostegal)	Branchiostegal membrane, angular region of jaw	Branchiostegal membrane, branchiostegal rays, ceratohyal, angle of jaw
<i>NA</i>	Назальный (nasal)	Snout	Snout, nostril, just anterior to eye
<i>OP</i>	Оперкулярный (opercular)	Opercle	Opercle, upper gill arch region

Таблица 2. Продолжение

Обозначение	Название	Moser et al., 1984	Moser, Ahlstrom, 1996; Moser, Watson, 2001
<i>OC</i>	Затылочный (occipital)	Nape	Nape
<i>PO</i>	Посторбитальный (postorbital)	Postorbital region	Preopercular region, posterior to orbit
<i>Gu</i>	Гулярный (gular)	Gular region	Gular region
А5. Пигментация плавников			
<i>Pp</i>	Пигмент на грудных плавниках (pectoral-fin pigmentation)	Pectoral fins, paired fins	Pectoral fin rays
<i>Vp</i>	На брюшных (ventral-fin pigmentation)	Pelvic fins, paired fins	Pelvic fins
<i>Cp</i>	На хвостовом (caudal-fin pigmentation)	Caudal fin	Inferior caudal rays, base of caudal fin rays
<i>Adp</i>	На жировом (adipose-fin pigmentation)	Adipose fin	On adipose fin*
<i>Dp</i>	На спинном (dorsal-fin pigmentation)		On dorsal fin*
<i>Ap</i>	На анальном (anal-fin pigmentation)		Anal fin rays
<i>DFp</i>	Пигментация дорсальной плавниковой складки (dorsal fin-fold pigmentation)	Dorsal finfold	Dorsal finfold
<i>VFp</i>	Пигментация вентральной плавниковой складки (ventral fin-fold pigmentation)	Ventral finfold	Ventral finfold
Б. Внутренняя пигментация			
Б1. Медулярная пигментация			
<i>Fa</i>	Передний переднемозговой (anterior forebrain)	Above brain	Anterior to forebrain
<i>Fp</i>	Задний переднемозговой (posterior forebrain)	Above brain	Above forebrain
<i>Ma</i>	Передний среднемозговой (anterior midbrain)	Above brain	Anterior to midbrain
<i>Mm</i>	Средний среднемозговой (medial midbrain)	Above brain	Posterior to optic lobes, above cerebellum
<i>Mp</i>	Задний среднемозговой (posterior midbrain)	Above brain	Posterior to cerebellum, above cerebellum
<i>H</i>	Заднемозговой (hindbrain)	Above brain, hindbrain	At hindbrain, above medulla
<i>Ot</i>	Отикальный (otical)	Otic region	Otic region, below hindbrain
<i>Iot</i>	Интерорбитальный поясок (transverse interorbital)	Interorbital pigment band	Transverse bar between fore- and midbrain
Б2. Абдоминальная пигментация			
<i>FG</i>	Переднекишечный (foregut)		Foregut
<i>FGl</i>	Латеральный переднекишечный (lateral foregut)	Lateral gut near pectoral fin base, lateral gut	Lateral gut, just posterior to pectoral fin base
<i>FGv</i>	Антеровентральный переднекишечный (anteroventral foregut)	Ventral gut surface (ventrum of gut), ventral surface of liver, anteroventral surface of liver	Anteriorly on ventral gut margin, anterior to gut mass, ventral surface of liver, on liver

Таблица 2. Окончание

Обозначение	Название	Moser et al., 1984	Moser, Ahlstrom, 1996; Moser, Watson, 2001
<i>FGd</i>	Дорсальный переднекишечный (dorsal foregut)	Spots on trunk, above gut on trunk	Above gut
<i>MG</i>	Среднекишечный (midgut)	Midgut, posterior gut section, lateral gut	Posterior lateral gut, laterally on midgut, midgut
<i>MGd</i>	Дорсальный среднекишечный (dorsal midgut)	Spots on trunk, above gut on trunk	Above gut, ventrolaterally on trunk above midgut
<i>MGl</i>	Латеральный среднекишечный (lateral midgut)	Midgut, posterior gut section, lateral gut	Posterior lateral gut, laterally on midgut, midgut
<i>TG</i>	Заднекишечный (terminal gut section)	Lateral hindgut, posterior gut section	Above preanal arch of gut
<i>TGd</i>	Заднекишечный дорсолатеральный (dorsal terminal gut)	Free terminal gut section	Terminal gut section, posterior region of peritoneum*
<i>TGv</i>	Заднекишечный вентральный (ventral terminal gut)		Below terminal gut*
<i>Ve</i>	Везикулярный (vesicular)	Above gas bladder	Above gas bladder
Б3. Межпозвонковая пигментация			
<i>Ivt</i>	Межпозвонковая серия (sagittal intervertebral)	Above spinal column	Above spinal column

Примечание. * Название добавлено в работе Мозера и Уотсона (Moser, Watson, 2001).

меланофор у *Lampanyctus intricarius*) — или лежать под эпидермальным слоем — углублённая (*embedded*) пигментация (постанальная серия у *Diogenichthys laternatus*, задний субдорсальный меланофор у *Lampanyctus vadulus*). Поскольку никаких различий в положении скоплений на теле личинки в зависимости от степени углублённости составляющих их меланофоров не выявлено, поверхностные и углублённые меланофоры мы трактуем как одну и ту же сущность.

Наружная пигментация. Элементы наружной пигментации в зависимости от положения на теле разделяются на *медиодорсальные* (*medio-dorsal*) (непарный или парные ряды меланофоров вдоль срединно-спинной линии от начала эпаксиальных мышц до основания хвостового плавника), *латеральные* (*lateral*) (на боковой поверхности от клейтрума до основания хвостового плавника) и *медиовентральные ряды* (*medio-ventral series*) (по срединно-брюшной линии от вершины истмуса до основания хвостового плавника), и *краниовисцеральную группу* (*cranio-visceral group*), включающую изолированные меланофоры или группы и ряды точечных меланофоров на определённых участках головы и пигментацию плавников.

Медиодорсальный ряд разделяется на *антедорсальную* (*antedorsal, AMD*), *субдорсальную* (*subdorsal, SMD*) и *постдорсальную* (*postdorsal, PMD*) серии в зависимости от положения относительно основания спинного плавника (соответ-

ственно до его начала, под основанием и позади конца последнего). В некоторых случаях (*Gymnoscopelus braueri*, *Notoscopelus japonicus*, *N. resplendens*) наблюдается непрерывная линия медиодорсального пигмента от преддорсальной области до конца хвостового стебля, в таком случае мы говорим о неподразделённом *медиодорсальном ряде* (*medio-dorsal, MD*). Субдорсальная серия может быть представлена отдельными меланофорами у начала спинного плавника — *передним субдорсальным* (*anterior subdorsal, SMDa*) (имеется у *Loweina rara*, *Myctophum asperum*, *M. spinosum*, *Lampadena urophaos*, *Lampanyctus regalis*) и под его окончанием *задним субдорсальным* (*posterior subdorsal, SMDp*) (у *Gonichthys cocco*, *Lampadena luminosa*, *L. urophaos*, *Myctophum nitidulum*, *M. spinosum*).

Постдорсальная серия, в свою очередь, может быть подразделена на *переднюю, или преадипозную*, (*preadipose, PMDa*); *среднюю, или субадипозную*, (*subadipose, PMDm*) и *заднюю, или супракаудальную*, (*supracaudal, PMDp*). Преадипозная группа представлена меланофором либо серией меланофоров между окончанием спинного плавника и началом жирового плавника или непосредственно у начала жирового плавника. К субадипозной группе относится меланофор под основанием жирового плавника. Супракаудальная группа может быть представлена как одним крупным меланофором сразу за окончанием жирового плавника (*Diogenichthys atlanticus*, *Taaningichthys minimus*, *Lampanyctus intricarius*, *Loweina rara*, *Tarletonbeania crenularis*), так и

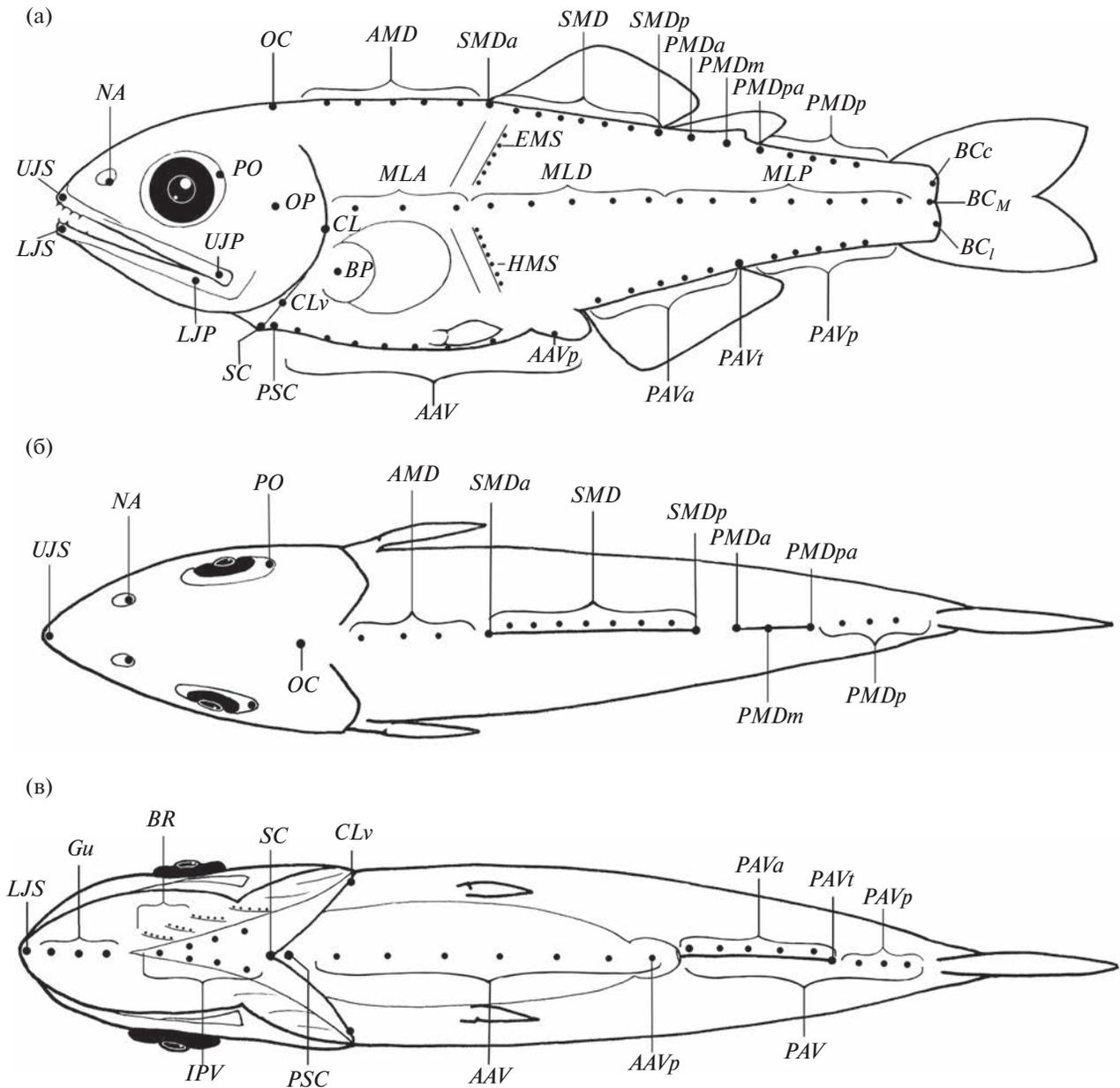


Рис. 1. Схема наружной пигментации личинок семейства Мусторфиде, вид: сбоку (а), сверху (б), снизу (в). Здесь и на рис. 2, 3: обозначения пигментных групп см. в табл. 2.

серией меланофоров между концом последнего и началом хвостового плавников (*Lampadena* spp., *Ceratoscopelus maderensis*, *Scopelopsis multipunctatus*, *Lepidophanes guentheri*) либо сочетать наличие крупного меланофора с серией более мелких, расположенных с отступом от последнего (*Triphoturus microchir*, *Lampadena luminosa*). Поэтому крупный изолированный меланофор, расположенный позади жирового плавника, мы выделяем как *постадипозный* (*postadipose*, *PMDpa*), отделяя его от серийных меланофоров, обозначаемых как *PMDp*.

Латеральные ряды состоят из *медиолатеральной* (*mediolateral*, *ML*) протягивающейся вдоль горизонтальной миосепты серии меланофоров, которую можно подразделить на три отдела в зависимости от положения относительно основания спинного плавника: *передний* (*anterior mediolateral*, *MLA*) – до вертикали начала спинного плавника, *средний* (*subdorsal mediolateral*, *MLD*) – между вертикалями начала и конца спинного плавника и *задний* (*posterior mediolateral*, *MLP*) – позади вертикали его конца, т.е. на хвостовом

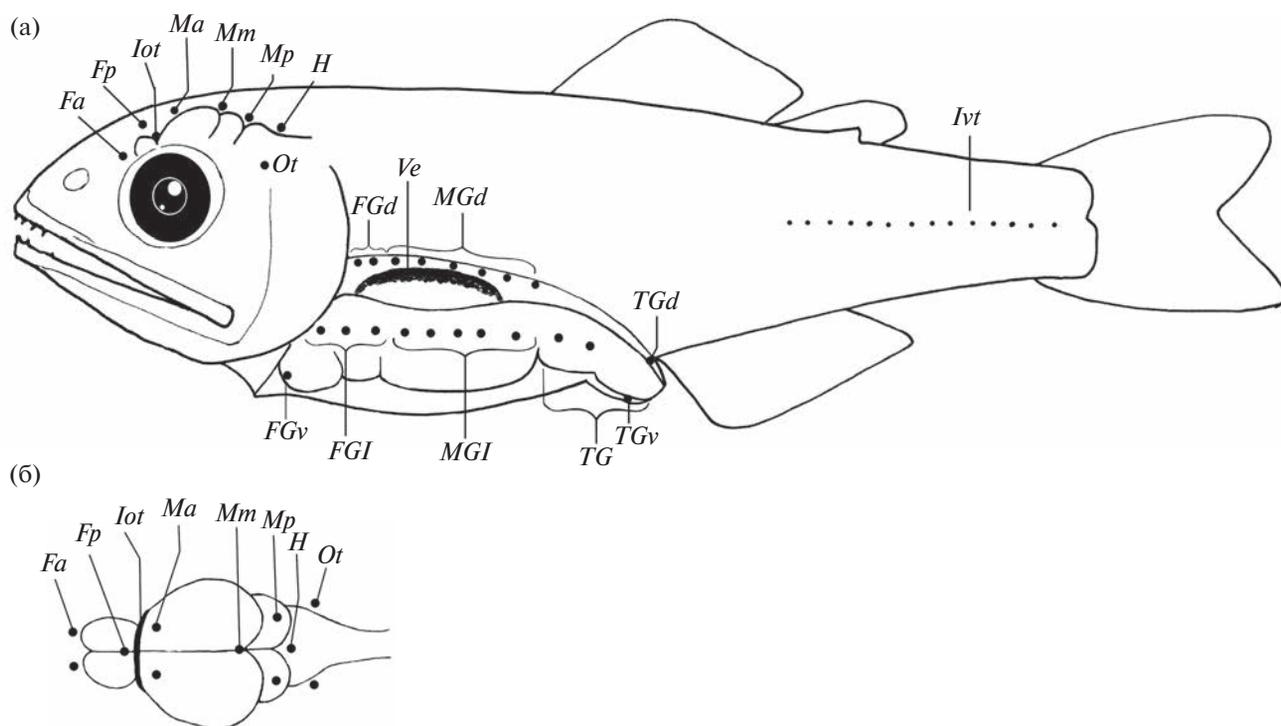


Рис. 2. Схема внутренней пигментации личинок семейства Муктофиде: а – общий вид сбоку, б – медуллярная пигментация, вид сверху.

стебле. Кроме этой серии к латеральным рядам относятся следующие изолированные меланофоры или их группы: *миосептальные* (*myoseptal*, *MS*), подразделяемые на *эпаксиальные* (*epaxial myoseptal*, *EMS*) и *гипаксиальные* (*hypaxial myoseptal*, *HMS*), расположенные вдоль миосепт (могут быть представлены изолированными точечными меланофорами или формировать поперечные перевязи, группироваться только на границе миосепт или по всей их поверхности); *латеральные* (*lateral cleithral*, *CL*) и *вентральные клейтральные* (*ventral cleithral*, *CLv*) – изолированный меланофор или небольшое скопление соответственно в средней части клейтрума примерно на уровне основания грудного плавника и ниже перегиба клейтрума и основания этого плавника; *базипекторальные* (*basipectoral*, *BP*) – на основании грудного плавника и *базикаудальные* (*basicaudal*, *BC*) – в основании хвостового плавника примерно на границе гипурального комплекса и оснований плавниковых лучей. Миосептальные меланофоры могут быть подразделены на *туловищные* (*abdominal myoseptal*, *MSa*) и *хвостовые* (*caudal myoseptal*, *MSc*) – соответственно на туловищном и хвостовом отделах тела. Базикаудальная группа в зависимости от положения относительно срединно-боковой линии может быть *верхней* (*superior*, *BC_S*), *средней* (*medium*, *BC_M*) или *нижней* (*inferior*, *BC_I*) либо образовывать сплошную перевязь (*BC*).

Медиовентральный ряд разделяется на *препекторальную* (*prepectoral (isthmic)*, *IPV*), *преанальную* (*preanal*, *AAV*) и *постанальную* (*postanal*, *PAV*) серии в зависимости от положения относительно плечевого пояса и ануса (соответственно впереди плечевого пояса на истмусе, между плечевым поясом и анусом и позади ануса). Преанальная серия может состоять из одного–двух меланофоров (*Gonichthys tenuiculus*, *Hygophum tanningi*, *H. macrochir*), скопления точечных меланофоров (*Centrobranchus nigroocellatus*, *Gonichthys cocco*, *Muctophum brachygnathum*) или их ряда (*Lampanyctus alatus*, *L. intricarius*, *L. tenuiformis*, *Triphoturus* spp.). Отдельно стоит обособить меланофор или скопление меланофоров на эпидермисе непосредственно под терминальным отделом кишечника – *перипрокмальное* (*periproctal*, *AAVp*) скопление, имеющееся у некоторых видов из родов *Hygophum*, *Lampanyctus* и *Lobianchia*. В постанальной серии целесообразно в свою очередь выделить *переднюю*, или *субанальную* (*subanal*, *PAVa*), и *заднюю*, или *инфракаудальную* (*infracaudal*, *PAVp*), серии, разделяемые на уровне конца основания анального плавника. На границе между этими сериями можно выделить непарный меланофор, расположенный под одним–тремя последними птеригиофорами анального плавника или сразу за вертикалью его окончания – *терминальный субанальный* (*terminal subanal*, *PAVi*), имеющийся у *Diaphus* spp., *Diogenichthys atlanticus*, *Lampadena lu-*

minosa, *L. urophaos*, *Lampanyctus intricarius*, *Lobianchia* spp., *Myctophum asperum*, *M. nitidulum*.

Помимо вышеописанных серий, как правило, последовательно расположенных меланофоров (как и в медиодорсальном ряду, они могут быть расположены в непарном или парных рядах), к медиовентральному ряду следует отнести изолированные одиночные или парные меланофоры близ клейтрального симфиза, отделённые от серий *IPV* и *AAV*: *симфизно-клеитральные* (*symphyseal-cleithral*, *SC*) и *постсимфизно-клеитральные* (*postsymphyseal-cleithral*, *PSC*).

Краниовисцеральная группа пигментных скоплений представлена следующими изолированными меланофорами, их группами или рядами из точечных меланофоров: *симфизно-верхнечелюстными* (*upper-jaw symphyseal*, *UJS*) и *симфизно-нижнечелюстными* (*lower-jaw symphyseal*, *LJS*) (соответственно у симфизе верхней челюсти и вершине рыла и на симфизе нижней челюсти¹), *задневерхнечелюстными* (*posterior upper-jaw*, *UJP*) и *задненижнечелюстными* (*posterior lower-jaw*, *LJP*) (соответственно у заднего конца верхней и нижней челюсти), *назальными* (*nasal*, *NA*) (вокруг ольфакторной розетки), *посторбитальными* (*postorbital*, *PO*) (на заднем крае орбиты и позади него), *оперкулярными* (*opercular*, *OP*) (на жаберной крышке), *затылочными* (*occipital*, *OC*) (на дорсальной поверхности заглазничной части головы). Серия меланофоров, расположенная на жаберной перепонке между и/или по ходу её лучей, называется *бранхиостегальной* (*branchiostegal*, *BR*); серия меланофоров между симфизом нижней челюсти и местом прикрепления жаберных перепонки называется *гулярной* (*gular*, *Gu*).

Пигментация плавников, представленная меланофорами на лучах и/или межлучевой перепонке, обозначается аналогично соответствующему плавнику: на спинном (*dorsal-fin pigmentation*, *Dp*), на анальном (*anal-fin pigmentation*, *Ap*), на жировом (*adipose-fin pigmentation*, *Adp*), на грудных (*pectoral-fin pigmentation*, *Pp*), на брюшных (*ventral-fin pigmentation*, *Vp*) и на хвостовом (*caudal-fin pigmentation*, *Cp*) плавниках. При наличии объёмных плавниковых складок, сохраняющихся после формирования непарных плавников (*Loweina*, *Tarletonbeania*), выделяется *пигментация дорсальной* (*dorsal fin-fold pigmentation*, *DFp*) и *вентральной плавниковых складок* (*ventral fin-fold pigmentation*, *VFp*).

Внутренняя пигментация. К элементам внутренней пигментации относятся изолированные либо парные меланофоры или их группы, ассоциированные с оболочками внутренних органов.

¹ Уникальной чертой личинок *Diogenichthys atlanticus* является наличие усика на симфизе нижней челюсти, его пигментацию мы также относим к *LJS*.

Медуллярная (*medullar*) группа включает следующие меланофоры (представлены изолированным меланофором или парой меланофоров, локализованных латерально или на срединно-спинной линии), ассоциированные с мозговыми оболочками: *передний* (*anterior forebrain*, *Fa*) и *задний* (*posterior forebrain*, *Fp*) *переднемозговые* (соответственно кпереди и кзади от переднего мозга), *передний* (*anterior midbrain*, *Ma*), *срединный* (*medial midbrain*, *Mm*) и *задний* (*posterior midbrain*, *Mp*) *среднемозговые* (соответственно кпереди, над и кзади от среднего мозга) и *заднемозговой* (*hindbrain*, *H*) (над задним мозгом). К этой группе примыкает меланофор или группа меланофоров, расположенных на ушной капсуле (оболочках внутреннего уха) – *отикальные* (*otical*, *Ot*), а также *интерорбитальный пояс* (*transverse interorbital*, *Iot*), расположенный в желобке между обонятельными и зрительными долями мозга.

Абдоминальная (*abdominal*) группа включает изолированные меланофоры, серии или скопления точечных меланофоров, связанные с перитонеумом и с плавательным пузырьём.

Меланофоры, расположенные на перитонеуме можно разделить по отношению к отделам первичной кишки: на уровне передней части (приблизительно первая четверть или треть кишки, часто расширенная), из которой формируются пищевод, печень и желудок – *переднекишечные* (*foregut*, *FG*); над средней частью, включающей кишечник – *среднекишечные* (*midgut*, *MG*); над терминальном отделом кишечника, как правило, расположенным под углом к средней части кишки, – *заднекишечные* (*terminal gut section*, *TG*). Меланофоры переднекишечной группы могут располагаться дорсально (*dorsal foregut*, *FGd*), *латерально* (*lateral foregut*, *FGl*) и/или *антеровентрально* (*anteroventral foregut*, *FGv*); среднекишечной группы – дорсально (*dorsal midgut*, *MGd*) или латерально (*lateral midgut*, *MGl*). Над терминальным отделом кишечника следует выделить пигментацию дорсальной или дорсолатеральной его части (*dorsal terminal gut*, *TGd*) (*Hygophum* spp., *Diaphus* spp.) и изолированный меланофор или скопление точечных меланофоров, расположенных вентрально (*ventral terminal gut*, *TGv*) (*Myctophum affine*, *M. obtusirostre*, *M. nitidulum*, *Lampanyctus pusillus*). Кроме этого, меланофор или скопление меланофоров присутствуют дорсолатерально или дорсокаудально на внутренней поверхности плавательного пузыря – *везикулярный* (*vesicular*, *Ve*).

Межпозвоночная серия (*sagittal intervertebral*, *Ivt*) – пигмент на позвоночнике (сагиттальной интервертебральной септе) может быть виден сквозь мускулатуру как вдоль всего позвоночника, так и только в определённой части (чаще в хвостовой или между головой и спинным плавником), в таком случае мы можем говорить

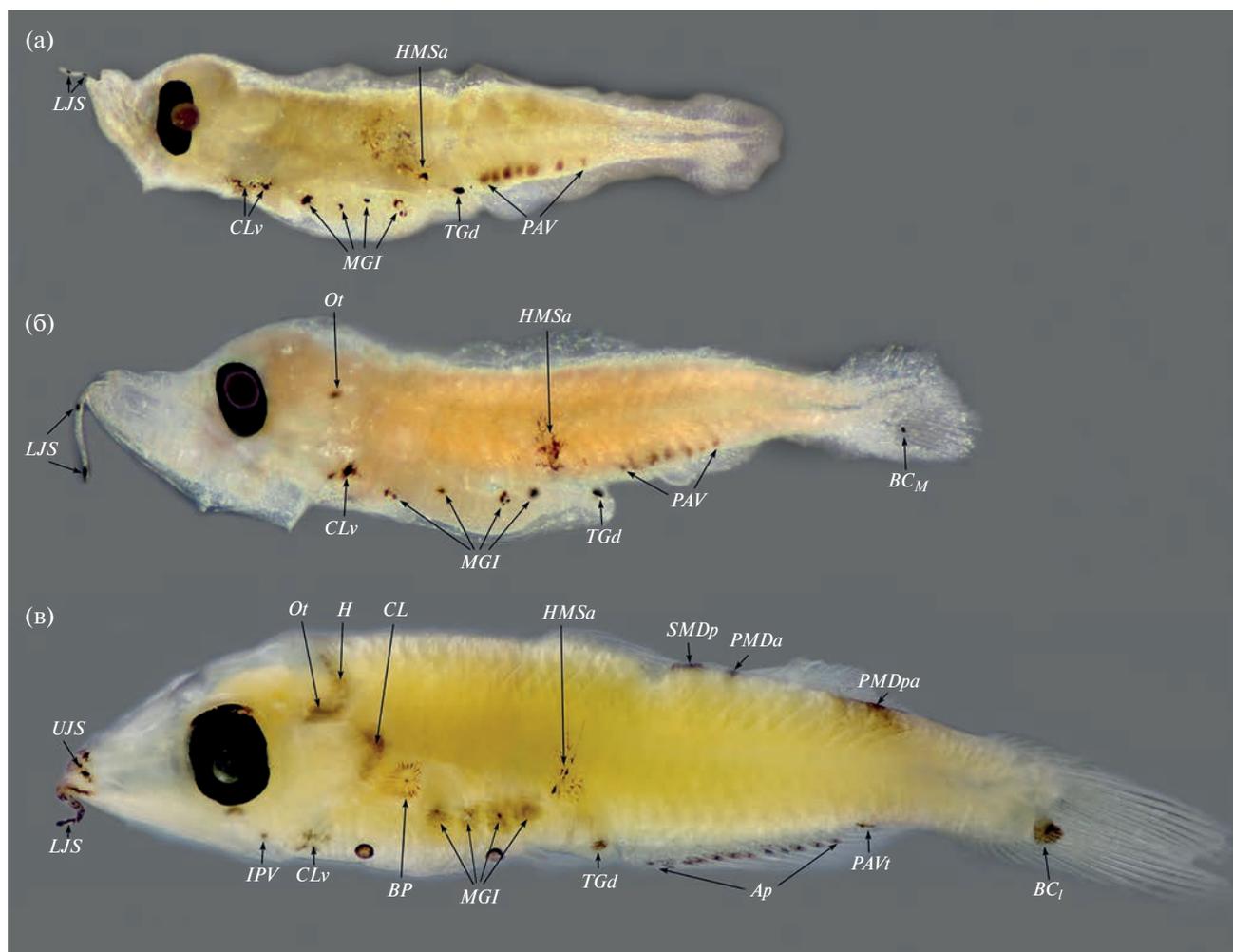


Рис. 3. Меланофорная пигментация личинок *Diogenichthys atlanticus* на стадиях: а – preflexion, б – flexion, в – postflexion.

только о видимой части внутреннего пигмента. Для оценки его действительного распределения необходимо вскрытие. Это касается оценки всего внутреннего пигмента, особенно на более поздних стадиях развития рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведены классическая телеграфная форма описания пигментации личинок *Diogenichthys atlanticus* и краткое описание с использованием предлагаемой нами номенклатуры (табл. 2). Полное и подробное описание развития *D. atlanticus* дано в работе Мозера и Альстрема (Moser, Ahlstrom, 1970). Классическое описание включает разделение личиночной стадии на несколько подэтапов в период развития хвостового плавника (Kendall et al., 1984): preflexion (*PrF*) – личиночная стадия до начала изгиба терминального отдела ното хорды, flexion (*F*) – стадия изгиба ното хорды, и postflexion (*PoF*) – стадия после окон-

чания изгиба ното хорды. Это разделение используется для удобства отслеживания изменений пигментации в ходе развития личинок и применимо для краткой версии.

В полном описании принято указывать пигментацию по мере её появления, и на каждой стадии указывать только изменения в пигментации: добавление новых меланофоров, увеличение или уменьшение числа меланофоров в рядах или группах, миграцию меланофоров или отсутствие ранее наблюдавшихся меланофоров. Наружную и внутреннюю пигментацию не разделяют. Следует придерживаться следующего порядка описания: по мере появления меланофоров при наличии полной серии развития, при отсутствии полной серии развития начинать с краниовисцеральной группы с медулярной (очень часто пигмент имеется на симфизах челюстей и/или над мозгом), далее описывать медиовентральную группу с абдоминальной (пигмент над терминальным отделом кишечника есть практически у личинок всех видов

Таблица 3. Пигментные группы у личинок разных видов рода *Benthosema*

Пигментная группа	<i>B. glaciale</i>	<i>B. suborbitale</i>	<i>B. panamense</i>	<i>B. pterotum</i>	<i>B. fibulatum</i>
<i>MG</i>	+	—	+	+	+
<i>TGd</i>	+	—	+	+	+
<i>Ot</i>	+	—	+	+	+
<i>CLv</i>	+	+	+	+	+
<i>CL</i>	+	+	+	+	—
<i>LJS</i>	+	+	+	+	—
<i>LJP</i>	+	+	—	+	—
<i>PAVa</i>	+	—	+	—	+
<i>H</i>	+	—	—	—	—
<i>AAV</i>	+	—	—	—	—
<i>UJS</i>	+	—	—	—	—
<i>Pp</i>	+	—	—	—	—
<i>NA</i>	—	—	+	+	—
<i>BR</i>	—	—	+	+	—
<i>Cp</i>	—	—	—	+	—
<i>BC</i>	—	—	+	—	—
<i>Mm</i>	—	—	+	—	—
<i>BCi</i>	—	—	—	—	+
<i>OC</i>	—	—	—	—	+

Примечание. “+” — группа имеется, “—” — отсутствует. Источники информации: Täning, 1918; Moser, Ahlstrom, 1970, 1996; Ozawa, 1986; Olivar et al., 1999; Lee et al., 2022; собственные данные.

миктофид), далее следует медиодорсальная группа, латеральная и межпозвоночная группы и пигментация плавников.

В краткой версии следует указывать все пигментные скопления, которые имеются на каждой стадии. Порядок описания такой же, как и в полной версии. В краткой версии перед обозначением пигментной группы указывается, является ли она парной, и число пигментных клеток, если оно отлично от единицы.

Пигментация *D. atlanticus* (Moser, Ahlstrom, 1970; собственные данные) (рис. 3):

PrF (*SL* 2.9–4.5 мм): один парный меланофор вентролатерально на клейтруме, две пары латерально на перитонеуме над средней частью кишки (в течение этой стадии число увеличивается до шести пар), пара меланофоров дорсолатерально на терминальном отделе кишечника, от двух до семи (к концу стадии) меланофоров медиовентрально на хвостовой части, одна или несколько клеток латерально на нижней половине тела над уровнем преанального изгиба кишки, к *SL* 4 мм появляется пигментная клетка на симфизе нижней челюсти, которая позже перемещается на симфизный усик.

F (*SL* 4.5–6.9 мм): появляется пара меланофоров в области слуховой капсулы, усик пигментирован в дистальной части, равномерно отдельны-

ми тремя–четырьмя меланофорами или полностью точечными меланофорами, к концу стадии появляются меланофор на передней части основания грудного плавника, меланофор на клейтруме на уровне верхнего края основания грудного плавника, оформляется один меланофор на основании средних лучей хвостового плавника.

PoF (*SL* 6.9–14.5 мм): пара дорсолатерально расположенных меланофоров на заднем мозге, у некоторых личинок скопление меланофоров на симфизе верхней челюсти и на конце рыла, парная серия из двух–четырёх меланофоров на истмусе, заметна пигментация антеродорсальной части перитонеума, у крупных личинок до шести–деяти меланофоров латерально на кишке, парная серия меланофоров на основании лучей анального плавника, серия из трёх–четырёх медиовентральных меланофоров позади анального плавника (медиовентральные меланофоры над анальным плавником углублены в мускулатуру и практически не видны); меланофор на основании лучей хвостового плавника смещается на нижнюю его лопасть; медиодорсальные меланофоры: один позади основания спинного плавника, один сразу позади основания жирового плавника и один или два между спинным и жировым плавниками.

Краткий вариант с использованием предлагаемой номенклатуры:

PrF (SL 2.9–4.5 мм): 1–2 *LJS* (на усике), парный *CLv*, 2–6 пар *MGI*, парный *TGd*, 2–7 *PAV*, ≥ 1 *HMSa*.

F (SL 4.5–6.9 мм): 1–2 *LJS* (на усике), парный *Ot*, парный *CLv*, 4–6 пар *MGI*, парный *TGd*, 5–7 *PAV*, ≥ 1 *HMSa*, *BC_M*, парный *BP*, парный *CL*.

PoF (SL 6.9–14.5 мм): > 1 *LJS* (на усике), > 1 *UJS*, парный *Ot*, парный *H*, парный *CLv*, парный *CL*, парный *BP*, 2–4 пары *IPV*, 4–9 пар *MGI*, 1–2 пары *TGd*, ≥ 1 *HMSa*, парная серия *Ap*, 3–4 *PAVp*, *SMDp*, 1–2 *PMDa*, *PMDpa*, *BC_r*.

Диагностика ранних стадий миктофид может быть существенно облегчена путём составления сводных таблиц по пигментации, подобно предлагаемой здесь для видов рода *Benthoosema* (табл. 3). Для удобства восприятия пигментные группы расположены в такой таблице соответственно их наличию у конкретных видов.

Предлагаемая нами единая номенклатура пигментных групп позволяет однозначно понимать принадлежность наблюдаемой на личинке пигментации и уверенно сопоставлять её с пигментацией других экземпляров и таксонов, выявляя сходства и различия. Возможность ошибочного отождествления меланофоров, занимающих сходное положение на теле личинки, но связанных с разными структурами, при использовании единой номенклатуры будет в значительной степени нивелирована.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья написана при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белянина Т.Н. 1985. Предварительные данные об ихтиопланктоне районов подводных поднятий северо-западной части Индийского океана // *Океанология*. Т. 25. № 6. С. 1013–1016.
- Белянина Т.Н., Ковалевская Н.В. 1978. Новые данные об ихтиопланктоне австрало-новозеландских вод // Там же. Т. 18. № 2. С. 327–331.
- Белянина Т.Н., Ковалевская Н.В. 1979. Материалы по развитию и распространению личинок светящихся анчоусов (сем. *Myctophidae*) нотальных вод Австрало-Новозеландского региона // *Тр. ИО АН СССР*. Т. 106. С. 69–96.
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2015. Личинки светящегося анчоуса *Lampanyctus intricarius* (*Myctophidae*) из юго-западной части Тихого океана // *Вопр. ихтиологии*. Т. 55. № 4. С. 482–486. <https://doi.org/10.7868/S0042875215040013>
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2016а. О видовом составе ихтиопланктона из вод Срединно-Атлантического хребта (Южная Атлантика) // Там же. Т. 56. № 4. С. 427–438. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040032>
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2016б. О видовом составе ихтиопланктона Китового хребта (Южная Атлантика) // Там же. Т. 56. № 6. С. 685–697. <https://doi.org/10.7868/S0042875216060035>
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2019. Ихтиопланктон южных районов Северной Атлантики. 2. Видовой состав и особенности распределения // Там же. Т. 59. № 6. С. 657–671. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060018>
- Евсеенко С.А. 1988. Состав и распределение ихтиопланктона // *Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана*. М.: Наука. С. 215–221.
- Евсеенко С.А. 2008. О морфологии ранних стадий развития светящихся анчоусов рода *Triphoturus* (*Myctophidae*) и распределении личинок *T. oculateum* в юго-восточных водах Тихого океана // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 2. С. 231–245.
- Евсеенко С.А., Штаут М.И. 2005. О видовом составе и распределении ихтиопланктона и микронектона в зоне Коста-Риканского Купола и сопредельных районах тропической восточной Пацифики // Там же. Т. 45. № 4. С. 512–524.
- Кобылянский С.Г., Мишин А.В., Большакова Я.Ю., Котляр А.Н. 2021. Обзор состава и пространственного распределения сообществ глубоководных пелагических рыб в водах над тропической частью Срединно-Атлантического хребта в зоне Российского разведочного района // Там же. Т. 61. № 3. С. 287–312. <https://doi.org/10.31857/S004287522103005X>
- Перцева-Остроумова Т.А. 1964. Некоторые особенности строения личинок рыб сем. *Myctophidae* // *Тр. ИО АН СССР*. Т. 73. С. 76–93.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1967. Личинки примитивных миктофид *Protomyctophum* и *Electrona* (*Myctophidae*, *Pisces*) // Там же. Т. 84. С. 222–238.
- Расс Т.С. 1949. Состав ихтиофауны Баренцова моря и систематические признаки икринок и личинок рыб этого водоема // *Тр. ВНИРО*. Т. 17. С. 7–65.
- Bolshakova Y.Y., Evseenko S.A. 2020. Ichthyoplankton of the central North Atlantic Ocean: larval development of lanternfish species (*Pisces*: *Myctophidae*) // *Fish. Bull.* V. 118. № 2. P. 135–144. <https://doi.org/10.7755/FB.118.2.3>
- Bonecker A.C.T., Castro M.S. 2006. Atlas de larvas de peixes da região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Rio de Janeiro: Mus. Nacional, 214 p.
- Dallwitz M.J. 1980. A general system for coding taxonomic descriptions // *Taxon*. V. 29. № 1. P. 41–46. <https://doi.org/10.2307/1219595>
- Dallwitz M.J., Paine T.A. 2015. Definition of the delta format (<https://www.delta-intkey.com/www/standard.pdf>. Version 12/2015).
- Duncan T., Meacham C.A. 1986. Multiple-entry keys for the identification of angiosperm families using a microcomputer // *Taxon*. V. 35. № 3. P. 492–494. <https://doi.org/10.2307/1221902>
- Emery C. 1883. Contribuzioni all' Ittiologia // *Mitt. Zool. Stat. Neapel*. V. 4. P. 403–419.
- Evseenko S.A., John H.-C., Klenz B., Zelck C. 1998. Variability in larvae of genus *Loweina*, with descriptions of larval *Loweina interrupta* (Taaning, 1928) and *Loweina iterminata*

- Bekker, 1964 (Teleostei, Myctophidae) // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. V. 95. P. 179–196.
- Fage L. 1910. Recherches sur les stades pélagiques de quelques Téléostéens de la Mer de Nice (Parage de Monaco) et de Golfe di Lion // Ann. Inst. Oceanogr. V. 1. 157 p.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 04/2023).
- Holt E.W.L., Byrne L.W. 1907. Biscayan plankton. Part X. The fishes // Trans. Linn. Soc. London. 2nd Ser. Zoology. V. 10. № 7. P. 189–204.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1907.tb00071.x>
- Holt E.W.L., Byrne L.W. 1911. Fifth report on the fishes of the Irish Atlantic slope. Fishes of the genus *Scopelus* // Fish. Ireland. Sci. Invest., 1910. № 6. 33 p.
- 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. 11–23.
- Lee H.-L., Yu H.-J., Kim J.-K. 2022. New descriptions of four larval lanternfish species and cryptic diversity of *Benthosema pterotum* (Pisces: Myctophidae) from the Northwest Pacific // J. Fish Biol. V. 101. № 6. P. 1474–1500.
<https://doi.org/10.1111/jfb.15218>
- Legendre R. 1934. La Faune pélagique de l'Atlantique au large du Golfe de Gascogne recueillie dans des estomacs de Germons: première partie: poissons // Ann. Inst. Oceanogr. V. 14. № 6. P. 249–418.
- Lo Bianco S. 1903–1904. Le pesche abissali esequite da F.A. Krupp col Yacht Puritan nell adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo // Mitt. Zool. Stat. Neapel. V. 16. № 1–2. P. 109–279, pls. 7–9.
- Mazzarelli G. 1909. Gli animali abissali e le correnti sottomarine dello Stretto di Messina // Riv. Mens. Pesca Idrobiol. V. 11. P. 177–218.
- Mazzarelli G. 1910. Larvae e forme giovanili di Teleostei dello stretto di Messina // Ibid. V.12. P. 317–328
- Mazzarelli G. 1912. Studi sui pesci batipelagici dello Stretto di Messina. I. Larve stiloftalmoidi (“periscopiche” di Holt e Byrne) di Scopelidi e loro metamorfosi iniziale // Ibid. V. 14. P. 1–26.
- Moser H.G. 1996. Introduction // The early stages of fishes in the California Current region. CalCOFI Atlas. № 33. Lawrence: Allen Press. P. 1–72.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H. 1970. Development of lanternfishes (family Myctophidae) in the California Current. Part 1. Species with narrow-eyed larvae // Bull. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist. Sci. V. 7. 145 p.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H. 1972. Development of the lanternfish, *Scopelopsis multipunctatus* Brauer 1906, with a discussion of its phylogenetic position in the family Myctophidae and its role in a proposed mechanism for the evolution of photophore patterns in lanternfishes // Fish. Bull. V. 70. № 3. P. 541–564.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H. 1974. Role of larval stages in systematic investigations of marine teleosts: the Myctophidae, a case study // Ibid. V. 72. № 2. P. 391–413.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H. 1996. Myctophidae: Lanternfishes // The early stages of fishes in the California Current region. CalCOFI Atlas. № 33. Lawrence: Allen Press. P. 387–475.
- Moser H.G., Watson W. 2001. Preliminary guide to the identification of the early life history stages of Myctophiform fishes from the western central Atlantic // NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-453., 118 p.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H., Paxton J.R. 1984. Myctophidae: development // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 218–239.
- Olivar M.-P. 1987. Larval development and spawning of *Diaphus hudsoni* in the Benguela Current region // Mar. Biol. V. 94. № 4. P. 605–611.
<https://doi.org/10.1007/BF00431407>
- Olivar M.-P., Beckley L.E. 1994. Investigations on the occurrence of larvae of *Symbolophorus* species (Myctophidae) off southern Africa // S. Afr. J. Mar. Sci. V. 14. № 1. P. 349–359.
<https://doi.org/10.2989/025776194784286987>
- Olivar M.-P., Beckley L.E. 1997. Larval development of *Lampanyctus* species (Pisces: Myctophidae) from the Southwestern Indian Ocean, and species groups based on larval characters // Bull. Mar. Sci. V. 60. № 1. P. 47–65.
- Olivar M.-P., Fortuño J.M. 1991. Guide to the ichthyoplankton of the Southeast Atlantic (Benguela Current region) // Sci. Mar. V. 55. № 1. P. 1–383.
- Olivar M.-P., Palomera I. 1994. Ontogeny and distribution of *Hygophum benoiti* (Pisces, Myctophidae) of the North Western Mediterranean // J. Plankton Res. V. 16. № 8. P. 977–991.
<https://doi.org/10.1093/plankt/16.8.977>
- Olivar, M.-P., Moser H.G., Beckley L.E. 1999. Lanternfish larvae from the Agulhas current (SW Indian Ocean) // Sci. Mar. V. 63. № 2. P. 101–120.
<https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63n2101>
- Tåning A.V. 1918. Mediterranean Scopelidae (*Saurus*, *Aulopus*, *Chlorophthalmus* and *Myctophum*) // Rept. Danish Oceanogr. Exped. 1908–1910. V. 2. № 7. 154 p.
- Ozawa T. 1986. Studies on the oceanic ichthyoplankton in the western North Pacific. Fukuoka: Kyushu Univ. Press, 430 p.
- Pankhurst R.J. 1991. Practical Taxonomic Computing. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 214 p.
- Regan C.T. 1916. Larval and postlarval fishes. 1. Antarctic and subantarctic fishes // Nat. Hist. Rep. Br. Antarct. (“Terra Nova”) Exp. 1910–1913. Zool. V. 1. № 4. P. 125–156.
- Richards W.J. 2005. Introduction // Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the western central north Atlantic. V. 1. Boca Raton: CRC Press. P. 1–55.
- Singh G. 2010. Plant systematics – an integrative approach. Enfield et al.: Sci. Publ., 702 p.
- Sparta A. 1952. Contributo alla conoscenza dello sviluppo larvale di *Myctophum metopoclampum* Cocco // Boll. Pesca Idrobiol. V. 7. P. 5–10.
- Sassa C., Kawaguchi K., Loeb V.J. 2003. Early development of *Diaphus garmani* (Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific // Ichthyol. Res. V. 50. № 1. P. 94–97.
<https://doi.org/10.1007/s102280300015>
- Schmidt J. 1905. The pelagic post-larval stages of the Atlantic species of *Gadus*. Part 1 // Medd. Komm. Havunders., Ser. Fiskeri. V. 1. № 4. P. 1–77.