



Промысловые виды и их биология

О формировании отолитов у щуки

Е.Б. Фурсенко, И.В. Бурлаченко

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной пр-д, 19, Москва, 105187
E-mail: veta-08@inbox.ru

SPIN-коды: Бурлаченко И.В. — 7492-7365; Фурсенко Е.Б. — 4364-7581

Целью работы является описание морфологических особенностей и временных рамок формирования отолитов у эмбрионов щуки для последующего использования при отолитном маркировании молоди, выпускаемой с целью пополнения природных популяций. **Наблюдения** за развитием икры проводили в аквариальных условиях, использовали инкубационные ёмкости с замкнутой системой водоснабжения. Развитие икры и предличинок, а также препараты отолитов исследовали с помощью светового микроскопа, оборудованного фотокамерой. Измерения размеров проводили по фотографиям, для измерений использовали объект-микрометр. **В результате** исследований установлено, что при температуре инкубации икры 9–13 °С предшественники органов слуха в виде слуховых пузырьков формируются у эмбрионов щуки на этапе органогенеза на шестые сутки развития. Видимым признаком этих процессов является начало пигментации глаз эмбриона. Формирование сагитт и лапиллюсов за счёт слияния сферул и укрупнения глобул продолжается весь период эмбрионального развития. К моменту вылупления предличинок (на 10-е сут. после оплодотворения) у них имеются по две пары отолитов (сагитты и лапиллюсы), средний размер которых составляет 66,3±5,1 мкм и 53,3±5,3 мкм, соответственно. Появление суточных колец на отолитах наблюдается перед вылуплением, на этапе вращающегося эмбриона и в первые сутки после вылупления. Полученные данные о возрасте образования отолитов и суточных колец будут использованы для разработки техники и проведения маркирования молоди щуки, выращиваемой на рыболовных заводах в целях пополнения природных популяций.

Ключевые слова: щука *Esox lucius*, отолиты, сагитта, лапиллюс, эмбриональное развитие, эмбрион.

On the formation of the pike otoliths

Elizaveta B. Fursenko, Irina V. Burlachenko

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okružhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

The purpose of the work is to describe the morphological features and time frame of otolith formation in pike embryos for subsequent use of otolith marking for juveniles released to the nature habitats. Observations of the development of eggs were carried out in aquarium conditions. The recirculating aquaculture system was used for incubation of pike eggs. The development of embryos and larvae, as well as preparations of otoliths, were examined using light microscope equipped with digital camera. The sizes of developing embryos, larvae and otoliths were measured in photographs, the scale of the images was determined using reference scale. It was found that the beginnings of hearing organs in form of otic vesicle are formed in pike embryos at the stage of organogenesis on the 6th day of development at the temperature of 9–13 °C. The detectable sign of the processes is the beginning of pigmentation of the embryo's eyes. The formation of otoliths such as sagittae and lapilluses due to the fusion of primordial spherules and enlargement of globules continues throughout the entire period of embryonic development. By the moment of pre-larvae hatching (on the 10th day after fertilization), they have two pairs of otoliths (sagittae and lapilluses), the average size of which is 66,3±5,1 microns and 53,3±5,3, respectively. The appearance of diurnal rings on otoliths is observed before hatching, at the stage of the mobile embryo or on the first day after hatching. The data on the age of formation of otoliths and appearance of diurnal rings will be used to develop techniques of marking of pike juveniles in the hatcheries.

Keywords: pike *Esox lucius*, otoliths, sagitta, lapillus, embryonic development, embryo.

ВВЕДЕНИЕ

Отолиты или ушные камни — структуры, входящие в состав органов слуха и расположенные в лабиринте внутреннего уха. У рыб отолиты служат для фиксации линейных ускорений, определения положения их тела в пространстве и для слуховой рецепции. Отолиты относят также к регистрирующим структурам.

Характерные изменения, образующиеся на отолитах вследствие воздействия внешних факторов, позволяют определить возраст рыб, происхождение, ключевые моменты развития и жизни (например, переход на внешнее питание, миграции, смену биотопов). Эти особенности являются основой для использования отолитов в систематике, палеонтологии, оценке инди-

видуального роста, определения возраста рыб [Кузнецова и др., 2004]. В рыбохозяйственной практике изучение отолитов является одним из важнейших инструментов исследований биологических особенностей водных биоресурсов, а отолитное маркирование тихоокеанских лососей широко используется для определения вклада их искусственного воспроизводства в пополнение природных популяций.

Функциональная роль отолитов обеспечивается за счёт строения соответствующих структур лабиринта внутреннего уха. У костистых рыб в верхнем отделе лабиринта в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях расположены три полукружных канала. Каналы соединяются с расширенными полостями – отолитовыми камерами. Одна из них расположена в верхней части лабиринта (утрикулус), а две – в нижней (саккулус и лагена). Каждая камера содержит отолит и макулу – участок, покрытый сенсорным эпителием, фиксирующим положение отолита. У большинства видов рыб самым крупным является отолит саккулуса – сагитта. Меньшие размеры имеет отолит утрикулуса – лапиллус, ещё меньшие – астерискус – отолит лагены. Отолиты различных видов рыб отличаются по форме и размерам, а форму отолитов считают видо-специфичным признаком [Касумян, 2004].

Подробно исследованы процессы закладки и развития отолитов у эмбрионов данио рерио (*Danio rerio*) – популярного модельного объекта многих исследований [Pisam et al., 2002; Stooke-Vaughan et al., 2012]. Именно на его примере была описана общая схема формирования отолитов. Установлено, что у рыб этого вида морфогенез отолитов начинается ещё на стадии сегментации эмбриона и продолжается до окончания стадии 20 сомитов.

Покадровый анализ и электронная микроскопия развивающихся отолитов, выполненные D. Wu с соавторами [2011] показал, что рост отолита начинается из сферул – частиц-предшественников, прикрепляющихся к кончикам волосковых клеток. Дальнейшая самосборка отолита происходит за счёт броуновского движения и гидродинамических потоков, создаваемых множественными ресничками волосковых клеток, которые направляют движение сферул и глобул – крупных агломератов – в центр ядра будущего отолита.

Следующим этапом развития отолитов является их кальцификация. В результате неравномерного роста отолита, связанного с различной скоростью и направленностью обменных процессов, происходящих в светлое и тёмное время суток, на отолите формируются послойные концентрические зоны. Светлые зоны, состоящие преимущественно из кристаллов

кальция, называются зонами прироста, а тёмные, богатые органическими составляющими – прерывистыми или разделяющими зонами или кольцами [Акиничева, 2006; Mugiya et al., 1981; Edeyer et al., 2000].

Стадии развития и возраст, которым соответствует время формирования первых колец на отолитах, у различных видов рыб не одинаковы. Например, у эмбрионов данио рерио (*Danio rerio* (Hamilton, 1822)) появление первых колец отмечали до начала процесса вылупления [Pisam et al., 2002]. У лососевых рыб образование первых колец также происходит в период развития эмбриона. В то же время у многих морских рыб возникновение таких структур происходит на личиночной стадии – после рассасывания желточного мешка [Wright et al., 2002].

Многочисленные литературные данные о различных аспектах формирования отолитов рыб касаются большого числа видов. Однако в доступной литературе нам удалось найти очень ограниченные сведения о процессах формирования отолитов у щуки – вида, являвшегося предметом наших исследований как объекта искусственного воспроизводства. В то же время знание особенностей формирования регистрирующих структур у щуки мы рассматривали как основу разработки методов массового маркирования для последующего определения выживаемости молоди, выпускаемой для пополнения природных популяций этого вида. В этой связи целью данного исследования было описание морфологических особенностей и временных рамок формирования отолитов в процессе развития эмбрионов щуки, в том числе определение этапов развития, соответствующих появлению отолитов и их колец для использования при отолитном маркировании объектов искусственного воспроизводства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены в 2019–2020 гг. Использовали четыре партии развивающейся икры и личинок щуки, полученные от диких производителей, отловленных в Вазузском водохранилище в период нерестового хода. Икру инкубировали в условиях аквариального комплекса ФГБНУ «ВНИРО» в установках с замкнутым циклом водообеспечения. Наблюдения за развитием отолитов вели с пятых суток инкубации икры и в первые сутки жизни личинок после вылупления. Этот возраст был выбран в связи с тем, что по данным Ю.Н. Городилова [1985] у эмбрионов щуки формирование отолитов было отмечено после начала пигментации глаз (шестые сутки инкубации при температуре 10 °С). Продолжительность наблюдений за икрой отдельных партий составила 4–6 суток, продолжительность инкубации – 9–12 суток.

Температура воды в процессе инкубации постепенно повышалась от 9,0 до 13–16 °С, общее количество тепла, аккумулированное различными партиями икры составило от 109 до 127 градусо-дней.

Для исследований ежедневно в одно время суток отбирали по 10 икринок. Стадии развития эмбрионов щуки определяли по фотографиям в соответствии с классификацией А. Поспишиловой с соавторами [Pospisilova et. al. 2019].

Сразу после отбора образцов икринки просматривали и фотографировали. Подготовку и анализ препаратов проводили с помощью бинокулярного микроскопа Olimpus SZX-12 и тринокулярного микроскопа Leica DMLS, оборудованного камерой Leica DC 100. Для просмотра отолитов эмбрион извлекали из икринки, располагали на предметном стекле и накрывали покровным стеклом. Отолиты эмбрионов просматривали внутри слухового пузырька. Отолиты личинок извлекали и закрепляли на предметном стекле термопластическим цементом TriPod Wax. Исследуемые отолиты измеряли по фотографиям в программе ImageJ, откалибровав по объект-микрометру ОМП № 712591. Наибольшие по размеру отолиты интерпретировали как сагитты [Feu et al., 2018], меньшие – как лапиллюсы, за исключением тех случаев, когда не было известно обратное. Так как форма глобул в процессе развития менялась, измеряли наибольший диаметр по продольной оси – проводили не менее трёх отрезков от одного конца отолита (или глобулы) до противоположного, выбирая наибольший.

Всего было проанализировано около 200 экз. эмбрионов и личинок щуки. Обработку данных проводили в программах Microsoft PowerPoint 2010 и Microsoft Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наблюдения за развивающейся икрой щуки из разных партий позволили выявить общий характер изменений, происходивших в икринках по мере развития зародышей. Также были отмечены некоторые индивидуальные особенности в процессах развития зародышей и формирования у них отолитов. В то же время, эти различия не имели массового характера. Поэтому ниже мы приводим обобщенное описание наблюдаемых процессов. Начало дифференциации органов слуха – образование слуховых пузырьков – было отмечено на пятые сутки инкубации, на этапе органогенеза. На этом этапе частицы-предшественницы отолитов под световым микроскопом не просматривались, а эмбрион находился на 18-й стадии развития – формирования хрусталиков глаз. На шестые сутки – стадии пигментации глаз, у эмбрионов было видно

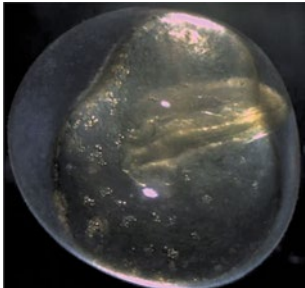

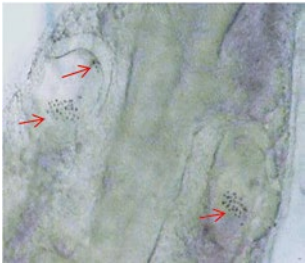

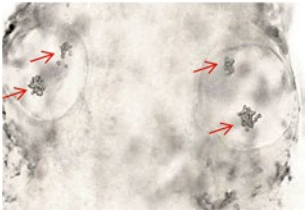
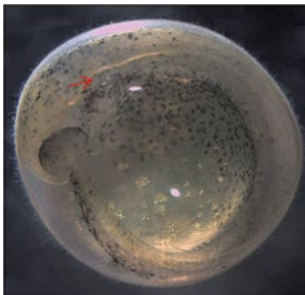
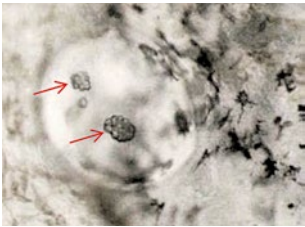
расширение среднего мозга, отмечены первые сердечные сокращения. Были отчетливо видны слуховые пузырьки, на их дистальном и проксимальном концах локализованы очень мелкие округлые сферулы, слившиеся в большей или меньшей степени, образующие сагитты и лапиллюсы. На седьмые сутки – стадии пигментации тела у зародыша были четко видны меланоциты, почти полностью сформированы и пигментированы глаза. Тело зародыша охватывало желточный мешок. Продолжился процесс агломерации глобул и отдельных сферул, а также формирование будущих ядер отолитов. У каждого эмбриона были сформированы по четыре бесформенные глобулы – это зачатки будущих отолитов, активно шёл процесс агрегации отдельных сферул с глобулами. Средние размеры зачатков сагитт и лапиллюсов на этом этапе составили, соответственно, 58,5 и 40,4 мкм.

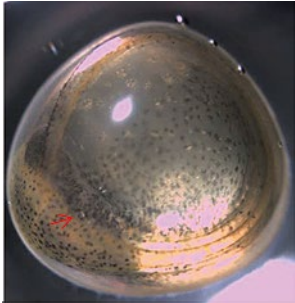
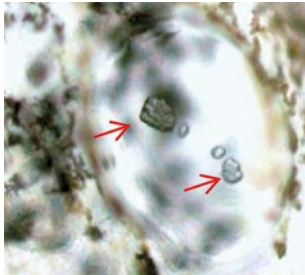

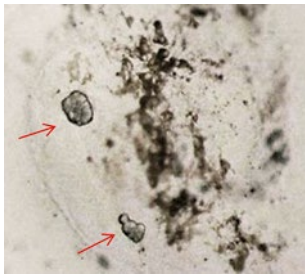


На восьмые сутки инкубации меланоциты покрывали весь эмбрион, включая хвост, он уже не был связан плотно с желтком, а его кончик закрыл глаз. Глобулы приобретали более правильную формы, их размер увеличивался, что говорит об активном слипании частиц-предшественниц с ранее сформированными глобулами. Однако у большей части эмбрионов ещё были видны отдельные сферулы, не слившиеся с центральной глобулой. На девятый день инкубации – за сутки до вылупления, зародыш имел тёмные пигментированные глаза. Его тело также было пигментировано, пигментные клетки располагались и на поверхности желтка. В этом возрасте отолиты были очень хорошо видны.

На десятые сутки началось вылупление предличинок. Зародыши, ещё находившиеся в икре, активно двигались, их тело имело яркую пигментацию. К моменту вылупления у эмбрионов были сформированы по две пары отолитов. Средние размеры сагитт и лапиллюсов увеличились до 64,9 и 49,2 мкм, соответственно. Отолиты у части эмбрионов уже приняли овальную форму, имели ровные края, были уплощены в одном направлении. У другой части ещё сохранились бесформенные объёмные структуры и присутствовали единичные сферулы. К этому моменту средние размеры сагитт достигли 67,6 мкм, лапиллюсов – 52,2 мкм. Статистически значимые различия размеров отолитов предличинок, вылупившихся из икры, полученной от четырёх групп производителей щуки, обнаружены не были. На рис. 1 приведены фотографии развивающихся эмбрионов щуки и формирующихся отолитов, начиная с момента визуального обнаружения слуховых пузырьков.

Таким образом, выявлено, что зачатки слуховых органов у щуки в виде сливающихся сферул, распо-

Рис. 1. Зародышевое развитие и формирование отолитов у эмбрионов и предличинок щуки
Fig. 1. Embryonal development and formation of otoliths of pike embryos and pre-larvae

Возраст, сутки после оплодотворения	Стадии развития, [Pospisilova et al., 2019]	Изображения объектов исследования в процессе развития	
		эмбрионы, увеличение	отолиты, увеличение
5	формирование хрусталика (18)	 32×	Под световым микроскопом не обнаруживаются
6	пигментация глаз (19)	 32×	 100×
7	пигментация тела (20)	 32×	 100× сагитта $51,6 \pm 5,2$ лапиллюс $36,3 \pm 3,9$
8	завершение пигментации (22)	 32×	 100× сагитта $58,5 \pm 6,30$ лапиллюс $40,4 \pm 6,5$

Возраст, сутки после оплодотворения	Стадии развития, [Pospisilova et al., 2019]	Изображения объектов исследования в процессе развития	
		эмбрионы, увеличение	отолиты, увеличение
9	подвижное состояние эмбриона (23)	 <p>32×</p>	 <p>100× сагитта 61,3± 3,21 лапиллюс 44,46±5,2</p>
10	вылупление (23–24)	 <p>10×</p>	 <p>100× сагитта 64,9±6,3 лапиллюс 49,2±5,6</p>
11	предличинка (24)	 <p>10×</p>	 <p>1000× сагитта 67,6±6,2 лапиллюс 52,2±6,0</p>

ложенных в двух точках слуховых пузырьков, появляются на этапе органогенеза, что в условиях наших наблюдений происходило на шестые сутки после оплодотворения икры. Процессы дальнейшего увеличения количества слившихся сферул вокруг двух центров агломерации в каждом слуховом пузырьке, т. е. образования двух отолигов (сагитты и лапиллюса) продолжались до вылупления предличинок – 10–11-х суток. К моменту выхода предличинок из оболочек икры (11 сутки после оплодотворения) они имели сформированные пары отолигов и первые кольца. Полученные нами данные, в основном, согласуются с данными Ю.Н. Городилова [1985]. В его работе отмечено, что слуховые пузырьки появляются у эмбрионов щуки на

четвёртые сутки после оплодотворения икры, а отолиги – после начала пигментации глаз на шестые сутки после оплодотворения (при 10 °С).

В ходе наблюдений процессов появления и слияния сферул в различных партиях икры щук и у отдельных икринок каждой из партий была отмечена неоднородность по времени и интенсивности агломерации сферул. При общей тенденции слияния сферул и сокращения их количества за счёт образования из них глобул по мере развития икринок, в начале (шестые сутки инкубации) в слуховых пузырьках фиксировали только наличие отдельных, мелких сферул. На следующие сутки, доля отдельных сферул, не связанных с центральными глобулами, варьировала от 50

до 90%. Непосредственно в день вылупления доля свободных сферул уменьшилась и составила от 10 до 50% от их общего количества. Свободные сферулы сохранялись также и у части предличинок, после их вылупления. Доля предличинок, имевших свободные сферулы, составляла около 10%. Также было отмечено, что если на поздних этапах развития эмбрионов или у предличинок, когда присутствуют первые кольца отолитов, к уже сформированной глобуле присоединяется сферула, происходит образование отолита с двумя ядрами (см. рис. 2).

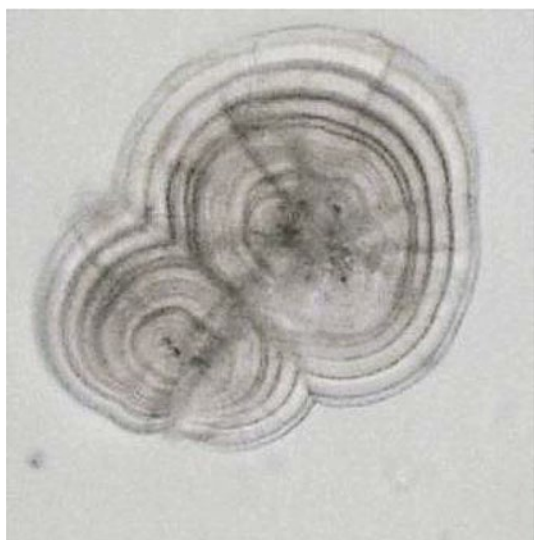


Рис. 2. Пример отолита с двумя ядрами у личинки щуки

Fig. 2. The otolith of pike larva with two cores

На фотографиях отолитов, приведённых в конце табл. 1 и на рис. 1, чётко видны кольца. Определение стадии развития, на которой у щуки начинается формирование колец, являлось одной из основных задач при проведении данного исследования. Именно форми-

рование способности отолита образовывать суточные кольца является свидетельством возможности проведения манипуляций по отолитному маркированию.

Наши наблюдения показали, что при инкубации и выращивании личинок щуки в первые сутки при температуре 9–13 °С, образование первых (не столь ярких как кольцо вылупления) колец на сагиттах происходит, с большой долей вероятности, ещё до вылупления. У всех эмбрионов, просмотренных в день вылупления, на сагиттах визуализировались кольца (см. рис. 3).

Суточные кольца (от одного до четырёх) также были видны на сагиттах и лапиллусах всех вылупившихся предличинок в возрасте одних суток. Полученные нами данные несколько отличаются от результатов аналогичных исследований других авторов. В частности, польские исследователи, изучавшие образование колец прироста на отолитах личинок щуки при температуре 18 °С, сообщают о возникновении первых колец после вылупления [Fey et al., 2018]. При этом они отмечали наличие колец как на сагиттах, так и на лапиллюсах. N. Wang и R. Eckmann [1992] отмечали задержку образования первого кольца на лапиллюсах до второго-третьего дня после вылупления. Различия между нашими данными и сведениями из литературных источников могут быть связаны с особенностями формирования суточных колец в различных температурных условиях, различиями в методиках проведения исследований, используемых техниках. Тем не менее, и наши исследования и литературные данные позволяют говорить о том, что, начиная с первых суток после вылупления, на отолитах предличинок щуки уже сформированы первые суточные кольца.

Подводя итог выполненным наблюдениям, можно отметить, что у эмбрионов щуки, инкубация которых

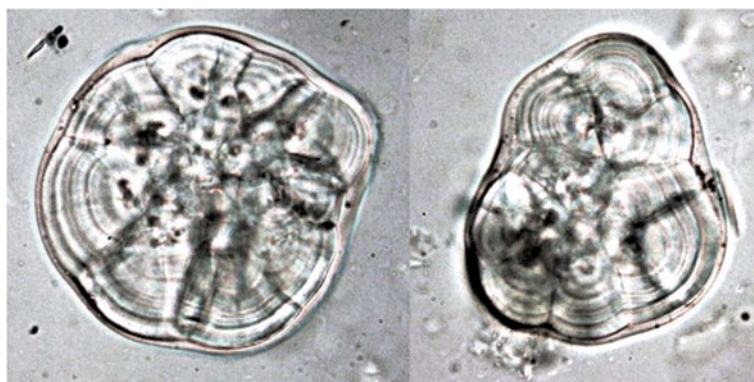


Рис. 3. Отолиты эмбрионов щуки в день вылупления, 1000×

Fig. 3. The pike otoliths at the day of hatching, 1000×

проходит при температуре 9–13 °С, предшественники органов слуха в виде слуховых пузырьков формируются на этапе органогенеза на 6-е сутки развития. Видимым признаком начала этих процессов является начало пигментации глаз эмбриона. Формирование сагитт и лапиллюсов за счёт слияния сферул и укрупнения глобул продолжается весь период эмбрионального развития. К моменту вылупления предличинок (на 10-е сутки после оплодотворения) у них уже имеются по две пары отолитов (сагитты и лапиллюсы), средний размер которых составляет 66,3±5,1 мкм и 53,3±5,3 мкм, соответственно. Появление суточных колец на отолитах наблюдается перед вылуплением, на этапе вращающегося эмбриона и в первые сутки после вылупления, что можно рассматривать как появление возможности проведения отолитного маркирования.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках Прикладных научно-исследовательских работ ФГБНУ «ВНИРО» по теме «Разработка методов управления рыбопродуктивностью водных объектов рыбохозяйственного значения различных регионов Российской Федерации на основе искусственного воспроизводства водных биоресурсов и биологической мелиорации».

ЛИТЕРАТУРА

- Акиничева Е.Г. 2006. Особенности сухого маркирования тихоокеанских лососей // Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока: материалы международного научно-практического семинара. С. 224–234.
- Городилов Ю.Н. 1985. Периодизация и хронология эмбрионально-личиночного развития некоторых видов пресноводных рыб // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Вып. 235. С. 31–49.
- Касумян А.О. 2004. Вестибулярная система и чувство равновесия рыб. М.: Издательство МГУ. 100 с.
- Кузнецова Е.Н., Кузнецов В.В., Долгих М.Г., Френкель С.Э. 2004. Современное состояние исследований микроструктуры отолитов рыб. М.: Издательство ВНИРО. 124 с.
- Edeyer A., De Pontual H., Payan P., Troadec H., Severe A., Mayer-Gostan N. 2000. Daily variations of the saccular endolymph and plasma compositions in the turbot *Psetta maxima*: relationship with the diurnal rhythm in otolith formation // Mar. Ecol. Prog. Ser. № 192. P. 287–294.

- Fey D.P., Lejk A.M., Greszkiewicz M. 2018. Daily deposition of growth increments in sagittae and lapilli of laboratory-reared larval northern pike (*Esox lucius*) // Fishery Bulletin. V. 116. P. 302–309.
- Mugiya Y., Watabe N., Yamada J., Dean J.M., et. al. 1981. Diurnal rhythm in otolith formation in the goldfish, *Carassius auratus* // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. V. 68. I. 4. P. 659–662. DOI: 10.1016/0300-9629(81)90374-1
- Pisam M., Jammet C., Laurent D. 2002. First steps of otolith formation of the zebrafish: role of glycogen? // Cell Tissue Res. V. 310(2). P. 163–168. DOI: 10.1007/s00441-002-0622-z. 310.
- Pospisilova A., Brejcha J., Miller V. et. al. 2019. Embryonic and larval development of the northern pike: An emerging fish model system for evo-devo research // Journal of Morphology. V. 280. P. 1118–1140. DOI: 10.1002/jmor.21005.
- Stooke-Vaughan G.A., Huang P., Hammond K.L. et. al. 2012. The role of hair cells, cilia and ciliary motility in otolith formation in the zebrafish otic vesicle // Development. V. 139 (10). P. 1777–87. DOI: 10.1242/dev.079947.
- Wang N., Eckmann R. 1992. Effects of photoperiod, feeding regime and water temperature on the formation of daily growth increments in otoliths of larval pike (*Esox lucius* L.) // J. Appl. Ichthyol. V.8. P. 246–250. DOI:10.1111/j.1439-0426.1992.tb00690.x
- Wright P.J., Panfili J., Morales-Nin B., Geffen A.J. 2002. Otoliths // Panfili J., de Pontual H., Troadec H., Wright P.J. eds. Manual of fish sclerochronology. Ifremer-Ird coedition, Brest, France. P. 31–57.
- Wu D., Freund J.B., Fraser S.E., Vermot J. 2011. Mechanistic Basis of Otolith Formation during Teleost Inner Ear Development // Dev Cell. V.20, Iss. 2. P. 271–278. DOI: 10.1016/j.devcel.2010.12.006.

REFERENCES

- Akinicheva E.G. 2006. Features of dry tagging of Pacific salmon // Modern problems of salmon hatcheries of the Far East: materials of the international scientific and practical seminar. P. 224–234. (in Russ.)
- Gorodilov Yu.N. 1985. Periodization and chronology of embryonic-larval development of some freshwater fish species // Collection of scientific papers of GosNIORH. Iss. 235. P. 31–49. (in Russ.)
- Kasumyan A.O. 2004. The vestibular system and the sense of balance of fish. Textbook. M.: Moscow University Publishing House. 100 p. (in Russ.)
- Kuznetsova E.N., Kuznetsov V.V., Dolgikh M.G., Frenkel S.E. 2004. The current state of research on the microstructure of fish otoliths. Moscow: VNIRO Publishing House. 124 p. (in Russ.)
- Edeyer A., De Pontual H., Payan P., Troadec H., Severe A., Mayer-Gostan N. 2000. Daily variations of the saccular endolymph and plasma compositions in the turbot *Psetta maxima*: relationship with the diurnal rhythm in otolith formation // Mar. Ecol. Prog. Ser. № 192. P. 287–294.
- Fey D.P., Lejk A.M., Greszkiewicz M. 2018. Daily deposition of growth increments in sagittae and lapilli of laboratory-

- reared larval northern pike (*Esox lucius*) // Fishery Bulletin. V. 116. P. 302–309.
- Mugiya Y., Watabe N., Yamada J., Dean J.M., et. al. 1981. Diurnal rhythm in otolith formation in the goldfish, *Carassius auratus* // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. V. 68. I. 4. P. 659–662. DOI: 10.1016/0300-9629(81)90374-1
- Pisam M., Jammet C., Laurent D. 2002. First steps of otolith formation of the zebrafish: role of glycogen? // Cell Tissue Res. V. 310(2). P. 163–168. DOI: 10.1007/s00441-002-0622-z. 310.
- Pospisilova A., Brejcha J., Miller V. et. al. 2019. Embryonic and larval development of the northern pike: An emerging fish model system for evo-devo research // Journal of Morphology. V. 280. P. 1118–1140. DOI: 10.1002/jmor.21005
- Stooke-Vaughan G.A., Huang P., Hammond K.L. et. al. 2012. The role of hair cells, cilia and ciliary motility in otolith formation in the zebrafish otic vesicle // Development. V. 139 (10). P. 1777–87. DOI: 10.1242/dev.079947
- Wang, N., Eckmann R. 1992. Effects of photoperiod, feeding regime and water temperature on the formation of daily growth increments in otoliths of larval pike (*Esox lucius* L.) // J. Appl. Ichthyol. V.8. P. 246–250. DOI:10.1111/j.1439-0426.1992.tb00690.x
- Wright P.J., Panfili J., Morales-Nin B., Geffen A.J. 2002. Otoliths // Panfili J., de Pontual H., Troadec H., Wright P.J. eds. Manual of fish sclerochronology. Ifremer-Ird coedition, Brest, France, P. 31–57.
- Wu D., Freund J.B., Fraser S.E., Vermot J. 2011. Mechanistic Basis of Otolith Formation during Teleost Inner Ear Development // Dev Cell. V.20, Iss. 2. P. 271–278. DOI: 10.1016/j.devcel.2010.12.006.

Поступила в редакцию 30.10.2023 г.

Принята после рецензии 20.11.2023 г.