

УДК 597.5 Zoarcidae

MELANOSTIGMA METEORI SP. N. (ZOARCIDAE) – НОВЫЙ ВИД ПЕЛАГИЧЕСКОЙ БЕЛЬДЮГИ С БАНКИ МЕТЕОР (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ АТЛАНТИКА) С ЗАМЕЧАНИЯМИ О ПОЛИМЕРИЗАЦИИ БОКОВЫХ ЛИНИЙ ТЕЛА У БЕЛЬДЮГОВЫХ РЫБ

© 2019 г. А. В. Балушкин¹, *, М. В. Орловская¹

¹Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: ichthlab@zin.ru

Поступила в редакцию 08.06.2018 г.

После доработки 08.06.2018 г.

Принята в печать 08.06.2018 г.

Описан новый вид *Melanostigma meteori* sp. n. с банки Метеор (Юго-Восточная Атлантика). Экземпляры нового вида пойманы в научно-исследовательской экспедиции АтлантНИРО (1981 г.) на глубинах 950–1000 м. Новый вид отличается от других видов меланостигм уникальным усложнением боковой линии тела, имеющей четыре серии невроматов (преддорсальную, дорсолатеральную, медиолатеральную и вентральную), и оригинальной комбинацией признаков в строении головных каналов боковой линии, осевого скелета и особенностях окраски. Более подробно рассмотрено явление полимеризации боковой линии туловища, которое охватывает ряд групп высших Teleostei, включая семейство бельдюговых (Zoarcidae).

Ключевые слова: *Melanostigma meteori* sp. n., пелагические бельдюги, таксономия, банка Метеор, Юго-Восточная Атлантика.

DOI: 10.1134/S0042875219020036

К настоящему времени род *Melanostigma* Günther, 1881 включает девять видов, шесть из которых описаны из морских вод Южного полушария: глубоководная меланостигма *M. bathium* Bussing, 1965, желатиновая меланостигма *M. gelatinosum* Günther, 1881, нежданная меланостигма *M. inexpectatum* Parin, 1977, меланостигма Ольги *M. olgae* Balushkin et Moganova, 2017, меланостигма Харина *M. kharini* Balushkin et Moganova, 2018 и меланостигма “Витязя” *M. vitiazi* Parin, 1979 (Балушкин, Моганова, 2017, 2018).

Настоящая статья посвящена описанию нового вида пелагических бельдюг Южного полушария – *Melanostigma meteori* sp. n., обнаруженного на банке Метеор в Юго-Восточной Атлантике.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыбы типовой серии были собраны в научно-поисковой экспедиции Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО) на судне “Эврика” в 1981 г. и после окончания рейса переданы в ЗИН РАН. Здесь они были определены А.П. Андрияшевым как *Melanostigma gelatinosum* и позднее включены в каталоги коллекций бельдюговых

рыб (Zoarcidae) ЗИН РАН (Balushkin et al., 2011; Балушкин и др., 2012). Считая в настоящее время вид *M. gelatinosum* в понимании ряда авторов (McAllister, Ress, 1964; Anderson, 1986, 1988, 1990) сборным таксоном, мы в данной работе относим к нему только рыб, обитающих на юге Южной Америки (типовое обитание – Магелланов пролив).

При описании нового вида мы следовали схеме, применявшейся в предшествующих публикациях (Балушкин, Моганова, 2017, 2018). Число лучей в спинном, анальном и хвостовом плавниках и число позвонков подсчитывали по снимкам, полученным на рентгенографической установке ПРДУ-02. Терминология серий поверхностных невроматов взята из работ предшествующих авторов, уделявших специальное внимание конфигурации боковой линии тела у бельдюговых рыб (Андрияшев, 1954; McAllister, Ress, 1964; Toyoshima, 1985; Møller, 2001). В число невроматов вентральной серии включали передние невроматы, расположенные между концом темпорального канала и местом схождения вентральной и медиолатеральной серий. Жаберные тычинки и лучи в грудном плавнике подсчитывали только с правой стороны тела.

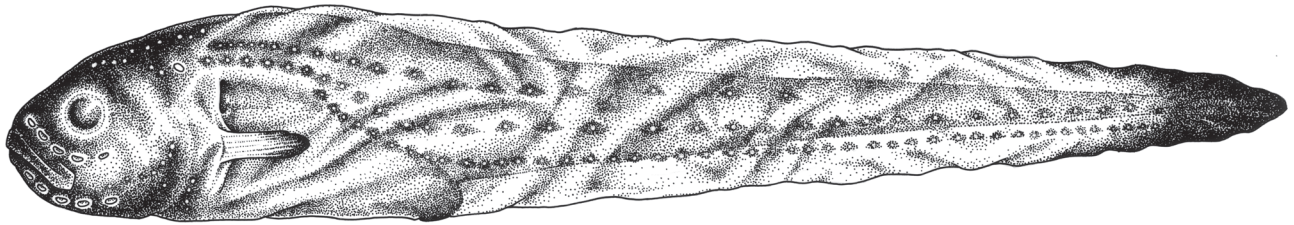


Рис. 1. Голотип *Melanostigma meteori* Balushkin et Orlovskaya sp. n. — ЗИН № 56303, *TL* 268 мм, *SL* 253 мм, “Эврика”, трал 177, Юго-Восточная Атлантика, банка Метеор, 48°02′ ю.ш. 08°24′ в.д., глубина 950–1000 м. Рисунок выполнен М.В. Орловской.

Для сравнительного анализа использованы следующие коллекции ЗИН РАН: *M. atlanticum* № 48529 — 1 экз., Атлантический океан, у о-вов Зелёного Мыса; *M. inexpectatum* № 42640 — голотип, Западная экваториальная Пацифика, Новогвинейское море, архипелаг Бисмарка; *M. olgae* №№ 56159, 45931 — 8 экз. (типовая серия), Южные Сандвичевы о-ва, Западная Антарктика; *M. pammelas* № 25871 — 1 экз., Тихий океан, зал. Монтерей; *M. vitiazi* № 44000 — голотип, море Банда; *M. kharini* ЗИН №№ 56163, 56164 — 3 экз. (типовая серия); *M. gelatinosum* № 48064 — 1 экз. Чили; *M. orientale* ZUMT 52454 — рентгенограмма голотипа, Сагамский залив, Япония. Подробные данные этикеток этих коллекционных экземпляров даны в предшествующих работах (Tomiyaga, 1971; Балужкин, Моганова, 2017, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Melanostigma meteori Balushkin et Orlovskaya sp. n. — меланостигма “Метеора”

(рис. 1)

Melanostigma gelatinosum (non Günther, 1881): Balushkin et al., 2011. P. 970 (part.: № 45933, 3 specimens; № 45934, 2 specimens); Балужкин и др., 2012. С. 47 (part.: № 45933, 3 экз.; № 45934, 2 экз.).

Голотип: ЗИН № 56303 — *TL* 268 мм, *SL* 253 мм, “Эврика”, трал 177, Юго-Восточная Атлантика, банка Метеор, 48°02′ ю.ш. 08°24′ в.д., глубина 950–1000 м, 23.03.1981 г., коллектор И.А. Трунов.

Паратипы: ЗИН № 45933 — 3 экз. *TL* 226, 213 и 176 мм, *SL* 206, 196 и 167 мм, “Эврика”, трал 172, Юго-Восточная Атлантика, банка Метеор, 48°03′ ю.ш. 08°14′ в.д., глубина 960–970 м, 22.03.1981 г., коллектор И.А. Трунов; ЗИН № 45934 — 1 экз. *TL* 210 мм, *SL* 198 мм, пойман вместе с голотипом.

Диагноз. Есть супратемпоральная комиссура, полная; есть пора в темпоральном канале; боковая линия тела включает четыре серии невроматов (предорсальную, дорсолатеральную, медиолатеральную и вентральную); жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге 26–28, из них в наруж-

ном ряду 11–13, во внутреннем — 15–16; в грудном плавнике 8 лучей; позвонков 88–90, из них туловищных 21–22, хвостовых 67–69; позвонки слабо ассиметричные, длина передней части центра туловищных позвонков (в районе 5–8-го позвонков) составляет 75–85% длины его задней части; длина верхней челюсти 6.0–8.5% *SL*; верхняя губа сростается с рылом; вся голова, окончания спинного и анального плавников и хвост тёмные.

Основные счётные признаки (таблица). *D* 86 (83–85), *A* 69 (67–70), *P* 8 (8), *vert.* 21 + 68 = 89 (21–22 + 67–69 = 88–90), *C* 10 (9–10), жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге в наружном ряду 0 + 12 = 12 (0 + 11–13 = 11–13), во внутреннем — 1 + 14 = 15 (0–1 + 1 + 14–15 = 15–16), до трёх рядов мелких конических зубов у симфиза челюстей.

Тело сравнительно высокое, утончённое к концу, его максимальная высота располагается примерно на вертикали конца грудного плавника и составляет 16.0 (12.2–14.2)% *SL*. Хвостовой плавник на конце лишь слегка закруглённый. Кожа полупрозрачная, подвижная, с развитым желеобразным слоем, без чешуи. Голова небольшая, содержится 5.9 (5.8–6.6) раз в *TL*, рыльный подъём не очень крутой. Рот конечный, разрез рта слегка косой, у голотипа при взгляде снизу зубы на рагмахиллаге не видны. Задний край верхней челюсти доходит снизу до вертикали переднего края зрачка. Одна пара ноздрей с низкими трубками, окрашенными в чёрный цвет; ноздри располагаются на середине линии между первыми порами супраорбитального и инфраорбитального каналов боковой линии. Жаберное отверстие небольшое, расположено выше верхнего края грудного плавника примерно на расстояние в 1/2 своего вертикального диаметра. Жаберных лучей шесть. Жаберные тычинки, как правило, одновершинные, лишь иногда может появляться 2-я вершина.

Челюстные зубы конические подвижные, их размеры уменьшаются кзади; на рагмахиллаге в два–три ряда у симфиза челюстей, далее в один ряд. Есть зубы на сошнике (шесть у голотипа) и на нёбных костях (у голотипа 13–15, первые зубы в два ряда, далее — в один).

Морфометрические признаки типовой серии *Melanostigma meteori* sp.n.

Признак	Голотип ЗИН № 56303	Паратипы			
		ЗИН № 45934	ЗИН № 45933 (3 экз.)		
			1	2	3
<i>TL</i> , мм	268	210	226	213	176
<i>SL</i> , мм	253	198	206	196	167
			В % <i>SL</i>		
<i>h</i>	14.3	11.9	11.3	10.3	11.0
<i>aA</i>	36.1	35.9	36.2	37.6	37.4
<i>pA</i>	69.5	70.2	69.5	66.2	66.9
<i>lBrA</i>	20.1	23.0	18.2	21.0	23.1
<i>lP</i>	7.0	7.5	6.2	8.3	7.4
<i>BrP</i>	1.0	1.3	1.6	1.4	1.4
<i>dBr</i>	0.4	0.6	1.3	1.1	0.3
<i>H</i>	16.0	14.2	14.0	12.7	12.2
<i>c</i>	17.7	18.3	18.1	17.4	15.9
<i>wc</i>	9.5	10.1	9.6	7.9	8.6
<i>ch</i>	11.4	11.7	11.3	10.4	9.4
<i>lmx</i>	7.6	8.5	6.0	7.3	6.4
<i>ao</i>	5.5	4.9	3.8	4.1	3.2
<i>io</i>	5.7	6.2	5.8	5.2	6.1
<i>o</i>	3.7	4.3	4.4	4.2	4.1
			Счётные признаки		
<i>D</i>	86	85	84	83	83
<i>A</i>	69	70	68	67	67
<i>P</i>	8	8	8	8	8
<i>C</i>	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10	1 + 4 + 4 = 9	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10
<i>sp. br. ant.</i>	0 + 12 = 12	0 + 13 = 13	0 + 13 = 13	0 + 12 = 12	0 + 11 = 11
<i>sp. br. post.</i>	1 + 14 = 15	0 + 15 = 15	0 + 15 = 15	1 + 15 = 16	0 + 15 = 15
<i>CIO</i>	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5
<i>CPM</i>	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5
<i>CSO</i>	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>CT</i>	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>CST</i>	0	0	0	0	0
<i>vert.</i>	21 + 68 = 89	21 + 69 = 90	22 + 67 = 89	21 + 68 = 89	21 + 67 = 88
			Индексы		
<i>TL/c</i>	5.9	5.8	6.1	6.2	6.6
<i>TL/ch</i>	9.2	9.1	9.7	10.5	11.2
<i>TL/h</i>	7.3	8.9	9.7	10.5	9.6
<i>TL/aA</i>	2.9	3.0	3.0	2.9	2.8
<i>TL/lP</i>	15.0	14.1	17.7	13.1	14.3
<i>TL/lBrA</i>	5.2	4.6	6.0	5.2	4.6
<i>c/lP</i>	2.5	2.4	2.9	2.1	2.2

Окончание таблицы

Признак	Голотип ЗИН № 56303	Паратипы			
		ЗИН № 45934	ЗИН № 45933 (3 экз.)		
			1	2	3
<i>c/o</i>	4.9	4.2	4.1	4.2	3.9
<i>lBrA/c</i>	1.1	1.3	1.0	1.2	1.5

Примечание. *TL* – абсолютная длина, *SL* – стандартная длина, *h* – высота тела у начала анального плавника (включая спинной плавник), *aa* – антеанальное расстояние, *pa* – постанальное расстояние (до конца лучей *C*), *lBrA* – расстояние от заднего края жаберного отверстия до середины ануса, *lP* – длина грудного плавника, *BrP* – расстояние от нижнего края жаберного отверстия до основания 1-го луча грудного плавника, *dBr* – горизонтальный диаметр жаберного отверстия, *H* – максимальная высота тела, *c* и *ws* – длина и ширина головы, *ch* – её высота через середину глаза, *lmx* – длина верхней челюсти, *ao* – длина рыла, *io* – ширина межглазничного расстояния, *o* – продольный диаметр орбиты; *D*, *A* и *P* – число лучей в спинном, анальном и грудном плавниках; *C* – число лучей в хвостовом плавнике (лучи на *epurale* + лучи на общей гипуральной пластинке), *sp. br. ant.* – число жаберных тычинок во внешнем (наружном) ряду 1-й жаберной дуги, *sp. br. post.* – то же во внутреннем ряду 1-й жаберной дуги; *CIO*, *CPM*, *CSO*, *CT* и *CST* – число сейсмочувствительных пор соответственно в подглазничном, предкрышечно-нижнечелюстном, надглазничном, височном каналах и надвисочной комиссуре; *vert.* – число позвонков (туловищные + хвостовые).

Рентгенограмма. Позвонков до 1-го птеригофора *D* 2 (3), впереди 1-го хвостового позвонка 3 (2–3) птеригофора, поддерживающих первые лучи анального плавника. Позвонки амфицельные, с мощными невральными дугами, снабжёнными крупными сочленовными отростками (*zygapophyses*). Презигапофизы позвонка налегают сверху на постзигапофизы предшествующего позвонка. Парапофизы видны обычно с 4-го (3–4-го) позвонка. Верхние рёбра (*epipleuralia*) начинаются с 3-го (3–4-го) позвонка и заканчиваются не далее 6-го (6–9-го), нижние рёбра – с 4-го (4–5-го), последние заканчиваются не далее 6-го (7–8-го) позвонка. С уростилярным позвонком (*pu1 + u1*) слиты две гипуральные пластинки: эпаксиальная и гипаксиальная, первая несёт 4 (4) луча, вторая – 4 (4) луча хвостового плавника. *Epurale* одно, слабо окостеневающее, кость удлинённая, нависает спереди над задней частью предуростилярного позвонка (*preurale* 2), сзади она поддерживает 2 (1–2) верхних луча *C*. Нет верхнего остистого отростка на предуростилярном позвонке.

Сейсмочувствительная система головы состоит из парных супраорбитального (*CSO*), инфраорбитального (*CIO*), темпорального (*CT*) и преоперкуло-мандибулярного (*CPM*) каналов и непарной супратемпоральной комиссуры (*CST*). Первые три канала соединяются между собой позади глаза, а темпоральные каналы обеих сторон связаны супратемпоральной комиссурой. Преоперкуло-мандибулярные каналы обособлены, не имеют связи ни между собой, ни с темпоральными каналами; супраорбитальные каналы не связаны друг с другом (корональная комиссура отсутствует). В *CPM* и в *CIO* по 5 (5) пор с каждой стороны, в обоих каналах первые и последние поры мельче остальных. В *CT* и *CSO* по 1-й поре, в последнем канале это первая назальная пора (*psol*), располо-

женная впереди и немного медиальнее ноздри. Не имеет пор *CST*.

Структурные элементы каналов, изученные у паратипа № 45933 (2-й экз.): в *CSO* 4 сенса; в *CIO* 7 сенсов, из них 3 в *lacrimalis* и 4 сенса, соответствующих инфраорбитальным костям, включая *infraorbitale* 5 (*dermosphenoticum*); в *CT* 2 сенса, от места сочленения которых отходят вверх 2 сенса *CST*, в *CPM* 4 сенса, все на нижней челюсти.

Боковая линия туловища имеет четыре серии поверхностных невромастов: предорсальную (*PDLL*), дорсолатеральную (*DLL*), медиолатеральную (*MLL*) и вентральную (*VLL*). Невромасты во всех сериях хорошо заметны только у голотипа и у паратипа № 45933 (1). У этих экземпляров максимальное число отчётливо видимых невромастов в *PDLL* 5 (5), в *DLL* 15 (12), в *DLL* 29 и (10 + ?), в *VLL* 54 и (36 + ?) (знак вопроса означает невозможность точного подсчёта невромастов из-за повреждения кожного покрова). На рис. 2 у голотипа показано место схождения серий *MLL* и *VLL* (а) и отдельный невромаст с частично сохранившейся куполой (б). У остальных паратипов различимы лишь небольшие участки с невромастами из разных серий, включая вентральную.

Измерения (в % *c*): *ws* 53.8 (45.0–55.0), *ch* 64.5 (59.2–63.8), *lmx* 42.9 (33.0–46.7), *ao* 31.3 (20.4–27.1), *io* 32.2 (29.5–38.5), *o* 20.6 (23.8–25.7). Измерения типовых экземпляров в % *SL* приведены в таблице.

О к р а с к а. Тело светло-коричневое, более тёмная срединная часть хорошо просвечивается сквозь полупрозрачную кожу. Рыло, верхняя и нижняя челюсти чёрные, верх головы тёмный. Трубочки ноздрей чёрные. Грудные плавники светлые, с тёмным пятном на конце. Задние участки спинного и анального плавников тёмные, хвостовой плавник чёр-

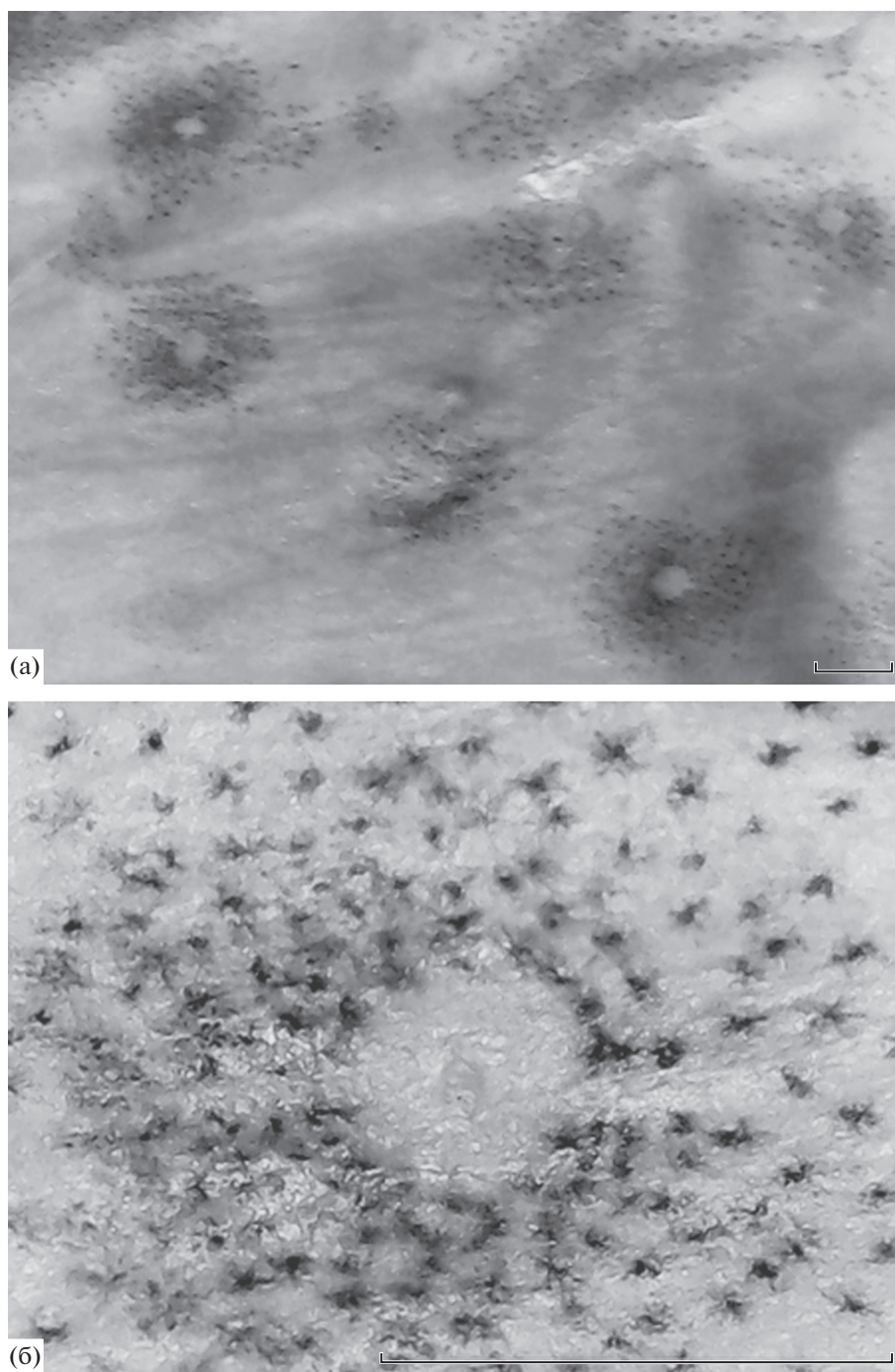


Рис. 2. Поверхностные невромасты туловищных серий боковой линии у голотипа *Melanostigma meteori* (левая сторона тела): а – невромасты в месте схождения медиолатеральной (сверху) и вентральной (снизу) серий, б – отдельный туловищный невромаст с частично сохранившейся куполой в центре. Масштаб: 1 мм.

ный. Ротовая и жаберная полости чёрные, включая дыхательные перепонки; жаберные дуги тёмные, но жаберные тычинки и жаберные лепестки светлые, жаберные тычинки наружного и внутреннего ряда разделены высокой кожной плёнкой тёмного цвета. Перитонеум чёрный. Чёрное окаймление у ануса.

Этимология. Название нового вида образовано от названия судна, на котором в 1925 г. в научной экспедиции под командованием капитана Фрица Шписа была обнаружена подводная гора Метеор. Океанографами судна, проводившими в те годы пионерские работы по измерению

глубин в Южной Атлантике, гора Метеор была отмечена близ 48° ю.ш. и 8° в.д. на глубине 560 м.

Распространение, биология. Все экземпляры нового вида были пойманы в начале осени Южного полушария (март) донным тралом на глубинах 950–1000 м. Возможно обитание *M. meteori* на подводных возвышенностях Китового хребта.

Сравнительные замечания. Новый вид отличается от других видов меланостигм уникальным усложнением боковой линии тела, имеющей четыре серии невромастов (преддорсальную, дорсолатеральную, медиолатеральную и вентральную). К другим отличительным особенностям *M. meteori* в строении боковой линии следует отнести наличие полной (законченной) супратемпоральной комиссуры (*CST* прервана медиально у *M. atlanticum*, а у *M. inexpectatum*, *M. orientale* и *M. pammelas* отсутствует полностью), наличие темпоральной поры (пора отсутствует у *M. atlanticum*, *M. bathium*, *M. kharini*, *M. olgae*, *M. orientale* и *M. pammelas*), отсутствие корональной комиссуры (комиссура есть у *M. bathium*, *M. gelatinosum*, *M. orientale* и *M. pammelas*).

M. meteori входит в группу малопозвонковых меланостигм (*M. bathium*, *M. gelatinosum*, *M. olgae* и *M. pammelas*), число позвонков у видов которой обычно не превышает 93. В этой группе самое низкое число позвонков имеют первые два вида. По данным ряда исследований (McAllister, Ress, 1964; Bussing, 1965; Nakamura, 1986; наши данные), у *M. gelatinosum* (s.str.: юг Южной Америки) позвонков 82–85 (у голотипа 83), из них хвостовых 62–64 (63 у голотипа). У *M. bathium vert.* 84–88, хвостовых – 66–69 (у голотипа $18 + 66 = 84$). Кроме небольшого числа позвонков эти виды отличаются от *M. meteori* окраской тела взрослых особей: типичные желатиновые меланостигмы имеют пёструю окраску верха головы и спины, а глубоководная меланостигма – светлый хвост (у *M. meteori* верх головы монотонно тёмный, бока светло-серые, без пятнышек, а хвост интенсивно тёмный, почти чёрный). Близкие к *M. meteori* значения числа позвонков имеет *M. olgae* (90–93, в среднем 91.5 против 88–90, в среднем 89.0 у *M. meteori*). Вместе с тем у *M. olgae* более крупные глаза (4.5–6.8% *SL*, содержатся 2.1–3.8 раза в *c* против 3.7–4.4% *SL* и 3.9–4.9 раза в *c* у *M. meteori*) и более светлая голова, на которой тёмная окраска присутствует только на кончике рыла и челюстях. Эти два вида сближает слабая асимметрия туловищных позвонков (подробнее об асимметрии позвонков у *Melanostigma* см.: Балускин, Моганова, 2018).

Новый вид относится к видам *Melanostigma* с небольшим числом жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге. Как и у большинства видов рода, общее число тычинок у него не превышает 30 (из

них в наружном ряду не более 14). Увеличенное общее число тычинок на 1-й жаберной дуге (33–34) имеют *M. inexpectatum* и *M. vitiazii* (Парин, 1977, 1979; наши данные).

В Юго-Восточной Атлантике меланостигмы отмечены у берегов юга Африки, на Китовом хребте, на подводных возвышенностях Дискавери и Вальдивия (Barnard, 1927; Трунов, 1979, 1981; Anderson, 1986). Все пойманные экземпляры были определены этими авторами как *M. gelatinosum*, но морфологические описания даны в очень кратком виде, не позволяющем провести их корректное сравнение с новым видом. Возможно, что меланостигмы, пойманные на Китовом хребте Труновым (1979), относились к *M. meteori*, поскольку указанное в его описании число лучей в спинном плавнике (83–89) более соответствует новому виду (83–86), чем типичной (“магеллановой”) *M. gelatinosum* (78–81, по данным: Bussing, 1965). Необходимо отметить, что очень высокие значения числа лучей в спинном и анальном плавниках (*D* 108, *A* 99), приведённые Накамура (Nakamura, 1986) для экземпляра *M. gelatinosum* из вод Чили, без сомнения, являются ошибкой подсчёта. Такое большое число лучей в этих плавниках не соответствует числу позвонков у этого экземпляра (83) и вообще не встречается у видов *Melanostigma*.

О полимеризации боковых линий у бельдюговых рыб

Число и топография рядов открыто сидящих невромастов боковой линии туловища служат не только важными диагностическими признаками отдельных видов, но и используются при классификации надвидовых таксонов бельдюговых рыб (McAllister et al., 1981; Møller, Petersen, 1997). Особенно большое разнообразие в строении боковой линии на теле наблюдается у видов *Lycodes*, среди которых Андрияшев (1954) и Тойошима (Toyoshima, 1985) различали несколько устойчивых морфотипов. Эти морфотипы могут быть сведены в простую таблицу (рис. 3), учитывающую три степени развития (полное, неполное и отсутствие закладки вообще) вентральной и медиолатеральной серий (рядов) невромастов. Из девяти теоретически возможных при заданных условиях морфотипов у ликодов встречаются только шесть. Тот факт, что вентролатеральный морфотип Андрияшева и вентромидлатеральный морфотип Тойошимы (*mll/vll*) занимают в таблице одно и то же место, объясняется тем, что последний представляет собой не особый морфотип в виде одиночной серии невромастов, имеющей резкий изгиб над анусом, а является частным случаем морфотипа с двумя сериями (вентральной и медиолатеральной), которые сливаются вместе на границе туловищного и хвостового отделов тела. При более сильном разрастании медиолатеральной серии в каудоростральном направлении место её

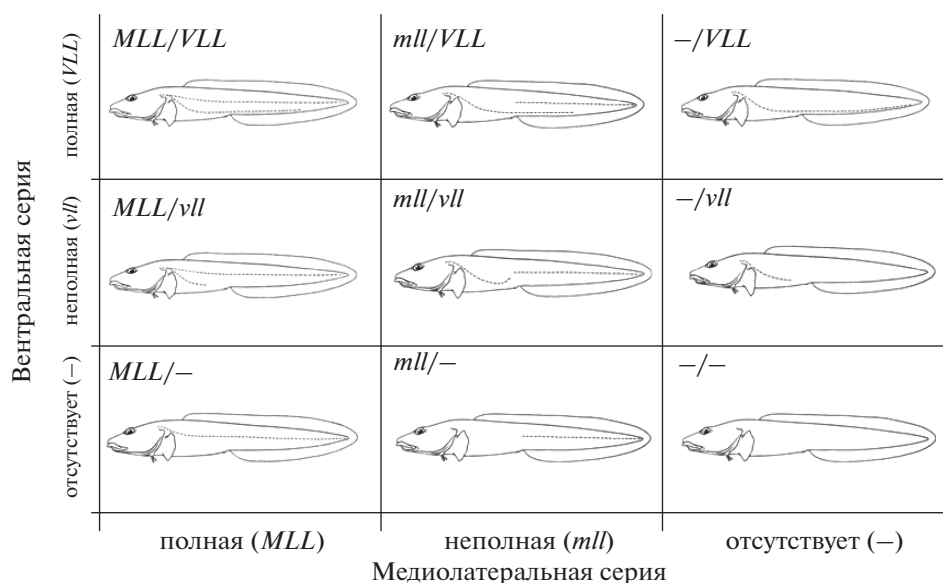


Рис. 3. Морфотипы боковой линии у *Lycodes* в зависимости от степени развития на теле медиолатеральной (*MLL*) и вентральной (*VLL*) серий поверхностных невроматов: *MLL/VLL* – полный двойной*, *double***; *mll/VLL* – неполный двойной*; *-/VLL* – полный вентральный*, *ventral***; *mll/vll* – вентролатеральный*, *ventromidlateral***; *-/vll* – неполный вентральный*; *MLL/-* – медиолатеральный*, *midlateral*** (названия морфотипов по: * Андрияшев, 1954; **Toyoshima, 1985).

соединения с вентральной серией смещается вперёд, примерно до вертикали середины или задней трети лучей грудного плавника, как, например, у *Lycodes terraenovae* Collett (Møller, 1997. Fig. 2). В сравнении с ликодами у *M. meteori* из-за резкого уменьшения размеров грудного плавника обе линии соединяются сразу позади него (рис. 1). Наконец, полная (законченная) медиолатеральная серия может сливаться с вентральной серией сразу позади темпорального (посторбитального) канала, что имеет место у видов с морфотипом *MLL/VLL*. Нам не удалось определить место в таблице для антеролатерального морфотипа Тойошима (*anterolateral lateral-line pattern*: Toyoshima, 1985. Fig. 36A), поскольку остаётся до конца неясным, гомологом какой из серий (медиолатеральной или дорсолатеральной) является отходящий от головы назад короткий ряд невроматов. Показателен в этом отношении пример с *Magadanichthys scopetsi*, у которого единственный короткий передний ряд невроматов авторы вначале приняли за медиолатеральную серию (Shinohara et al., 2004), но позднее посчитали такое решение ошибочным (Shinohara et al., 2006). У нототениевых рыб (Nototheniidae) идущая вдоль средней линии тела медиальная боковая линия начинается формироваться на хвостовом стебле и разрастается кпереди (Балушкин, 1984). Поэтому передний участок этой линии никак не может у них появиться на теле раньше того, как сформируется её задний участок. Если такой тип развития свойствен бельдюговым, то в нашей таблице антеролатеральный

морфотип может быть помещён в самую нижнюю ячейку справа (*-/-*), обозначающую отсутствие обеих (*VLL* и *MLL*) серий на теле, а короткий ряд невроматов принадлежит к дорсолатеральной линии.

Кроме вентральной и медиолатеральной серий у зоарцид описаны на теле ещё две серии невроматов: дорсолатеральная и преддорсальная. К сожалению, в морфологических описаниях видов упоминания о них зачастую игнорируются (Møller, 1997). Андрияшев (1954) отмечал, что дорсолатеральная серия имеется у многих ликодев. Он подчёркивал характерную особенность этой серии – широко отставленные друг от друга невроматы, что отличает этот ряд от расположенных ниже рядов. На эту особенность обращали внимание многие исследователи бельдюговых рыб, в том числе Мак-Аллистер и Рисс (McAllister, Ress, 1964), изучавшие представителей *Melanostigma*. Надо сказать, что эти авторы впервые отметили у пелагических бельдюг наличие трёх боковых серий невроматов на теле (преддорсальной, дорсолатеральной и медиолатеральной) и включили этот признак в диагноз рода, содержащего к тому времени виды *M. gelatinosum*, *M. atlanticum* и *M. pammelas*. Большинству последующих авторов обнаружить эти серии у видов *Melanostigma* не удавалось, так что в характеристике рода была введена иная формулировка: “латеральная линия обычно отсутствует” (Anderson, 1988. P. 61). При анализе родственных связей родов семейства этот признак был оценён как

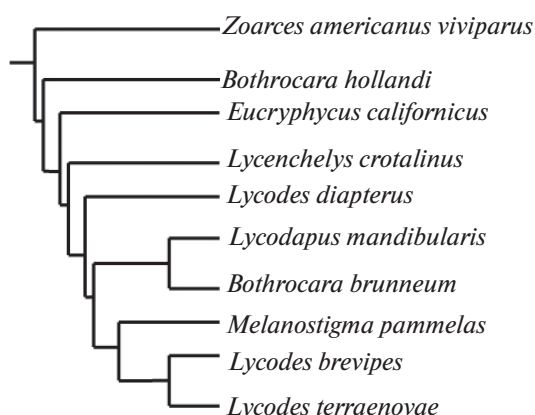


Рис. 4. Участок кладограммы из работы Бетанкура с соавторами (Betancur-R. et al., 2017, с некоторыми изменениями), показывающий филогенетические связи представителей семейства бельдюговых (Zoarcidae).

апоморфия (Anderson, 1994). В то время исключением из правила был лишь *M. vitiazi* Parin, у которого на теле были описаны многочисленные открыто сидящие невромасты. Как следует из первоописания (Парин, 1979. С. 169), эти невромасты “сосредоточены в основном вдоль средней линии тела, но имеются и над ней, а также в передней части спинного плавника”. Наше переисследование голотипа *M. vitiazi* подтвердило присутствие всех этих трёх серий: медиолатеральной, дорсолатеральной и предорсальной (Балушкин, Моганова, 2017). Открытие у *M. meteori* вентральной серии невромастов (VLL) естественным образом подтолкнуло нас к переисследованию туловищной боковой линии у представителей других видов рода. Тщательный просмотр типовых экземпляров видов *M. olgae* и *M. kharini* под биноклем с применением разных режимов освещения позволил всё-таки обнаружить на теле рыб как отдельные невромасты, так и небольшие участки трёх туловищных серий (SDL, DLL, MLL). У одного из паратипов *M. olgae* удалось даже проследить достаточно длинный отрезок медиолатеральной серии, содержащий полтора десятка невромастов.

Предорсальная серия у *M. olgae* и *M. kharini* короткая, как и у нового вида; в ней можно насчитать не более пяти невромастов. Такое же небольшое число невромастов (5–8) в этой серии имеется у ликоидов комплекса “*Lycodes pallidus*”, хорошо изученных в отношении туловищных рядов невромастов (Møller, 2001). У бельдюговых эта серия может быть существенно длиннее, если её продолжением считать самый верхний ряд туловищных невромастов у *Lycodapus parviceps* Gilbert, который изображён на рисунке в работе Педена и Андерсона (Peden, Anderson, 1978. Fig. 13). Этот ряд идёт от начала спинного плавника почти до середины тела и насчитывает не менее 20 невро-

мастов. Поскольку он проходит вдоль самых оснований лучей, а у данной рыбы уже присутствуют как медиолатеральная, так и дорсолатеральная серии, то его можно с большой долей вероятности считать гомологом самой верхней боковой линии видов *Hexagrammos* (Hexagrammidae), которую Рутенберг (1962) назвал первой верхней боковой линией, и гомологом супрадорсальной боковой линии, описанной ранее у *Psilodraco beviceps* из семейства плосконосовых рыб (Bathyracoonidae) (Воскобойникова, Балушкин, 1988). У стихеевых рыб (Stichaeidae) Макушок (1961) описал сходные каналы, которые проходили непосредственно вдоль основания спинного плавника. Важно отметить, что у некоторых стихеевых, как, например, у *Stichaeopsis nana* Kner, супрадорсальный ряд начинается заметно впереди спинного плавника (Макушок, 1961. Рис. 6е), т.е. включает то место, где у бельдюговых располагаются предорсальные невромасты.

Как было показано ранее (Балушкин, 1976, 1984, 1996), полимеризация боковых линий имеет явные признаки закономерного развития (ортогенеза), осуществляясь в рамках общей для многих групп высших Teleostei тенденции к усложнению сейсмостенной системы туловища. На фоне преимущественно редуционных процессов, характеризующих морфологическую эволюцию бельдюговых (утрача чешуи, парных плавников, пилорических придатков, ложных жабр, дыхательных перепонки, зубов на сошнике и нёбных костях, postcleithrum, радиалий плечевого пояса и пр.), усложнение туловищных серий невромастов является одним из немногих примеров структурных новообразований в этой группе рыб. Необходимо подчеркнуть, что закономерные явления (параллелизмы, конвергенции) не несут информации о родстве. По-видимому, в этом причина того, что молекулярно-генетические исследования показывают отсутствие взаимосвязи между конфигурацией боковой линии (морфотипом) и изменчивостью ДНК (Møller, Gravlund, 2003; Радченко, 2017). Вместе с тем количество трансформаций, накопленных анагенетически в ходе закономерных процессов (гомоплазии), должно влиять на общий уровень специализации той или иной филогенетической ветви. Эти разные уровни, или грады, по всей видимости, и выявляются в филогенетических схемах, построенных на молекулярных данных при определённом наборе включённых в анализ генов. Показательна в этом отношении кладограмма Бетанкура с соавторами (Betancur-R et al., 2017), в которой представители *Lycodes* и *Melanostigma* – родов, испытывающих наиболее глубокие изменения в строении боковой линии туловища, располагаются на вершине филогенетического древа семейства (рис. 4).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны коллектору И.А. Трунову (АтлантНИРО) за сбор и передачу в ЗИН РАН бельдюговых рыб, собранных в Юго-Восточной Атлантике, А.О. Юрцевой и М.Ю. Жукову (ЗИН РАН) за помощь в фотосъёмке рыб. Авторы признательны С.А. Евсеенко (ИО РАН) за ценные замечания при обсуждении рукописи статьи.

Работа выполнена в рамках гостемы № АААА-А17-117030310197-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.
- Балушкин А.В. 1976. Обзор группы видов “tessellata” рода *Notothenia* с описанием нового подвида *N. canina occidentalis* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 113–117.
- Балушкин А.В. 1984. Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 142 с.
- Балушкин А.В. 1996. Строение и эволюция туловищных боковых линий нототеноидных рыб (Notothenioidei, Perciformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 4. С. 437–447.
- Балушкин А.В., Моганова М.В. 2017. Новый вид пелагической бельдюги рода *Melanostigma* (Zoarcidae) из западной Антарктики // Там же. Т. 57. № 2. С. 131–136.
- Балушкин А.В., Моганова М.В. 2018. *Melanostigma khari-ni* sp. nov. (Zoarcidae) – новый вид пелагической бельдюги с хребта Геракл (Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие) // Там же. Т. 58. № 2. С. 139–143.
- Балушкин А.В., Шейко Б.А., Природина В.П. 2012. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд Окунеобразные (Perciformes). Подотряд Zoarcoidei, семейства: Bathymasteridae, Zoarcidae, Stryctacanthodidae, Ptilichthyidae и Zaproridae. Подотряд Icosteioidei, семейство Icosteidae // Исследования фауны морей. Т. 71 (79). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 195 с.
- Воскобойникова О.С., Балушкин А.В. 1988. О нахождении пяти боковых линий у антарктической рыбы *Psilodraco breviceps* // Биология моря. № 6. С. 47–52.
- Макушок В.М. 1961. Некоторые особенности строения сейсмодатированной системы северных бленниид Stichaeoidea, Blennioidei, Pisces // Тр. ИО АН СССР. Т. 43. С. 225–269.
- Парин Н.В. 1977. Новый вид *Melanostigma* (Zoarcidae, Osteichthyes) – *M. inexpectatum* из западной экваториальной части Тихого океана // Там же. Т. 107. С. 63–68.
- Парин Н.В. 1979. *Melanostigma (Bandichthys) vitiazii* – новая глубоководная рыба (Melanostigmatidae, Osteichthyes) из моря Банда // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 1 (114). С. 167–170.
- Радченко О.А. 2017. Молекулярная систематика и филогения бельдюговидных рыб. М.: ГЕОС, 383 с.
- Рутенберг Е.П. 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 3–100.
- Трунов И.А. 1979. Методические указания по определению ихтиофауны батиаля и подводных возвышенностей юго-восточной Атлантики. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 176 с.
- Трунов И.А. 1981. Ихтиофауна подводной банки Вальдивия (Юго-Восточная Атлантика) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 2. С. 5–64.
- Anderson M.E. 1986. Family No. 94: Zoarcidae // Smith's Sea fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Grahamstown: Macmillan S. Africa Publ. P. 343.
- Anderson M.E. 1988. Studies on the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) of the southern hemisphere. I. The Antarctic and subantarctic regions // Antarct. Res. Ser. 47. P. 59–113.
- Anderson M.E. 1990. Zoarcidae // Fishes of the Southern Ocean / Eds. Gon O., Heemstra P.C. Grahamstown, S. Africa: J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. P. 257–276.
- Anderson M.E. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichth. V. 60. P. 1–120.
- Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: Class Osteichthyes (Bony fishes), Order Perciformes, Family Zoarcidae // J. Ichthyol. V. 51. P. 950–1034.
- Barnard K. H. 1927. A monograph of the marine fishes of South Africa. Pt. II // Ann. S. Afr. Mus. V. 21. P. 419–1065.
- Betancur-R. R., Wiley E.O., Arratia G. et al. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. V. 17. P. 162–202.
- Bussing W.A. 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru-Chile Trench // Antarct. Res. Ser. V. 5. P. 219–222.
- McAllister D.E., Ress E.J.S. 1964. A revision of the eelpout genus *Melanostigma* with a new genus and with comments on *Maynea* // Bull. Nat. Mus. Can. V. 199. P. 85–110.
- McAllister D.E., Anderson M.E., Hunter J.G. 1981. Deep-water eelpouts, Zoarcidae, from Arctic Canada and Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. P. 821–839.
- Møller P.R. 1997. Identity of the Atlantic eelpouts *Lycodes terraenovae* Collett, 1896, *L. atlanticus* Jensen, 1902 and *L. agulhensis* Andriashev, 1959 (Pisces, Zoarcidae) // Steenstrupia. V. 22. P. 45–58.
- Møller P.R. 2001. Redescription of the *Lycodes pallidus* species complex (Pisces, Zoarcidae), with a new species from the Arctic/North Atlantic Ocean // Copeia. V. 4. P. 972–996.
- Møller P.R., Gravlund P. 2003. Phylogeny of the eelpout genus *Lycodes* (Pisces, Zoarcidae) as inferred from mitochondrial cytochrome *b* and 12S rDNA // Mol. Phylog. Evol. V. 26. P. 369–388.
- Møller P.R., Petersen A.E. 1997. New data on the rare eelpout *Lycodes luetkeni* (Zoarcidae) from Greenlandic and Icelandic waters // Cybium. V. 21. № 3. P. 289–296.
- Nakamura I. 1986. Zoarcidae // Important fishes trawled off Patagonia / Eds. Nakamura I., Inada T., Takeda M.,

Hatanaka H. Tokyo: Jpn. Marine Fish. Resour. Res. Center. P. 238–243.

Peden A.E., Anderson M.E. 1978. A systematic review of the fish genus *Lycodapus* (Zoarcidae) with descriptions of two new species // *Can. J. Zool.* V. 56. P. 1925–1961.

Shinohara G., Nazarkin M.V., Chereshev I.A. 2004. *Magadania skopetsi*, a new genus and species of Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) from the Sea of Okhotsk // *Ichthyol. Res.* V. 51. P. 137–145.

Shinohara G., Nazarkin M.V., Yabe M., Chereshev I.A. 2006. *Magadanichthys*, a replacement name for the zoarcid fish genus *Magadania* (Actinopterygii: Perciformes), with notes on new specimens from Russia // *Species Diversity.* V. 11. P. 93–97.

Tominaga Y. 1971. *Melanostigma orientale*, a new species of zoarcid fish from Sagami Bay and Suruga Bay, Japan // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 18. № 4. P. 151–156.

Toyoshima M. 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* V. 32. № 2. P. 131–243.