

УДК 597.585.591.471.444

МОРФОЛОГИЯ ОТОЛИТОВ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE)

© 2019 г. Д. А. Павлов*

Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.11.2018 г.

После доработки 18.12.2018 г.

Принята к публикации 21.12.2018 г.

Описана морфология сагитты, лапиллуса и астерискуса ротана *Perccottus glenii* TL 19–245 мм. Сагитта имеет форму, близкую к квадратной. У большинства особей наибольшая высота сагитты вдоль дорсовентральной оси *OH* превышает её наибольшую длину вдоль переднезадней оси *OL*; у особей *TL* > 60 мм индекс *OH/OL* составляет в среднем 1.18 ($n = 191$). Сагитта отличается от сагитт ныне живущих и вымерших представителей *Gobioidei* (отолиты которых описаны до настоящего времени) неровными краями с несколькими дорсальными лопастями, мощно развитым построструмом и невыраженным *sulcus acusticus*. Наблюдается отрицательная аллометрия роста сагитты по отношению к длине тела и роста лапиллуса и астерискуса по отношению к длине тела и высоте сагитты.

Ключевые слова: ротан *Perccottus glenii*, сагитта, лапиллус, астерискус, морфология, аллометрия.

DOI: 10.1134/S0042875219050151

Морфология отолитов широко используется в филогении и систематике ныне живущих и вымерших рыб (Nolf, 1995, 2013), причём некоторые виды древних рыб описаны исключительно по отолитам (Vajpai, Kapur, 2004; Schulz-Mirbach, Reichenbacher, 2006; Schwarzhans et al., 2017). В палеонтологических исследованиях для описания таксономических групп рыб используется сравнение морфологии отолитов вымерших и ныне живущих особей. Структура отолитов большого числа видов современных морских рыб проиллюстрирована в нескольких атласах (Morrow, 1979; Smale et al., 1995; Volpedo, Echeverría, 2000; Campana, 2004; Svetochева et al., 2007; Tuset et al., 2008; McBride et al., 2010; Lin, Chang, 2012; Sadighzadeh et al., 2012; Rossi-Wongtschowski et al., 2014), тогда как данных по пресноводным рыбам значительно меньше. Поэтому эволюционная история ряда таксономических групп, включающих как морские, так и пресноводные виды, остаётся неполной.

К одной из таких групп относится подотряд *Gobioidei*, включающий более 2000 ныне живущих видов из более 270 родов, распространённых в морях, эстуариях и пресных водах¹. В настоящее время в этом подотряде выделяют восемь семейств (*Rhyacichthyidae*, *Milyeringidae*, *Odontobutidae*, *Ele-*

otrididae, *Butidae*, *Thalasseleotrididae*, *Gobionellidae*, *Gobiidae*), но как состав семейств, так и многие аспекты систематики *Gobioidei* являются предметом дискуссий (Rüber, Agorreta, 2011; Gill, Mooi, 2012; Agorreta et al., 2013; Nelson et al., 2016). Морфология сагитты широко используется в палеонтологии для идентификации некоторых таксономических групп *Gobioidei*. Два новых вида, предположительно из семейства *Gobiidae*, описаны в округе Сураат штата Гуджарат в Западной Индии по структуре сагитты (Vajpai, Kapur, 2004). Эти находки являются самым ранним обнаружением представителей подотряда и свидетельствуют, что уже в раннем эоцене они были широко распространены в прибрежных морских экосистемах Индии. Повторное описание хорошо сохранившихся экземпляров рода *Lepidocottus* Sauvage и типового вида *L. aries* (Agassiz) из верхнего олигоцена Южной Франции с использованием, главным образом, сравнительной морфологии сагитты позволило отнести этот вид к семейству *Butidae* (Gierl et al., 2013). Данное исследование является первым обнаружением древнего представителя этого семейства в Европе. Новый род *Ortugobius* и два новых вида *O. cascus* и *Gymnogobius oligocenicus* из семейства *Gobiidae* описаны по морфологии сагитты из раннего олигоцена г. Карацу, префектура Сага, Япония (Schwarzhans et al., 2017).

Следует отметить, что имеющихся сведений по морфологии отолитов представителей *Gobioidei*

¹ В последней сводке эти рыбы выведены из отряда *Perciformes* и рассматриваются в ранге отряда *Gobiiformes* (Nelson et al., 2016).

явно недостаточно для проведения сравнительных исследований и филогенетического анализа. В частности, база данных AFORO (Lombarte et al., 2006) включает иллюстрации сагитты исключительно у видов семейства Gobiidae. Анализ литературы показал, что морфология сагитты не описана даже у ротана *Perccottus glenii* — вида, являющегося одним из наиболее широко распространённых и успешных вселенцев во внутренние водоёмы Европы на протяжении последних десятилетий (Reshetnikov, Ficetola, 2011). Несмотря на то что отолиты ротана традиционно используются для определения возраста, их морфология остаётся неисследованной. Иллюстрации отолитов этого вида, но без подробного описания, имеются в статье Щербаковой с соавторами (2017).

Начиная с работы, посвящённой филогенетическим взаимоотношениям Gobioidae (Hoese, Gill, 1993), ротан выведен из семейства Eleotridae (=Eleotrididae) и перемещён в семейство Odontobutidae на основе нескольких остеологических признаков. Сведения по морфологии отолитов ротана могут быть полезными для уточнения филогенетических взаимоотношений рыб подотряда Gobioidae.

Цель работы — морфологическое описание сагитты, лапиллуса и астерискуса ротана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2017 г. преимущественно в небольшом озере (3171 м²), расположенном в нежилой деревне Масловка Большемурашкинского района Нижегородской области (55°45'54" с.ш. 44°52'04" в.д.). Рыб отлавливали поплавочной удочкой, а молодь — подъёмной сетью (диаметр 1 м, размер ячеи 3 мм) в августе и сентябре 2017 г. Всего отловлено 102 половозрелые рыбы общей длиной (TL) 91–245 мм и 16 ювенильных особей TL 19–55 мм. Самцы и самки завершили размножение в начале лета и имели гонады II–III стадии зрелости. Дополнительно использован материал из трёх водоёмов Одинцовского района Московской области: карьера Сима, нижнего и верхнего Шараповских карьеров. Отлов рыб проведён сетью Киналёва с ячейей 5 мм в июне и июле 2017 г. Большинство рыб находились в преднерестовом состоянии (гонады III–IV и IV стадий зрелости).

Биологический анализ рыб проводили на свежем материале непосредственно после их отлова и частично на замороженных экземплярах. У части рыб ($n = 38$) с каждой стороны головы наряду с сагиттой извлекали лапиллус и астерискус. Отолиты каждой особи помещали в пробирку (эппендорф) с 95%-ным этиловым спиртом. Перед анализом морфологии отолитов их выдерживали в 10%-ном растворе гипохлорита натрия в течение 10 мин и под бинокулярным микроскопом

отделяли окружающие ткани (Secor et al., 1991). Мелкие отолиты сеголеток и годовиков извлекали под бинокулярным микроскопом и наклеивали на предметное стекло посредством прозрачного лака для ногтей. Морфологию отолитов исследовали в проходящем и падающем свете с использованием бинокулярного микроскопа Leica MZ6, соединённого с цифровой камерой Leica DFC295 и компьютером. Для анализа отолитов ювенильных особей использовали микроскоп Nikon Optiphot и цифровую камеру Olympus SP 350. Измеряли следующие параметры сагитты: наибольшую высоту вдоль дорсовентральной оси (OH), наибольшую длину вдоль переднезадней оси (OL) и наибольшую толщину (OT). У лапиллуса и астерискуса измеряли максимальную длину вдоль переднезадней оси (l). Измерения (в мм) проводили с помощью программы ImageJ. Для характеристики параметров отолитов каждой особи использовали средние значения промеров отолитов на левой и правой стороне тела. Рост сагитты, лапиллуса и астерискуса описан для популяции озера в деревне Масловка.

При описании морфологии отолитов использовали терминологию, изложенную в ряде работ (Lombarte et al., 2006; McBride et al., 2010; Lin, Chang, 2012).

Для сравнения индекса OH/OL у ротана и других представителей подотряда Gobioidae использовали параметры сагитты преимущественно половозрелых особей ротана TL > 60 мм. Измерения сагитт других видов проведены по их изображениям в базе данных AFORO (Lombarte et al., 2006) и в статьях разных авторов.

Для сравнительного анализа роста сагитты, лапиллуса и астерискуса оценивали параметры прямых зависимостей (в логарифмических координатах) между размером отолита и длиной тела рыбы по критерию Фишера (F) в программе Prism 5.03. Вначале сравнивали наклоны прямых (коэффициент a уравнения $y = ax + b$); в случае отсутствия статистически значимых различий по наклону прямых сравнивали интерсепты (коэффициент b).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология сагитты, лапиллуса и астерискуса. В слуховой капсуле наибольший отолит (сагитта) лежит параллельно боковой поверхности продолговатого мозга под углом ~22° к его осевой линии. Лапиллус расположен медиально по отношению к сагитте, у особи TL 141 мм на расстоянии более 1 мм от её переднего края, а астерискус прилегает к каудальной вентральной части сагитты (рис. 1). Слуховой нерв (VIII) проходит на уровне средней части сагитты, а языкоглоточный нерв (IX) — на уровне астерискуса или позади него. Мембраны

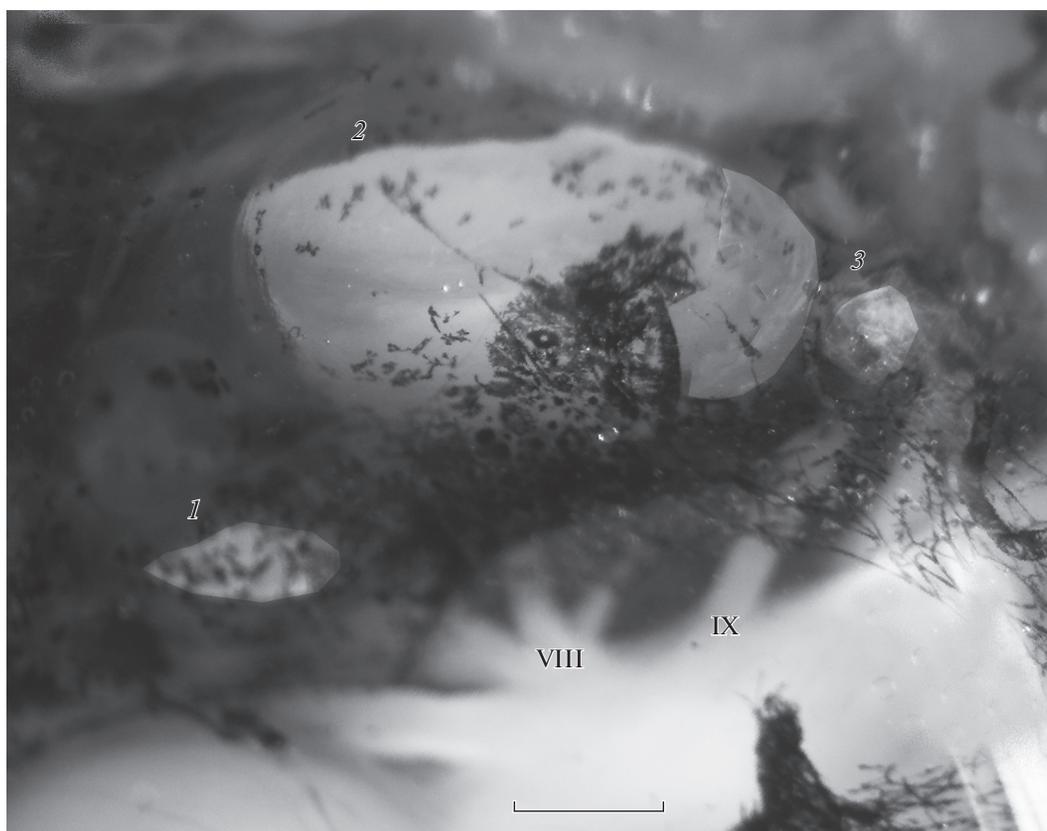


Рис. 1. Расположение отолитов ротана *Percottus glenii* (вид сверху, правая сторона тела), самка TL 141 мм, возраст 4+, IV–V стадия зрелости гонад: 1 – лапиллус, 2 – сагитта, 3 – астерискус, VIII – слуховой нерв, IX – языкоглоточный нерв. Масштаб: 1 мм.

всех трёх отолитов частично покрыты сравнительно крупными меланофорами.

Сагитта имеет форму, близкую к квадратной; у подавляющего большинства особей $OH > OL$ (рис. 2а–2г). У сеголеток сагитта имеет овальную форму, рострум (передний вентральный выступ) не выражен, но в средней части заднего края отолита заметна выемка (рис. 2а). Микроприоросты хорошо заметны на периферии сагитты, но не прослеживаются в её центральной утолщённой части. У особей TL 60–245 мм ($n = 191$) $OH = 1.64–5.00$ (в среднем 3.25) мм, $OL = 1.52–4.46$ (2.77) мм, $OH/OL = 0.90–1.45$ (1.18), $OH/OT \approx 2.5$. Дорсальный край сагитты образует дугу наиболее выпуклую в средней части с несколькими (обычно от пяти до семи) лопастями, размер которых значительно варьирует. Вентральный край слабоволнистый (с несколькими неглубокими вырезками), образует дугу, наиболее выпуклую в средней части отолита. Рострум слабо выражен, антирострум (передний выступ сагитты, расположенный над рострумом) практически отсутствует. В средней части переднего края сагитты имеется небольшая передняя выемка. Парарострум (постеродорсальный выступ) умеренно развит. По-

строструм (вентральный выступ каудального края сагитты) сильно развит и выдаётся наружу (в направлении латеральной стороны сагитты), образуя утолщение (рис. 2в–2е). Над утолщением построструма имеется задняя выемка в каудальном крае отолита, глубина которой превышает глубину передней выемки. Передняя и задняя выемки находятся примерно на одном уровне. У некоторых особей длина отолита (OL) превышает её высоту (OH), что связано со значительным развитием построструма; при этом формируется глубокая задняя выемка. Медиальная (внутренняя) поверхность сагитты плоская и ровная. Сулкус (sulcus acusticus) не выражен; незначительное углубление (colliculum) в центральной части сагитты заметно лишь в единичных отолитах. Латеральная (наружная) сторона сагитты имеет неоднородную структуру с выступами, переходящими друг на друга, и наибольшим выступом, являющимся частью построструма.

Лапиллус сеголеток имеет овальную форму и слегка вытянут в переднезаднем направлении (рис. 2а). На его поверхности видны микроприоросты, число которых примерно соответствует числу суток от предполагаемого массового вылупления

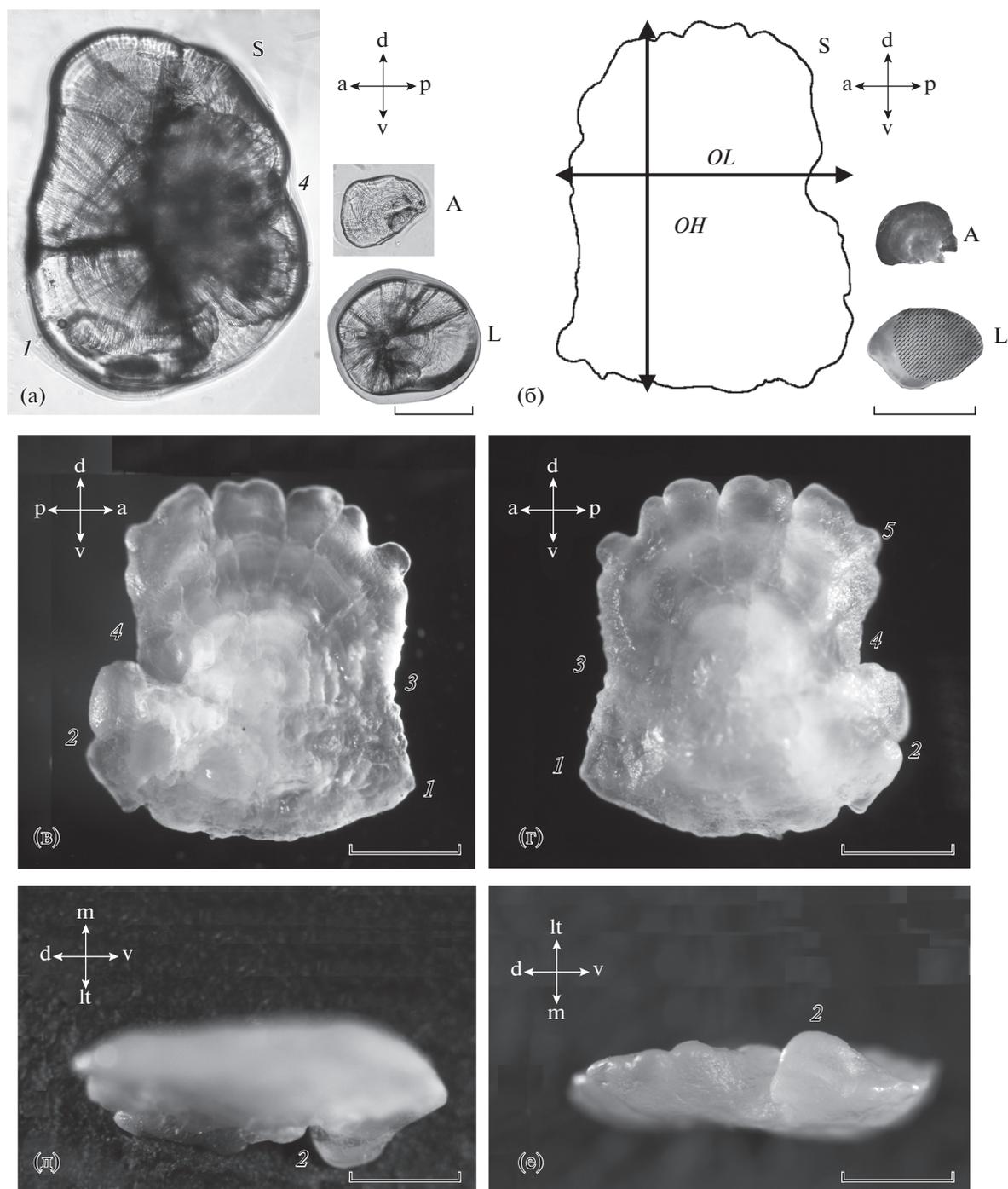


Рис. 2. Морфология отолитов ротана *Perccottus glenii*: а – сагитта, астерискус и лапиллус, правая медиальная сторона, *TL* 24.1 мм, возраст 0+; б – сагитта (контур), астерискус и лапиллус (утолщённая латеральная часть лапиллуса заштрихована), правая медиальная сторона, самец, *TL* 147 мм, возраст 4+, II–III стадия зрелости гонад; в–е – правая сагитта (соответственно латеральная, медиальная, передняя, задняя стороны), самка *TL* 142 мм, 5+, II–III; а, р, d, v, m, lt – соответственно передняя, задняя, дорсальная, вентральная, медиальная и латеральная стороны; S – сагитта, А – астерискус, L – лапиллус; *OH*, *OL* – максимальная высота отолита в дорсовентральном и переднезаднем направлениях; 1 – рострум, 2 – построструм, 3 – передняя выемка, 4 – задняя выемка, 5 – парарострум. Масштаб: а – 0.2, б–е – 1 мм.

эмбрионов. Таким образом, периодичность формирования микроприростов, очевидно, суточная. У особей *TL* > 60 мм лапиллус более вытянут в rostroкаудальном направлении и имеет слегка за-

острённый передний край (рис. 2б). Медиальная сторона лапиллуса ровная, латеральная сторона имеет утолщение, захватывающее 2/3 каудальной части отолита. Астерискус сеголеток имеет оваль-

ную неправильную форму со слегка заострённой частью, направленной каудально (рис. 2а). Астерискус особей $TL > 60$ мм имеет более выраженную заострённую часть и конический вырост на медиальной стороне отолита; вырост расположен в каудально-вентральном направлении (рис. 2б).

Рост отолитов. В логарифмических координатах наклон прямых, характеризующих рост сагитты самок ($n = 55$) и самцов ($n = 44$), незначительно, но статистически значимо различается ($F = 4.2$, $p = 0.043$). Тем не менее для последующего анализа данные по росту отолитов у особей обоих полов объединены. Рост сагитты, лапиллуса и астерискуса характеризуется отрицательной аллометрией по отношению к длине тела рыбы (рис. 3). В логарифмических координатах наклон прямой, характеризующей рост сагитты, статистически значимо ($p < 0.0001$) отличается от наклона прямых, описывающих рост лапиллуса ($F = 99.4$) и астерискуса ($F = 106.4$). Поэтому темп роста астерискуса и лапиллуса значительно ниже, чем темп роста сагитты. Наклон прямых, описывающих рост лапиллуса и астерискуса, не различается ($F = 0.9$, $p = 0.336$), но имеются статистически значимые различия между интерсептами ($F = 529.4$, $p < 0.0001$). Таким образом, у особей $TL > 19$ мм темп роста лапиллуса и астерискуса не различается, но длина астерискуса на протяжении всего онтогенеза остаётся меньшей, чем длина лапиллуса. У особей $TL \geq 40$ мм (возраст 1+ и старше) имеется слабая статистически значимая отрицательная регрессия между индексом OH/OL правой сагитты и TL ($R^2 = 0.065$, $p = 0.009$, $n = 103$) и левой сагитты и TL ($R^2 = 0.067$, $p = 0.009$, $n = 101$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для всех представителей подотряда Gobioidae характерны сравнительно высокие сагитты, которые не имеют хорошо выраженного рострума. Таким образом, основная форма отолита определяется преимущественно филогенией данной группы, что отмечено и для других таксонов рыб (Lombarte, Cruz, 2007). Индекс OH/OL ротана имеет высокие значения, составляя в среднем 1.18. Столь высокие сагитты свойственны лишь нескольким представителям подотряда, отолиты которых описаны до настоящего времени (рис. 4). Высокие сагитты ($OH/OL \approx 1.0$) проиллюстрированы у двух других представителей семейства Odontobutidae: *Odontobutis obscura* и *Micropercops swinhonis* (Gierl et al., 2013. Figs. 6E, 6F). Но если у первого вида отолит имеет трапецевидную форму с сулкусом в центре, то у второго – почти треугольную с сулкусом, смещённым к передней части сагитты; в обоих отолитах остium шире, чем кауда. Те же авторы приводят рисунок (Fig. 6C) сагитты *Mogurnda mogurnda* (Eleotridae), которая вытянута в дорсовентральном направлении

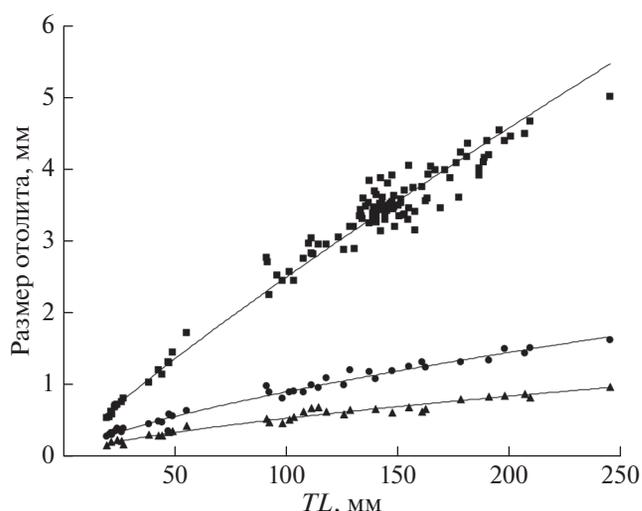


Рис. 3. Высота (OH) сагитты и длина (l) лапиллуса и астерискуса в популяции ротана *Percottus glenii* в зависимости от длины (TL) особи: (■) – сагитта, $OH = 0.0451 \times TL^{0.872}$, $R^2 = 0.98$, $n = 115$; (●) – лапиллус, $l = 0.0387 \times TL^{0.6846}$, $R^2 = 0.97$, $n = 38$; (▲) – астерискус, $l = 0.0261 \times TL^{0.6559}$, $R^2 = 0.96$, $n = 34$.

($OH/OL = 1.1$), имеет почти квадратную форму, ровные края, умеренно развитый построструм и центрально расположенный сулкус. Представители семейства Vutidae характеризуются прямоугольной формой сагитты, вытянутой в передне-заднем направлении (рис. 4), причём у большинства видов сулкус смещён к передней части отолита (Gierl et al., 2013). У большинства представителей семейства Gobiidae индекс $OH/OL < 1$. Тем не менее некоторые виды обладают высокими сагиттами. В частности, наибольшие значения индекса OH/OL свойственны трём из 12 видов, распространённых преимущественно в Средиземном море: *Aphia minuta*, *Lesueurigobius sanzoi* и *Pseudaphya ferreri* – соответственно 1.1–1.2, 1.0–1.1 и 1.0 (Tuset et al., 2008). Отолиты *Sicyopterus aiensis* имеют почти квадратную форму и ровные края; индекс OH/OL составляет 1.0–1.1 (Lord et al., 2012. Fig. 2). У *Ortugobius cascus* n. sp., описанного из отложений раннего олигоцена в окрестностях г. Карацу (Япония) и предварительно отнесённого к семейству Gobiidae, сагитта имеет почти квадратную форму с сулкусом в центре, а индекс $OH/OL = 0.95–1.1$ (Schwarzshans et al., 2017).

Два вида, описанные из раннего и среднего эоцена Западной Индии по морфологии сагитты, предварительно отнесены к семейству Gobiidae (Vajrai, Kapur, 2004). Есть мнение, что, поскольку отолиты первого вида (*Gobiidarum nolfi* n. sp.) имеют треугольную форму, а остium шире, чем кауда, они близки к отолитам современных представителей семейства Odontobutidae (Gierl et al., 2013). Тем не менее, судя по структуре сагитты ротана, оба указанных признака не являются обязатель-

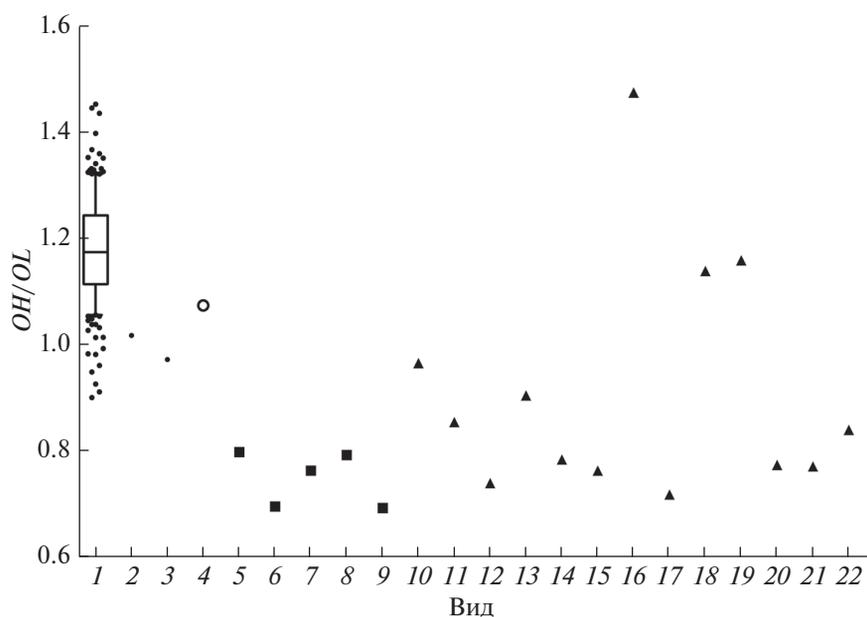


Рис. 4. Отношение высоты сагитты к её длине (OH/OL) у видов подотряда Gobioidae. Odontobutidae (●): 1 – *Percottus glenii*, 2 – *Micropercops swinhonis*, 3 – *Odontobutis obscura*; Eleotridae (○): 4 – *Mogurnda mogurnda*; Butidae (■): 5 – *Bostrychus sinensis*, 6 – *Butis butis*, 7 – *Kribia kribensis*, 8 – *Ophiocara porocephala*, 9 – *Oxyeleotris lineolata*; Gobiidae (▲): 10 – *Buenia affinis*, 11 – *Deltentosteus quadrimaculatus*, 12 – *Gobius auratus*, 13 – *Lesueurigobius friesii*, 14 – *Neogobius melanostomus*, 15 – *Odondebuenia balearica*, 16 – *Oxyurichthys papuensis*, 17 – *Ponticola gorlap*, 18 – *Pseudaphya ferreri*, 19 – *Speleogobius llorisi*, 20 – *Thorogobius macrolepis*, 21 – *Zebrus zebrus*, 22 – *Zosterisessor ophiocephalus*. Источники: 1 – наши данные, бокс включает пять горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник), все значения за пределами 10 и 90% данных воспроизведены в виде точек, $n = 191$; 2–9 – Gierl et al., 2013; 10–22 – Lombarte et al., 2006.

ными характеристиками представителей данного семейства. Отолиты второго вида (*Gobiidarum vastani* n. sp.) имеют почти квадратную форму с сулкусом в центре, а их высота слегка превышает длину (Вајрај, Каруг, 2004. Fig. 2). Эти отолиты близки к отолитам современных видов семейств Eleotridae и Gobiidae, но чётко отличаются от отолитов ныне живущих Butidae (Gierl et al., 2013). Выдвинута гипотеза о том, что квадратная форма сагитты и центральное расположение сулкуса являются плезиоморфными признаками древней линии Gobioidae (Gierl et al., 2013). Наряду с этими признаками отмечают следующие характерные черты плезиоморфной морфологии сагитты, свойственные, в частности, *Ortugobius cascus* n. sp.: плоская внутренняя (медиальная) поверхность, сравнительно правильная форма контура сулкуса и отсутствие значительных выступов края отолита (Schwarzahns et al., 2017). Кроме этого всем Gobioidae свойствен сулкус в виде подошвы (shoe-sole-like) (Gierl et al., 2013; Schwarzahns et al., 2017).

Сагитта ротана отличается от сагитт ныне живущих и вымерших представителей Gobioidae (отолиты которых описаны до настоящего времени) неровными краями с несколькими дорсальными лопастями, мощно развитым построструмом и невыраженным сулкусом. Отолит похожей формы (с несколькими дорсальными лопастями

и вентральным неровным краем) изображён (Lombarte et al., 2006) лишь у *Deltentosteus colli-nianus* (Gobiidae) из Средиземного моря. В связи с почти полным отсутствием данных в настоящее время невозможно определить, имеются ли указанные признаки у других представителей подотряда или семейства Odontobutidae. Следует отметить, что это семейство рассматривается как базальная линия Gobioidae (Thacker, Hardman, 2005; Thacker, 2009, 2011; Rüber, Agorreta, 2011). В частности, по молекулярным данным, в дереве бычководных рыб выделяется клада Rhyacichthyidae + Odontobutidae, являющаяся сестринской по отношению ко всем другим кладам (Agorreta et al., 2013).

Несмотря на чрезвычайную вариабельность морфологии отолитов рыб, функциональную роль отдельных признаков оценить сложно. Форма отолита, очевидно, определяет специфику его перемещений в ответ на акустические или вестибулярные стимулы, что пока не подтверждено эмпирическими данными (Popper et al., 2005). Высокие сагитты ($OH/OL > 1$), описанные нами у ротана и упомянутые выше у некоторых других представителей Gobioidae, отмечены лишь в некоторых группах костистых рыб. В частности, такие отолиты описаны в семействах Sternoptychidae, Bagridae, Zeniontidae, Macroramphosidae, Caproidae,

Triacanthodidae, Ostraciidae, Diodontidae (Lin, Chang, 2012), а также у нескольких видов “годовых” рыбок рода *Nothobranchius*, обитающих во временных пересыхающих водоёмах на протяжении 3–12 мес. (Reichenbacher, Reichard, 2014). Анализ строения отолитов некоторых антарктических рыб показал, что высокие сагитты ($OH/OL > 1$) имеются как у пелагических рыб, обитающих подо льдом (*Electrona antarctica* (Mystophidae) и *Pleuogramma antarctica* (Nototheniidae)), так и у мезопелагических рыб с короткими вертикальными миграциями (*Chaenocephalus aceratus*, *C. gunnariand* и *C. rastropinosus* (Channichthyidae)) (Volpedo et al., 2008). По предположению авторов, отолиты представителей первой группы свойственны изначально демерсальным видам, перешедшим к жизни в пелагиали в условиях Антарктики. Одна из гипотез заключается в том, что сравнительно высокие отолиты имеются у донных рыб, обитающих на мягком субстрате (Jaramillo et al., 2014). На илистом грунте обитает и *Oxurichthys papuensis* (Gobiidae) из Индо-Вест-Пацифики с особенно высокой сагиттой (рис. 4). Представители этого вида закапываются в ил при наступлении опасности (Froese, Pauly, 2019). Учитывая чрезвычайное разнообразие условий обитания, вряд ли эта гипотеза может быть применена ко всем рыбам с высокими отолитами.

Сложно оценить и биологическое значение морфологии сулкуса. Считается, что большая площадь сулкуса (по отношению к площади отолита) может быть связана с акустической коммуникацией на глубине как компенсация отсутствия зрительных стимулов в условиях малой доступности света (Jaramillo et al., 2014). Согласно другой гипотезе (Gierl et al., 2013), сулкус, смещённый к передней части сагитты (у многих представителей семейства Butidae), обеспечивает более широкий спектр чувствительности (например, лучший слух), чем сулкус, расположенный в центре отолита. Вместе с тем сама связь между расположением сулкуса и сенсорного эпителия макулы может быть непростой: у одних видов сенсорный эпителий находится целиком в сулкусе, у других часть эпителия может быть не покрыта отолитом (Platt, Popper, 1981; Kasumyan, 2004; Popper et al., 2005). Глубина сулкуса также может существенно варьировать, что отмечено у рыб семейства Sciaenidae. Предполагается, что глубокий сулкус *Bairdiella chrysoura* (по сравнению с уплощённым сулкусом *Cynoscion regalis*) обеспечивает ориентацию пучков сенсорных волосковых клеток макулы в разных направлениях, обеспечивая более чувствительную рецепцию (Ramcharitar et al., 2004). У многих представителей Gobioidae, включая два новых вида, описанных из раннего олигоцена Японии и отнесённых к Gobiidae (Schwarzhan et al., 2017), сулкус представляет собой лишь небольшое овальное углубление в центре сагитты, а у ротана он

практически отсутствует. Имеется ли корреляция между глубиной сулкуса и чувствительностью отолитового аппарата, пока остаётся неясным.

Молодь ротана переходит к мальковому периоду развития по достижении $TL \sim 13$ мм (Воскобойникова, Павлов, 2006). Анализ развития сагитты ротана показал, что у мальков $TL > 19$ мм, как и у взрослых особей, сагитта вытянута в дорсовентральном направлении ($OH/OL > 1$), но в отличие от двухлеток ($1+$) $TL \geq 40$ мм и более старших особей имеет овальную форму (рис. 2а). Овальная форма сагитты близкая к таковой у представителей семейства Gobiidae недавно описана у *Aphanius farsicus* (Cyprinodontidae) – эндемика пресноводных и солоноватоводных водоёмов Ирана (Vahed et al., 2018). Как и у ротана, основные изменения контура сагитты наблюдаются на протяжении малькового периода развития. Если у личинок и мальков *A. farsicus* SL 3.5–19.4 мм индекс OH/OL составляет 1.05–1.17 (1.12) ($n = 9$), то у половозрелых особей SL 28.2 мм отолит становится вытянутым в переднезаднем направлении ($OH/OL = 0.83$) за счёт разрастания роострума и антироострума². По мнению авторов (Vahed et al., 2018), изменение формы сагитты в онтогенезе связано со сменой биотопов (донные у личинок и мальков и пелагические у взрослых рыб). Значительное увеличение части сагитты (построострума) отмечено нами у некоторых особей ротана, но представляет собой индивидуальную изменчивость, которая не сопровождается изменением основной формы отолита. С увеличением построострума, по-видимому, связано зарегистрированное нами значимое уменьшение относительной высоты сагитты в онтогенезе.

У ротана, как и у большинства костистых рыб (за исключением видов надотряда Ostariophysii) (Assis, 2003, 2005), лапиллус и астерискус значительно меньше сагитты. Рост сагитты характеризуется отрицательной аллометрией по отношению к длине тела рыбы, что отмечено также, например, у барабулевых рыб (Mullidae) (Павлов и др., 2013, 2015). При этом рост лапиллуса и астерискуса характеризуется отрицательной аллометрией по отношению как к длине рыбы, так и к высоте сагитты.

Таким образом, сагитта ротана по некоторым признакам (неровные края отолита с несколькими дорсальными лопастями, хорошо выраженный построострум и отсутствие сулкуса) существенно отличается от описанных до настоящего времени сагитт представителей Gobioidae, морфология которых может рассматриваться как редуцированная (Schwarzhan, 2013). Пока остаётся неясным, можно ли рассматривать хотя бы некоторые при-

² Измерения сагитты выполнены по рисункам статьи (Vahed et al., 2018. Figs. 3, 4).

знаки отолитов ротана как плезиоморфные для подотряда.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю Е.А. Широкову (МГУ) за помощь в сборе и обработке материала. Выражаю признательность академику Д.С. Павлову за предоставленную возможность работы в лаборатории микроскопии ИПЭЭ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воскобойникова О.С., Павлов Д.А. 2006. Личиночное развитие ротана-головешки *Percottus glenii* (Perciformes, Gobioidae, Odontobutidae) в связи с происхождением рыб подотряда Gobioidae // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 6. С. 826–841.
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г., Во Тхи Ха, Лыонг Тхи Бик Тхуан. 2013. Возраст и рост полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) в заливе Нячанг Южно-Китайского моря // Там же. Т. 53. № 4. С. 442–449.
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г., Во Тхи Ха, Лыонг Тхи Бик Тхуан. 2015. Морфология отолитов, возраст и рост *Upeneus tragula* (Mullidae) в прибрежной зоне Вьетнама // Там же. Т. 55. № 3. С. 288–297.
- Щербакова В.Д., Сайнчук А.Д., Самойлов К.Ю. и др. 2017. Ротан-головешка (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) из озера-карьера Сима (Одинцовский район, Московская область): первые данные о новой популяции вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 122. Вып. 6. С. 14–24.
- Agorreta A., San Mauro D., Schliewen U. et al. 2013. Molecular phylogenetics of Gobioidae and phylogenetic placement of European gobies // Mol. Phylogen. Evol. V. 69. P. 619–633.
- Assis C.A. 2003. The lagenar otoliths of teleosts: their morphology and its application in species identification, phylogeny and systematics // J. Fish. Biol. V. 62. P. 1268–1295.
- Assis C.A. 2005. The utricular otoliths, lapilli, of teleosts: their morphology and relevance for species identification and systematics studies // Sci. Mar. V. 69. P. 259–273.
- Bajpai S., Kapur V.V. 2004. Oldest known gobiids from Vastan Lignite Mine (early Eocene), Surat District, Gujarat // Curr. Sci. V. 87. P. 433–435.
- Campana S.E. 2004. Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic Ocean. Ottawa, Ontario: NRC Res. Press, 284 p.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (<http://www.fishbase.org>. Version 02/2019)
- Gierl C., Reichenbacher B., Gaudant J. et al. 2013. An extraordinary gobioid fish fossil from Southern France // PLoS ONE. V 8. № 5. P. e64117. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064117>
- Gill A.C., Mooi R.D. 2012. Thalasseleotrididae, new family of marine gobioid fishes from New Zealand and temperate Australia, with a revised definition of its sister taxon, the Gobiidae (Teleostei: Acanthomorpha) // Zootaxa. V. 3266. P. 41–52.
- Hoese D.F., Gill A.C. 1993. Phylogenetic relationships of eleotrid fishes (Perciformes: Gobioidae) // Bull. Mar. Sci. V. 52. № 1. P. 415–440.
- Jaramillo A.M., Tombari A.D., Dura V.B. et al. 2014. Otolith eco-morphological patterns of benthic fishes from the coast of Valencia (Spain) // Thalassas. V. 30. P. 57–66.
- Kasumyan A.O. 2004. The vestibular system and sense of equilibrium in fish // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S224–S268.
- Lin C.-H., Chang C.-W. 2012. Otolith atlas of Taiwan fishes // NMMBA Atlas ser. 12. Taiwan: Nat. Mus. Mar. Biol. et Aquarium, 415 p.
- Lombarte A., Cruz A. 2007. Otolith size trends in marine fish communities from different depth strata // J. Fish Biol. V. 71. P. 53–76.
- Lombarte A., Chic O., Parisi-Baradad V. et al. 2006. A web-based environment from shape analysis of fish otoliths. The AFORO database // Sci. Mar. V. 70. P. 147–152.
- Lord C., Morat F., Lecomte-Finiger R., Keith P. 2012. Otolith shape analysis for three *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae) species from New Caledonia and Vanuatu // Environ. Biol. Fish. V. 93. № 2. P. 209–222.
- McBride R.S., Hauser J.W., Sutherland S.J. (eds.). 2010. Brodeur's guide to otoliths of some northwest Atlantic fishes. Woods Hole, MA: Northeast Fish. Sci. Cent. Ref. Doc. 10-04. 35 p. (<https://www.nefsc.noaa.gov/publications/crd/crd1004/>)
- Morrow J.E. 1979. Preliminary keys to otoliths of some adult fishes of the Gulf of Alaska, Bering Sea and Beaufort Sea // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 420, 42 p.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken, N.J.: John Wiley and Sons, 752 p.
- Nolf D. 1995. Studies on fossil otoliths – the state of the art // Recent developments in fish otolith research / Eds. Secor D.H. et al. Columbia: Univ. S. Carolina. P. 513–544.
- Nolf D. 2013. The diversity of fish otoliths, past and present. Brussels: Roy. Belg. Inst. Nat. Sci., 222 p.
- Platt C., Popper A.N. 1981. Fine structure and function of the ear // Hearing and sound communication in fishes / Eds. Tavolga W.N. et al. Berlin: Springer. P. 3–38.
- Popper A.N., Ramcharitar J., Campana S.E. 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology // Mar. Freshw. Res. V. 56. P. 497–504.
- Ramcharitar J.U., Deng X.H., Ketten D., Popper A.N. 2004. Form and function in the unique inner ear of a teleost: the silver perch (*Bairdiella chrysoura*) // J. Comp. Neurol. V. 475. P. 531–539. <https://doi.org/10.1002/cne.20192>
- Reichenbacher B., Reichard M. 2014. Otoliths of five extant species of the annual killifish *Nothobranchius* from the East African savannah // PLoS ONE. V. 9. № 11. P. e112459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112459>
- Reshetnikov A.N., Ficetola G.F. 2011. Potential range of the invasive fish rotan (*Percottus glenii*) in the Holarctic // Biol. Invasions. V. 12. № 13. P. 2967–2980.
- Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Siliprandi C.C., Brenha M.R. et al. 2014. Atlas of marine bony fish otoliths (sagittae) of Southeastern-Southern Brazil // Braz. J. Oceanogr. V. 62. Spec. Iss. P. 1–103.
- Rüber L., Agorreta A. 2011. Molecular systematics of gobioid fishes // The biology of gobies / Eds. Patzner R.A. et al. Enfield, N.H.: Taylor and Francis Group; CRC Press. P. 23–50.

- Sadighzadeh Z., Tuset V.M., Dadpour M.R. et al.* 2012. Otolith atlas from the Persian Gulf and the Oman Sea fishes. Saarbruecken, Germany: LAP Lambert Acad. Publ., 72 p.
- Schulz-Mirbach T., Reichenbacher B.* 2006. Reconstruction of Oligocene and Neogene freshwater fish faunas – an actualistic study on cypriniform otoliths // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 51. P. 283–304.
- Schwarzans W.* 2013. The use of otolith morphology in ichthyology. (https://www.researchgate.net/publication/264301127_The_use_of_otolith_morphology_in_ichthyology)
- Schwarzans W., Ohe F., Ando Y.* 2017. An early Oligocene fish-fauna from Japan reconstructed from otoliths // *Zitteliana*. № 90. P. 3–26.
- Secor D.H., Dean J.M., Laban E.H.* 1991. Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination. Baruch Inst. Mar. Biol. Coastal Res. Columbia, S.C.: Univ. South Carolina, 87 p.
- Smale M.J., Watson G., Hecht T.* 1995. Otolith atlas of southern African marine fishes. Ichthyological Monographs. Grahamstown: J. L. B. Smith Inst. Ichthyol., 253 p.
- Svetocheva O., Stasenkova N., Fooks G.* 2007. Guide to the bony fishes otoliths of the White Sea // *IMR/PINRO Joint Rept.* Ser. № 3/2007. P. 1–46.
- Thacker C.E.* 2009. Phylogeny of Gobioidae and placement within Acanthomorpha, with a new classification and investigation of diversification and character evolution // *Copeia*. № 1. P. 93–104.
- Thacker C.* 2011. Systematics of Butidae and Eleotridae // *The biology of gobies* / Eds. Patzner R.A. et al. Enfield, N.H.: Taylor and Francis Group; CRC Press. P. 79–85.
- Thacker C.E., Hardman M.A.* 2005. Molecular phylogeny of basal gobioid fishes: Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Xenisthmidae, Eleotridae (Teleostei: Perciformes: Gobioidae) // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 37. P. 858–871.
- Tuset V.M., Lombarte A., Assis C.A.* 2008. Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic // *Sci. Mar.* V. 72S1. P. 7–198.
- Vahed N.S., Esmaeili H.R., Masoudi M., Reichenbacher B.* 2018. Early otolith development in the critically endangered tooth-carp, *Aphanius farsicus* (Teleostei: Cyprinodontidae) // *Environ. Biol. Fish.* V. 101. P. 1309–1317.
- Volpedo A.V., Echeverría D.D.* 2000. Catálogo y claves de otolitos para la identificación de peces del Mar Argentino 1. Peces de importancia comercial. Buenos Aires: Editorial Dunken, 90 p.
- Volpedo A.V., Tombari A.D., Echeverría D.D.* 2008. Eco-morphological patterns of the sagitta of Antarctic fish // *Polar Biol.* V. 31. P. 635–640.