

УДК 597.58 Cyclopteridae

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЯТНИСТОГО КРУГЛОПЁРА *EUMICROTREMUS PACIFICUS* (COTTOIDEI, CYCLOPTERIDAE)

© 2019 г. О. С. Воскобойникова<sup>1</sup>\*, А. А. Баланов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН – ЗИН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup>Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия

\*E-mail: vosk@zin.ru

Поступила в редакцию 29.10.2018 г.

После доработки 15.01.2019 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.

Исследована изменчивость морфометрических признаков, строения сейсмодатчика и наружного скелета у самок, не участвующих в нересте самцов и нерестовых самцов пятнистого круглопёра *Eumicrotremus pacificus*. Самки отличаются от самцов большим антеанальным расстоянием и стабильностью строения наружного скелета на протяжении всего взрослого периода жизни. Нерестовые самцы характеризуются существенным изменением ряда пластических признаков и строения наружного скелета, по-видимому, связанным с особенностями биологии нереста видов *Eumicrotremus*. В строении осевого скелета, скелета непарных плавников и сейсмодатчика головы *E. pacificus* заметная изменчивость не выявлена. Подтверждена возможность использования признаков внешней морфологии и наружного скелета самок и не вступивших в нерест самцов в систематике круглопёрых рыб.

**Ключевые слова:** пятнистый круглопёр *Eumicrotremus pacificus*, половой диморфизм, морфологическая изменчивость, наружный скелет, сейсмодатчик.

**DOI:** 10.1134/S0042875219050230

В последнее время появилось значительное число работ, посвящённых систематике круглопёрых рыб семейства Cyclopteridae, выполненных с использованием морфологических и молекулярных методов исследования (Birkjedal et al., 2007; Kai et al., 2015; Lee et al., 2015, 2017; Stevenson et al., 2017). На основании сходства в последовательностях митохондриальных генов *cyt b* и *COI* отдельные виды родов *Cyclopteropsis*, *Lethotremus* и *Eumicrotremus* сведены в этих работах в синонимию, а также высказано предположение о том, что и остальные виды рода *Cyclopteropsis* представляют собой самцов разных видов *Eumicrotremus* и являются их младшими синонимами. Расхождения сделанных выводов с морфологическими данными объясняются в этих работах проявлением полового диморфизма или существенной морфологической изменчивостью ряда признаков. В первую очередь к ним относятся степень развития наружного скелета и форма 1-го спинного плавника (Kai et al., 2015; Stevenson et al., 2017).

Цель нашего исследования – установить пределы изменчивости морфологических признаков у всех взрослых особей и отдельно у самцов и самок пятнистого круглопёра *Eumicrotremus pacificus*

Schmidt, 1904. Выбор этого вида продиктован выразительностью его диагностических признаков, комплекс которых чётко обособляет его от других видов рода *Eumicrotremus* (Шмидт, 1904; Линдберг, Легеза, 1955; Ueno, 1970).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В исследовании использованы материалы из фондовых коллекций ЗИН РАН и ННЦМБ ДВО РАН.

ЗИН № 12921 – лектотип *Eumicrotremus pacificus* SL 62.6 мм, Охотское море, зал. Анива, трал 24, 28–30 м, 28.08.1901 г., коллектор П.Ю. Шмидт. ЗИН № 52863 – паралектотипы, 3 экз. SL 19.2–29.0 мм, собраны вместе с лектотипом. ЗИН № 12922 – паралектотипы, личинки и мальки, 16 экз. SL 15.5–29.7 мм, собраны вместе с лектотипом. ЗИН № 25374 – 1 экз. SL 38.6 мм, зал. Петра Великого, март 1927 г., коллектор Миловидова. ЗИН № 26047 – 1 экз. SL 55.4 мм, открытое море к югу от м. Островной, 42°44'40" с.ш. 133°43'40" в.д., 18.09.1934 г., экспедиция ЗИН АН СССР, коллектор Г.У. Линдберг. ЗИН № 26482 – 3 экз. SL 49.4–60.2 мм, траулер “Аскольд”, Японское море у м. Ефстафия, 43°26'3" с.ш. 135°03'15" в.д., 29.06.1932 г., коллектор М. Кривонок. ЗИН № 33640 – 1 экз. SL 52.7 мм, НИС “То-

порок”, ст. 78, бимтрал, Охотское море, зал. Терпения, 08.09.1947 г., коллектор Г.У. Линдберг. ЗИН № 33693 – 3 экз. *SL* 50.5–57.5 мм, Охотское море, зал. Анива, глубина 23 м, заросли красных водорослей, 15.07.1947 г., коллектор З. Петрова. ЗИН № 33694 – 11 экз. *SL* 15.7–38.8 мм, Охотское море, зал. Анива, глубина 23 м, заросли красных водорослей, 15.07.1947 г. ЗИН № 33703 – 4 экз. *SL* 40.3–46.2 мм, НИС “Топорок”, ст. 44, Охотское море, зал. Анива, глубина 25 м, 20.09.1947 г., коллектор З.И. Петрова. ЗИН № 33705 – 6 экз. *SL* 40.9–53.6 мм, НИС “Топорок”, ст. 123–124, оттертрал 35, Охотское море, б. Цитоси, глубина 19–27 м, 23.09.1947 г., коллектор Г.У. Линдберг. ЗИН № 33709 – 11 экз. *SL* 36.0–48.7 мм, НИС “Топорок”, ст. 35/36, оттертрал 19, море Неморо, глубина 87 м, 04.09.1948 г., коллектор Г.У. Линдберг. ЗИН № 33712 – 9 экз. *SL* 34.4–51.0 мм, НИС “Топорок”, ст. 34–35, оттертрал 16, море Неморо, глубина 78–85 м, 04.09.1948 г., коллектор Г.Б. Семенова. ЗИН № 33716 – 2 экз. *SL* 42.3 и 45.3 мм, НИС “Топорок”, ст. 48, оттертрал 26, море Неморо, глубина 100 м, 07.09.1948 г., коллектор Г.Б. Семенова. ЗИН № 34778 – 2 экз. *SL* 37.2 и 72.7 мм, э/с “Гидрограф”, Японское море, 42°51'3" с.ш. 132°00' в.д., глубина 77 м, 16.11.1925 г. ЗИН № 41700 – 2 экз. *SL* 486 и 55.4 мм, Японское море, зал. Петра Великого у о-ва Попова, глубина 70–80 м, 05.07.1973 г., коллектор М.Б. Ильина. ЗИН № 42505 – 1 экз. *SL* 67.7 мм, МРС 254, Японское море, зал. Петра Великого, 15.08.1958, коллекторы Е.А. Дорофеева, М.И. Легеза. ЗИН № 42506 – 2 экз. *SL* 31.3 и 64.3 мм, МРС 254, зал. Петра Великого, у м. Гамова, 29.07.1958 г., коллекторы Е.А. Дорофеева, М.И. Легеза. ЗИН № 47927 – 2 экз. *SL* 57.3 и 80.7 мм, Японское море, зал. Петра Великого, у о-ва Большой Пелис, глубина 60 м, 18.06.1979 г., коллектор А. Маркевич. ЗИН № 53916 – 1 экз. *SL* 59 мм, НИС “Профессор Кагановский”, трал 32, донный трал ДТ69.0, 43°28' с.ш. 135°04' в.д., глубина 130 м, 30.05.1996 г., коллектор Е.Н. Ильинский. ЗИН № 53917 – 1 экз. *SL* 70.0 мм, НИС “Профессор Кагановский”, трал 33, Японское море, Приморье, 43°27' с.ш. 135°06' в.д., глубина 69 м, 30.05.1996 г., коллектор Е. Ильинский. ЗИН № 55982 – 1 экз. *SL* 48.3 мм, РТ “Милоградово”, трал 180, Японское море, 45°36' с.ш. 137°35' в.д., глубина 40 м, 24.06.1970 г., коллектор В.В. Федоров.

ННЦМБ № Ер1-10 – 1 экз., РТ “Бухоро”, Японское море, Северное Приморье, трал 107, 46.4° с.ш. 137.2° в.д., глубина 65 м, 04.11.2010 г., коллекторы Д.В. Антоненко, В. Панченко. ННЦМБ № № Ер5-11, Ер6-11, Ер7-11 – 3 экз., РТ “Профессор Пробатов”, Охотское море, зал. Анива, трал 46, 46.3° с.ш. 143.0° в.д., глубина 25 м, 10.06.2011 г., коллектор А.А. Баланов. ННЦМБ № Ера5-11 – 1 экз., РТ “Профессор Пробатов”, Охотское море, зал. Анива, трал 7, 49.0° с.ш. 144.0° в.д., глубина 46 м, 20.07.2011 г., коллектор А.А. Баланов. ННЦМБ

№ Ера 8-11 – 1 экз., РТ “Профессор Пробатов”, Охотское море, зал. Анива, трал 7, 49.0° с.ш. 143.4° в.д., глубина 40 м, 21.07.2011 г., коллектор А.А. Баланов.

Всего исследовано 75 экз. молоди, самцов (нерестовых и не вступивших в нерест) и самок *E. pacificus*. Нерестовыми самцами мы называем тех, которые были собраны во время охраны гнезда и отличаются от остальных самцов заметной редукцией наружного скелета. К ним относятся материалы из коллекции ННЦМБ ДВО РАН, а также ЗИН № 33640. Преднерестовые самцы также характеризуются частичной редукцией наружного скелета. Причина частичной утраты наружного скелета, по-видимому, заключается в избегании самцами определённых неудобств при уходе за кладкой, находящейся в пустой раковине моллюсков рода *Neptunea*. Один из таких самцов (ЗИН № 33640, *SL* 52.7 мм) был идентифицирован Линдбергом и Легезой (1955) как *S. bergi* Роров, 1929, причём авторы указывали на его промежуточное положение между этим видом и *E. pacificus*. Более подробное изучение этого экземпляра показало, что он имеет характерные диагностические признаки *E. pacificus*, и он был нами перепределён как *E. pacificus*. В нашем исследовании самцы, находящиеся в разном состоянии (не вступившие в нерест (далее – самцы), нерестовые и лектотип *E. pacificus*), рассматриваются отдельно.

Измерения проводили штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по ранее разработанной методике для круглоротых (Воскобойникова, Назаркин, 2015). Измерения приведены в процентах стандартной длины (*SL*). Число костных бляшек подсчитывали в надглазничном, межглазничном, заглазничном, окологрудном, жаберном и среднем затылочном рядах по методике Линдберга и Легезы (1955). Для определения степени редукции наружного скелета определяли наличие или отсутствие костных бляшек на голове, в хвостовом отделе туловища и на хвостовом стебле. Отдельно была исследована последовательность появления костных бляшек у личинок и молоди. Число плавниковых лучей подсчитывали по рентгенограммам. Изготовлены и исследованы рентгенограммы 21 экз. *E. pacificus* (ЗИН № 33693, 33705, 33709, 41700, 42927), а также рентгенограммы 6 экз. из коллекции ННЦМБ ДВО РАН. В тексте используются следующие сокращения: *SL* – стандартная длина тела, *s* – длина головы; *D*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; каналы сейсмической сенсорной системы: *CSO* – надглазничный, *CIO* – окологлазничный, *CT* – темпоральный, *CPM* – предкрышечно-нижнечелюстной.

Пределы изменчивости, средние значения и ошибка среднего установлены с использованием программы Microsoft Excel. Нормальность распределения признаков проверена по критерию

Колмогорова—Смирнова. Расчёт достоверности различий признаков выполнен по *t*-критерию Стьюдента в программе Statistica (версия 10).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Из м е р е н и я.** Пластические признаки 50 экз. *E. pacificus* приведены в табл. 1. В наиболее широких пределах варьируют: расстояние от переднего конца рыла до основания *P* (20.9—50.1%), антеанальное расстояние (61.6—82.5%), первое (24.6—52.1%) и второе (48.5—79.7%) антедорсальные расстояния, высота *D1* (17.3—46.3%), максимальная ширина тела (28.5—59.8%). Наибольшие расхождения по средним значениям между самками, самцами, лектотипом, с одной стороны, и нерестовыми самцами — с другой стороны выявлены в расстоянии от конца рыла до переднего края диска (29.6—33.5 против 39.3%). Среднее значение антеанального расстояния оказалось наибольшим у самок.

Самки и самцы достоверно различаются по трём признакам: расстоянию от ануса до основания *A*, антеанальному расстоянию и по максимальной высоте тела (табл. 2). Между самками и нерестовыми самцами выявлены достоверные различия по семи признакам: расстоянию между передним концом рыла и передним краем диска, антеанальному расстоянию, расстоянию между передним концом рыла и передним краем глаза, по высоте головы, высоте на уровне начала *A*, высоте хвостового стебля, длине *maxillare*. Самцы и нерестовые самцы достоверно различаются по восьми признакам, из которых пять общие с самками, — это расстояние между передним концом рыла и передним краем диска, высота головы, высота на уровне начала *A*, высота хвостового стебля, длина *maxillare*; три признака, отличающие нерестовых самцов от не вступивших в нерест, — расстояние от ануса до переднего конца *A*, длина *P*, максимальная высота тела.

**Р е н т г е н о г р а м м а** (объединённые данные, в круглых скобках — среднее, в квадратных скобках — данные лектотипа). *D* VI—VIII (6.9) [VII], I 8—I 10 (I 8.7) [I 8], *A* 9—11 (9.9) [10], *P* 24—26 (24.7) [25], *C* 1 + 5—4 + 4 + 1 [1 + 5 + 4 + 1], *vert.* 10—12 + 16—17 = 26—28 (11.0 + 16.8 = 27.3) [10 + 17 = 27].

Эпиплевральных рёбер 4—11 пар, от 1—3—4-го позвонков. Первый луч *D1* и 1-й луч *A* сверхштатные. У всех изученных особей лучи *D1* гибкие колючие, не утолщены. Первый птеригофор *D1* подходит к невральному отростку 2-го позвонка. Между *D1* и *D2* два свободных птеригофора. За исключением 1-го колючего луча остальные лучи *D2* членистые, ветвистые. В хвостовом отделе 6—8 свободных невральных и 6—7 гемальных отростков. Верхний краевой луч *C* крепится на единственной эпуралии, 4—5 членистых ветвистых лучей — на эпаксиальной гипуральной пластинке, 4 луча — на

гипаксиальной пластинке, нижний краевой луч — на гемальном отростке 1-го преурального центра.

Исследованные группы особей (самцы + самки, нерестовые самцы, лектотип) не различаются по числу плавниковых лучей и позвонков, а также по числу свободных от птеригофоров невральных и гемальных отростков (табл. 3). У нерестовых самцов по сравнению с самками и не вступившими в нерест самцами лучи *D1* несколько утолщены.

**С е й с м о с е н с о р н а я с и с т е м а.** По числу пор сейсмодатчиков на голове и по их форме существенная изменчивость не выявлена. Поры каналов и свободные невромасты расположены на коротких кожных трубочках. Имеются две поры *CSO* (1-я — перед передней ноздрей, 2-я — перед задней ноздрей); непарная пара межглазничной комиссуры (позади задних ноздрей); две поры *CT* (1-я — за глазом, 2-я — за верхним концом жаберного отверстия) и две поры *CIO* (под и за глазом). В СРМ четыре—пять пор: передние две—три расположены на нижней челюсти, две задние — на *praeorerculum*: снизу и в нижнем заднем углу. Нет поры у верхнего конца *praeorerculum*. У личинок *SL* 15.3 и 15.7 мм межглазничная комиссура разорвана, формируя две поры.

**Н а р у ж н ы й с к е л е т.** Костные бляшки впервые отмечены у личинки *SL* 15.3 мм: верхняя и нижняя — в окологрудном ряду, нижняя — в жаберном ряду. У личинки *SL* 15.7 мм есть задняя бляшка в надглазничном, передняя бляшка в заглазничном, четыре бляшки в окологрудном и одна в жаберном ряду. У личинки *SL* 19.5 мм в срединном затылочном ряду отмечена одна бляшка, а у молоди *SL* 31.0 мм — две бляшки. У этой же особи имеются четыре бляшки в межглазничном ряду и три — в жаберном. Максимальное число бляшек у взрослых особей в среднем затылочном ряду шесть, в межглазничном — семь, в надглазничном — шесть, в заглазничном — десять, в окологрудном — пять, в жаберном — четыре. У самок степень развития костных бляшек на хвостовом стебле и на хвостовом отделе (без хвостового стебля) в среднем выше, чем у самцов, и существенно выше, чем у преднерестовых самцов (рис. 1, 2; табл. 4). Размеры бляшек у самок также несколько больше, чем у самцов, и существенно больше, чем у нерестовых самцов. У представителей обоих полов в окологрудном ряду бляшки крупные, уплощённые, граничат друг с другом за исключением окологрудного ряда у двух крупных нерестовых самцов, у которых мелкие бляшки с высокими изогнутыми назад вершинами расположены далеко друг от друга (рис. 2).

**О к р а с к а в с п и р т е.** У всех личинок и ювенильных особей голова и тело равномерно тёмные; *D1* тёмный, почти чёрный на конце; остальные плавники светлые. У взрослых особей окраска варьирует. Часть мелких особей *SL* ≤ 50 мм

Таблица 1. Пластические признаки *Eumicrogremus rasficus*

| Признак   | Самки (15 экз.) |      |           | не вступившие в нерест (27 экз.) |      |           | Самцы |      |           | нерестовые (8 экз.) |      |           | лектотип |      |           | Все экземпляры (50 экз.) |   |           |
|-----------|-----------------|------|-----------|----------------------------------|------|-----------|-------|------|-----------|---------------------|------|-----------|----------|------|-----------|--------------------------|---|-----------|
|           | M               | m    | min-max   | M                                | m    | min-max   | M     | m    | min-max   | M                   | m    | min-max   | M        | m    | min-max   | M                        | m | min-max   |
|           |                 |      |           |                                  |      |           |       |      |           |                     |      |           |          |      |           |                          |   |           |
| SL, мм    |                 |      | 39.0–80.7 |                                  |      | 36.0–57.5 |       |      |           |                     |      | 52.7–63.2 |          |      | 62.6      |                          |   | 36.0–80.7 |
| aP        | 39.0            | 8.83 | 20.9–50.1 | 41.4                             | 4.58 | 24–47.7   | 39.5  | 4.11 | 31.2–44.1 | 40.4                | 6.72 | 41.1      | 40.4     | 6.72 | 20.9–50.1 |                          |   | 20.9–50.1 |
| a-disk    | 32.1            | 5.94 | 24.7–44.0 | 29.6                             | 3.74 | 22.6–39.9 | 39.3  | 3.19 | 32.2–42.8 | 31.8                | 4.33 | 33.5      | 31.8     | 4.33 | 22.6–44.0 |                          |   | 22.6–44.0 |
| l disk    | 31.2            | 5.89 | 20.1–45.1 | 33.5                             | 6.34 | 20.3–44.4 |       | *    |           | 32.6                | 6.18 | 28.1      | 32.6     | 6.18 | 20.1–45.1 |                          |   | 20.1–45.1 |
| disk-anus | 20.0            | 3.90 | 14.4–27.6 | 19.0                             | 3.48 | 10.3–27.3 | 20.8  | 3.59 | 14.3–25.0 | 19.5                | 3.62 | 16.8      | 19.5     | 3.62 | 10.3–27.6 |                          |   | 10.3–27.6 |
| anus-A    | 15.7            | 1.70 | 12.1–18.6 | 13.9                             | 2.13 | 10.5–17.3 | 16.1  | 2.61 | 11.4–21.1 | 14.8                | 2.06 | 17.6      | 14.8     | 2.06 | 10.5–21.1 |                          |   | 10.5–21.1 |
| aA        | 79.6            | 4.46 | 72.5–82.5 | 73.4                             | 5.04 | 61.6–79.9 | 75.8  | 1.39 | 74.0–77.9 | 75.6                | 4.34 | 71.9      | 75.6     | 4.34 | 61.6–82.5 |                          |   | 61.6–82.5 |
| aD1       | 41.0            | 3.36 | 36.1–47.5 | 40.4                             | 6.41 | 24.6–52.1 | 39.7  | 3.04 | 34.1–44.8 | 40.5                | 4.99 | 39.6      | 40.5     | 4.99 | 24.6–52.1 |                          |   | 24.6–52.1 |
| aD2       | 69.6            | 6.06 | 53.1–79.7 | 67.5                             | 6.23 | 48.5–74.4 | 70.8  | 3.44 | 66.1–76.4 | 68.6                | 5.78 | 69.6      | 68.6     | 5.78 | 48.5–79.7 |                          |   | 48.5–79.7 |
| c         | 39.8            | 1.40 | 39.7–42.3 | 40.7                             | 2.94 | 32.6–46.0 | 40.9  | 1.41 | 38.2–42.1 | 40.5                | 2.25 | 40.6      | 40.5     | 2.25 | 32.6–46.0 |                          |   | 32.6–46.0 |
| ao        | 13.7            | 1.75 | 9.7–15.9  | 14.6                             | 2.19 | 10.3–18.9 | 15.6  | 1.48 | 12.9–17.4 | 14.5                | 1.95 | 16.8      | 14.5     | 1.95 | 9.7–18.9  |                          |   | 9.7–18.9  |
| o         | 11.8            | 1.30 | 9.5–14.4  | 12.4                             | 1.54 | 10.1–16.1 | 13.3  | 1.21 | 12.1–15.8 | 12.3                | 1.42 | 12.0      | 12.3     | 1.42 | 9.5–16.1  |                          |   | 9.5–16.1  |
| po        | 18.1            | 1.23 | 16.5–20.3 | 17.6                             | 2.12 | 13.6–22.8 | 18.8  | 4.10 | 16.1–29.4 | 17.9                | 2.13 | 16.9      | 17.9     | 2.13 | 13.6–29.4 |                          |   | 13.6–29.4 |
| IP        | 24.9            | 2.75 | 19.5–28.5 | 23.4                             | 3.23 | 17.9–36.5 | 26.9  | 2.35 | 22.4–30.9 | 23.6                | 2.96 | 22.4      | 23.6     | 2.96 | 17.9–36.5 |                          |   | 17.9–36.5 |
| IC        | 22.4            | 1.65 | 19.9–24.3 | 22.6                             | 2.19 | 18.5–27.7 | 22.1  | 1.98 | 19.9–25.9 | 22.5                | 1.99 | —         | 22.5     | 1.99 | 18.5–27.7 |                          |   | 18.5–27.7 |
| hD1       | 29.3            | 6.07 | 20.6–37.4 | 30.1                             | 6.68 | 17.3–46.3 | 25.9  | 2.11 | 24.3–31.1 | 29.2                | 5.84 | 27.1      | 29.2     | 5.84 | 17.3–46.3 |                          |   | 17.3–46.3 |
| hD2       | 18.3            | 2.86 | 13.0–22.8 | 18.0                             | 2.56 | 14.5–27.2 | 18.2  | 1.92 | 14.6–21.0 | 18.1                | 2.56 | 16.8      | 18.1     | 2.56 | 13.0–27.2 |                          |   | 13.0–27.2 |
| hA        | 17.9            | 2.37 | 14.2–22.8 | 17.2                             | 3.30 | 11.8–26.1 | 18.4  | 2.06 | 14.6–21.2 | 17.5                | 2.84 | 15.2      | 17.5     | 2.84 | 11.8–26.1 |                          |   | 11.8–26.1 |
| Hc        | 39.1            | 2.67 | 35.0–43.0 | 38.3                             | 3.68 | 30.2–45.1 | 42.6  | 2.81 | 38.5–45.8 | 39.2                | 3.35 | 42.0      | 39.2     | 3.35 | 30.2–45.8 |                          |   | 30.2–45.8 |
| H         | 50.5            | 2.72 | 46.5–56.9 | 47.6                             | 4.48 | 37.3–55.4 | 52.5  | 3.50 | 48.6–58.1 | 49.3                | 3.80 | 55.9      | 49.3     | 3.80 | 37.3–58.1 |                          |   | 37.3–58.1 |
| HA        | 34.7            | 3.15 | 28.3–40.2 | 33.5                             | 3.38 | 25.4–39.5 | 38.6  | 1.89 | 35.9–41.2 | 34.7                | 3.10 | 38.6      | 34.7     | 3.10 | 25.4–41.2 |                          |   | 25.4–41.2 |
| hpc       | 9.2             | 0.98 | 6.8–10.3  | 9.6                              | 1.18 | 7.5–11.9  | 11.4  | 0.72 | 9.8–12.2  | 9.7                 | 0.98 | 10.1      | 9.7      | 0.98 | 6.8–12.2  |                          |   | 6.8–12.2  |
| wc        | 53.6            | 3.80 | 42.1–57.5 | 52.6                             | 4.32 | 42.4–60.0 | 53.1  | 4.73 | 46.2–61.7 | 53.0                | 4.2  | 54.6      | 53.0     | 4.2  | 42.1–61.7 |                          |   | 42.1–61.7 |
| W         | 47.9            | 8.22 | 28.5–59.8 | 46.9                             | 4.63 | 36.7–56.7 | 44.3  | 4.88 | 35.4–53.7 | 46.9                | 6.28 | 52.7      | 46.9     | 6.28 | 28.5–59.8 |                          |   | 28.5–59.8 |
| io        | 34.7            | 3.15 | 20.8–31.9 | 25.6                             | 3.34 | 20.7–32.9 | 25.6  | 1.94 | 22.5–29.0 | 28.3                | 2.17 | 25.5      | 28.3     | 2.17 | 20.8–32.9 |                          |   | 20.8–32.9 |
| lmx       | 17.2            | 1.21 | 15.4–19.2 | 18.2                             | 1.85 | 14.8–23.3 | 19.7  | 1.34 | 18.1–21.6 | 18.1                | 1.58 | 16.6      | 18.1     | 1.58 | 15.4–23.3 |                          |   | 15.4–23.3 |
| ao        | 34.5            | 4    | 25.6–40.6 | 35.9                             | 5.1  | 25.8–47.1 | 38.1  | 4.6  | 30.8–45.5 | 35.9                | 4.7  | 41.4      | 35.9     | 4.7  | 25.6–45.5 |                          |   | 25.6–45.5 |
| o         | 29.6            | 2.77 | 28.9–34.7 | 30.6                             | 3.8  | 25.7–42   | 32.4  | 2.6  | 29.2–37.5 | 30.6                | 3.3  | 29.6      | 30.6     | 3.3  | 25.7–42   |                          |   | 25.7–42   |
| po        | 45.6            | 1.19 | 44–50.6   | 43.3                             | 4.3  | 37.7–51.9 | 42.8  | 2.2  | 41.2–46.1 | 43.9                | 3.03 | 41.6      | 43.9     | 3.03 | 37.7–51.9 |                          |   | 37.7–51.9 |
| io        | 64.7            | 7.26 | 55.3–81.4 | 63.1                             | 7.4  | 53–75.6   | 62.8  | 4.9  | 53.7–68.9 | 63.5                | 6.96 | 62.8      | 63.5     | 6.96 | 53.7–81.4 |                          |   | 53.7–81.4 |

Примечание. Здесь и в табл. 2: SL – стандартная длина, aP – расстояние от переднего конца рыла до основания грудного плавника, a-disk – от переднего конца рыла до переднего края внутреннего диска, l disk – длина наружного диска, disk-anus – расстояние от заднего края внутреннего диска до ануса, anus-A – от ануса до начала анального плавника, aA – антеанальное расстояние, aD1 и aD2 – 1-е и 2-е антедорсальные расстояния, c – длина головы, ao – длина рыла, o – диаметр глаза, po – заглазное расстояние, IP – длина грудного плавника, IC – длина хвостового плавника, hD1 – высота D1, hD2 – высота D2, hA – высота анального плавника, Hc – высота головы, H – максимальная высота тела (на уровне середины диска), HA – высота тела на уровне начала анального плавника, hpc – высота хвостового стебля, wc – ширина головы, W – максимальная ширина тела, io – межглазничное пространство, lmx – длина верхней челюсти; \*данные только по внутреннему диску. Здесь и в табл. 3: M, m – среднее значение и его ошибка, min-max – пределы варьирования признака.

**Таблица 2.** Достоверность различий средних значений признаков самок, самцов и нерестовых самцов *Eumicrotremus pacificus*

| Признак                | Самки—самцы     |          | Самки—нерестовые самцы |          | Самцы—нерестовые самцы |          |
|------------------------|-----------------|----------|------------------------|----------|------------------------|----------|
|                        | <i>t</i> -value | <i>p</i> | <i>t</i> -value        | <i>p</i> | <i>t</i> -value        | <i>p</i> |
| В % <i>SL</i>          |                 |          |                        |          |                        |          |
| <i>a</i> — <i>disk</i> | 1.685           | 0.100    | −3.093**               | 0.006    | −6.593**               | 0.000    |
| <i>anus</i> — <i>A</i> | 2.745**         | 0.009    | −0.352                 | 0.729    | 2.391*                 | 0.023    |
| <i>aA</i>              | 3.768**         | 0.001    | 2.324                  | 0.031    | −1.300                 | 0.203    |
| <i>ao</i>              | −1.180          | 0.245    | −2.374*                | 0.029    | −1.177                 | 0.247    |
| <i>o</i>               | −1.216          | 0.231    | −2.444*                | 0.024    | −1.374                 | 0.179    |
| <i>lP</i>              | 1.042           | 0.304    | −1.887                 | 0.075    | −2.755**               | 0.009    |
| <i>Hc</i>              | 0.685           | 0.497    | −2.832*                | 0.011    | −2.867*                | 0.007    |
| <i>H</i>               | 2.154*          | 0.038    | −1.368                 | 0.187    | −2.776*                | 0.009    |
| <i>H<sub>A</sub></i>   | 1.026           | 0.311    | −3.171**               | 0.005    | −4.045**               | 0.000    |
| <i>hpc</i>             | −1.025          | 0.312    | −5.233**               | 0.000    | −3.930**               | 0.000    |
| <i>lmx</i>             | −1.763          | 0.086    | −4.319**               | 0.000    | −2.124*                | 0.041    |
| В % <i>c</i>           |                 |          |                        |          |                        |          |
| <i>o</i>               | −0.782          | 0.439    | −2.195*                | 0.041    | −1.256                 | 0.218    |
| <i>po</i>              | 1.764           | 0.086    | 2.674*                 | 0.015    | 0.293                  | 0.771    |

Примечание. *t*-value – расчётное значение критерия Стьюдента, *p* – вероятность ошибки; различия достоверны при *p*: \* < 0.05, \*\* < 0.01.

**Таблица 3.** Счётные признаки по рентгенограммам самок и самцов, нерестовых самцов и лектотипа *Eumicrotremus pacificus*

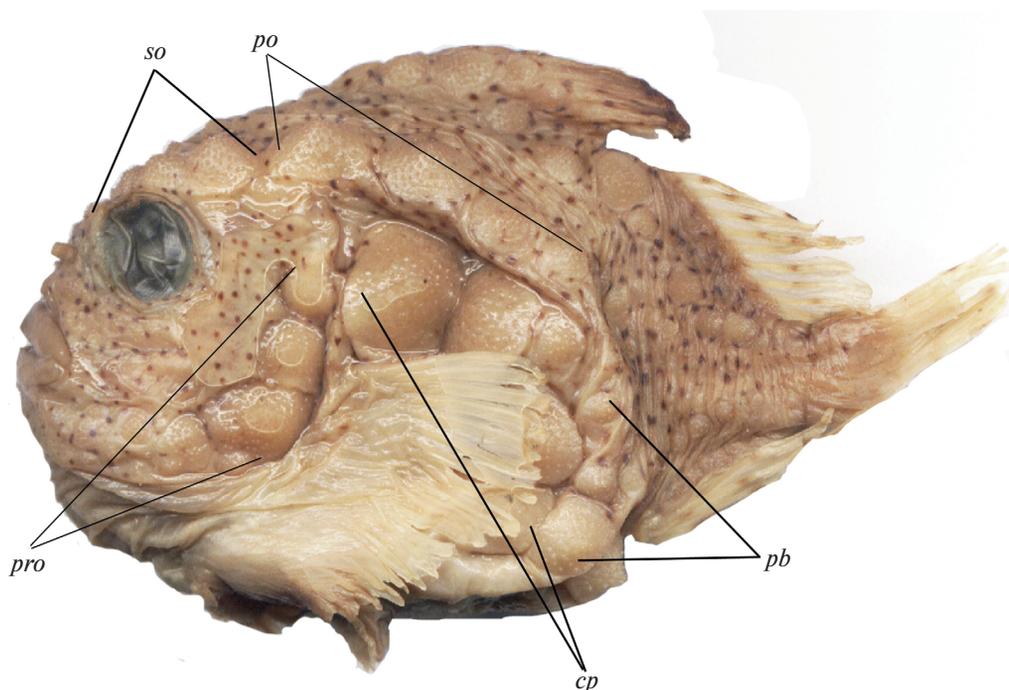
| Признак                    | Самки и самцы (21 экз.) |          |           | Нерестовые самцы (4 экз.) |           | Лектотип |
|----------------------------|-------------------------|----------|-----------|---------------------------|-----------|----------|
|                            | <i>M</i>                | <i>m</i> | min—max   | <i>M</i>                  | min—max   |          |
| <i>SL</i> , мм             |                         |          | 40.3—87.0 |                           | 52.7—63.2 | 62.6     |
| Число позвонков:           |                         |          |           |                           |           |          |
| – туловищных               | 11.0                    | 0.32     | 10—12     | 10.0                      | 10        | 10       |
| – общее                    | 27.3                    | 0.64     | 26—28     | 27.0                      | 27        | 27       |
| <i>D1</i>                  | 6.9                     | 0.50     | 6—8       | 7.0                       | 7         | 7        |
| <i>D2</i> (членистые)      | 9.7                     | 0.57     | 9—11      | 10.0                      | 10        | 9        |
| <i>A</i>                   | 9.9                     | 0.44     | 9—11      | 10.0                      | 9—11      | 10       |
| <i>C</i> (основные)        | 8.9                     | 0.30     | 8—9       | 9.0                       | 9         | 9        |
| Число свободных позвонков: |                         |          |           |                           |           |          |
| – от конца <i>D2</i>       | 6.9                     | 0.44     | 6—8       | 6.7                       | 6—7       | 7        |
| – от конца <i>A</i>        | 6.5                     | 0.60     | 6—7       | 6.7                       | 6—7       | 6        |

имеет светло-коричневую окраску головы, туловища и плавников, из которых тёмный лишь *D1*; у остальных на светло-коричневом туловище встречаются чёрные пятнышки от мелких до средних размеров; на *D2*, *A* и *C* также имеются более или менее выраженные чёрные пятнышки, приуроченные обычно к 1-му и 2-му лучу *D2* и *A* и к верхним лучам *C*. У особей *SL* > 50 мм пятнышки на теле обычно хорошо выражены, наиболее крупные у особей *SL* > 60 мм. На плавниках пят-

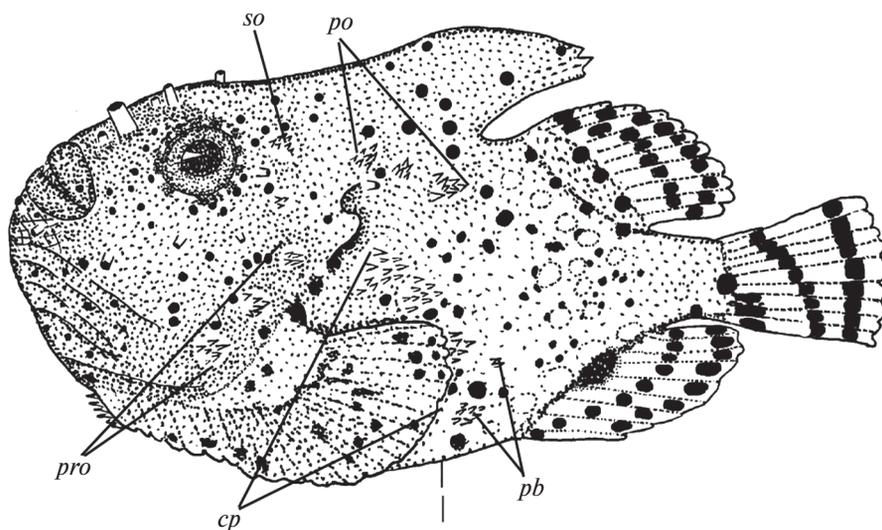
нышки также крупнее и образуют по две продольные полосы вдоль плавниковых лучей *D2* и *A* и две поперечные полосы на *C*. Наиболее заметны пятна на теле и непарных плавниках у нерестовых самцов.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ строения и окраски самок, самцов, нерестовых самцов и лектотипа



**Рис. 1.** Фотография лектотипа *Eumicrotremus pacificus* Schmidt, 1904 – самец *SL* 62.6 мм, ЗИН № 12921. Ряды костных бляшек: *cp* – окологрудной, *pb* – жаберный, *po* – посторбитальный, *pro* – предкрышечный, *so* – надглазничный.



**Рис. 2.** Рисунок нерестового самца *Eumicrotremus pacificus* – *SL* 55.2 мм, ННЦМБ № Ер6-11; обозначения см. на рис. 1.

*E. pacificus* выявил ряд различий между этими группами. Наиболее заметные различия наблюдаются по пластическим признакам и степени развития наружного скелета. Наибольшее число достоверных различий по пластическим признакам (11) установлено между нерестовыми самцами и самками и не достигшими нерестового состояния

самцами. Очевидно, эти признаки характеризуют преобразования нерестовых самцов перед нерестом: удлинение верхней и нижней челюстей, увеличение высоты головы и тела. Самки и самцы *E. pacificus* также достоверно различаются по некоторым пластическим признакам, наиболее значимо – по величине антеанального расстояния,

**Таблица 4.** Распределение костных бляшек наружного скелета у самок, самцов и нерестовых самцов *Eumicrotremus pacificus* (доля особей), %

| Особь                    | n, экз. | SL, мм    | Ряды костных бляшек |                           |                                                     |                       |
|--------------------------|---------|-----------|---------------------|---------------------------|-----------------------------------------------------|-----------------------|
|                          |         |           | межглаз-<br>ничные  | в<br>туловищном<br>отделе | в хвостовом<br>отделе<br>(без хвостового<br>стебля) | в хвостовом<br>стебле |
| Самки                    | 15      | 39.0–80.7 | 100                 | 100                       | 100                                                 | 67                    |
| Самцы:                   |         |           |                     |                           |                                                     |                       |
| – не вступившие в нерест | 37      | 31.0–57.5 | 100                 | 100                       | 89                                                  | 23                    |
| – нерестовые             | 8       | 52.7–63.2 | 0                   | 100                       | 43                                                  | 0                     |

которое больше у самок. Причина этого различия, очевидно, связана с увеличением объёма полости тела в процессе развития гонад у самок.

Степень развития наружного скелета *E. pacificus* характеризуется некоторой изменчивостью в пределах каждой из рассмотренных групп, что соответствует представлениям других исследователей (Шмидт, 1904; Линдберг, Легеза, 1955; Ueno, 1970). Наибольшей степенью развития скелета отличаются самки, лишь у части которых (33%) костные бляшки отсутствуют на хвостовом стебле. Самцы отличаются от самок меньшей степенью развития костных бляшек на хвостовом стебле: они отсутствуют у 77% особей и в хвостовом отделе туловища (без хвостового стебля) – у 11% особей. Нерестовые самцы существенно отличаются от остальных представителей *E. pacificus* полным отсутствием костных бляшек на хвостовом стебле и в межглазничных рядах, заметным сокращением их числа в хвостовом отделе (без хвостового стебля) у 57% особей. Размеры костных бляшек у нерестовых самцов также заметно редуцированы, что особенно заметно у 2 экз. (ННЦМБ Ерб-11 и ЗИН № 303640). При этом у всех этих самцов сохраняется диагностический признак вида – четыре–пять костных бляшек в окологрудном ряду.

Нерестовые самцы *E. pacificus* характеризуются также максимальным развитием нерестовой окраски в виде чёрных пятнышек мелких и средних размеров на теле. На D2, A и C также имеются более или менее выраженные ряды чёрных пятнышек, обычно на 1-м и 2-м лучах D2 и A и верхних лучах C.

Таким образом, самки и не достигшие нерестового состояния самцы *E. pacificus* демонстрируют половой диморфизм по трём пластическим признакам, из которых наиболее заметным является величина антеанального расстояния, а также по большей степени развития наружного скелета в хвостовом отделе самок. Нерестовые самцы существенно отличаются не только от самок, но и от самцов, не участвующих в нересте.

Биркьедал с соавторами (Birkjedal et al., 2007) на основании морфологического и молекулярного исследований *E. eggvinii* Koefoed, 1956 и *E. spinosus* (Fabricius, 1776) из Баренцева моря, Гренландии и банок Ньюфаундленда установили полное сходство двух видов по последовательностям изученных ядерного и двух митохондриальных (*COI*, *COII*) генов и лишь небольшие расхождения по митохондриальному гену цитохрома *b*. Вместе с тем морфологические различия между особями этих видов оказались значительными: установлены достоверные различия по 22 морфологическим признакам. В частности, у *E. eggvinii* достоверно большие, чем у *E. spinosus*, средние значения следующих признаков: относительная длина и ширина головы, ширина рта, длина рыла, длина основания D1 и A, длина основания P, длина и ширина диска, расстояние от рыла до ануса. Биркьедал с соавторами (Birkjedal et al., 2007) не использовали традиционный подход к оценке диагностических признаков наружного скелета, но они подсчитали общее число костных бляшек на левой стороне рыбы, что дало им возможность обнаружить значительное расхождение по этому признаку *E. spinosus* и *E. eggvinii*. На основании результатов молекулярного анализа авторы сделали вывод о том, что особи *E. eggvinii* представляют собой самцов *E. spinosus*, а значительные различия между самцами и самками *E. spinosus* по общему числу костных бляшек привели их к заключению о существенной изменчивости в степени развития наружного скелета и у остальных видов круглопёрых. В последующих фаунистических списках (Mecklenburg et al., 2011, 2018; Парин и др., 2014) *E. eggvinii* рассматривается как синоним *E. spinosus*. Недавно Воскобойникова и Чернова (2016) обнаружили в материалах фондовой коллекции ЗИН РАН самцов *E. spinosus*, сходных по строению внешнего скелета и ряду других морфологических признаков с самками этого вида. На этом основании был восстановлен видовой статус *E. eggvinii*. В настоящем исследовании между самками и нерестовыми самцами *E. pacificus* отмече-

ны различия по длине maxillare и длине рыла, сходные с различиями между *E. spinosus* и *E. eggvinii* (Byrkjedal et al., 2007). Не достигшие нерестового состояния самцы и нерестовые самцы *E. pacificus* так же отличаются между собой по длине maxillare, как и *E. spinosus* и *E. eggvinii*. Кроме того, можно отметить сходство в редукции наружного скелета *E. eggvinii* и нерестовых самцов *E. pacificus*. В результате настоящего исследования морфологической изменчивости *E. pacificus* и сопоставления структуры полов *E. spinosus* и *E. pacificus* можно предположить, что *E. eggvinii*, возможно, являются нерестовыми самцами *E. spinosus*.

Таким образом, в результате изучения морфологической изменчивости *E. pacificus* установлены пределы изменчивости морфометрических признаков и строения наружного скелета в рамках одного вида круглоротов. Выявлен половой диморфизм *E. pacificus*. Показано, что самки характеризуются стабильностью строения наружного скелета на протяжении всего взрослого периода жизни. У нерестовых самцов происходит существенная редукция наружного скелета и изменение величин ряда пластических признаков, по-видимому, связанные с особенностями нереста видов *Eumicrotremus* (Воскобойникова и др., 2017). Можно предположить, что при внимательном изучении других видов рода будет обнаружена сходная дифференциация самок, самцов и нерестовых самцов по морфологическим признакам.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ЗИН РАН: А.В. Балушкину за обсуждение результатов исследования и критическое прочтение рукописи, А.О. Юрцевой — за консультации по работе в программе Statistica и обсуждение результатов исследования; наша сердечная благодарность старшему хранителю Г.А. Волковой за большую помощь в работе с материалом. Мы благодарны неизвестному рецензенту за ценные замечания и указания.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, проект № 16-04-00456 и выполнена в рамках гостемы № АААА-А17-117030310197-7.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воскобойникова О.С., Назаркин М.В. 2015. Переописание колючего круглорота Андрияшева *Eumicrotremus*

*andriashevi* с выделением нового подвида *Eumicrotremus andriashevi aculeatus* ssp. nov. (Cyclopteridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 139–145.

Воскобойникова О.С., Чернова Н.В. 2016. Восстановление валидности круглорота Эггвина *Eumicrotremus eggvini* (Cyclopteridae) и его новая находка у Земли Франца-Иосифа (Баренцево море) // Там же. Т. 56. № 1. С. 34–40.

Воскобойникова О.С., Баланов А.А., Кудрявцева О.Ю. и др. 2017. Актуальные проблемы систематики круглоротовых рыб семейства Cyclopteridae // Матер. юбилей. отчет. сессии, посвящ. 185-летию ЗИН РАН. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 27–30.

Линдберг Г.У., Лебеза М.И. 1955. Обзор родов и видов рыб подсемейства Cyclopterinae (Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 18. С. 389–458.

Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.

Шмидт П.Ю. 1904. Рыбы восточных морей Российской империи. Научные результаты Корейско-Сахалинской экспедиции Императорского Русского Географического Общества. СПб.: Изд-во Императ. рус. геогр. о-ва, 466 с.

Byrkjedal I., Rees D.J., Willassen E. 2007. Lumping lump-suckers: molecular and morphological insights into taxonomic status of *Eumicrotremus spinosus* (Fabricius, 1776) and *Eumicrotremus eggvini* Koefoed, 1956 (Teleostei: Cyclopteridae) // J. Fish. Biol. V. 71. P. 111–131.

Kai Y., Stevenson D.E., Ueda Y. et al. 2015. Molecular insights into geographic and morphological variation within the *Eumicrotremus asperimus* species complex (Cottoidei: Cyclopteridae) // Ichthyol. Res. V. 62. P. 396–408.

Lee S.J., Kim Y.-K., Moon D.Y.K., Kai J.-K. 2015. Taxonomic review of the Korean lumpsucker “Do-chi” reported previously as *Eumicrotremus orbis* (Pisces: Cyclopteridae) based on morphological and molecular characters // Fish. Aquat. Sci. V. 18. № 4. P. 405–410.

Lee S.J., Kim J.-K., Ikeguchi S., Nakabo T. 2017. Taxonomic review of dwarf species of *Eumicrotremus* (Actinopterygii: Cottoidei: Cyclopteridae) with descriptions of two new species from the western North Pacific // Zootaxa. V. 4282. № 2. P. 337–349.

Mecklenburg C.W., Miller P.R., Steinke D. 2011. Biodiversity of the Arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // Mar. Biodiversity. V. 41. № 1. P. 109–140.

Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. 2018. Marine fishes of the Arctic Region. V. I. Conservation of Arctic Flora and Fauna. Akureyri, Iceland: CAFF, 454 p.

Stevenson D., Mecklenburg K.W., Kai Y. 2017. Taxonomic clarification of the *Eumicrotremus asperimus* species complex (Teleostei: Cyclopteridae) in the eastern North Pacific // Zootaxa. V. 4294. № 4. P. 419–435.

Ueno T. 1970. Fauna Japonica: Cyclopteridae (Pisces). Tokyo: Acad. Press Jpn., 233 p.