

МОРФОЛОГИЯ СПЕРМАТОЗОИДОВ РЫБ СЕМЕЙСТВА MULLIDAE: *UPENEUS SULPHUREUS*

© 2020 г. Н. Г. Емельянова¹, *, Д. А. Павлов¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: enata744@mail.ru

Поступила в редакцию 07.03.2019 г.

После доработки 07.03.2019 г.

Принята к публикации 20.04.2019 г.

Методами сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии исследована морфология сперматозоидов *Upeneus sulphureus* и проведено сравнение формы головок сперматозоидов у *U. sulphureus*, *U. tragula*, *U. margarethae* и *Parupeneus multifasciatus*. Сперматозоид *U. sulphureus* имеет овальную головку, уплощённую с одной стороны, ядро с глубоким U-образным вырезом, коаксиально расположенные центриоли и два сечения митохондрий в средней части. Со стороны уплощения головки её апикальный конец слегка изогнут и заострён. По форме головки *U. tragula* и *U. margarethae* отличаются от всех представителей семейства Mullidae, морфология сперматозоидов которых описана до настоящего времени, наличием сильно изогнутого и заострённого апикального конца головки и одного сечения митохондрий в средней части. Данные по сравнительной морфологии сперматозоидов обсуждаются в связи с существующими филогенетическими схемами.

Ключевые слова: *Upeneus sulphureus*, сперматозоиды, морфология, форма головки, ультраструктура, центриолярный комплекс.

DOI: 10.31857/S004287522001004X

Морфология сперматозоидов рыб отражает их эволюционную историю, может использоваться в качестве дополнительных таксономических признаков и для анализа особенностей биологии размножения (Jamieson, 1991; Mattei, 1991). Ультраструктура сперматозоидов в сравнительном плане описана у относительно небольшого числа морских рыб, включая, например, представителей семейств Apogonidae (Lahnsteiner, 2003), Sparidae (Maricchiolo et al., 2004; Mahmoud, 2010), Scorpaenidae, Synanceiidae (Sâbat et al., 2009; Павлов, Емельянова, 2018) и Sebastidae (Vila et al., 2010). Эти работы показали, что в пределах крупных таксономических групп (подотряды и семейства) сперматозоиды характеризуются общим планом строения, но существует значительная межвидовая изменчивость.

Данные по ультраструктуре сперматозоидов рыб семейства Mullidae приведены для западноафриканской барабули *Pseudupeneus prayensis* (= *Upeneus prayensis*) (Boisson et al., 1969), европейской барабули *Mullus barbatus* (Lahnsteiner, Patzner, 1995), чернопятнистой барабули *Parupeneus spilurus* (= *Paraupeneus spilurus*) (Gwo et al., 2004), полосатой зубатой барабули *P. multifasciatus*, двухцветной барабули *P. barberinoides* (Емельянова, Павлов, 2012), чернополосой козобородки *Upene-*

us tragula и *U. margarethae* (Емельянова, Павлов, 2014). Сперматозоиды двух последних видов имеют необычную для костиных рыб форму с сильно изогнутым и заострённым апикальным концом головки. Род *Upeneus* включает виды, характеризующиеся значительным разнообразием. В последнее время описано несколько новых видов, общее число которых составляет 42 (Uiblein, Gouws, 2015; Uiblein et al., 2017, 2019). Имеется ли специфическая форма сперматозоида у других представителей рода *Upeneus*, пока остаётся неясным. Анализ морфологии сперматозоидов может быть полезным для выяснения филогенетических взаимоотношений видов в пределах рода и в целом в семействе Mullidae.

Жёлтая козобородка *U. sulphureus* распространена в следующих регионах: Красное море, Персидский залив, Мадагаскар, Сейшельские острова, Реюньон, Пакистан, Индия, Шри Ланка, Андаманское море, Индонезия, Новая Гвинея, Фиджи, Новая Кaledония, Филиппины, Южная Япония (Uiblein, Heemstra, 2010). Обитает в прибрежных водах и эстуариях на глубине от 10 до 90 м, достигает полной длины (*TL*) 23 см, является объектом промысла (Randall, Kulbicki, 2006; Froese, Pauly, 2019).

Цель работы – описать особенности морфологии сперматозоидов *U. sulphureus*. Биология жёлтой козобородки остаётся слабо исследованной. В связи с этим мы приводим некоторые биологические характеристики особей из прибрежной зоны Центрального Вьетнама.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особи *U. sulphureus* были приобретены на рыбных рынках г. Нячанг (южная часть Центрального Вьетнама) и Дананг (Центральный Вьетнам) в 2013–2017 гг.. Биологический анализ и фиксацию материала проводили на базе Приморского отделения Российской–вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (Нячанг), а также в г. Дананг. Для электронной сканирующей микроскопии (СЭМ) и трансмиссионной микроскопии (ТЭМ) использовали фрагменты семяпроводов самцов, отловленных в зал. Нячанг в 2017 г. Фиксатором служила смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере pH 7.4 с добавлением хлористого натрия (2.5%) и сахара-зы (1.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхокиси осмия. Дальнейшую обработку для СЭМ и ТЭМ проводили общепринятыми методами (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в растровом электронном микроскопе CamScan S-4 (“Cambridge Instruments”, Великобритания) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 Jeol (“Jeol”, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для получения изображений использовали цифровую камеру ES-500W (“Gatan”, США) и компьютерную программу Digital Micrograph. Измерения объектов проведены посредством компьютерной программы ImageJ.

Для сравнения морфологии сперматозоидов *U. sulphureus* с другими видами использовали полученные нами ранее (Емельянова, Павлов, 2012, 2014) изображения сперматозоидов *U. tragula*, *U. margarethae* и *P. multifasciatus*. Самцы трёх последних видов также отловлены в зал. Нячанг¹. Форму головок сперматозоидов сравнивали, выбирая изображения (СЭМ) сбоку и “в профиль” с

заметным на одной стороне головки уплощением (при его наличии) или с изгибом её апикальной части. Контрастное изображение головки сперматозоида (без части жгутика, которую удаляли посредством программы Photoshop) обрабатывали в программе ImageJ (Image–Adjust–Threshold). Используя инструмент Wand (tracing) tool, получали изображение белой головки сперматозоида на чёрном фоне, которое конвертировали в RGB (24-bit) bmp-файл для последующего анализа. Изображения головок сперматозоидов ориентировали уплощением или вогнутой частью головки вверх (Photoshop) и обрабатывали посредством эллиптического анализа Фурье и пакета SHAPE 1.3 (Iwata, Ukai, 2002). Этот анализ предусматривает описание контура, которое не зависит от его ориентации, размера и начальной точки отсчёта. Контур головки сперматозоида описывается несколькими гармониками, каждая из которых характеризуется четырьмя коэффициентами (дескрипторами Фурье). Чем больше число гармоник, тем более точно описывается контур (Kuhl, Giardina, 1982). Первоначальное число гармоник составило 20. Три первых коэффициента первой гармоники не использованы для анализа, поскольку они являются константами и применяются для нормализации остальных гармоник, но четвёртый коэффициент включён в модель. Для определения необходимого и достаточного числа гармоник в программе PAST 2.17 (Hammer et al., 2001) последовательно удаляли коэффициенты последних гармоник, вносящих наименьший вклад в дискриминацию, и анализировали распределение точек в пространстве главных компонент. Это распределение практически не менялось при удалении коэффициентов 16 гармоник. Таким образом, число дескрипторов Фурье, описывающих контур каждой головки сперматозоида, составило 13.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологические показатели *U. sulphureus*. Среди особей *FL* 98–104 мм из зал. Нячанг пол удалось определить лишь у трёх самок с яичниками II стадии зрелости (таблица). Особи *FL* 109–165 мм, отловленные в районе Дананга в январе, не участвовали в размножении, что подтверждается низкими значениями гонадосоматического индекса (ГСИ) самок и самцов. Большинство самок имели яичники II стадии зрелости. В гонадах заметны единичные, чуть более крупные ооциты, возможно, являющиеся клетками, вступившими в период вителлогенеза. У двух наиболее крупных особей массой 95.7 и 71.0 г. в яичниках обнаружены атретические тела – остатки резорбировавшихся желтковых ооцитов. У всех самцов среди половых клеток присутствовали сперматозоиды, более многочисленные в семяпроводах, чем в семенниках. В зал. Нячанг в апреле все особи *FL* 134–165 мм

¹ Вид *U. margarethae* впервые описан из западной части Индийского океана (Uiblein, Heemstra, 2010). Впоследствии оказалось, что представители этого (или близкого) вида широко распространены в прибрежной зоне Вьетнама (Емельянова, Павлов, 2014; Павлов, Емельянова, 2016). Их предварительно назвали *U. cf margarethae*, или *U. margarethae*. Последнее название использовано и в этой статье. Недавно особи, распространённые от Южной Индонезии до Сингапура, Сиамского залива, Вьетнама, Центральных Филиппин, Южного Китая, Тайваня и Южной Японии выделены в новый вид *Upeneus heterospinus* n. sp. Uiblein et Pavlov (Uiblein et al., 2019).

Биологические показатели *Upeneus sulphureus*

Показатель	Район, месяц и год сбора					
	Дананг, 01.2013		Нячанг			
			02.2016	04.2017	Самки	Самцы
	Самки	Самцы	juv.	Самки	Самки	Самцы
Длина по Смитту (FL), мм	120–165 138 (17)	109–146 121 (10)	98–104 101 (3)	100–104 102 (2)	151–165 158 (7)	134–157 145 (7)
Масса, г	34.8–95.7 54.3 (21.7)	25.3–55.2 35.9 (9.0)	17.6–20.7 18.6 (1.4)	19.8–20.9 20.5 (0.5)	68.5–97.3 80.4 (15.0)	46.1–73.8 57.2 (8.4)
ГСИ, %	0.6–1.0 0.8 (0.1)	0.3–1.1 0.6 (0.3)	—	0.25–0.42 0.35 (0.09)	4.6–6.6 5.5 (1.0)	1.5–3.1 2.4 (0.4)
Число рыб, экз.	7	15	5	3	3	18

Примечание. ГСИ – гонадосоматический индекс, % массы тела без внутренностей; juv. – ювенильные особи; над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой за скобками – среднее значение, в скобках – среднее квадратическое отклонение.

участвовали в размножении. Яичники самок находились на IV стадии зрелости (старшая генерация ооцитов представлена заполненными желтком клетками); семенники самцов – на IV и IV–V стадии.

Особенности морфологии сперматозоидов. Сперматозоиды *U. sulphureus* имеют головку овальной формы, незначительную по размеру среднюю часть и жгутик. При изучении с помощью СЭМ средняя часть сперматозоида не выражена (рис. 1а). Головка несколько более широкая в базальной части по сравнению с апикальной и на одной стороне уплощена. Со стороны уплощения головки её апикальный конец слегка изогнут и заострён (рис. 1б). По данным СЭМ, длина головки составляет 1.5–1.8 (в среднем 1.7) мкм, наибольшая ширина в базальной части – 1.4–1.0 (1.2) мкм ($n = 15$), длина жгутика – 44–57 (50) мкм ($n = 9$). Головка сперматозоида окружена ядерной мембраной, не содержащей пор, и плазмалеммой. Хроматиновый материал головки плотно упакован. Углубление в основании ядра, в цитоплазме которого находится центриолярный комплекс и базальная часть жгутика, сильно развито, имеет форму перевёрнутой буквы U и составляет около 90% длины ядра. Оно расположено в центре основания ядра, реже – слегка эксцентрично. Проксимальная центриоль расположена над дистальной и обычно слегка смещена относительно последней. Она видна в виде округлого веретено-подобного образования или полукольца высокой электронной плотности. На продольных срезах в цитоплазме средней части обычно имеются два сечения митохондрий, на поперечных – три или четыре. Аксонема жгутика построена по классической схеме и состоит из девяти дуплетов периферических микротрубочек и двух центральных – (9 × 2) + 2. Микротрубочки аксонемы электроно-

прозрачны. Аксонема окружена цитоплазматическим чехлом, имеющим неодинаковую ширину в разных участках жгутика и образующим латеральные гребни.

По форме головки и ультраструктуре сперматозоидов *U. sulphureus* отличается от *U. tragula* и *U. margarethae* (рис. 1в–1е) и сближается с *P. multifasciatus* (рис. 1ж, 1з). Очевидно, в связи с сильно изогнутым апикальным концом головки у *U. tragula* и *U. margarethae* проксимальные центриоли в большей степени, чем у других видов, смещены по отношению к дистальным. В средней части сперматозоидов *U. tragula* и *U. margarethae* заметно лишь одно сечение митохондрий.

Сравнение формы головки сперматозоида у четырёх видов с помощью эллиптического анализа Фурье показало, что в целом она специфична для вида (рис. 2, рис. 3). Уплощение головки сперматозоида *P. multifasciatus* (рис. 2г) проявляется в небольшой степени и заметно не у всех клеток, в то время как аналогичное уплощение у *U. sulphureus* (рис. 2а) более выражено. Апикальный конец головки слегка более изогнут у *U. tragula*, чем у *U. margarethae* (рис. 2б, 2в). В пространстве главных компонент *U. sulphureus* + *P. multifasciatus* и *U. tragula* + *U. margarethae* чётко обособлены друг от друга, а дискриминация почти полностью определяется первой главной компонентой (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В статьях, посвящённых биологии *U. sulphureus* из разных регионов, затрагиваются преимущественно вопросы промышленного рыболовства, структуры популяций, роста и питания рыб; многие из этих статей цитируются в работе, посвящённой состоянию популяций этого вида в севе-

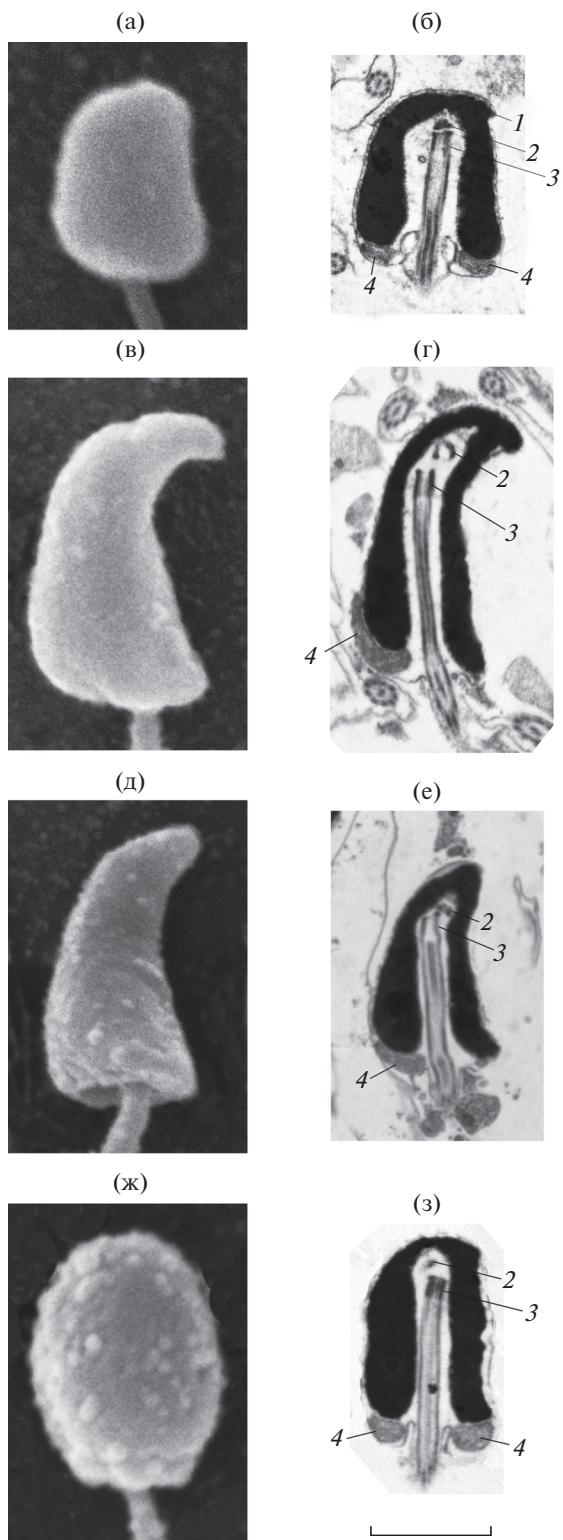


Рис. 1. Морфология сперматозоидов видов семейства Mullidae: а, б – *Upeneus sulphureus*; в, г – *U. tragula*; д, е – *U. margarethae*; ж, з – *Parupeneus multifasciatus*; а, в, д, ж – сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), б, г, е, з – трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ). 1 – слегка изогнутый и заострённый апикальный конец головки, 2 – proxимальная центриоль, 3 – дистальная центриоль, 4 – митохондрия. Масштаб: 1 мкм.

ро-западной части Персидского залива (Mohamed, Resen, 2010). Данные по репродуктивным характеристикам *U. sulphureus* в литературе практически отсутствуют. Сообщается, что в прибрежной зоне штатов Андхра и Орисса (Индия) размножение *U. sulphureus* наблюдается, главным образом, с января по май, причём 50% особей созревают по достижении *TL* 131 мм (Reuben et al., 1994). Эта длина соответствует \approx 116 мм *FL*. По нашим данным, все рыбы *FL* $<$ 104 мм не достигли половой зрелости. Отсутствие размножающихся рыб в январе может свидетельствовать о том, что, как и в прибрежной зоне Индии, нерест является сезонным и, по-видимому, происходит весной, по крайней мере в районе Дананга. Во время размножения ГСИ самок *U. sulphureus*, достигающий 6.6%, близок к ГСИ самок других видов рода *Upeneus*. Например, ГСИ *U. tragula* достигает 8.5% (Pavlov et al., 2014), *U. margarethae* – 7.9% (Павлов, Емельянова, 2016), *Upeneus pori* – 7.5% (Ramadan, El-Halfawy, 2014). В то же время ГСИ самцов *U. sulphureus*, достигающий 3.1%, оказался необычно высок. Близкое максимальное значение ГСИ самцов (2.8%) зарегистрировано лишь у *Mullus barbatus* из Тунисского залива (Cherif et al., 2007). У остальных видов семейства Mullidae максимальные значения ГСИ самцов значительно меньше: *U. tragula* – 0.8% (Pavlov et al., 2014), *U. margarethae* – 0.7% (Павлов, Емельянова, 2016), *P. multifasciatus* – 1.1% (Павлов и др., 2011), *P. barherinus* – 1.1% (Wahbeh, Ajiad, 1985), *Mulloidess flavigilatus* и *M. vanicolensis* – 0.7% (Wahbeh, 1992), *Pseudupeneus grandisquamis* – 1.1% (Lucano-Ramírez et al., 2006).

На основе имеющихся сведений по ультраструктуре сперматозоидов видов семейства Mullidae можно выделить следующие плазиоморфные признаки. Головка умеренно удлинённая с U-образным ядром. Глубокое проникновение центриолярного комплекса и основания жгутика в углубление в ядре, по-видимому, способствует надёжной фиксации жгутика (Gwo et al., 2004). Средняя часть слабо выражена и включает несколько митохондрий, расположенных в один ряд. Другой характерный признак – наличие более или менее коаксиально расположенных центриолей, хотя проксимальные и дистальные центриоли могут быть слегка смещены друг относительно друга, что наблюдается у *M. barbatus* (Lahnsteiner, Patzner, 1995), *P. spilurus* (Gwo et al., 2004), *P. multifasciatus*, *P. barherinoides* (Емельянова, Павлов, 2012), *U. sulphureus* (наша статья) и в наибольшей степени у *U. tragula* и *U. margarethae* (Емельянова, Павлов, 2014).

Средняя часть сперматозоидов *M. barbatus* и *P. spilurus* на продольном срезе имеет два сечения митохондрий, митохондрии плотно прилегают друг к другу, а их число на поперечных срезах равно соответственно пяти (Lahnsteiner, Patzner,

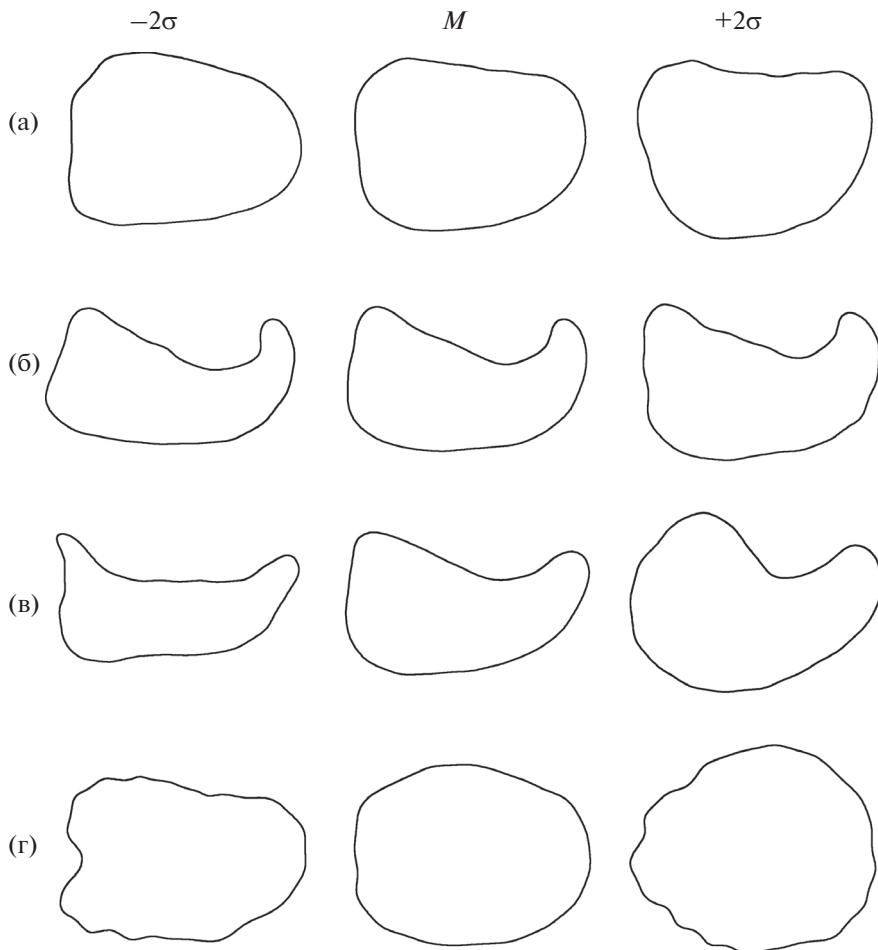


Рис. 2. Реконструированные контуры головки сперматозоида (СЭМ) видов семейства Mullidae по результатам анализа коэффициентов Фурье методом главных компонент: а – *Upeneus sulphureus*, б – *U. tragula*, в – *U. margaretha*, г – *Parupeneus multifasciatus*. Приведены контуры, описываемые первой главной компонентой; 2σ – два средних квадратических отклонения, M – усреднённый контур.

1995, 1998) и шести (Gwo et al., 2004). Такое же расположение митохондрий, очевидно, свойственно *P. multifasciatus* и *P. barberinoides* (Емельянова, Павлов, 2012), в то время как у *U. sulphureus* число митохондрий варьирует от трёх до четырёх. На продольных срезах сперматозоидов *U. tragula* и *U. margaretha* имеется лишь одно сечение митохондрий, в некоторых случаях заметна незначительная по размеру часть 2-го сечения, а клетки без сечений отсутствуют. Такая особенность продольных срезов позволяет предположить наличие не более трёх митохондрий.

В головках сперматозоидов рода *Upeneus* хроматин плотно упакован, тогда как у *P. multifasciatus* и *P. barberinoides* отдельные глыбки хроматина всё же различимы; и это более отчётливо выражено в сперматозоидах последнего вида (Емельянова, Павлов, 2012). Известно, что компактная локализация хроматина связана с отсутстви-

ем синтетических процессов в ядре до момента оплодотворения (Данилова, 1978).

Наличие латеральных гребней жгутика (формирующихся в связи с разной толщиной цитоплазматического чехла, окружающего жгутик) отмечено у *M. barbatus* (Lahnsteiner, Patzner, 1995, 1998), *P. multifasciatus*, *P. barberinoides* (Емельянова, Павлов, 2012), *U. tragula*, *U. margaretha* (Емельянова, Павлов, 2014) и *U. sulphureus* (наша статья), но эти структуры не обнаружены у *P. spilurus* (Gwo et al., 2004).

Виды семейства Mullidae значительно отличаются по форме головки сперматозоида. Головка, уплощённая с одной стороны, впервые отмечена у *P. spilurus* (Gwo et al., 2004). Позднее такая же форма головки описана у *P. multifasciatus*, *P. barberinoides* (Емельянова, Павлов, 2012) и *U. sulphureus* (наша статья). Форма головки сперматозоида может быть достаточно точно описана с помощью эллиптического анализа Фурье, который под-

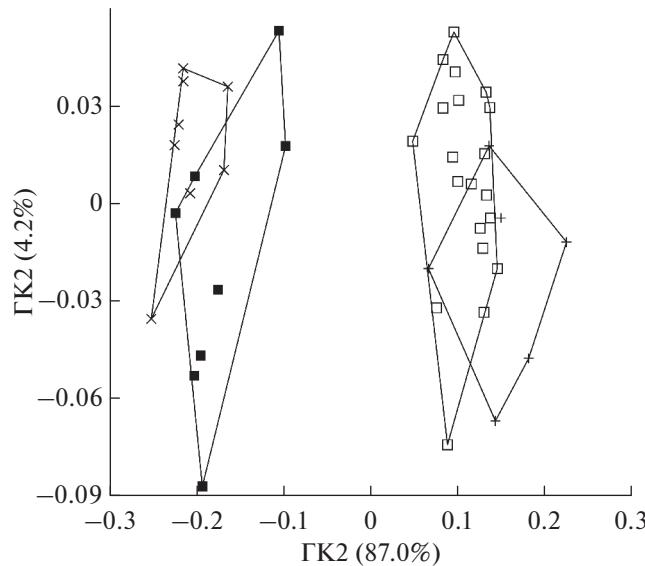


Рис. 3. Распределение сперматозоидов видов семейства Mullidae по форме головки (СЭМ) на основе анализа коэффициентов Фурье в пространстве главных компонент (ГК): (□) – *Upeneus sulphureus*; (×) – *U. tragula*; (■) – *U. margarethae*; (+) – *Parupeneus multifasciatus*.

твёрждает отмеченную ранее (Емельянова, Павлов, 2014) уникальную форму головки сперматозоида *U. tragula* и *U. margarethae* со значительно изогнутой и заострённой апикальной частью. Функциональное значение такой формы головки, очевидно, состоит в обеспечении надёжной фиксации сперматозоида в воронке микропиле ооцита в условиях микротурбулентности. Принцип фиксации может быть подобен действию рога якоря. Как отмечено выше, тенденция к формированию асимметрии головки сперматозоида проявляется у ряда видов рода *Parupeneus*, а также у *U. sulphureus*. Морфология сперматозоидов *U. sulphureus* со слегка изогнутым и заострённым апикальным концом головки, по-видимому, является переходной к необычной форме сперматозоидов *U. tragula* и *U. margarethae*.

Характеристики подвижности сперматозоидов рыб после активации определяются такими морфологическими параметрами, как форма головки, влияющая на гидродинамические свойства гамет, число митохондрий, определяющих энергетические запасы, и наличие латеральных гребней жгутика, увеличивающих силу его биения (Lahnsteiner, Patzner, 1998). Вместе с тем связь морфологии сперматозоидов *M. barbatus* и *U. tragula* с их подвижностью оказалась достаточно сложной. Несмотря на большее число митохондрий в средней части сперматозоида у первого вида, продолжительность подвижности гамет после активации составляет соответственно 1 мин 30 с (Lahnsteiner, Patzner, 1998) и 5 мин (Емельянова

и др., 2015). Не исключено, что меньшая продолжительность подвижности сперматозоидов у *M. barbatus* компенсируется их значительной концентрацией в связи с высокими значениями ГСИ (см. выше). Следует отметить, что среди представителей семейства Mullidae нерест описан, по-видимому, лишь у черноморской султанки *M. barbatus ponticus* по наблюдениям в аквариуме (Овен, 2004). Икрометание и осеменение ооцитов осуществлялись у дна, после чего яйца сразу всплывали, что предполагает непродолжительный контакт между гаметами.

Таким образом, имеющиеся сведения по морфологии сперматозоидов рыб семейства Mullidae не позволяют выделить признаки, характерные для отдельных родов, но подтверждают филогенетическую близость *U. tragula* и *U. margarethae*, отмеченную на основе морфологического анализа (Uiblein, Heemstra, 2010), оценки формы отолитов (Павлов, 2016) и молекулярного анализа (Bos, 2014; Uiblein et al., 2016). В пределах рода *Upeneus* виды объединены первоначально в четыре группы (Uiblein, Heemstra, 2010), а впоследствии в шесть групп (Uiblein et al., 2019), причём *U. sulphureus*, *U. tragula* и *U. margarethae* входят в состав групп видов “*mollucensis*”, “*tragula*” и “*margarethae*” соответственно. По молекулярным данным (анализ последовательности нуклеотидов в фрагменте субъединицы I цитохрома С-оксидазы (COI)), при использовании видов рода *Mulloidichthys* и *Parupeneus* в качестве аутогрупп, *U. sulphureus*, с одной стороны, и *U. tragula* + *U. margarethae*, с другой, входят в состав двух крупных сестринских клад, причём монофилия выделенной по морфологическим признакам группы “*tragula*” (включющей *U. margarethae*) не подтверждается (Bos, 2014; Uiblein et al., 2016). Из исследованных видов во вторую кладу вместе с *U. tragula* + *U. margarethae* в одном случае входят *U. japonicus* и *U. pori* (Bos, 2014), а в другом – *U. heemstra*, *U. guttatus* и *U. parva* (Uiblein et al., 2016). Уникальная форма головки сперматозоидов *U. tragula* и *U. margarethae*, очевидно, является синапоморфным признаком. Наличие этого признака у других видов позволит уточнить филогенетические отношения в пределах рода *Upeneus*.

Генетический анализ нескольких представителей семейства Mullidae из Красного и Средиземного морей показал, что виды родов *Mullus*, *Parupeneus* и *Mulloidichthys* являются сестринской группой по отношению к видам рода *Upeneus* (Golani, Ritte, 1999). Эти результаты подтверждены секвенированием полного митохондриального генома ряда видов костистых рыб, включая шесть видов семейства Mullidae: *U. japonicus* и *U. tragula* являются сестринской группой по отношению к трём видам рода *Parupeneus* и *Mulloidichthys vanicolensis* (Song et al., 2017). По остеологическим и миологическим признакам виды родов *Parupeneus* и

Pseudupeneus в наибольшей степени отличаются от остальных барабулевых рыб и рассматриваются как наиболее специализированные. Специализация связана главным образом с относительным удлинением рыла, а значительная степень развития зубов в ротовом аппарате представителей рода *Upeneus* является генерализованным признаком (Gosline, 1984). В филогенетической схеме, построенной по ряду анатомических признаков, виды рода *Upeneus* и *Parupeneus* также рассматриваются как соответственно наиболее генерализованные и специализированные (Kim, 2002. Fig. 100). На основе морфологии сперматозоидов можно предположить противоположную ситуацию. Округлая и сравнительно симметричная головка может рассматриваться как плезиоморфный признак семейства, в то время как асимметричная головка с сильно изогнутой апикальной частью, по крайней мере у некоторых видов рода *Upeneus*, является филогенетически продвинутым признаком.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем признательность Во Тхи Ха и Динь Тхи Хай Йен (Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра) за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ СТАТЬИ

Исследования профинансираны Российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром (Нячанг, Вьетнам).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Данилова Л.В. 1978. Ультраструктурное исследование сперматогенеза. М.: Наука, 208 с.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2012. Ультраструктура гамет некоторых видов семейства Mullidae Южно-Китайского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 701–707.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2014. Ультраструктура гамет двух видов рода *Upeneus* (Mullidae) Южно-Китайского моря // Там же. Т. 54. № 3. С. 352–358.
<https://doi.org/10.7868/S0042875214030023>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2015. Состояние гонад, подвижность сперматозоидов и начальные стадии эмбрионального развития *Upeneus tragula* (Mullidae) // Там же. Т. 55. № 2. С. 196–206.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215020071>
- Овен Л.С. 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения, как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 186 с.
- Павлов Д.А. 2016. Дифференциация трёх видов рода *Upeneus* (Mullidae) по форме отолитов // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 41–55.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216010112>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2016. Особенности размножения *Upeneus margarethae* (Mullidae) – вида, впервые обнаруженного в прибрежной зоне Вьетнама // Там же. Т. 56. № 4. С. 474–486.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216040135>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2018. Сравнительный анализ морфологии сперматозоидов у трёх видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Там же. Т. 58. № 2. С. 201–214.
<https://doi.org/10.7868/S0042875218020091>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2011. Размножение и начальное развитие полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) // Там же. Т. 51. № 5. С. 628–641.
- Уккли Б. 1975. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 324 с.
- Boisson C., Mattei X., Mattei C. 1969. Mise en place et evolution du complexe centriolaire au cours de la spermiogenese d'*Upeneus prayensis* C.V. (Poisson Mullidae) // J. Microscopie (Paris). V. 8. P. 103–112.
- Bos A.R. 2014. *Upeneus nigromarginatus*, a new species of goatfish (Perciformes: Mullidae) from the Philippines // Raffles Bull. Zool. V. 62. P. 745–753.
- Cherif M., Zarrad R., Gharbi H. et al. 2007. Some biological parameters of the red mullet, *Mullus barbatus* L., 1758, from the Gulf of Tunis // Acta Adriat. V. 48. № 2. P. 131–144.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (<http://www.fishbase.org>. Version 08/2019)
- Golani D., Ritte U. 1999. Genetic relationships in goatfishes (Mullidae: Perciformes) of the Red Sea and the Mediterranean, with remarks on Suez Canal migrants // Sci. Mar. V. 63. № 2. P. 129–135.
- Gosline W.A. 1984. Structure, function, and ecology in the goatfishes (family Mullidae) // Pac. Sci. V. 38. № 4. P. 312–323.
- Gwo J.C., Yang W.T., Kuo M.C. et al. 2004. Spermatozoal ultrastructures of two marine perciform teleost fishes, the goatfish, *Parupeneus spilurus* (Mullidae) and the rabbitfish, *Siganus fuscescens* (Siganidae) from Taiwan // Tiss. Cell. V. 36. P. 63–69.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeont. Electr. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Iwata H., Ukai Y. 2002. Shape: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // J. Hered. V. 93. P. 384–385.
- Jamieson B.G.M. 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 319 p.
- Kim B.-J. 2002. Comparative anatomy and phylogeny of the family Mullidae (Teleostei: Perciformes) // Mem. Grad. Sch. Fish. Sci. Hokkaido Univ. V. 49. № 1. P. 1–74.
- Kuhl F.P., Giardina C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour // Comput. Graph. Image Process. V. 18. P. 236–258.
- Lahnsteiner F. 2003. The spermatozoa and eggs of the cardinal fish // J. Fish Biol. V. 62. P. 115–128.
- Lahnsteiner F., Patzner R.A. 1995. Fine structure of spermatozoa of two marine teleost fishes, the red mullet, *Mullus barbatus* (Mullidae) and the white sea bream, *Diplodus sar-*

- gus (Sparidae) // *J. Submicroscopic Cytol. Pathol.* V. 27. P. 259–266.
- Lahnsteiner F., Patzner R.A. 1998. Sperm motility of the marine teleosts *Boops boops*, *Diplodus sargus*, *Mullus barbatus* and *Trachurus mediterraneus* // *J. Fish Biol.* V. 52. P. 726–742.
- Lucano-Ramírez G., Ruiz-Ramírez S., Rojo-Vázquez J.A. 2006. Composición por tallas y ciclo reproductivo de *Pseudupeneus grandisquamis* (Pisces: Mullidae) en el Pacífico central Mexicano // *Rev. Biol. Trop.* V. 54. № 1. P. 195–207.
- Mahmoud H.H. 2010. Ultrastructure features of spermogenesis and spermatozoa in *Diplodus vulgaris* (Geoffroy saint-hilaire, 1817) "Egypt" // *Egypt. J. Aquat. Res.* V. 36. № 4. P. 669–679.
- Maricchiolo G., Genovese L., Laurà R. et al. 2004. Fine structure of spermatozoa in the common pandora (*Pagellus erythrinus* Linnaeus, 1758) (Perciformes, Sparidae) // *Histol. Histopathol.* V. 19. P. 1237–1240.
- Mattei X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implication in fishes // *Can. J. Zool.* V. 69. P. 3038–3055.
- Mohamed A.R.M., Resen A.K. 2010. The population status of sulphur goatfish *Upeneus sulphureus* in the Iraqi marine waters, northwest Arabian Gulf // *Mesopot. J. Mar. Sci.* V. 25. № 1. P. 31–40.
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G., Luong Thi Bich Thuan, Vo Thi Ha. 2014. Reproduction of freckled goatfish *Upeneus tragula* (Mullidae) in the coastal zone of Vietnam // *J. Ichthyol.* V. 54. № 10. P. 893–904.
<https://doi.org/10.1134/S0032945214100129>
- Ramadan A.M., El-Halawany M.M. 2014. Ovarian maturation and spawning season of Por's goatfish *Upeneus pori*, (Mullidae) from Mediterranean Sea, Egypt // *Ibid.* V. 54. № 10. P. 905–912.
<https://doi.org/10.1134/S0032945214100154>
- Randall J.E., Kulbicki M. 2006. A review of the goatfishes of the genus *Upeneus* (Perciformes: Mullidae) from New Caledonia and the Chesterfield Bank, with a new species and four new records // *Zool. Stud.* V. 45. P. 298–307.
- Reuben S., Vijayakumaran K., Chittibabu K. 1994. Growth, maturity and mortality of *Upeneus sulphureus* from Andhra–Orissa coast // *Ind. J. Fish.* V. 4. № 2. P. 87–91.
- Sàbat M., Lo Nostro F., Casadevall M., Muñoz M. 2009. A light and electron microscopic study on the organization of the testis and the semicyclic spermatogenesis of the genus *Scorpaena* (Teleostei, Scorpaenidae) // *J. Morphol.* V. 270. P. 662–672.
- Song H.Y., Hyun Y.S., Jo S. et al. 2017. Complete mitochondrial genome of *Parupeneus barberinus* (Perciformes, Mullidae): mitogenome characterization and phylogenetic analysis // *Mitochondrial DNA. Part B: Resources.* V. 2. № 2. P. 785–786.
- Uiblein F., Gouws G. 2015. Distinction and relatedness – taxonomic and genetic studies reveal a new species group of goatfishes (*Upeneus*; Mullidae) // *Mar. Biol. Res.* V. 11. № 10. P. 1021–1042.
- Uiblein F., Heemstra P.C. 2010. A taxonomic review of the Western Indian goatfishes of the genus *Upeneus* (Family Mullidae) with descriptions of four new species // *Smith. Bull.* V. 11. P. 35–71.
- Uiblein F., Gouws G., Gledhill D.C., Stone K. 2016. Just off the beach: intrageneric distinctiveness of the bandtail goatfish *Upeneus taeniopterus* (Mullidae) based on a comprehensive alpha-taxonomy and barcoding approach // *Mar. Biol. Res.* V. 12. № 7. P. 675–694.
- Uiblein F., Gledhill D.C., Peristiwady T. 2017. Two new goatfishes of the genus *Upeneus* (Mullidae) from Australia and Indonesia // *Zootaxa.* V. 4318. № 2. P. 295–311.
- Uiblein F., Gledhill D.C., Pavlov D.A., Tuan Anh Hoang, Shaheen S. 2019. Three new goatfishes of the genus *Upeneus* (Mullidae) from the Indo-Pacific, with a redescription of colour patterns in *U. margarethae* // *Zootaxa.* V. 4683. № 2. P. 151–196.
- Vila S., Sàbat M., Muñoz M., Casadevall M. 2010. Spermogenesis particularities of a sperm storage species: *Helicolenus dactylopterus* (Teleostei: Scorpaenidae) // *Sci. Mar.* V. 74. № 4. P. 687–704.
- Wahbeh M.I. 1992. Aspects of the reproduction biology and growth of two species (Mullidae) from Aquaba, Red Sea // *Senckenberg. Mar.* V. 22. № 3/6. P. 255–264.
- Wahbeh M.I., Ajiad A. 1985. Reproductive biology and growth of the goatfish, *Parupeneus barberinus* (Lacepede), in Aqaba, Jordan // *J. Fish Biol.* V. 26. P. 583–590.