

УДК 597.5

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ ДВУХ РЕДКИХ ВИДОВ ГЛУБОКОВОДНЫХ УДИЛЬЩИКОВ ИЗ СЕМЕЙСТВ LINOPHRYNIDAE И HIMANTOLOPHIDAE

© 2020 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 19.08.2019 г.

После доработки 06.09.2019 г.

Принята к публикации 18.09.2019 г.

Приведены новые сведения о морфологии и распространении двух недостаточно изученных видов цератиоидных удильщиков – *Linophryne pennibarbata* и *Himantolophus appellii*. Вид *L. pennibarbata* впервые встречен в Индийском океане. Новый экземпляр отличается от рыб типовой серии по деталям строения придатков эски и задней ветви гиоидного усика. Обсуждена онтогенетическая изменчивость в строении эски *L. pennibarbata*; показано, что длина дистального придатка эски и его боковых ответвлений, а также число отростков задней (непарной) ветви гиоидного усика у этого вида подвержены значительной индивидуальной изменчивости, не связанной с ростом. Выявлено, что отмечавшиеся ранее различия в размерах и пигментации дистальных придатков эски у *H. appellii* не могут быть связаны с онтогенетической изменчивостью, как это предполагалось, а свидетельствуют о сборной природе этого вида. Приводятся основания для закрепления названия *H. appellii* за формой с короткими, интенсивно пигментированными (кроме самых кончиков) дистальными придатками.

Ключевые слова: Ceratioidei, *Linophryne pennibarbata*, *Himantolophus appellii*, Индийский океан, диагностические признаки, онтогенетическая изменчивость.

DOI: 10.31857/S0042875220040207

Цератиоидные удильщики (подотряд Ceratioidei) представляют наиболее разнообразную в таксономическом отношении группу батипелагических рыб, населяющих глубины свыше 1000 м. Этот подотряд включает 11 семейств, 35 родов и около 170 видов (Pietsch, 2009; Fricke et al., 2019), надежная видовая диагностика которых в большинстве случаев возможна только по самкам, прошедшим метаморфоз, и только по одной морфологической структуре – эске, представляющей собой тканевое дистальное утолщение илиция (модифицированной первой спинной колючки), обычно заключающее внутри светящийся орган и несущее на своей поверхности разнообразные придатки. Илиций отсутствует у монотипического семейства Neoceratiidae, а светящийся орган внутри эски – у представителей семейства Caulophrynidae и у рода *Rhynchactis* из Gigantactinidae. В некоторых семействах (Caulophrynidae, Melanocetidae) эска имеет довольно простое и однообразное строение, и в видовой диагностике используются другие морфологические структуры; наконец, у видов рода *Linophryne* имеется своеоб-

разный гиоидный усик, строение которого также видоспецифично (Pietsch, 2009). Во всех остальных родах Ceratioidei видовая диагностика основывается исключительно на особенностях строения придатков эски, специфичных для каждого вида и в то же время подверженных онтогенетической и индивидуальной изменчивости. Хотя с момента описания первого представителя этой группы (Reinhardt, 1837 – цит. по: Pietsch, 2009) накоплен обширный материал, ряд видов остаются известными только по голотипам или единичным экземплярам, что осложняет оценку вариабельности диагностически значимых структур. Как и другие бати- и абиссопелагические рыбы, преимущественно связанные с глубинами 1500–2000 м и более, цератиоидные удильщики характеризуются очень обширными видовыми ареалами и крайне слабой степенью эндемизма, однако многие виды известны по единичным находкам из двух или трёх океанов, из-за чего их ареалы продолжают оставаться окончательно не выясненными.

(a)



(б)

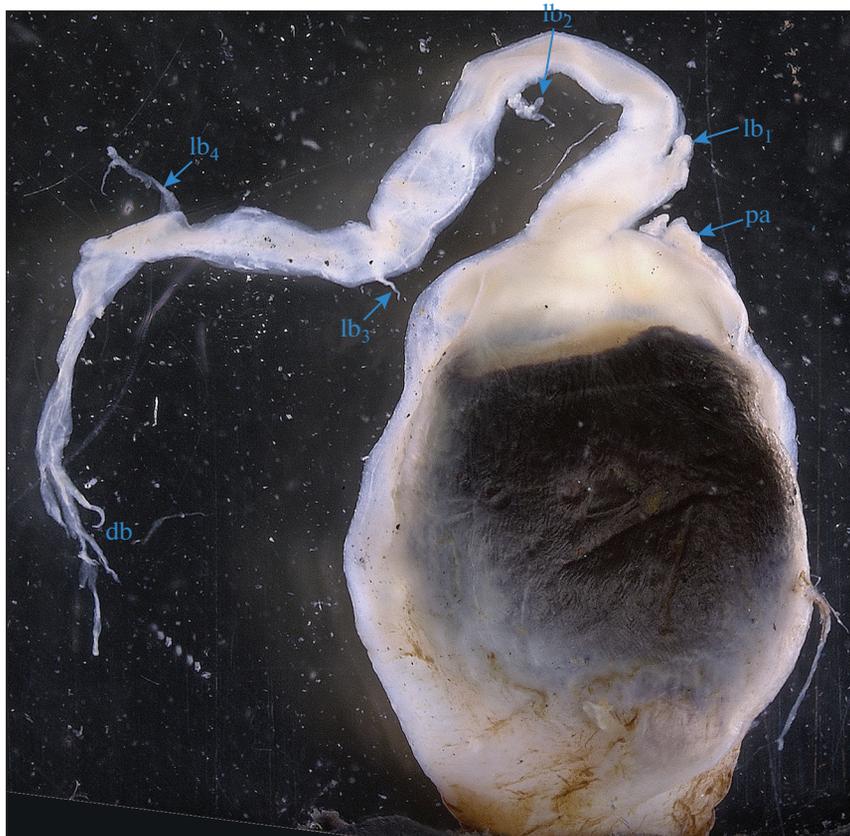


Рис. 1. *Linophryne pennibarbata* ЗММУ № 21690, *SL* 55 мм: а – общий вид; б – эска (масштаб – 3.5 мм): db – концевые ответвления дистального придатка, lb₁₋₄ – боковые ответвления дистального придатка, pa – задний придаток.

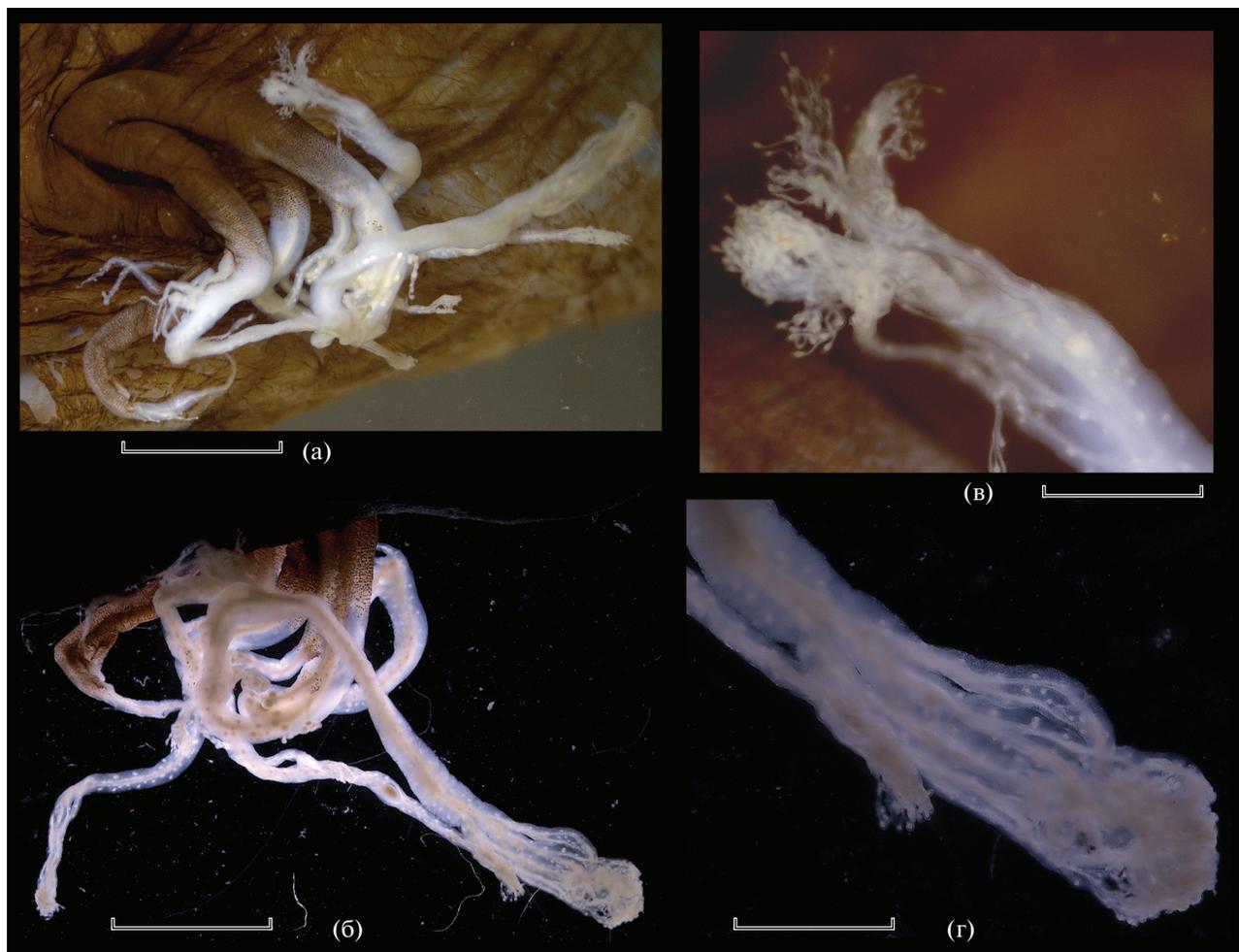


Рис. 2. *Linophryne pennibarbata* ЗММУ № 21690, *SL* 55 мм, гиоидный усик: а, б – общий вид (а – вид спереди и сверху, б – вид сзади); в – конечное разветвление передней ветви; г – то же задней ветви. Масштаб: а, б – 3, в, г – 1 мм.

В настоящей работе сообщается о новых экземплярах двух редких видов удильщиков из семейств *Linophrynidae* и *Himantolophidae*. Некоторые детали их морфологии позволяют существенно уточнить индивидуальную и онтогенетическую изменчивость диагностически значимых структур; кроме того, рассматриваемый вид линофрины впервые указывается для Индийского океана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Этикеточные данные приведены при видовых описаниях. Изученный материал хранится в коллекциях Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ) и Института океанологии РАН, Москва (ИО РАН). Методика изучения и терминология соответствуют общепринятым (Bertelsen, 1980; Bertelsen, Krefft, 1988; Pietsch, 2009). Показатели счётных значений одних и тех же признаков на разных сторонах тела одной рыбы разделены знаком “/”. В тексте ис-

пользованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудные и хвостовой плавники, э/с – экспедиционное судно.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Linophryne pennibarbata Bertelsen, 1980

(рис. 1–3)

Материал. ЗММУ № 21690 (из ИО РАН), 1 экз. *SL* 55 мм (рис. 1а), э/с “Фиолент”, рейс 7(9), трал 38, 03.08.1977 г., 31°09′ ю.ш., 94°49′ в.д., глубина 1050 м.

Описание. *D* 3, *A* 3, *P* 15/16, *C* 4 + 4 (3 + 3 ветвистых). Зубов на *praemaxillare* 13/14, *dentale* 12/13, *vomer* 1 (центральный), *palatinum* 0, фарингобраниальных зубов 5/5. Зубы на *praemaxillare* расположены в один ряд, на *dentale* – в два.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина рыла 21.8, горизонтальный диаметр глаза 6.4, ширина головы на уровне *sphenotica* 27.3, длина сфе-

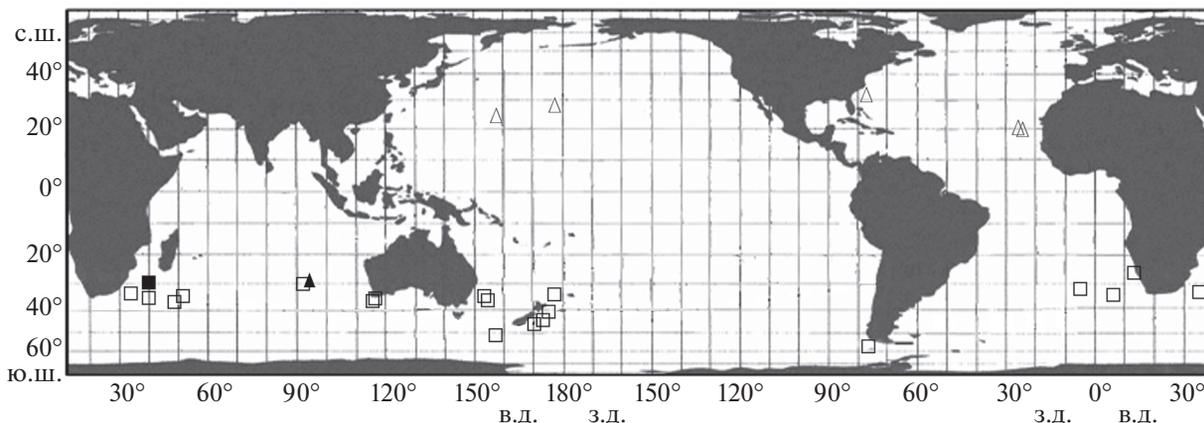


Рис. 3. Известные места ловов экземпляров *Linophryne pennibarbata* (▲, △) и *Himantolophus appellii* (■, □), описанных в статье (▲, ■) и по литературным данным (△, □). В некоторых случаях один значок может отображать более одной поимки.

нотикального шипа 7.3, длина верхней челюсти 40.0, длина наибольшего зуба *praemaxillare* и *dentale* соответственно 8.2 и 12.7, длина иллиция с птеригофором и эской 43.6, длина эски и её дистального придатка соответственно 10.0 и 18.2, длина *P* и *C* соответственно 27.3 и 41.8.

Эска с длинным дистальным придатком, несущим четыре пары очень коротких супротивных боковых ответвлений и пучок длинных филаментов на вершине, и очень коротким утолщённым задним придатком; на заднем крае эски имеется тонкий одиночный филамент (рис. 1б). Гиоидный усик состоит из трёх ветвей, правая и левая передние ветви которых разделяются на две у самого основания, а задняя ветвь не подразделена (рис. 2а, 2б). От этих ветвей отходят немногие боковые веточки второго порядка, в их толще заключены многочисленные светящиеся тельца; дистальные концы ветвей мелко ветвятся и густо покрыты светящимися тельцами (рис. 2в, 2г). Ветви гиоидного усика пигментированы лишь в их основной части (немногим далее уровня разветвления передних ветвей, где сплошная пигментация распадается на разрозненный меланофорный крап).

З а м е ч а н и я. Изученный экземпляр отнесён к *L. pennibarbata* на основании наличия у него длинного дистального придатка эски, несущего боковые и дистальные филаменты, двух парных (передних) и единственной (задней) непарной ветви гиоидного усика (Bertelsen, 1980; Pietsch, 2009). До сих пор данный вид был известен только по 11 самкам *SL* 35–52 мм на разных стадиях метаморфоза из западной и восточной частей Северной Атлантики и из центральной части Северной Пацифики (Pietsch, 2009). В Индийском океане этот вид отмечается впервые (рис. 3). Он несколько крупнее ранее известных экземпляров.

Питч (Pietsch, 2009) указывает 1 экз. *SL* 52 мм, но особенности строения его эски остались неопи- санными. Согласно Бертельсену (Bertelsen, 1980), данный вид при завершённом метаморфозе (*SL* 40–47 мм) характеризуется очень длинным дистальным придатком эски (45–60% *SL*), несущим до пяти пар довольно длинных (около 3–6 раз в длине придатка, судя по рис. 6А из цитируемой работы) супротивных боковых ответвлений и на вершине неветвящимся, либо несущим пару филаментов; два боковых ответвления в основании придатка всегда длиннее и толще остальных (Bertelsen, 1980. Fig. 7). В онтогенезе дистальный придаток сначала имеет вид трёх бугорков (при *SL* 35–36.5 мм), затем становится трёхветвистым (два более коротких (около половины–трети длины основного ствола), но толстых боковых ответвления) (*SL* 36.5–43 мм), его длина составляет 5–13% *SL* (Bertelsen, 1980. Figs. 6E, 7). Таким образом, метаморфоз у *L. pennibarbata* довольно растянут и не совсем коррелирует с *SL*, поскольку один из паратипов при *SL* 40 мм имеет дефинитивное строение эски, а другой при *SL* 43 мм проявляет лишь начальные стадии дифференцировки дистального придатка эски (Bertelsen, 1980). Изученный экземпляр по строению дистального придатка имеет ряд бросающихся в глаза отличий: его боковые ответвления очень короткие (менее 10 раз в длине придатка), хотя первая пара, как и у рыб типовой серии, заметно толще последующих; на вершине он разделяется на несколько тонких филаментов, заметно более длинных, чем боковые ответвления, а длина самого придатка гораздо меньше таковой у ранее известных рыб с дефинитивным строением эски (18.2% *SL* против 45–60%). Хотя короткий дистальный придаток и слабое развитие боковых ответвлений можно было бы посчитать ювенильной особенностью, я полагаю, что данный экземпляр всё же завершил ме-



Рис. 4. Общий вид *Himantolophus appellii* SL 215 мм, ИО РАН № 3597.

таморфоз, так как первая пара боковых ответвлений у него сильно укорочена по сравнению с основным стволом. В таком случае приходится полагать, что длина боковых ответвлений и самого дистального придатка, а также степень ветвления его вершины у *L. pennibarbata* подвержена значительной индивидуальной изменчивости, не коррелирующей с ростом.

По строению гиоидного усика описываемый экземпляр хорошо соответствует первоописанию, за исключением гораздо более слабого развития ответвлений второго порядка на задней ветви усика (рис. 2б; Bertelsen, 1980. Figs. 6C, 6D), что, на мой взгляд, следует трактовать как индивидуальную вариацию.

Himantolophus appellii (Clarke, 1878)

(рис. 3–5)

Материал. ИО РАН № 3597, 1 экз. SL 215 мм (рис. 4), э/с ?, 17.04.1971 г., 30°18' ю.ш., 40°34' в.д., сборщик Юхов.

Описание. *D* 6, *A* 4, *P* 16/17, *C* 5 + 5 (3 + 3 ветвистых). Шипов на боках тела 75, на основании *P* 6/6. Зубов на *praemaxillare* 30/30, *dentale* 48/53, в присимфизных частях этих костей зубы расположены соответственно в три и четыре сильно неправильных ряда, далее назад переходящих в два и затем в один ряд. Папиллы на вершине нижней челюсти округлые, плоские, едва выступающие.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 58.1, предорсальное и преанальное расстояния соответственно 74.4 и 86.1, длина оснований *D* и *A* соответственно 18.6 и 7.9, длина *P* и *C* соответственно 26.1 и 14.0, диаметр основания наибольшего кожного шипа 9.3, горизонтальный диаметр глаза 1.9, длина рыла 14.0, ширина межглазничного промежутка 21.4, длина иллиция с эской 32.6, длина дистального, заднего и наибольшего заднебокового придатка эски соответственно 3.3, 27.9 и 16.3, продольный диаметр и высота (вместе с лопастями) эски соответственно 6.1 и 4.7.



Рис. 5. *Himantolophus appellii* SL 215 мм, ИО РАН № 3597, иллиций и эска с придатками: а – вид сбоку, б – эска дорсолатерально; da, pa, pla – соответственно дистальные, задние и заднебоковые придатки эски; el – лопасти эски. Масштаб: а – 10, б – 5 мм.

Иллиций и эска с придатками изображены на рис. 5. Задний край задних придатков эски с 2/3 ответвлениями (расположенными на расстоянии соответственно 10/10, 22/22, 30/— мм от основания придатка при длине последнего в 60 мм), длина наименьшего и наибольшего ответвления составляет соответственно 15 и 22 мм (7.0 и 10.2% *SL*). Заднебоковых придатков две пары, они расположены по заднему краю эски сразу под её задними придатками; на иллиции кожных придатков нет. Вершины заднебоковых и задних придатков и их ответвлений ветвятся, светлые (рис. 5а). Дистальные придатки каждый с двумя короткими (около 4.7 раза в длине придатка) супротивными (передним и задним) отростками примерно на середине их длины; вершины этих придатков и их отростков простые, закруглённые. Дистальные придатки интенсивно-чёрные, но их кончики и кончики их отростков ярко-белые. Дорсальные лопасти эски длинные, плоские, округлые, их передние и задние отделы отделены очень слабо (рис. 5б). Вершина эски (лопасти и кожа вокруг поры фотофора) ярко-белые, без какого-либо пигмента.

З а м е ч а н и я. Вид распространен циркумглобально в Южном полушарии между 27° и 56° ю.ш. Изученный экземпляр полностью соответствует описанному в литературе признакам вида (Clarke, 1878; Bertelsen, Pietsch, 1983; Bertelsen, Krefft, 1988; Anderson, Leslie, 2001; Pietsch, 2009) и пойман в пределах известного для него ареала (рис. 3). Вместе с тем наблюдаемые у него особенности строения позволяют существенно уточнить характер онтогенетической изменчивости придатков эски. По имевшимся представлениям (Bertelsen, Krefft, 1988), дистальные придатки эски при *SL* 20–167 мм короткие и не проявляют тенденцию к увеличению с ростом, составляя 1.3–5.1% *SL*, тогда как у рыб *SL* 192–270 мм они гораздо длиннее и составляют около 10–20% *SL*. Однако изученный экземпляр не подтверждает тенденции к резкому увеличению длины дистальных придатков у очень крупных рыб: при *SL* 215 мм они составляют всего 3.3% *SL*. На мой взгляд, связывать изменчивость в строении дистальных придатков с ростом нельзя. По-видимому, правильным является предположение Питча (Pietsch, 2009) о возможном смещении под названием *H. appellii* двух видов, различающихся длиной и степенью аллометрии дистальных придатков эски. Необходимо отметить, что помимо гораздо большей длины и толщины дистальных придатков, сопоставимых с таковыми задних придатков эски, вторая форма отличается также полным отсутствием их пигментации (Bertelsen, Krefft, 1988. Fig. 16С) в отличие от интенсивно пигментированных

дистальных придатков (но с белыми вершинами всех отростков) у изученного экземпляра и у рыб *SL* 20–167 мм, исследованных Бертельсеном и Креффтотом.

Голотип *H. appellii* (*SL* 287 мм) не сохранился (Pietsch, 2009; Fricke et al., 2019), а в первоописании (Clarke, 1878) дистальные придатки не были описаны и изображены. Однако вид был описан по выброшенному на берег экземпляру, вероятно, помятому и подсохшему (на что указывает, например, его изображение в профиль: Clarke, 1878. Pl. VI). В центре дорсальной поверхности эски Кларк изображает крупный чёрный диск — с большой долей вероятности можно предположить, что это остатки маленьких примятых и подсохших дистальных придатков, так как вершина самой эски у *H. appellii* совершенно не пигментирована. Без сомнения, для *H. appellii* требуется выделение неотипа (из-за отсутствия материала из новозеландских вод в настоящем сообщении я воздерживаюсь от этого), я считаю также, что это название должно быть закреплено за формой с короткими и пигментированными на всех стадиях онтогенеза дистальными придатками эски.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья написана при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00026. Изучение ихтиофауны и биогеографии Мирового океана выполнено при поддержке темы государственного задания № 0149-2018-0009, изучение морфологии и систематики глубоководных рыб — темы государственного задания № 0109-2018-0076.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Anderson M.E., Leslie R.W. 2001. Review of the deep-sea anglerfishes (Lophiiformes: Ceratioidei) of southern Africa // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. № 70. 32 p.
- Bertelsen E. 1980. Notes on Linophryniidae V: A revision of the deepsea anglerfishes of the *Linophryne arborifera*-group (Pisces, Ceratioidei) // Steenstrupia. V. 6. № 6. P. 29–70.
- Bertelsen E., Krefft G. 1988. The ceratioid family Himantolophidae (Pisces, Lophiiformes) // Ibid. V 14. № 2. P. 9–89.
- Bertelsen E., Pietsch T.W. 1983. The ceratioid anglerfishes of Australia // Rec. Aust. Mus. V. 35. P. 77–99.
- Clarke F.E. 1878. On two new fishes // Trans. Proc. N. Z. Inst. V. 10 (1877). P. 243–246.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (Eds.) 2019. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 08/2019)
- Pietsch T.W. 2009. Oceanic anglerfishes: extraordinary diversity in the deep-sea. Berkeley; Los Angeles: University of California Press, xii + 557 p., 310 figs.