

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ» (ДВФУ)

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
«НАЦИОНАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР МОРСКОЙ БИОЛОГИИ
ИМ. А.В. ЖИРМУНСКОГО» ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Рутенко Олеся Александровна

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
ОПИСТОЦЕНТРОВЫХ РЫБ ЯПОНСКОГО МОРЯ
(PERCIFORMES: OPISTHOCENTRIDAE)**

1.5.13. Ихтиология

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н., профессор
Иванков Вячеслав Николаевич

Владивосток – 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ПРОБЛЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	11
1.1. Систематическое положение	11
1.2. Основные характеристики исследуемых видов	14
1.3. Сейсмосенсорная система.....	20
1.4. Морфология.....	21
1.5. Биология	23
1.5.1. Питание и морфология пищеварительного тракта.....	23
1.5.2. Размножение и развитие.....	24
1.6. Метод стабильных изотопов	25
1.7. Особенности митохондриальных маркеров и их применение в определении родственных отношений.....	30
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	33
2.1. Материал исследования.....	33
2.2. Размерно-весовой состав и темпы роста	34
2.3. Морфометрический анализ.....	35
2.4. Питание	36
2.5. Гистология яичников.....	38
2.6. Эмбриональное развитие.....	39
2.7. Молекулярно-генетический анализ	40
2.7.1. Секвенирование методом Сенгера.....	41
2.7.2. Высокопроизводительное секвенирование (NGS)	43
2.7.3. Сборка митохондриального генома	44
2.7.4. Сборка митохондриального генома из транскриптома.....	45
2.7.5. Аннотация, визуализация и анализ митогеномов.....	45
2.7.6. Филогенетические реконструкции.....	46
ГЛАВА 3. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	47
3.1. Результаты.....	47
3.2. Обсуждение.....	50
ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ	52
4.1. Результаты морфологического анализа.....	52
4.2. Результаты анализа изменчивости количества жаберных тычинок и пор сейсмосенсорной системы головы.....	61
4.3. Обсуждение	64
ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ	67
5.1. Морфология желудочно-кишечного тракта.....	67
5.2. Питание	69
5.2.1. Трофические отношения по данным содержимого желудков	69
5.2.2. Трофические отношения на основе анализа изотопного состава.....	74
5.3. Обсуждение.....	78

ГЛАВА 6. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОПИСТОЦЕНТРОВ	81
6.1. Цитоморфологические особенности строения яйцеклеток	81
6.2. Нерест и эмбриональное развитие	85
6.3. Обсуждение	89
ГЛАВА 7. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ	92
7.1. Общая структура митогеномов	92
7.2. Обсуждение	96
7.3. Сравнительный анализ структуры митогеномов рыб подотряда Zoarcoidei	99
7.4. Положение семейства Opisthocentridae в подотряде Zoarcoidei	102
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	105
ВЫВОДЫ	108
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	109
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	112
ПРИЛОЖЕНИЕ	135

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Определение экологической, морфологической и генетической дивергенции близкородственных видов рыб, а также раскрытие лежащих в их основе механизмов являются актуальными вопросами в современной биологии, особенно в контексте проблемы формирования видового разнообразия. В связи с этим всестороннее изучение близкородственных видов рыб важно для понимания путей формирования многообразия ихтиофауны, а также механизмов адаптационной эволюции в целом и организации многоуровневых экологических систем. Однако многие группы промысловых рыб в настоящее время изучены крайне недостаточно.

Вышесказанное в полной мере относится к представителям семейства опистоцентровые (Perciformes: Zoarcoidei: Opisthocentridae), в частности, к видам родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*, которые массово обитают в прибрежных водах дальневосточных морей (Соколовский и др., 2011; Решетников и др., 2013), встречаются в зарослях макрофитов и морских трав (Баланов и др., 2010; Маркевич, 2014, 2015а, б, 2018; Маркевич и др., 2015) и являются важным звеном в пищевых цепях и энергетических потоках морских экосистем (Ochiai, Fuji, 1980). Остальные представители семейства Opisthocentridae (*Askoldia variegata*, *Kasatkia memorabilis* и *Lumpenopsis pavlenkoi*), встречающиеся в Японском море, обитают на больших глубинах и вследствие этого недоступны для нашего исследования.

Экология и морфология представителей семейства Opisthocentridae изучены крайне фрагментарно. В то же время по ряду особенностей экологии обитания, опистоцентры представляют уникальную группу рыб, которая может служить модельным объектом для изучения механизмов эволюционной дивергенции. Важной составляющей подобных исследований является использование комплексных методических подходов, позволяющих получить более полные представления об эколого-морфологических и генетических особенностях изучаемых групп рыб.

Согласно исследованиям Кондрашова и Мины (Kondrashov, Mina, 1986), симпатрические виды имеют различия по тем признакам, которые ответственны за ассортативность скрещивания и дизруптивный отбор. Соответственно, необходимо обратить внимание на выявление именно таких признаков. Пищевая специализация является одной из причин дивергенции. Диверсификация трофических ниш может

служить причиной образования морфотипов (Alekseyev et al., 2002; Markevich et al., 2021), а в случае симпатрии реализована различными способами: разнесением во времени суток пищевой активности (Kronfeld-Schor, Dayan, 2003; Fox, Bellwood, 2011; Sánchez-Hernández, Cobo, 2011), избирательностью размеров пищевых объектов (Colloca et al., 2010), дифференцированным использованием пространства (Маркевич, 1998; Sánchez-Hernández et al., 2013; Murillo-Cisneros et al., 2019) или биохимическими особенностями процессов расщепления и переваривания пищи (German et al., 2014, 2015).

Для оценки величин генетической дивергенции традиционно используется митохондриальная ДНК, обладающая рядом характеристик (материнское наследование, высокая скорость накопления мутаций и отсутствие рекомбинаций), которые делают ее информативным маркером для популяционного анализа и изучения эволюционной истории организмов (Awise, 2012). Большинство исследований включали один или несколько локусов, однако в более поздних работах перешли к использованию полного митохондриального генома, так как полученные дополнительные информативные сайты, позволяют проводить более точные и воспроизводимые филогенетические построения, чем отдельные гены (Miya et al., 2003).

Степень разработанности темы. Несмотря на широкое распространение в дальневосточных морях, такие виды, как глазчатый (*Opisthocentrus ocellatus*), белоносый (*O. tenuis*), опоясанный (*O. zonope*) и безногий (*Pholidapus dybowskii*) опистоцентры, остаются малоизученными. Данные об их биологии весьма отрывочны (Ochiai, Fuji, 1980; Соколовский и др., 2011). Следует отметить, что таксономия отдельных представителей семейства была разработана В.М. Макушком (1958) и впоследствии Шиогаки (Shiogaki, 1984), Мекленбург и Шейко (Meclenburg, Sheiko, 2004), И.А. Черешневым с соавторами (2011). Особенности эмбрионального развития *O. ocellatus* и *O. tenuis* обсуждаются в работах Шиогаки (Shiogaki, 1981, 1982). Некоторые виды использовались в качестве модельных объектов для физиологических (Пущина, Вараксин, 2001; Пущин и др., 2009) и эмбриологических (Гнюбкина, Маркевич, 2008) исследований. Опистоцентры, наряду с другими представителями подотряда бельдюговидных (Zoarcoidei), были включены в анализ филогении этого подотряда (Радченко и др., 2009, 2014; Kartavtsev et al., 2009; Туранов и др., 2011; Kwun, Kim, 2013; Clardi, 2014; Радченко, 2015; Turanov et al., 2017; Hotaling et al., 2021). Несмотря на схожие результаты ряда независимых исследований, рассматривающих филогению подотряда на основе молекулярно-генетических

признаков, их результаты расходятся с классической интерпретацией положения семейства на основе строения скелета и сейсмодатированной системы (Макушок, 1958; Nakabo, 2002; Федоров и др., 2003; Meclenburg, Sheiko, 2004; Решетников и др., 2013; Парин и др., 2014; Nelson et al., 2016; Дылдин и др., 2020), что может потребовать значительно большей филогенетической информативности для разрешения существующих таксономических противоречий.

Следует отметить, что исследования опистоцентровых рыб по большей части разрозненны и малочисленны. В связи с вышесказанным назрела необходимость интегрального исследования, охватывающего биологические, экологические и генетические особенности опистоцентровых видов рыб.

На основании вышеизложенного цель и задачи настоящей работы могут быть сформулированы следующим образом.

Цель исследования:

Выяснить особенности эколого-морфологической и генетической дивергенции опистоцентровых рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*.

Для достижения поставленной цели определены следующие задачи:

1. Дать биологическую характеристику (размерный и возрастной состав) рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*.
2. Провести сравнительно-морфологический анализ видов.
3. Выявить особенности питания и межвидовые трофические отношения исследуемых видов рыб.
4. Проанализировать межвидовые различия размножения и развития рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*.
5. Определить последовательности нуклеотидов полных митохондриальных геномов опистоцентровых рыб и провести сравнительный анализ их структуры.
6. Уточнить таксономические отношения в семействе *Opisthocentridae* и его филогенетические связи с другими представителями подотряда *Zoarcoidei*.

Научная новизна. Реализация поставленных научных задач позволила впервые получить оригинальные данные по биологии и репродуктивной экологии опистоцентров. По результатам сравнительного морфологического анализа выявлены основные пластические и меристические признаки, ответственные за разграничение видов. Для каждого из видов впервые описаны пищевые предпочтения посредством анализа

содержимого желудков и соотношений стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$). Впервые описан оогенез и строение яйцеклеток опистоцентровых рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*. Получены последовательности полных митохондриальных геномов шести видов рыб из семейства Opisthocentridae и представителей других семейств подотряда. Впервые проведен подробный анализ структуры мтДНК бельдюговидных рыб. Кроме того, впервые таксономические отношения внутри семейства рассмотрены с помощью комплекса морфо-экологических и генетических данных, а филогенетические реконструкции внутри подотряда Zoarcoidei построены на основании последовательностей полного митохондриального генома.

Теоретическое и практическое значение. Проведенное исследование существенно дополняет представления о механизмах эволюционной дивергенции. Изучение диверсификации опистоцентровых рыб дает возможность выявить закономерности микроэволюционных процессов и оценить роль различных факторов в формировании видового разнообразия рыб. Полученные в ходе работы сведения о разделении трофических и экологических ниш вносят вклад в понимание роли этих факторов в формообразовании опистоцентровых рыб.

В ходе выполнения настоящей работы получены 17 последовательностей полных митохондриальных геномов 13 видов бельдюговидных рыб, которые депонированы в международную базу данных GenBank (National Center for Biotechnology Information, USA, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>), что позволит использовать их для дальнейших филогенетических исследований. Результаты работы могут быть использованы в учебных курсах по ихтиологии и эволюционной биологии. Кроме того, практическая значимость работы заключается в возможности использования опистоцентровых рыб в качестве модельных объектов для дальнейших исследований в контролируемых экспериментальных условиях.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Основными объектами питания опистоцентровых видов рыб являются амфиподы. Разделение трофических ниш достигается за счет избирательного потребления ракообразных, специфичных для каждого вида рыб, а также использования в качестве дополнительного источника пищи различных таксономических групп водных беспозвоночных.

2. Гистологический анализ гонад и размерный состав желтковых ооцитов в яичниках изучаемых видов рыб указывают на единовременный тип икротетания.

3. Структура митохондриального генома опистоцентровых рыб имеет типичную схему организации, характерную для костистых рыб. Величины внутривидовых генетических расстояний у *O. ocellatus* значимо бóльшие относительно других таксонов семейства *Opisthocentridae*, что может свидетельствовать об эволюционной пластичности и адаптивности к условиям окружающей среды или о наличии криптического видообразования.

4. Результаты молекулярно-генетических исследований поддерживают схему родственных отношений опистоцентровых рыб, построенную на основе морфологических признаков. Анализ таксономических отношений внутри всего подотряда *Zoarcoidei* указывает на филогенетическую близость семейства *Opisthocentridae* с семейством *Pholidae*.

Методология и методы диссертационного исследования. При обработке материалов использованы стандартные ихтиологические (Правдин, 1966) и трофологические (Методическое пособие ..., 1974) методы исследования. Интерпретация весового роста произведена согласно эмпирической зависимости. Аппроксимация темпов роста проводилась согласно уравнению Берталанфи. Возраст рыб определяли по отолитам, состав пищи изучали преимущественно групповым методом. Методология морфометрического анализа базируется на применении многомерных статистических подходов, выполненных с использованием пакета программ STATISTICA 10 (StatSoft, 2011). Изотопный анализ соотношений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ проводили в лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН. Полученные результаты соотношений пищевых и изотопных ниш интерпретировали с использованием специализированных пакетов SIBER (Jackson et al., 2011) и nicheROVER (Swanson et al., 2015) программной среды R (R Core Team, 2019). Анализ репродуктивных особенностей проведен с использованием гистологических методов исследования яйцеклеток (Иванков, 1987), экспериментального нереста в соответствии с рекомендациями В.П. Гнубкиной (Гнубкина, Маркевич, 2008) и личных полевых наблюдений. Получение нуклеотидных последовательностей митохондриального генома осуществляли по методу Сенгера высокопроизводительным секвенированием нового поколения (NGS), а также сборкой последовательностей генома на основе митохондриальных участков транскриптома. Дальнейшее исследование полученных данных реализовано с помощью специализированного программного обеспечения. Филогенетические деревья реконструированы в соответствии с критерием максимального правдоподобия (ML) в IQ-TREE (Trifinopoulos et al., 2016) и байесовского подхода (BI), реализованного в MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012). Оценки генетической дивергенции

между исследуемыми видами проводили с помощью пакета MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016), дальнейший генетический анализ – с использованием программ DNAsp v6 (Rozas et al., 2017) и PhyloSuite v1.2.2 (Zhang et al., 2020).

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов подкрепляется использованием современных методов исследования, достаточным объемом выборки, корректным анализом полученных данных и использованием методов статистического анализа, которые соответствуют поставленной цели и задачам, а также публикацией результатов работы в рецензируемых научных журналах. Материалы, представленные в диссертационной работе, находятся в полном соответствии с первичной документацией. Анализ результатов исследования, научных положений и выводов подкреплен данными, приведенными в таблицах, фотографиях и рисунках.

Апробация результатов работы. Результаты исследования были представлены на российских и международных конференциях: III Региональная конференция по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых Дальнего Востока России (Владивосток, 2000); Международная конференция «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем» (Мурманск, 2001); Международная конференция по рациональному природопользованию и управлению морскими биоресурсами: экосистемный подход (Владивосток, 2003); Международная конференция «Bridges of Science Between North America and the Russian Far East: Past, Present, and Future» (Владивосток, 2004); конференция студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ «Морская биота» «Фундаментальные исследования морской биоты» (Владивосток, 2006); Региональная научно-практическая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых по естественным наукам ДВФУ (Владивосток, 2018, 2019); Международный конгрессе «3rd International Congress on Applied Ichthyology & Aquatic Environment» (Греция, 2018); Национальная научно-техническая конференция «Научно-практические вопросы регулирования рыболовства» (Владивосток, 2019); Международный симпозиум «Modern Achievements in Population, Evolutionary and Ecological Genetics» (Владивосток, 2019); V Международная научно-техническая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Комплексные исследования в рыбохозяйственной области» (Владивосток, 2019); VI Международная научно-техническая конференция «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана» (Владивосток, 2020); IX

конференция молодых ученых «Океанологические исследования» (Владивосток, 2021); IX Международная школа молодых учёных по молекулярной генетике «Геномика 21 века – от исследования геномов к генетическим технологиям» (Москва, 2021).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 23 работы, из них 6 статей в журналах, входящих в Перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованный ВАК, 17 – тезисы докладов конференций.

Личный вклад автора. Фактический материал, на основе которого подготовлена работа, собран лично автором. Экспериментальная часть, обработка и интерпретация полученных результатов проведены автором. Освоены все используемые в работе методы, в том числе компьютерные программы для обработки данных. Автор представлял результаты исследования на конференциях и готовил научные публикации.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы и приложения. Работа изложена на 148 страницах, иллюстрирована 30 рисунками и 25 таблицами. Список литературы содержит 261 наименование, из них 171 на английском языке.

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность своему научному руководителю д.б.н., профессору Вячеславу Николаевичу Иванкову за всестороннюю помощь и опытное руководство на протяжении многих лет совместной работы. Искренне признательна к.б.н. Е.Э. Борисовцу за помощь в статистической обработке данных. Особую благодарность выражаю д.б.н., профессору Ю.Ф. Картавцеву и к.б.н. С.В. Туранову за помощь в освоении молекулярно-генетических методов, к.б.н. С.А. Кияшко за руководство в освоении метода изотопного анализа, к.б.н. Д.Л. Питрука за организацию экспериментальных работ, Н.А. Масалькову за уникальные иллюстрации рыб, а также сотрудников отдела «Аквариальная» ННЦМБ ДВО РАН А.А. Худолеева и С.К. Понуровского, обеспечивших поддержание необходимых условий эксперимента. Благодарю к.б.н. А.А. Семенченко за предварительное ознакомление с текстом диссертационной работы и важные замечания. С благодарностью вспоминаю к.б.н. В.А. Кудряшова, в свое время оказавшего незаменимую помощь при написании трофической части работы. Глубокую признательность выражаю своим родным и близким.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ПРОБЛЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1. Систематическое положение

Опистоцентровые (*Opisthocentridae*) – морские донные рыбы, входящие в состав подотряда бельдюговидные *Zoarcoidei* (отряд *Perciformes*), долгое время рассматривались в составе надсем. *Stichaeoidea* – северные бленнииды подотряда *Blennioidei* с обширным ареалом в водах северной Пацифики. Впервые как самостоятельная систематическая группа северные бленнииды (*Stichaeidae*, *Pholidae*, *Anarhichadidae* и *Ptilichthyidae*) были выделены Мюллером (Muller, 1844) в качестве сем. *Blennioidae*. Гилл (Gill, 1864) из состава семейства *Blenniidae* выделил семейства *Stichaeidae* (*Stichaeus*, *Chirolophis*, *Lumpenus*, *Leptoclinus*), *Cryptacanthodidae* и *Cebidichthyidae*, объединив их с некоторыми другими в группу *Blennioidea* подотряда *Acanthopterygii*. Риген (Regan, 1912) вывел стихеевых в отдел *Cliniformes*. Джордан и коллеги (Jordan, 1923; Jordan et al., 1930) в составе сем. *Stichaeidae* оставили лишь те роды, которые входили ранее в состав подсем. *Stichaeinae* сем. *Blenniidae*. Хэббс (Hubbs, 1952) северных бленниид (надсем. *Stichaeoidea*), семейство *Zoarcidae* и некоторых *Blennioidea* выделил в надсемейство *Zoarcoidea*. А.Я. Таранец (1937) в состав семейства морских собачек (*Blenniidae*) включил стихеевых и представителей некоторых других групп рыб. В.М. Макушок (1958) впервые разделил стихеевых на ряд подсемейств и выделил опистоцентровых в отдельное подсемейство *Opisthocentrinae*, указывая на высокую степень адаптаций внутри семейства, что привело к отсутствию видимых синапоморфных признаков у их представителей. При этом надсем. *Stichaeoidea* объединяет в себе следующие семейства: *Stichaeidae*, *Pholidae*, *Anarhichadidae*, *Ptilichthyidae*. Подобной классификации опистоцентровых рыб придерживаются и в последующих работах (Линдберг, Красюкова, 1975; Nakabo, 2002; Федоров и др., 2003; Fedorov, 2004; Meclenburg, Sheiko, 2004; Решетников и др., 2013; Парин и др., 2014; Nelson et al., 2016).

М.В. Назаркин (2000) на основе признаков современных и ископаемых представителей северных бленниид установил, что семейство *Stichaeidae* не является естественной группой и ранг каждого из представленных подсемейств должен быть повышен до семейства. В дальнейшем на основе молекулярного анализа с использованием митохондриальных маркеров (*COX1*, *cytb*, *16S* рРНК) было показано, что уровень генетических различий между подсемействами соответствует таковому между остальными семействами всего подотряда

Zoarcoidei (Радченко и др., 2009). Гетерогенность Stichaeidae была подтверждена и другими молекулярно-филогенетическими исследованиями (Радченко и др., 2010, 2014; Туранов и др., 2011; Радченко, 2015; Turanov et al., 2017). Однако были выдвинуты и иные предположения (Kartavtsev et al., 2009). Более детальные исследования родственных отношений отдельных видов опистоцентровых рыб с привлечением как морфологических, так и молекулярных методов были проведены И.А. Черешневым с соавторами (2011) и предложено повысить подсемейство до ранга семейства (Радченко, 2015).

В настоящее время согласно Eschmeyer's Catalog of Fishes (Fricke, Eschmeyer, 2022) и FishBase (www. fishbase.org; Froese, 2009) подсемейство Opisthocentrinae находится в ранге семейства Opisthocentridae, однако остальные всемирные базы данных (GenBank Taxonomy Browser, Boldsystem) (Ratnasingham, Hebert, 2007) рассматривают его в ранге подсемейства в составе семейства Stichaeidae. В своей работе мы будем придерживаться последних таксономических изменений, произведенных на основании молекулярно-генетических данных, и рассматриваем подсемейство Opisthocentrinae в ранге семейства Opisthocentridae sensu Radchenko (Радченко, 2015).

Впервые род *Opisthocentrus* был описан Кнером (Kner, 1868). Некоторое время род включал три вида: опистоцентр глазчатый – *O. ocellatus* (Tilesius, 1811), опистоцентр опоясанный – *O. zonope* (Jordan & Snyder, 1902) и белоносый опистоцентр – *O. tenuis* Bean et Bean, 1897. Безногий опистоцентр – *Pholidapus dybowskii* (Steindachner, 1880) – считался отдельным монотипическим родом.

Первоначально в родовом диагнозе *Pholidapus* (Bean, Bean, 1897) ошибочно указано, что в спинном плавнике 2 длинные тонкие колючки, а все остальные лучи спинного плавника являются мягкими. Впоследствии эта ошибка закрепилась, на основании чего Джордэн и Снайдр (Jordan, Snyder, 1902) новые особи *Ph. dybowskii* описали как *Abryois azumae* (Jordan, Snyder, 1902; Солдатов и Линдберг, 1930). В.М. Макушок (1958) род *Pholidapus* ввел в род *Opisthocentrus*, так как от видов последнего он отличается лишь отсутствием чешуи на голове, остальные отличия являются, по его мнению, видовыми (Макушок, 1958). В дальнейшем Шиогаки (Shiogaki, 1982) вновь поднимает его до родового ранга, что находит свое подтверждение в молекулярно-генетических работах (Черешнев и др., 2011).

В.М. Макушок (1958) рассматривает *O. tenuis* как синоним *O. ocellatus*. Видовую самостоятельность *O. zonope* он ставит под сомнение, так же как и В.К. Солдатов и Г.У.

Линдберг (1930), считая этот вид южной формой *O. ocellatus* с уменьшенным количеством позвонков, лучей спинного и анального плавников и «глазков» спинного плавника. Вид *Ph. dybowskii* он вводит в состав рода *Opisthocentrus*, считая отсутствие чешуи на голове и некоторые другие признаки недостаточными для выделения его в отдельный род. Г.У. Линдберг и З.В. Красюкова (1975) вслед за В.М. Макушком объединяют эти три вида в один род *Opisthocentrus*.

Шиогаки (Shiogaki, 1984) вновь выделяет безногого опистоцентра в самостоятельный монотипический род *Pholidapus*, считая вышеперечисленные отличия и морфологические особенности тела достаточными для возведения его в отдельный род. Также он выделяет белоносового опистоцентра *O. tenuis* в самостоятельный вид, который отличается от глазчатого опистоцентра большим числом лучей и пятен на спинном плавнике, а также иной окраской головы (наличие белого пятна на рыле и более расплывчатые темные полосы на голове). Мекленбург и Шейко (Meclenburg, Sheiko, 2004) вслед за Шиогаки в аннотированном списке стихеевых рыб указывают в качестве валидных все четыре вида. В работе И.А. Черешнева с коллегами (2011) разбирается таксономический статус трех родов опистоцентровых рыб. На основе результатов сравнительно-морфологического и молекулярно-генетического анализа доказывалась обособленность рода *Pholidapus* от рода *Opisthocentrus* и большее сходство первого с родом *Ascoldia*.

Согласно последним данным семейство Opisthocentridae включает шесть родов и 12 видов. В водах северной Пацифики обитает 5 видов: *Kasatkia seigeli* Posner & Lavenberg 1999, *Lumpenopsis clitella* Hastings & Walker 2003, *Lumpenopsis hypochroma* (Hubbs & Schultz 1932), *Lumpenopsis triocellata* (Matsubara, 1943) и *Plectobranchnus evides* Gilbert 1890. Из них 3 вида рода *Lumpenopsis* и род *Plectobranchnus* – эндеми северо-восточной Пацифики. При этом *K. seigeli* и *L. clitella* были описаны совсем недавно, на рубеже 21-го века. Остальные 7 видов встречаются на литорали и сублиторали в Японском, Охотском и Беринговых морях. Виды *L. pavlenkoi* Soldatov, 1916, *Ascoldia variegata* Pavlenko, 1910 и *Kasatkia memorabilis* Soldatov & Pavlenko, 1916 являются крайне малоизученными вследствие труднодоступности поимки. Ареал трех видов рода *Opisthocentrus* опускается до умеренной низкобореальной подзоны вплоть до 36° с.ш. (Гомелюк, Щетков, 1992; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Парин и др., 2014; Dyldin, Orlov, 2017). Представители родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* самые многочисленные и обычные обитатели сублиторали и

литорали Японского моря (*O. zonope*, *O. tenuis*, *O. ocellatus*, *Ph. dybowskii*), а также Охотского (*Ph. dybowskii*, *O. tenuis*) и восточной части Берингова моря (*O. ocellatus*), поэтому в основной части работы использованы вышеперечисленные четыре вида, а остальные оказавшиеся доступными положены в основу генетического анализа.

1.2. Основные характеристики исследуемых видов

Ниже представлено описание опистоцентровых рыб, обитающих в Японском море.

Opisthocentrus ocellatus (Tilesius, 1811) – опистоцентр глазчатый.

Впервые был описан Тилезиусом (Tilesius, 1811) как *Ophidium ocellatum*, в дальнейшем появились несколько синонимичных описаний. В частности, *Opisthocentrus ochotensis*, описанный Уэно (Ueno, 1954) по самцу *Opisthocentrus ocellatus*, был введен в синонимию В.М. Макушком (1958).

Тело умеренно удлинненное. Брюшной плавник отсутствует. Спинной плавник длинный, состоит из 55–60 лучей, последние 10–15 – колючие; вдоль всего плавника расположено 5–6 глазчатых пятен. Величина глазков больше, чем диаметр глаза (Шмидт, 1950). Зубы на сошнике присутствуют. Верхняя губа сплошная, нижняя прервана посередине. Окраска красновато-серая, на боках серые сетчатые пятна. Глаз пересечен бурой полоской, направляющейся от затылка к подбородку, такая же полоска отходит от заднего края глаза к углу крышечной кости (рис. 1.2.1). В грудном плавнике 12 лучей. Брюшных плавников нет (Shiogaki, 1984; Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2007).



Рисунок 1.2.1 – Опистоцентр глазчатый *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811)

Донная прибрежная рыба мелких размеров. Достигает длины 20 см. Обитает в литорали и сублиторали от уреза воды до глубины 250 м среди зарослей ламинарии, красных водорослей, губок, мшанок и асцидий (Соколовский и др., 2009). Обычно держится в море на мелководье, но не избегает и пресной воды: обнаружен в лимане Амура и в японском оз. Ноторо (Мухаметова, 2010; Решетников и др., 2013). Отмечены

экземпляры, пойманные на глубине 300 м (Shinohara et al., 2012). Нерест проходит в осенне-зимний период на песчано-илистых грунтах. Икра клейкая, откладывается на грунт и охраняется самкой. Диаметр икринок 1,9–2,1 мм. Личинки длиной до 12 мм появляются в планктоне в марте-апреле (Соколовский, Соколовская, 2008). Молодь держится в зоне прибрежного водорослевого пояса (Маркевич, 2014, 2018).

Обитает в северо-западной части Тихого океана. Широко распространен от Анадырского залива до Северной Кореи (Вонсан). В Японии указывается по обоим берегам Хоккайдо до Сангарского пролива. В России встречается в Беринговом (от Анадырского залива до Командорских островов) и Охотском море (побережье восточного Сахалина, западная Камчатка). В российских водах Японского моря указан от Амурского лимана, юго-западного Сахалина, о. Монерон, до зал. Петра Великого, а также в водах Тихого океана (Командорские острова, акватории юго-восточной Камчатки и Курильских островов) (Линдберг, Красюкова, 1975; Shiogaki, 1984; Иванков и др., 1998; Nakabo, 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Долганов, Земнухов, 2007; Савин, 2012; Решетников и др., 2013; Парин и др., 2014; Токранов, Шейко, 2015; Токранов, Мурашева, 2017; Dyldin, Orlov, 2017; Дылдин и др., 2020).

Opisthocentrus tenuis Bean & Bean, 1897 – опистоцентр белоносый

Тело умеренно удлиненное, брюшные плавники отсутствуют. Лучей в спинном плавнике 59–62, в анальном – два колючих и 35–39 ветвистых. На спинном плавнике 5–8 глазков, чаще 6. На рыле расположено белое пятно (рис. 1.2.2). Имеется 1 межглазничная пора. Грудной плавник маленький, его длина укладывается 1,7–2,1 раза в длину головы, состоит из 18–21 мягких лучей (Shiogaki, 1984; Новиков и др., 2002).

Нерест происходит в осенне-зимний период на песчано-илистых грунтах. Икра откладывается на грунт и охраняется самкой. Предличинки в первые сутки массового вылупления образуют шарообразные скопления (Решетников и др., 2013). Встречаются в ихтиопланктоне в марте-апреле (Соколовский и др., 2011)



Рисунок 1.2.2 – Опистоцентр белоносый *Opisthocentrus tenuis* Bean & Bean, 1897

Распространен по обоим берегам Татарского пролива, в заливах Петра Великого и Посьета, в юго-западной части Хоккайдо на юг до района Ниигаты (Амаока et al., 1983; Shiogaki, 1984; Nakabo, 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Соколовский и др., 2011; Shinohara et al., 2012). По уточненным данным (личное сообщение к.б.н. П.А. Савельева) на север ареал распространяется до Охотского моря и южных Курильских островов.

Opisthocentrus zonope Jordan & Snyder, 1902 – опистоцентр опоясанный

Тело умеренной длины. В спинном плавнике 50–55 лучей, в анальном — два колючих и 33 ветвистых. По внешнему виду очень похож на глазчатого опистоцентра, отличаясь меньшим числом пятен на спинном плавнике (обычно их 4) и большей исчерченностью верхней части головы полосками. Цвет тела оливково-зеленый, бока с неявно выраженными полосками, пятнами и линиями, образующими сетчатый рисунок. Узкая темная полоска опоясывает тело у основания грудных плавников. Такая же полоска охватывает тело у основания хвостового плавника (рис. 1.2.3) (Линдберг, Красюкова, 1975; Shiogaki, 1984; Новиков и др., 2002; Парин и др., 2014).



Рисунок 1.2.3 – Опистоцентр опоясанный *Opisthocentrus zonope* Jordan & Snyder, 1902

Мелкая донная рыба, максимальная длина которой составляет 12 см. Обитает как в зоне прибрежного мелководья, так и на глубинах 50–60 м. Держится на каменистых

грунтах, илистом песке среди водорослей, губок, гидроидов и мшанок. Образ жизни изучен слабо. Нерест происходит осенью при снижении температуры воды до 10–12 °С на глубине 2–6 м. Икра диаметром 1,8–2,1 мм откладывается в расщелинах между камнями в виде кладок, нередко в раковины мидий (Гньюбкина, Маркевич, 2008; Соколовский и др., 2011; Решетников и др., 2013).

Распространен в Японском море от Татарского пролива до п-ова Корея, известен у берегов южных Курильских островов и восточной части Сахалина, в Японии указывается по обоим берегам Хоккайдо (Линдберг, Красюкова, 1975; Shiogaki, 1984; Okamura, Amaoka, 1997; Иванков и др., 1998; Новиков и др., 2002; Nakabo, 2002; Shinohara et al., 2012; Парин и др., 2014; Дылдин и др., 2020).

Pholidapus dybowskii (Steindachner, 1880) – безногий опистоцентр

Тело продолговатое и более широкое, чем у близких видов, покрыто мелкой гладкой чешуей, голова голая. В спинном плавнике 60–64 колючих луча, в анальном 2 колючих и 38–41 ветвистых лучей. Рот маленький, горизонтальный или немного косой. Верхняя губа непрерывна, нижняя – посередине прервана (Nakabo, 2002). Зубы на челюстях и сошнике, на небных костях отсутствуют. Задние верхнечелюстные зубы крупнее передних. Задние лучи спинного плавника более толстые и немного ниже остальных. Грудной плавник длиннее хвостового. Высота средних лучей спинного плавника меньше половины высоты тела. Количество глазков обычно не превышает 4, а иногда они совсем отсутствуют (Hart, 1973). Боковая линия двойная. Рот маленький, косой, реже горизонтальный. Зубы на верхней челюсти расположены в 2–4 ряда, на нижней – в 1 ряд. Окраска варьирует от желтовато-красной до полностью красно-коричневой (рис. 1.2.4). Донная рыба средних размеров. Достигает длины 46 см. Обитает на глубинах до 150 м, среди зарослей морских трав и водорослей (Shiogaki, 1984; Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2014).



Рисунок 1.2.4 – Безногий опистоцентр *Pholidapus dybowskii* (Steindachner, 1880)

Половозрелым становится при длине 18–20 см. Плодовитость 3–5 тыс. икринок. Икра мелкая, диаметром 0,8–0,9 мм. Нерестится в ноябре–декабре. Личинки появляются в планктоне в апреле (Соколовский, Соколовская, 2008).

Широко представлен в Японском море: у Вонсана (Таранец, 1937), в зал. Петра Великого, Отару. В Желтом море отмечен в Инчхоне. В Охотском море встречается в заливах Анива и Терпения (Шмидт, 1950; Дылдин и др., 2020), южной части Сахалина (Иванков и др., 1998), на Курильских островах (Таранец, 1937), о. Шикотан (Линдберг, Красюкова, 1975). По охотоморскому и тихоокеанскому побережью Хоккайдо (Nikita, 1951; Shinohara et al., 2012) отмечен для оз. Ноторо и Вулканического залива до зал. Сагами (Линдберг, Красюкова, 1975; Новиков и др., 2002; Решетников и др., 2013). В водах Тихого океана обитает у берегов Камчатки (на север до Авачинской губы) (Парин и др., 2014).

Kasatkia memorabilis Soldatov & Pavlenko, 1916 – касаткия

Тело удлиненное, сжатое с боков, покрыто мелкой чешуей за исключением головы. Грудные плавники большие, закругленные, более половины головы. Рот маленький, немного косой. Верхнечелюстная кость достигает вертикали переднего края глаза. Зубы на челюстях и сошнике, на небных костях зубов нет. Начало спинного плавника впереди вертикали основания грудного. Первые и последние лучи спинного плавника укорочены. Хвостовой и грудные плавники закруглены. Брюшные отсутствуют. Спинной плавник с 12–14 темными пятнами, ряд пятен расположен на спине вдоль основания спинного плавника. На боках также неясные продолговатые темные пятна. На щеке от глаза к краю предкрышки проходит темная косая полоса.

В спинном плавнике 63–65 колючих лучей, в анальном 2 шипа и 45–47 лучей, грудной плавник образован 18 лучами.

Сведения по биологии отсутствуют, редкий вид.

Число пор сейсмодатчиков каналов головы постоянно: 2 носовые, 4 межглазничных, 7 заглазничных, 7 подглазничных, 5 затылочных, 6 предкрышечных, 4 нижнечелюстных (Макушок, 1961).

Обитает в районе Курильских островов, в Японском море от Татарского пролива до зал. Петра Великого (Линдберг, Красюкова, 1975; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Парин и др., 2014).

Askoldia variegata Pavlenko, 1910 – красная собачка Павленко

Тело удлиненное, сжатое с боков, покрыто мелкой циклоидной чешуей. Рот небольшой, с мясистыми губами, нижняя челюсть укорочена. Межглазничное пространство очень широкое, выпуклое, укладывается 4 раза в длине головы, покрыто чешуей. Глаза большие. Спинной плавник начинается впереди вертикали заднего края жаберной крышки, состоит из колючих лучей. Рот маленький, мелкие зубы на сошнике и челюстях. Грудные плавники хорошо развиты, брюшные есть, состоят из 1 колючего и 2 рудиментарных лучей. В спинном 52–59 колючих лучей, в анальном 2 шипа и 34–36 лучей. Грудной плавник состоит из 20–22 лучей (Линдберг, Красюкова, 1975; Соколовский и др., 2011).

Тело красного цвета, на боках и спинном плавнике разбросаны многочисленные расплывчатые пятна зеленовато-желтого цвета. Спинной плавник с 9–10 темноватыми пятнами. Длина тела до 43 см. Обитает в широком диапазоне глубин от 1 до 140 м, чаще среди зарослей ламинарии и красных водорослей.

Биология и экология нереста неизвестны.

Обитает в районе Курильских островов, от Охотского моря до тихоокеанского побережья Хоккайдо. В Японском море от Татарского пролива до зал. Петра Великого (Линдберг, Красюкова, 1975, Парин и др., 2014).

Lumpenopsis pavlenkoi Soldatov, 1916 – люмпен Павленко

Тело сильно вытянуто, голова длинная, сжата с боков. Рот умеренной величины, нижняя челюсть укорочена. Голова голая, чешуя имеется только на щеках. Нижняя челюсть укорочена, верхнечелюстная кость достигает вертикали переднего края зрачка. Лучи спинного плавника низкие, начинаются на уровне основания грудного, брюшные плавники узкие и длинные, анальный выше спинного. Хвостовой плавник длинный, но короче длины головы, округлый. Брюшные плавники расположены впереди основания грудных, их три мягких луча не ветвятся. Окраска тела светло-коричневая. На спине 6 трапецевидных пятен, обращенных основанием к средней линии тела (Линдберг, Красюкова 1975). На спинном плавнике 5 темных округлых пятен, расположенных у основания плавника в промежутке между вершинами трапецевидных пятен спины. В спинном 47–48 колючих лучей, в анальном 2 шипа и 30–31 луч. Грудной плавник состоит из 13 лучей, брюшные из 1 колючки и 3 лучей (Макушок, 1958). Обитатель сублиторали.

Длина тела не более 100 мм. Редкие экземпляры люмпена Павленко выловлены с глубины 30–40 м.

Биология и экология нереста не изучены.

Распространен в Охотском (южная часть), Японском (от зал. Петра Великого до Татарского пролива) морях, у южных Курильских островов (Mecklenburg, Sheiko, 2004; Парин и др., 2014; Дылдин и др., 2020).

1.3. Сейсмосенсорная система

Строение сейсмосенсорной системы головы является важным диагностическим признаком среди многих групп рыб, в том числе и опистоцентровых. Традиционно и согласно В.М. Макушку (1958) поры сейсмосенсорной системы головы северных бленниид подразделяются на следующие каналы.

Поры каналов головы. Поры надглазничного канала (*canalis supraorbitalis*) разделяются на носовые (ими открываются наружу *nasalia*) и межглазничные (рис. 1.3.1).

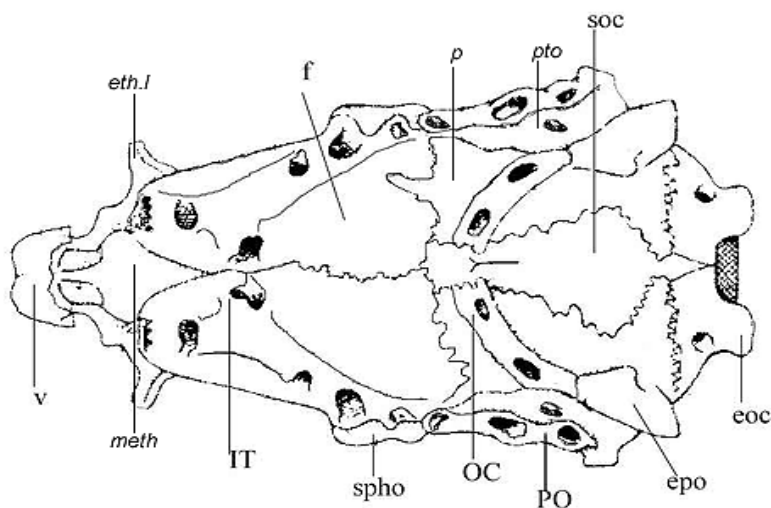


Рисунок 1.3.1 – Строение черепа *Ph. dybowskii*. Вид сверху (Макушок, 1958): *eth.l* – ethmoidal laterale; *f* – frontale; *p* – parietale; *pto* – pteroticum; *soc* – supraoccipitale; *eoc* – exoccipitale; *epo* – epioticum; *spho* – sphenoticum; *meth* – mesethmoideum; *v* – vomer; *IT* – interorbital canal; *OC* – occipital canal; *PO* – postorbital canal

Пора, открывающаяся на стыке надглазничного, подглазничного и заглазничного каналов (*canalis postorbitalis*), условно считается передней порой заглазничного канала или передней заглазничной порой.

Заглазничный канал, если нередуцирован, простирается назад до *supracleithrum*, его задняя пора обозначается как задняя заглазничная пора.

Затылочные поры – поры затылочного канала (*canalis supraoccipitalis*).

Подглазничные поры – поры подглазничного канала (*canalis suborbitalis*).

Поры предкрышечно-нижнечелюстного канала (*canalis praeoperculomandibularis*) рассматриваются отдельно как предкрышечные и нижнечелюстные поры.

1.4. Морфология

Как было отмечено выше, семейство опистоцентровые насчитывает в своем составе 12 видов рыб, из которых 5 обитают на тихоокеанском побережье Северной Америки. В основном это крайне малоизученные во всех аспектах рыбы. Основополагающее исследование, проведенное В.М. Макушком (1958), охватывает 73 вида надсем. *Stichaeidae*, в котором на основе морфологического анализа рассмотрены филогенетические связи и таксономические отношения бельдюговидных рыб. Дальнейшие работы, посвященные опистоцентровым рыбам, были сосредоточены на самых массовых родах *Opisthocentrus* и *Pholidapus* (Shiogaki, 1984; Рутенко, Иванков, 2009). И.А. Черешнев с соавторами (2011) на основе результатов сравнительно-морфологического и молекулярно-генетического анализа рассматривает таксономический статус и родственные отношения родов *Askoldia*, *Pholidapus* и *Opisthocentrus*.

По имеющимся литературным данным были проанализированы основные морфологические признаки всех 12 видов (табл. 1.4.1). Систематический признак наличие чешуи на голове: голова покрыта чешуей (*Ascoldia*, *Opisthocentrus*, *Kasatkia*) или имеется только на щеках (*Plectobranchnus*, *Lumpenopsis*), или отсутствует совсем (*Pholidapus*, *Kasatkia*). Зубы присутствуют на сошнике за исключением *O. zonope*, крупные клыкообразные зубы встречаются только у *Pholidapus* и *Plectobranchnus*. Жаберные перепонки срастаются друг с другом, лучей жаберной перепонки 5 (*Ascoldia*, *Opisthocentrus*, *Kasatkia*, *Plectobranchnus*) или 6 (*Lumpenopsis*). У опистоцентровых рыб сейсмодатчики головы, кроме подглазничного, хорошо развиты. Основные различия касаются межглазничного канала, в котором у *Opisthocentrus*, *Pholidapus*, *Kasatkia* и *Ascoldia* 3–5 пор, в то время как у *Plectobranchnus* и *Lumpenopsis* по 1 поре в этом канале. По количеству предкрышечных пор наблюдается такое же разделение: в первой группе их насчитывается 6 шт., а во второй – 5 шт.

Таблица 1.4.1 – Морфологические признаки рыб семейства *Opisthocentridae* (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова 1975; Shiogaki, 1984; Posner, Lavenberg, 1999; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Рутенко, Иванков, 2009; Черешнев и др., 2011)

Признак	<i>Opisthocentrus</i>			<i>Askoldia</i>	<i>Pholidapus</i>	<i>Kasatkia</i>		<i>Lumpenopsis</i>				<i>Plecto-branchus</i>
	<i>O. ocellatus</i>	<i>O. tenuis</i>	<i>O. zonope</i>	<i>A. variegata</i>	<i>Ph. dybowskii</i>	<i>K. memorabilis</i>	<i>K. seigeli</i>	<i>L. clitella</i>	<i>L. hypochroma</i>	<i>L. pavlenkoi</i>	<i>L. triocellata</i>	<i>P. evides</i>
Лучи жаберной перепонки	5	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	5
Межглазничные поры	3	3	3	5	5	3–5	3–5	1	1	1	1	1
Предкрышечные поры	6	6	6	6	6	6	6	5	5	5	5	5
Боковая линия	+	+	+	–	+	+	+	–	–	–	–	–
Зубы на сошнике	+	+	–	+	+	+		+	+	+	+	+
Клыкообразные зубы	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+
Колбочки в А	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2
Чешуя на щеках	+	+	+	+	–	–	–	–	+	+	–	+
Чешуя на голове	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–	–	+
Лучи в D	54–60	58–62	48–53	59–65	57–64	63–65	61–64	47–48	48–49	47–50	49	54–56
Лучи в А	II 33–39	II 35–41	II 30–34	II 33–36	II 36–44	II 45–47	II–III 39–41	I 30–31	I 30–32	II 30–32	II 31–32	II 34–36
Грудные плавники	18–21	18–21	19–21	23–24	17–21	18	18–20	12–13	12–13	12	12–13	15
Брюшные плавники	Отсутствуют	Отсутствуют	Отсутствуют	I 2–3	Отсутствуют	Отсутствуют	Отсутствуют	I 3	I 3	I 3	I 3	I 3
Пятна на D	5–6	6–7	4–5	8–10	0–4	12–14	6	5–6	5	0–5	2–3	3
Расположение пятен на D	Равномерное	Равномерное	Равномерное	Равномерное	Краниальное	Равномерное	Равномерное	Равномерное	Равномерное	Равномерное	Равномерное	Каудальное
Предельная длина, мм	200	180	120	450	450	96	80	55	76	100	110	132
Свободные лучи грудного плавника	0	0	0	0	0	0	0	3–6	1	0	5–6	0

Все лучи спинного плавника колючие. В начале анального плавника 2 колючки, за исключением *Lumpenopsis clitella* и *Lumpenopsis hypochroma*, у которых только 1. Поснер и Лавенберг (Posner, Lavenberg, 1999) отмечают вариативность этого признака у *O. ocellatus* (1–2 колючки) и *K. seigeli*, у которого этот признак варьирует от 2 до 3 шт. Стоит отметить, что у *L. pavlenkoi* обе колючки расположены на одном interhaemalia. Грудные плавники хорошо развиты, содержат 12–24 лучей. У *Lumpenopsis triocellata* и *L. clitella* отмечены от 3 до 6 свободных лучей. Наибольшее разнообразие внутри семейства наблюдается в строении брюшных плавников, которые содержат 1 колючку и 3 мягких луча у *Lumpenopsis* и *Plectobranchnus*, или рудиментарны у *Ascoldia*, или отсутствуют (*Opisthocentrus*, *Pholidapus*, *Kasatkia*). Для *Kasatkia seigeli* также отмечено отсутствие брюшных плавников и наличие 1 колючего луча. По количеству и расположению пятен тоже наблюдается значительный полиморфизм. Пятна на спинном плавнике могут совершенно отсутствовать у *Ph. dybowskii* и *L. pavlenkoi* или достигать 12–14 шт. у *K. memorabilis*. Для *Plectobranchnus* и *L. triocellata* характерно их каудальное расположение, а для *Ph. dybowskii* – краниальное, у всех остальных видов пятна равномерно располагаются на спинном плавнике.

Анализ литературного материала показывает изменчивость по количеству лучей жаберной перепонки, порам сейсмодатированной системы головы, количеству шипов в анальном плавнике, а также по количеству лучей в брюшных плавниках или полному их отсутствию.

1.5. Биология

1.5.1. Питание и морфология пищеварительного тракта

Сведения о питании опистоцентровых рыб крайне фрагментарны и представлены в единственной работе (Ochiai, Fuji, 1980), посвященной трансформации энергетических потоков через популяцию молоди глазчатого опистоцентра в прибрежных водах зал. Усу на японских островах. Согласно этим данным *O. ocellatus* круглогодично встречается в зарослях морских трав. Показано, что в популяции есть 3 размерно-возрастные группировки, что соответствует возрасту 0+, 1+ и 2+. По результатам трофологического анализа выяснено, что важнейшую роль в питании глазчатого опистоцентра играют мелкие ракообразные: Gammaridae, Harpacticoida, Calanoida. Главным пищевым объектом является *Ampithoe* sp. Сведения о питании остальных видов в литературе отсутствуют.

Морфология пищеварительного тракта весьма разнообразна у рыб данного семейства. В.М. Макушок (1958) указывает, что у *L. pavlenkoi* и *K. memorabilis* желудок прямой, имеется 1–2 недоразвитых пилорических придатка (рис. 1.5.1).

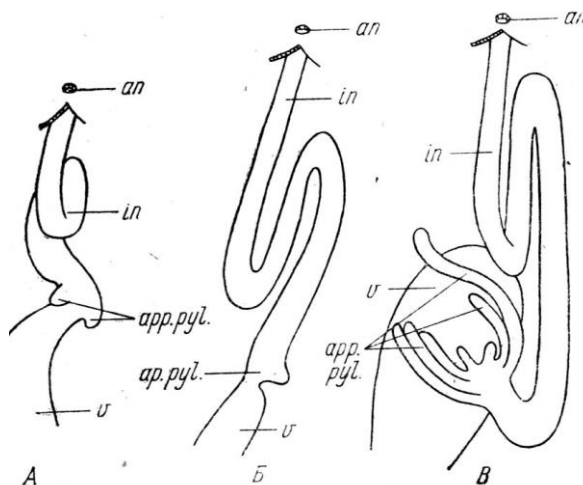


Рисунок 1.5.1 – Схематичное изображение пищеварительного тракта опистоцентровых видов рыб: **А** – *L. pavlenkoi*, **Б** – *K. memorabilis*, **В** – *Opisthocentrus dybowskii* (Макушок, 1958)

У безногого опистоцентра желудок коленчатый, с 4–7 пальцевидными пилорическими придатками.

1.5.2. Размножение и развитие

Согласно литературным сведениям нерест опистоцентров протекает в осенне-зимний период, личинки появляются в планктоне в марте-апреле. Репродуктивное поведение начинается во второй половине октября (Ochiai, Fuji, 1980; Гнубкина, Маркевич, 2008). Шиогаки (Shiogaki, 1984) описывает половой диморфизм глазчатого опистоцентра, выраженный в удлинении лучей спинного плавника за исключением последних колючих, изменении окраски горла, живота и спинного плавника. Для белоносового опистоцентра отмечено только потемнение спинного плавника без удлинения его лучей (Shiogaki, 1984). Брачная окраска опоясанного опистоцентра проявляется в изменении цвета плавников: спинной и анальный плавники становятся темно-синего цвета, с оранжевой полосой по краю (личные наблюдения), однако В.П. Гнубкина, А.И. Маркевич (2008) указывают на изменение окраски только спинного плавника. Брачный

окрас самцов безногого опистоцентра характеризуется образованием пузыреобразных выростов в районе затылка (Shiogaki, 1984).

При температуре воды около 5 °С время эмбрионального развития глазчатого и опоясанного опистоцентров занимает в среднем 46–48 сут, а белоносового несколько дольше – 58–64 сут (Shiogaki, 1981). То же касается и длины тела рыб. Длина вылупившихся личинок опоясанного и глазчатого опистоцентров 9,0–9,3 мм, а белоносового опистоцентра немногим больше – 11,0–11,8 мм. Особенности нереста и эмбрионального развития безногого опистоцентра до настоящего момента не описаны. Сведения о биологии и размножении других видов данного семейства отсутствуют.

1.6. Метод стабильных изотопов

Изотопами называются разновидности одного и того же химического элемента с разным числом нейтронов в атомном ядре. Различают радиоактивные (нестабильные) и устойчивые (стабильные) изотопы. По состоянию на 2017 г. было известно 3437 изотопов всех элементов, из них 252 изотопа стабильны. В природе элементы встречается в виде смеси своих изотопов, различающихся количеством нейтронов и, соответственно, атомной массой, следовательно, и физическими свойствами. Поэтому во многих природных процессах происходит их фракционирование. Изотопы с большим числом нейтронов называются «тяжелые». Например, водород и углерод имеют по три изотопа. Для углерода самым распространенным изотопом является ^{12}C , который составляет около 99 % от общего количества углерода в природе и имеет шесть нейтронов. Около 1 % оставшегося углерода состоит из атомов изотопа ^{13}C , имеющего семь нейтронов. Третий изотоп ^{14}C имеет восемь нейтронов в ядре и присутствует в окружающей среде в ничтожных количествах (Fry, 2006).

Основные элементы, из которых состоят клетки живых организмов, имеют более одного стабильного изотопа. Соотношение стабильных изотопов углерода, азота, кислорода, серы и водорода используется в качестве «индикатора» движения вещества и энергии и в качестве «интегратора» для оценки направленности экологических процессов, связанных с фракционированием, т.е. изменением доли более тяжелых стабильных изотопов (Тиунов, 2007).

Изотопный состав, или так называемая «изотопная подпись», организма определяется с помощью изотопного масс-спектрометра. Концентрации тяжелых

изотопов выражают в доле атомов тяжелого изотопа относительно выбранного стандарта, умноженной на 1000 (промилле, ‰). Для азота используется стандарт N₂ атмосферного воздуха. В качестве стандартного образца для углерода принято содержание ¹³C в белемните *Belemnitella americana* из мелового периода одного из отложений в Южной Каролине (США). Оно равно 0,0112372 и является аномально высоким с точки зрения содержания ¹³C, поэтому значение $\delta^{13}\text{C}$ для большинства других образцов отрицательное (Peterson, Fry, 1987).

Для трофологических исследований чаще всего используются результаты фракционирования углерода и азота. Фракционирование углерода происходит в природе за счет двух главных процессов — фотосинтеза и кальцинирования (образования карбоната кальция, CaCO₃). Растения, поглощающие углерод из окружающей среды, могут использовать два типа фотосинтеза – C3 и C4, в результате которых в клетках накапливаются различные количества тяжелого изотопа углерода. Большинство растений имеют C3-фотосинтез (цикл Кальвина), который сдвигает соотношение в пользу более легкого изотопа ¹²C. Некоторые растения (в основном обитатели сухих ландшафтов) обладают C4-фотосинтезом (цикл Хетча—Слэка—Карпилова), продукты которого богаче тяжелыми атомами ¹³C.

Источники органического вещества в экосистемах умеренной зоны моря хорошо различаются по величинам $\delta^{13}\text{C}$, которые составляют для фитопланктона от –24 до –18 ‰; микроводорослей от –20 до –11 ‰; микрофитобентоса от –20 до –10 ‰; морских трав от –15 до –3 ‰ и органического вещества наземной растительности, смываемого с суши, от –24 до –34 ‰ (Fry, 2006). Изотопный состав углерода консументов отражает состав первичных источников органического вещества, так как метаболические изменения $\delta^{13}\text{C}$ органического углерода обычно не превышают 1 ‰ на каждом трофическом уровне (DeNiro, Epstein, 1978).

Азот также имеет два стабильных изотопа — ¹⁴N и ¹⁵N. При этом $\delta^{15}\text{N}$ различается в пастбищных (в основании которых находятся зеленые растения) и детритных (основанных на разлагающихся растительные остатки бактериях) цепях питания. Фракционирование тяжелого азота в пищевых цепях связано с дискриминацией тяжелого изотопа при выведении продуктов азотистого обмена (Masko et al., 1983), т.е. с каждым трофическим уровнем в пищевых сетях происходит так называемое трофическое обогащение, или фракционирование стабильных изотопов, определяемое как разница

между изотопным составом консумента и продуцента или консумента низшего порядка. Разница между изотопным составом азота ($\delta^{15}\text{N}$) консумента и пищи даёт возможность приблизительно определить относительный трофический уровень разных животных в любой экосистеме (Post, 2002). В отличие от углерода, изотопный состав азота органического вещества претерпевает существенные закономерные изменения по мере прохождения по пищевой сети: величина $\delta^{15}\text{N}$ возрастает примерно на 3,4 ‰ на каждом трофическом уровне (Minagawa, Wada, 1984), что даёт возможность по значениям $\delta^{15}\text{N}$ определять реальное положение, занимаемое консументом в трофической иерархии сообщества (Post, 2002).

Кислород имеет три стабильных изотопа — ^{16}O , ^{17}O и ^{18}O . ^{17}O очень редок и в изотопном анализе не учитывается: исследуют лишь соотношение $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ($\delta^{18}\text{O}$). Изотопная подпись водорода ($\delta^2\text{H}$) складывается из двух изотопов этого элемента — обычного ^1H и тяжелого ^2H (известного также как дейтерий, D). Соотношение стабильных изотопов кислорода и водорода связано с круговоротом воды (испарение, осадки и т.д.) — основного «поставщика» этих элементов, следовательно, $\delta^{18}\text{O}$ и $\delta^2\text{H}$ зависят от широты местности и высоты над уровнем моря.

На основе соотношения показателей стабильных изотопов рассчитывается «изотопная ниша» (Bearhop et al., 2004), представляющая некую мерность экологической. Экологическая ниша сложна и включает в себя бесконечное количество биотических и абиотических измерения в гипотетическом пространстве (Hutchinson, 1957). Понятие «гринелианская ниша» относится к пространству или среде обитания, а «эльтонская» или трофическая ниша (Elton, 1927) определяется использованием пищевых ресурсов. Соответственно, экологическая ниша может быть широкая или узкая. В случае широкой пространственной ниши животное населяет широкий спектр местообитаний. А в случае широкой трофической — питается многими типами пищи (Пианка, 1981).

Ширина пространственной ниши влияет на ширину трофической. Либо наоборот: широкая трофическая ниша позволяет заселять много разных местообитаний (т.е. расширять нишу пространственную). При переводе ниши в систему координат, очевидно, что соотношения изотопов кислорода и водорода будут характеризовать размерность пространственной ниши, так как изотопная подпись этих элементов зависит от широты местности и высоты над уровнем моря. Трофическую нишу характеризуют значения изотопов углерода и азота. Беархоп с соавторами (Bearhop et al., 2004) предложили

использовать дисперсию отношений стабильных изотопов как меру ширины трофической ниши, которую можно сравнить между популяциями или видами, используя простые F-тесты. Данный метод является стандартным способом измерения тренда для набора точечных или полигональных объектов — расчёт стандартного расстояния отдельно по осям X и Y для двухмерного пространства. Эти две величины определяют оси эллипса, отражающего распределение объектов. Такой эллипс носит название эллипса стандартных отклонений, потому что метод рассчитывает стандартные отклонения x и y координат от среднего центра. Данная концепция привела к распространению математических методов количественной оценки аспектов размерности ниши (Layman et al., 2007; Jackson et al., 2011).

Общая площадь (TA – total area) выпуклой оболочки, очерчивающая внешние значения в изотопном би-распределении, предложена как мера трофической ниши, занимаемой популяцией или сообществом. Однако чувствительность данной величины к размеру выборки и выбросам послужила основанием для разработки более надёжных методов, позволяющих определять границы изотопной ниши. Были использованы стандартные эллипсы (SEA), модифицированные эллипсы для небольшой выборки SEAc (SEA for small sample sizes) (Jackson et al., 2011). Последняя является метрикой, которая, в отличие от минимальной площади выпуклого многоугольника, позволяет сравнивать неравномерные или небольшие выборки, уменьшить ошибку при вычислении изотопной ниши с помощью эллипсов и сохранить неопределенность процесса выборки. Для построений в последнее время используется вероятностный подход байесовского моделирования (Murchie et al., 2019). Если перекрывание изотопных ниш рассматривать только как геометрическое перекрытие между эллипсами, это может приводить к некоторым некорректным выводам, особенно не принимая во внимание плотность распределения внутри пространства эллипса. Данную проблему решает другой подход к расчёту взаимодействия изотопных ниш – вероятностный, впервые предложенный Свенсоном (Swanson et al., 2015), в котором на основе байесовского метода рассчитывается значение апостериорной вероятности обнаружения индивида A в изотопной нише индивида B. Безусловным плюсом данного метода является его малая зависимость от размера выборки, что не является причиной недостоверного увеличения пищевой ниши (Layman et al., 2007) или уменьшения перекрывания (Petraitis, 1979).

Для экологических исследований на более высоких уровнях организации живых систем Лайманом (Layman et al., 2007) были предложены метрики, которые отражают конкретные аспекты трофической структуры в пищевой сети, относительное положение и плотность распределения трофических ниш отдельных видов внутри сообщества. Диапазон $d^{15}\text{N}$ (NR), $d^{13}\text{C}$ (CR) и среднее расстояние до центроида (CD) являются мерами расстояния в пространстве $d^{13}\text{C}$ – $d^{15}\text{N}$. NR представляет собой вертикальную амплитуду изотопных ниш, т.е. трофический уровень, а CR дает представление о разнообразии первичных ресурсов. CD – расстояние между центроидами (Евклидово расстояние), служит косвенной мерой трофической дивергенции в сообществе. Среднее расстояние между ближайшими соседями (MNND) дает количественную оценку относительного положения групп в пространстве ниш. Чем оно меньше, тем плотнее расположены трофические ниши. Стандартное отклонение расстояния между ближайшими соседями (SDNND) используются для оценки степени равномерности расположения ниш в сообществе (Layman et al., 2007; Jackson et al., 2011).

Изучение трофических отношений посредством содержимого желудка и на основе соотношения стабильных изотопов являются разными методами. В литературе описаны преимущества и недостатки обоих методов, однако, как результат необходимо судить о размерности трофической ниши (Burbank et al., 2019; Wang et al., 2019). Впервые был поднят вопрос о сопоставимости этих результатов в 2007 г. (Newsome et al., 2007), могут ли изотопные оценки давать ложные данные о ширине трофической ниши. Например, консументы, питающиеся добычей с широким изотопным значением, могут дать высокую изотопную дисперсию (интерпретируется как ширина ниши), в то время как виды, использующие в пищу ресурсы, которые изотопно эквивалентны, имеют небольшую дисперсию значений (интерпретируется как малая ширина ниши). Фактически изотопный метод не учитывает индивидуальные скорости фракционирования в тканях (Blonder et al., 2014; Phillips et al., 2014; Blonder, 2016). Использование только одного метода может потенциально исказить реальную картину происходящего в экосистеме. Поэтому необходимо, по мере возможности, сопоставлять результаты содержимого желудка и изотопные измерения (Flaherty, Ben-David, 2010; Davis et al., 2012; Karlson et al., 2018; Pacioğlu et al., 2019; Petta et al., 2020; Choi et al., 2021).

1.7. Особенности митохондриальных маркеров и их применение в определении родственных отношений

Молекулярные данные широко используются для разрешения спорных таксономических вопросов и определения филогенетических отношений. Митохондриальная ДНК (мтДНК) животных характеризуется рядом свойств, делающих ее подходящим маркером для этих целей (Harrison, 1989; Avise, 2012). К ним относится небольшой размер молекулы, в 5–10 раз более высокая скорость эволюции последовательностей митохондриальных генов по сравнению с ядерными локусами (Brown et al., 1979), отсутствие интронов, гаплоидное материнское наследование и отсутствие или крайняя редкость рекомбинации (Varg et al., 2005). Короткие фрагменты митохондриального генома имеют ограничения в разрешении сложных филогенетических взаимоотношений у многих линий рыб (Stepien, Kocher, 1997; Rutenko et al., 2018). Дополнительные информативные сайты, полученные из полного митохондриального генома (митогенома), позволяют проводить более точные и воспроизводимые филогенетические построения, чем отдельные гены (Miya et al., 2003).

Митогеном позвоночных имеет длину около 16000–17000 п.н. и состоит из 13 белок-кодирующих генов (protein-coding genes, PCGs), двух генов рибосомной РНК, рРНК – 12S рРНК и 16S рРНК (12S RNA, 16S RNA), 22 транспортных РНК (тРНК, tRNA) и двух некодирующих участков — контрольного региона (D-loop, CR) и инициатора репликации легкой (L, O_L) (Anderson et al., 1981; Wolstenholme, 1992; Voore, 1999). Структура и расположение генов мтДНК рыб подобна остальным позвоночным (Stepien, Kocher, 1997; Bouckaert et al., 2001; Kartavtsev et al., 2007).

Недавние исследования показали, что отклонения от типичного порядка митохондриальных генов позвоночных встречаются чаще, чем первоначально предполагалось. В основном это касается генов тРНК, для которых обнаружены: дуплицирование тРНК (Ki et al., 2008; Shi et al., 2014, 2015), транслокация (Poulsen et al., 2013), инверсии (Kong et al., 2009) и образование псевдогенов тРНК (Mabuchi et al., 2004). Отмечены также случаи дуплицирования контрольного региона (Ki et al., 2008; Kong et al., 2009). Чаще всего геномные перестройки диагностируются у глубоководных видов рыб (Inoue et al., 2003).

На размер митогенома могут влиять и межгенные спейсеры или перекрывающиеся участки. Межгенные спейсеры в митогеноме позвоночных обычно небольшого размера и

благодаря высокой изменчивости могут быть использованы в эволюционных исследованиях (Aguilar et al., 2018). Однако иногда их совокупный размер может достигать нескольких сотен п.н. (Ruan et al., 2020), что может являться источником значимых различий в размерах всего митогенома (Inoue et al., 2001).

Перекрывающиеся участки, напротив, способствуют уменьшению длины митогенома. Например, митохондриальный геном книдарий и билатерально симметричных многоклеточных становится более компактным за счет уменьшения числа генов, межгенных областей и перекрывающихся генов (Lang et al., 1999; Lavrov, 2007; Shao et al., 2012) под действием естественного отбора (Rand, 2009) или для более эффективной передачи потомкам (Rand, Harrison, 1989). Известно также, что полицистронность может способствовать более эффективной экспрессии генов (Rand, 2009), что служит преимуществом в экстремальных условиях обитания, когда возможен недостаток некоторых жизненных ресурсов (Hogan et al., 2019). У костистых рыб перекрытие рамок считывания в основном наблюдается между парами генов АТР8–АТР6, АТР6–СОХ3, ND4L–ND4 и ND5–ND6.

В кодирующих участках, вследствие вырожденности генетического кода, нуклеотидная замена может изменять или не изменять смысл кодонов. Нуклеотидная замена, не изменяющая кодируемую аминокислоту, называется синонимичной или молчащей. Нуклеотидную замену, изменяющую кодируемую аминокислоту, называют несинонимичной. Мутацию, приводящую к изменению триплета с кодирующей аминокислоту на стоп-кодон или бессмысленный триплет, называют нонсенс-мутацией (Лукашов, 2009). Отношение частоты несинонимичных к синонимичным замещениям (Ka/Ks) традиционно используется как мера селективного давления на уровне белка, где значения $Ka/Ks < 1$ указывают на очищающий отбор, $Ka/Ks = 1$ — нейтральную эволюцию и $Ka/Ks > 1$ — положительный отбор (Nei, Gojobori, 1986; Yang, Bielawski, 2000).

Скорость и эволюционные паттерны организации в синонимичных кодонах могут объяснять особенности молекулярной эволюции (Sharp, Matassi, 1994). Преимущественное использование кодонов (RSCU) влияет на скорость возникновения синонимичных замен и используется для оценки неравных частот встречаемости синонимичных кодонов (Sharp et al., 1986). Когда значение $RSCU = 1$, это указывает на то, что частота использования кодонов не отличается от использования других

вырожденных кодонов; значение $RSCU > 1$ — показатель предпочтительного использования данного кодона (Sharp, Li, 1987). Точные причины выбора предпочтительных кодонов не установлены. Предполагается, что это может являться следствием мутаций, генетического дрейфа генов или естественного отбора (Bulmer et al., 1991; Kanaya et al., 2001; Duret, 2002).

Традиционно считалось, что синонимичные замены, не меняющие аминокислоту в белке, являются эволюционно нейтральными и не подвергаются отбору (Clarke, 1970; Kimura, 1977). К настоящему времени известно, что у видов с большой эффективной численностью популяции синонимичные мутации в экзонах не являются нейтральными и подвержены ограничениям, так как влияют на стабильность мРНК (Chamary et al., 2006). Стоит отметить, что изменчивость большинства ДНК-штрихкодов основана на синонимичных различиях в кодонах (Stoeckle, Thaler, 2018).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материал исследования

Материалом для работы послужили сборы рыб в период с 2002 по 2019 г. в нескольких локациях Японского моря (рис. 2.1.1). Помимо указанных мест сбора, для генетического анализа были использованы выборки опистоцентровых рыб из других точек Охотского и Японского морей, предоставленные сотрудниками ННЦМБ ДВО РАН С.В. Турановым и П.А. Савельевым.



Рисунок 2.1.1 – Карта Японского моря с указанием (●) мест сбора материала

Собранные виды, число особей и методы анализа представлены в табл. 2.1.1

Таблица 2.1.1 – Список видов и объем выборок (шт.), использованных в каждом разделе исследования

Раздел исследования	<i>O. zonope</i>	<i>O. ocellatus</i>	<i>O. tenuis</i>	<i>Ph. dybowskii</i>
Размерно-весовой состав	153	558	513	446
Морфологический анализ	10	255	179	37
Флуктуирующая асимметрия	14	144	63	187
Трофический анализ на основе содержимого желудков	30	82	153	138
Изотопный анализ	13	17	17	5
Эмбриогенез	–	14	–	–
Строение яйцеклеток	–	20	20	20
Молекулярно-генетический анализ	3	3	3	2

Отлов рыб производили при помощи малькового невода (высота 1,30 м, длина 7,25 м, размер ячеей 5 мм) и тралом Сигсби (размер рамы 2,5 м x 0,7 м). Определение видовой принадлежности особей выполнено в соответствии с определительными ключами (Nakabo, 2002). Измерения проводились одним оператором. Длина тела измерялась с точностью до 1 мм, масса тела – с точностью до 0,01 г.

2.2. Размерно-весовой состав и темпы роста

Для определения размерно-весовой и возрастной структуры популяций исследованных видов рыб использовали промеры длины тела (АС) и оценивали массу тела (Р1). Зависимость между массой (W) и длиной (L) согласно Г.Г. Винбергу (1971) рассчитывается по формуле

$$W = aL^b,$$

где параметры a и b определяются по фактическим данным с помощью метода наименьших квадратов, переводя уравнение в линейную форму посредством логарифмирования.

В качестве регистрирующей структуры для определения возраста применяли отолиды (sagitta) согласно методике Стевенсона и Кампана (Stevenson, Campana, 1992). Отолиды просматривали и измеряли при 50-кратном увеличении под стереомикроскопом Zeiss Stemi DV4. Зоны роста отолидов, соответствующие летнему, быстрому росту, считали opakовыми, а зимнему, медленному росту – гиалиновыми (Blacker, 1975).

Для оценки роста рыб использовали уравнение линейного роста Берталанфи (Bertalanffy, 1964), предполагающее, что скорость роста организма уменьшается с увеличением размера и может быть описана следующим выражением:

$$\frac{dl}{dt} = K(L_{\infty} - l),$$

где t – время, l – длина, K – скорость роста, L_{∞} – асимптотическая длина, при которой рост равен нулю.

$$Lt = L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right),$$

где t_0 – константа, указывающая момент времени, когда длина животного была равна 0.

Параметр t_0 включен для корректировки начального размера организма. Таким образом, необходимо рассчитать 3 параметра (L_{∞} , K и t_0) с помощью нелинейной регрессии. В наших вычислениях время (t) выражено в долях от года, длина тела (l) и

асимптотическая длина (L_{∞}) указаны в миллиметрах. Коэффициенты (L_{∞} , K и t_0) были вычислены в программе GROWTH II (Henderson, Seaby, 2006).

2.3. Морфометрический анализ

При подборе признаков для морфометрического анализа и выполнении сравнительного анализа общей выборки руководствовались следующими правилами: 1) комплекс признаков должен представлять различные морфофункциональные структуры рассматриваемого организма; 2) все особи должны быть охарактеризованы идентичным набором признаков; 3) нормированные признаки, т.е. отнесенные к длине тела по Смитту или к длине головы, минимизируют влияние размерности.

В основу анализа легли следующие пластические и меристические признаки: AC – длина тела от конца рыла до конца хвостового плавника, ao – длина головы, lo – высота головы через центр глаза, lm – высота головы у затылка, ap – длина рыла, i_1i_2 – межглазничное расстояние, d_i – продольный диаметр глаза, po – заглазничный отдел головы, aa_1 – длина верхнечелюстной кости, l_{max} – наибольшая высота тела, l_{min} – наименьшая высота тела, v_1v_2 – ширина тела, vx – длина грудного плавника, hD – высота спинного плавника, do – горизонтальный диаметр пятна на спинном плавнике (светлая окантовка пятна у глазчатого опистоцентра не учитывается), D – число лучей в спинном плавнике, A – число лучей в анальном плавнике, C – число лучей в хвостовом плавнике, P – число лучей в грудном плавнике, $G.r.$ – число тычинок на второй жаберной дуге (так как первая жаберная дуга у исследуемых видов почти редуцирована), Do – число пятен на спинном плавнике, IT – поры сейсмоденситивной системы межглазничного канала (interorbital canal), OC – поры сейсмоденситивной системы заглазничной комиссуры (occipital canal). Промеры выполнялись по модифицированной схеме измерения карповых рыб (Правдин, 1966).

Промеры головы индексировались к длине головы, а тела – к длине тела рыб по Смитту (AC). Для сравнения полученных результатов с данными, имеющимися в литературе, длину грудного плавника индексировали к длине головы, а диаметр пятна на спинном плавнике – к продольному диаметру глаза. При анализе сейсмоденситивной системы рассматривали структуру межглазничного канала и заглазничной комиссуры.

Для выявления основных дискриминирующих признаков был проведен дискриминантный анализ и анализ главных компонент (Афифи, Эйзен, 1982).

Для выяснения флуктуирующей асимметрии и выявления внутривидовой изменчивости проведен дополнительный анализ строения каналов сейсмодатчиковой системы головы и подсчитаны количество жаберных тычинок на второй жаберной дуге с обеих сторон тела рыбы. Каналы сейсмодатчиковой системы предварительно окрашивали метиленовым синим и просматривали под стереомикроскопом МБС-9 (Якубовский, 1970).

Для выявления индивидуальной изменчивости строения костных структур сейсмодатчиковой системы головы несколько особей подверглись глубокой окраске всего костного скелета ализариновым красителем. Фиксированных нейтральным 4 %-ным формалином рыб обесцвечивали 3–5 %-ным раствором перекиси водорода и окрашивали ализарином.

Асимметрию числа жаберных тычинок оценивали по доле асимметричных особей в выборке (%), коэффициенту асимметрии C , вычисленному по формуле

$$C = \frac{FA}{x} * 100 \%,$$

где FA рассчитывается по формуле

$$FA = \frac{\sum|L-R|}{n},$$

где x – среднее значение признака, $\sum|L - R|$ – сумма модулей разности между значением на левой и на правой сторонах тела. Ошибка выборочности вычислялась по формуле

$$S = \frac{\sqrt{(C^2)}}{2n}.$$

2.4. Питание

Обработку проб для анализа состава желудков проводили в соответствии с «Методическим пособием...» (1974). Наполнение желудка определяли по шестибалльной шкале (Лебедев, 1960). Все пищевые компоненты, кроме остракод и гарпактицид, взвешивали на электронных весах Pioneer PA 214, цена деления 0,001 г. Массу остракод и гарпактицид восстанавливали по номограммам (Численко, 1968).

Для характеристики питания использовались такие общепринятые показатели, как частота встречаемости (F , %), число кормовых объектов на один желудочно-кишечный тракт (N , %) и доля каждого компонента пищи по массе (P , %) (Методическое пособие..., 1974), а также модифицированный О.А. Поповой и Ю.С. Решетниковым (2011) «индекс

относительной значимости» (*IR* – index of relative significance):

$$IR = \left(\frac{FiPi}{\sum FiPi} \right) 100 \%,$$

где Fi – частота встречаемости каждого вида корма, Pi – доля по массе; а сама величина i меняется от 1 до n (n – число видов кормовых организмов в пищевом комке). Индекс нормирован, поэтому его колебания находятся в пределах от 0 до 100 % независимо от числа видов кормовых организмов. SIMPER-анализ был использован для выявления дискриминирующих пищевых групп (Kruskal, 1978). На данных, переведенных в матрицу сходства Брея–Кертиса (Beals, 1984), проведен одномерный анализ ANOSIM (Clarke, 1993). Степень сходства состава пищевого комка рассчитана при помощи индекса Шенера (*IS*) (Schoener, 1970) по формуле

$$IS = 100(1 - 0.5 \sum |p_{xi} - p_{yi}|),$$

где p_{xi} и p_{yi} — относительное количество пищевого компонента i в желудках видов x и y .

Изотопный анализ проведён в лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН. Относительное содержание тяжелых изотопов ^{13}C , ^{15}N в образцах определяли в общепринятой форме как величины отклонений $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ в промилле от соответствующего стандарта изотопного состава:

$$\delta X(\text{‰}) = \frac{(R \text{ образца} - R \text{ стандарта})}{R \text{ стандарта}} 1000,$$

где X – стабильные изотопы углерода и азота (^{13}C , ^{15}N), а R – отношение содержаний стабильных изотопов ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). Все приведенные ниже значения $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ даны в отношении к общепринятым международным стандартам изотопного состава: карбоната PDB, атмосферного азота AIR для углерода и азота. Точность определения величин $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ составляла $\pm 0,1 \text{ ‰}$.

Липидный состав тканей, вычисленный как соотношение C/N (Layman et al., 2007), имел небольшую дисперсию для всех образцов ($3,25 \pm 0,03$). Различия значений между выборками рассчитывали, используя непараметрический метод дисперсионного анализа по Краскелу-Уоллису ($p \leq 0,05$). Ранее было показано, что общая площадь проекции изотопной ниши (TA) зависит от объёма выборки (Jackson et al., 2011), в то время как размер стандартного эллипса (SEA), построенного байесовским методом, и SEAc (SEA для малых выборок) лишены этих недостатков и нечувствительны к объёму выборки. Поэтому для визуализации трофических взаимоотношений с помощью пакета SIBER (Jackson et al., 2011),

программной среды R, были построены стандартные эллипсы (SEA) и эллипсы с поправкой на малый объем выборки (SEAc). Перекрывание изотопных ниш рассчитывали вероятностным методом (байесовский анализ) с использованием пакета nicheROVER (Swanson et al., 2015). Показатель перекрывания (%) оценивался как апостериорная вероятность ($\alpha = 95 \%$) обнаружения индивидуума вида А в трофической нише вида Б.

2.5. Гистология яичников

Эмбриологический материал традиционно используется для выяснения родственных отношений рыб (Расс, 1936; Иванков, Сергиенко, 1984; Иванков, 1987). Ранее было показано, что средние этапы трофоплазматического роста яйцеклеток являются наиболее информативными для суждения о сходстве или различии между таксонами (Андреев, Иванков, 1981).

Для анализа общей морфологии яйцеклеток навески яичников, фиксированные в жидкости Буэна или смеси Карнуа, после проводки через спирты возрастающей концентрации заливали в парафин по принятой в гистологической практике методике (Ромейс, 1953).

1. Спирт 70° – 30 мин;
2. Спирт 80° – 15 мин;
3. Спирт 90° – 15 мин;
4. Спирт 96° – 20 мин;
5. Спирт 100° – 20 мин;
6. Спирт-хлороформ – до погружения;
7. Хлороформ I – 10 мин;
8. Хлороформ II – 10 мин;
9. Хлороформ-парафин – 6 часов или 1 час при 56 °С;
10. Парафин I – 20 мин;
11. Парафин II – 20 мин;
12. Парафин III – 20 мин;
13. Заливка.

Пробы яичников на стадиях зрелости IV и IV–V в тех случаях, когда ооциты содержали большое количество желтка, перед заливкой предварительно выдерживали в целлоидин-касторовом масле несколько суток. На санном микротоме делали срезы

толщиной 6–8 мкм и окрашивали азаном по Гейдегайну (реже гематоксилином по Гейдегайну).

При сравнении внутренней организации ооцитов учитывали следующие признаки: диаметр клеток, окраска, форма, размеры вакуолей и желточных гранул, их количество и расположение в толще цитоплазмы. Для описания оогенеза использовали схему развития, предложенную В.Н. Иванковым (1987):

1. Период синаптенного пути.
2. Период малого роста: ювенильная фаза (В) и фаза однослойного фолликула (С).
3. Период большого роста. Фазы вакуолизации: в ооците 1–2 ряда вакуолей – фаза D₁; ооцит заполнен вакуолями наполовину или несколько более – фаза D₂; полностью вакуолизированный ооцит – фаза D₃.
4. Фазы накопления желтка (вителлогенез): начало отложения желтка – E₁; ооцит наполовину заполнен желтком – E₂; ооцит, наполненный желтком – E₃.

Измерения полученных яйцеклеток и фотосъемка проведены на микроскопе Olympus BX53 на базе лаборатории экологии и эволюционной биологии водных организмов ИМО ДВФУ.

2.6. Эмбриональное развитие

Отлов рыб производился мальковым неводом на морской биологической станции «Восток» (зал. Восток, Японское море) в октябре 2005 г. и на морской экспериментальной станции «мыс Шульца» (зал. Посьета, Японское море) в октябре 2018 г. Рыб транспортировали в Национальный научный центр морской биологии им. Жирмунского ДВО РАН, где поместили в аквариум. Температура воды в заливе на момент поимки составляла 14 °С, температура воды в аквариуме – 17 °С, освещенность естественная. Отложенные кладки инкубировали по методу, предложенному В.П. Гнубкиной, А.И. Маркевичем (2008): помещали в пластиковую перфорированную чашку, закрытую сверху газовой сетью, и в отдельном аквариуме в непосредственной близости от аэратора. Температура воды на протяжении всего периода инкубации составляла 6–7 °С. Ранние стадии эмбриогенеза изучали под световым микроскопом Olympus на целых икринках, более крупных зародышей извлекали из оболочек. Подвижных личинок и зародышей обездвигивали 1 %-ным раствором уретана. Периодизация раннего онтогенеза дана по А.П. Макеевой (1992). Несмотря на то что в ряде работ используются относительные

характеристики продолжительности развития (Детлаф, Детлаф, 1982), мы применяли сутки и градусо-дни для возможного сравнения скорости эмбрионального развития с данными опубликованных работ, в которых используется периодизация, выраженная в сутках (Гнюбкина, Маркевич, 2008). Для описания каждой стадии развития брали не менее 3 икринок из кладки и не менее трех личинок.

2.7. Молекулярно-генетический анализ

Исходным материалом для молекулярно-генетического анализа послужила мышечная ткань или часть плавников рыб, зафиксированных в 96 %-ном этаноле. Экземпляры всех образцов помещены в ихтиологическую коллекцию музея ННЦМБ ДВО РАН.

Тотальная ДНК была выделена методами колоночного выделения согласно протоколу с помощью следующих наборов: Синтол (Россия), DNeasy Blood & Tissue Kits Quagen. Часть образцов выделена с помощью процессора магнитных частиц KingFisher Flex System и набора реагентов MagMAX DNA Multi-Sample Kit (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA).

В ходе исследования было получено 17 последовательностей полных митохондриальных геномов, принадлежащих 9 видам рыб подотряда Zoarcoidei (табл. 2.7.1).

Нуклеотидные последовательности были получены следующими способами:

1. Секвенирование методом Сенгера (3 шт.).
2. Высокопроизводительное секвенирование (NGS) ампликонов с последующей сборкой митохондриального генома (11 шт.).
3. Высокопроизводительное секвенирование РНК с последующей сборкой митохондриального генома (3 шт.).

Таблица 2.7.1 – Характеристика выборки, использованной для получения полного митохондриального генома и методы секвенирования

Вид	Номер последовательности в GenBank	Метод секвенирования мтДНК	Координаты места лова
Opisthocentridae			
<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	MZ046378	NGS тотальной РНК	42.58° N 131.15° E
<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	MT345889	NGS	47.73° N 153.08° E
<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	MK568985	Сенгер	42.58° N 131.15° E
<i>Opisthocentrus tenuis</i>	MZ046379	NGS тотальной РНК	42.58° N 131.15° E
<i>Opisthocentrus tenuis</i>	MZ046377	NGS тотальной РНК	42.58° N 131.15° E
<i>Opisthocentrus tenuis</i>	MT006232	NGS	42.58° N 131.15° E
<i>Opisthocentrus zonope</i>	MT559430	NGS	42.58° N 131.15° E
<i>Opisthocentrus zonope</i>	MT548146	NGS	42.58° N 131.15° E
<i>Pholidapus dybowskii</i>	MT561269	NGS	42.58° N 131.15° E
<i>Pholidapus dybowskii</i>	MT561268	NGS	42.58° N 131.15° E
<i>Askoldia variegata</i>	MT627595	NGS	47.08° N 138.71° E
<i>Askoldia variegata</i>	MT627596	NGS	47.08° N 138.71° E
<i>Kasatkia memorabilis</i>	MT621235	NGS	47.73° N 153.08° E
<i>Kasatkia memorabilis</i>	MT621236	NGS	47.55° N 152.79° E
Pholidae			
<i>Pholis picta</i>	MT610906	NGS	42.89° N 132.73° E
Stichaeidae			
<i>Stichaeus grigorjewi</i>	NC_045382.1	Сенгер	42.89° N 132.73° E
<i>Stichaeus nozawae</i>	NC_046850.1	Сенгер	42.89° N 132.73° E

2.7.1. Секвенирование методом Сенгера

Для амплификации полного митохондриального генома по методу Сенгера использовали 28 пар праймеров (Turanov et al., 2019a, b). Реакционная смесь для ПЦР (13 мкл) включала: деионизованная вода – 9,0 мкл; 10x буфер (Evrogen) – 1,5 мкл; смесь dNTP (концентрация каждого трифосфата – 2,5 мкМ, Evrogen) – 0,8 мкл; прямой и обратный праймер (10 мкМ) – по 0,2 мкл; Taq-полимераза (5 ед./мкл, Evrogen) – 0,2 мкл; ДНК – 1,0 мкл.

Для ПЦР была использована следующая программа: предварительная денатурация 94 °С – 4 мин; далее для 30 циклов: 94 °С денатурация – 30 сек, 42–56 °С отжиг – 40 сек, 72 °С синтез новых цепей – 1 мин; окончательная достройка цепей 72 °С – 10 мин.

Продукты амплификации были разделены электрофорезом в 1,0–1,5 %-ных агарозных гелях в 1x трис-ацетатном (ТАЕ) буфере. 2 мкл ПЦР-продукта смешивали с 3 мкл 10x буфера для нанесения образцов и вносили в лунки геля. Для определения длины фрагментов использовали стандартные ДНК-маркеры, кратные 100 парам нуклеотидов

(п.н.). Агарозные гели с продуктами ПЦР окрашивали флуоресцирующим и интеркалирующим в ДНК раствором бромистого этидия (EtBr, 3,8-диамино-6-этил-5-фенилфенантридиумбромид) и просматривали в проходящем ультрафиолетовом свете (365 нм).

Полученные амплифицированные образцы осаждали добавлением трехкратного объема 96 %-ного этанола и инкубировали при комнатной температуре в течение 20 мин, после чего проводили последовательную очистку:

1. Центрифугировали в течение 35 мин при 10000 об/мин и 4 °С;
2. Сливали и добавляли 75 мкл 70 %-ного этанола, центрифугировали 25 мин при 12000 об/мин и 4 °С;
3. Сливали всю жидкость из пробирок и инкубировали в термостате при температуре 50 °С в течение 20 мин до полного испарения этанола;
4. Осадок растворяли в 5 мкл деионизованной воды, перемешивали пипетированием и встряхивали на мешалке Vortex.

Получение последовательностей фрагментов мтДНК проводили с использованием фрагмент-специфических праймеров и набора реактивов BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США). Реакционная смесь объемом 10 мкл для прямого и обратного праймера состояла из 5,75 мкл деионизованной воды; 1,75 мкл 5x Sequencing Buffer; 1 мкл 10 мкМ праймера; 0,5 мкл BigDye Terminator Ready Reaction Kit v3.1; 1 мкл ДНК-матрицы.

Условия секвенальной реакции включали следующие параметры: предварительная денатурация при 96 °С – 1 мин; далее для 25 циклов амплификации: денатурация при 96 °С – 10 сек, отжиг праймеров на матрице при температуре 50 °С – 10 сек и синтез новых цепей при 60 °С – 4 мин.

Полученные продукты очищали от невключенных флуоресцентных меток одним из нижеприведенных способов.

Ферментная очистка проведена с помощью Ex'S-Pure™ и Enzymatic NimaGen B.V. согласно рекомендациям производителя.

Очистка спиртами:

1. Добавляли 2,5 мкл 0,125 М ЭДТА и 40 мкл 96 %-ного этанола;
2. Образцы встряхивали на мешалке Vortex и оставляли на 20 мин при комнатной температуре, затем центрифугировали 10000 об/мин 35 мин при 4 °С;

3. Аккуратно сливали и добавляли 100 мкл 70 %-ного этанола, перемешали пипетированием, центрифугировали 10000 об/мин 25 мин, снова сливали спирт;

4. Повторяли действие 3 и ставили сушиться в темное закрытое помещение.

В каждую пробирку вносили по 10 мкл формамида (CH₃NO), тщательно встряхивали на Vortex и центрифугировали 30 сек для осаждения мелких капель жидкости.

Капиллярный электрофорез проводили на автоматическом генетическом анализаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США) на базе ННЦМБ ДВО РАН.

Хроматограммы прямых и обратных последовательностей для каждой особи визуально проверяли на наличие ошибок и объединяли в единые консенсусные последовательности при помощи программы Geneious Trial 4.8.3 (Biomatters Limited, www.geneious.com). Множественное выравнивание, анализ нуклеотидных последовательностей, а также сборку генома на референс осуществляли с использованием алгоритма MUSCLE (Edgar, 2004) в программе MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016).

2.7.2. Высокопроизводительное секвенирование (NGS)

Было амплифицировано шесть перекрывающихся фрагментов митогенома длиной около 3500 п.н. с помощью 5 пар ранее разработанных нами праймеров (табл. 2.7.2.1) и пары праймеров F1R1 (Ward et al., 2005). Реакционная смесь объемом 10 мкл состояла из 5 мкл Q5® High-Fidelity 2X Master Mix, по 0,5 мкл прямого и обратного праймеров, 3 мкл деионизованной воды (dd H₂O) и 1 мкл ДНК. Реакция амплификации проводилась по следующей программе: предварительная денатурация 98 °С 30 сек, последующие 30 циклов денатурация 98 °С 7 сек, отжиг 55–59 °С 30 сек, элонгация 72 °С 40 сек/кб, финальная достройка цепи 72 °С 2 мин. Продукты амплификации были разделены электрофорезом в 1,0–1,5 %-ных агарозных гелях в 1x трис-ацетатном (ТАЕ) буфере.

Секвенирование *O. tenuis* MT006232 выполнено на платформе Ion S5 (Thermo Fisher Scientific), остальных образцов — на платформе MiSeq (Illumina).

Таблица 2.7.2.1 – Праймеры, использованные для получения последовательности полного митохондриального генома бельдюговидных рыб

Номер фрагмента	Название праймера	Нуклеотидная последовательность, направление 5`–3`	Авторы
-----------------	-------------------	--	--------

1	1F	AGCTAAGAGGGCCGGTAAAACTC	Turanov et al., 2019a
	R-3661	CKGATAGAAGGGCTGCYTTRG	Turanov et al., 2019 a
2	F-2819	GACCTAAGCCCTTTCTACAG	Turanov et al., 2019 a
	COX1-FishR1	TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA	Ward et al., 2005
3	COX1-FishF1	TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC	Ward et al., 2005
	R-8643	GRTGRCCRGCGWGTAAATTTG	Turanov et al., 2019 a
4	F-8125	GAACCTGACCATGACAYTAAG	Turanov et al., 2019 a
	ND4R	TTRGGVARRGGRGGRAGKGC	Turanov et al., 2019 a
5	ND4_F	CGYTGRGGHAAAYCARACCGARCG	Turanov et al., 2019 a
	ND6_II_R	ACRTAGCCAACRAARGCAG	Rutenko et al., 2019a
6	ND6_I_F	GCCTTTTAATTACCTCAAGCA	Rutenko et al., 2019 a
	1R	AAATCATGATGCAAAAGGTACGAG	Turanov et al., 2019 a

2.7.3. Сборка митохондриального генома

1. Проверка качества прочтений последовательностей нуклеотидов или ридов (reads) секвенатором была выполнена с помощью программы FastQC.

2. Удаление адаптеров

> AdapterRemoval --file1 file.fastq --basename tennis_remov.fastq --trimns --trimqualities --gzip.

2. Для отсеивания прочтений несоответствующего качества использовали программу Trimmomatic (Bolger et al., 2014). Были выставлены следующие параметры: обрезка ридов после 140 п.н. CROP:140; обрезка первых 20 п.н. в каждом риде HEADCROP:20; удаление ридов меньше 50 п.н. MINLEN:50; с каждого конца прочтения отрезаны нуклеотиды с качеством ниже 30 TRAILING:20. При запуске программы указан phred33 формат fastq

3. Отбор 10 % ридов с помощью VSEARCH (Rognes et al., 2016) по следующей схеме:

Для прямых ридов

> vsearch -fastx_subsample speciesF.fq.gz --fastqout speciesF_10pct.fq.gz--sample_pct 10

Для обратных ридов

> vsearch -fastx_subsample speciesR.fq.gz --fastqout speciesR_10pct.fq.gz--sample_pct 10

Для однонаправленных ридов

> vsearch -fastx_subsample file.fastq --fastqout file --sample_pct 10.

4. Запуск геномного сборщика SPAdes (Bankevich et al., 2012)

```
> spades.py -1 fastqout speciesF_10pct.fq.gz -2 speciesR_10pct.fq.gz -o
species_spades_output.
```

5. Выбирался наиболее длинный контиг (contiguous – набор перекрывающихся сегментов ДНК, которые в совокупности представляют собой консенсусную область ДНК) с достаточным покрытием и проводилось сравнение его последовательности с имеющимися в базе данных GenBank (NCBI, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) при помощи программы BLAST (Drummond et al., 2012). В случае совпадения с миогеномной последовательностью ближайших видов данный контиг считали принадлежащим искомому митогеному. Для сборки кольцевой мтДНК использовали скрипт NOVOPlasty 3.8.1. (Dierckxsens et al., 2017). В качестве инициации сборки был взят контиг из предыдущего шага. Программу запускали со следующими конфигурациями: размер генома 12000–18000; размер K-mer – 33; длина ридов – 120; парные риды.

2.7.4. Сборка митохондриального генома из транскриптома

На основании прочтения транскриптомов мозговой ткани 3 экземпляров рыб (см. табл. 2.7.1), любезно предоставленных С.В. Турановым, был собран митогеном с использованием программы EXONtoos (Vinnikov, 2021) по следующей схеме.

1. Выделение митохондриальных ридов на референс, в качестве которого была использована последовательность митогенома, полученного ранее методом NGS:

```
➤ EXONtools.py map_reads -R1 species_R1.fq -R2 species_R2.fq -r referens.fasta -o
/MAPPED;
```

2. Сортировка и запись в отдельный файл ридов, полученных в предыдущем шаге:

```
➤ samtools view -b -F4 species_mapped.bam > species_mito.bam;
```

```
➤ samtools sort species_mito.bam > species_mito_sorted.bam;
```

3. Сборка ридов на основании референсной последовательности:

```
➤ EXONtools.py -S call_bases -i species_mito_sorted.bam -o CHEK -r /Path to referens/
referens.fasta.
```

2.7.5. Аннотация, визуализация и анализ митогеномов

Аннотация и визуализация геномов проведена на ресурсе MitoFish (Iwasaki et al., 2013). Структура транспортных РНК проверена с помощью tRNA scan-SE v.2.0 (Chan, Lowe, 2019). Все полученные последовательности загружены и зарегистрированы в геномном банке (табл. 2.7.1). Для 13 белок-кодирующих генов определены нуклеотидный состав, процентное

содержание кодонов, преимущественное использование кодонов (RSCU) рассчитано с помощью PhyloSuite v1.2.2 (Zhang et al., 2020). Оценки генетической дивергенции между исследуемыми видами проведены с помощью пакета MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016), основываясь на значениях нескорректированных *p*-дистанций (число нуклеотидных различий на сайт). Синонимичные (*Ks*) и несинонимичные (*Ka*) замены и параметр *Ka/Ks* рассчитаны в DNAsp v6 (Rozas et al., 2017).

2.7.6. Филогенетические реконструкции

Для филогенетического анализа использованы полные митохондриальные геномы 40 видов подотряда Zoarcoidei, доступные в геномном банке, включая 17 упомянутых выше оригинальных последовательностей. Разделение геномов на фрагменты, аннотированные на ресурсе MitoFish (Iwasaki et al., 2013), выполняли с помощью разработанного скрипта (Turanov, 2021). Для последующего анализа выделили 13 фрагментов PCGs, каждый из них был индивидуально выравнен с помощью MAFFT v7 (Katoh et al., 2002). Затем все гены конкатенировали посредством Sequence Matrix 1.7 (Vaidya et al., 2011). Оптимальная схема анализа фрагментов последовательностей (partitions) PCGs включала учет позиции нуклеотида в кодоне и одновременный расчет моделей нуклеотидных замещений для каждого фрагмента на основе PartitionFinder2 (Lanfear et al., 2017) с использованием «жадного алгоритма» и критерия AICс посредством суперкомпьютера ресурса CIPRES (Miller et al., 2010). Филогенетический анализ в соответствии с критерием максимального правдоподобия (ML) (Trifinopoulos et al., 2016) выполнен в IQ-TREE v 1.6.12 (Nguyen et al., 2015) с автоматическим подбором наилучшей модели нуклеотидных замещений для позиции триплета по отдельным генам фрагмента (опция 'Auto') (Chernomor et al., 2016) и 20000 репликами «ultrafast» бутстреп-анализа (Minh et al., 2013). Байесовский анализ (BI) проведен в MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012), используя метод Монте-Карло для марковских цепей (MCMC) в 2 независимых запусках 5×10^6 генераций, моделированием 4 цепей с отбором каждого 1000-ного состояния с исключением первых 25 % деревьев. Оценка проведенного анализа сделана с помощью BEAST 2.5 (Bouckaert et al., 2019).

ГЛАВА 3. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

3.1. Результаты

В наших уловах глазчатый и белоносый опистоцентры были представлены особями в возрасте от 0+ до 3+ лет (табл. 3.1.1). Опоясанный опистоцентр характеризовался наличием трех возрастных групп — 0+, 1+, 2+, а безногий опистоцентр, достигающий большей предельной длины, имел возрастные группировки от 0+ до 4+. Основу популяции опистоцентров (род *Opisthocentrus*) обитающих в прибрежных зарослях водорослей и морских трав, доступных для облова мальковым неводом, составляли рыбы в возрасте 0+ и 0+...1+ для безногого опистоцентра.

Таблица 3.1.1 – Размерно-возрастная структура *O. ocellatus*, *O. tenuis*, *O. zonope* и *Ph. dybowskii*

Возраст	Длина тела				Масса тела				n
	L (мм)	min	max	SD	P (г)	min	max	SD	
<i>O. ocellatus</i>									
0+	68,5	34	95	11,67	1,6	0,2	5,4	0,82	408
1+	111,4	89	131	9,11	7,1	2,1	13,6	2,17	108
2+	131,4	119	149	7,15	11,6	7,7	16,5	2,05	33
3+	145,9	135	165	9,17	15,7	13,2	23,6	3,13	9
<i>O. tenuis</i>									
0+	76,2	43	103	0,56	2,2	0,1	5,1	0,04	451
1+	133,5	103	155	1,72	12,3	4,9	22,5	0,56	48
2+	160,7	141	179	3,88	21,6	13,2	29,4	1,56	2
3+	192,4	192			34,0				1
<i>O. zonope</i>									
0+	45,8	26	83	13,64	0,8	0,1	3,7	0,67	125
1+	81,7	68	100	9,77	3,7	1,7	6,5	1,62	27
2+	122,0				8,5				1
<i>Ph. dybowskii</i>									
0+	77,2	55	116	7,37	3,3	1,1	10,7	1,57	193
1+	122,9	79	152	11,14	12,7	2,5	23,0	3,47	216
2+	194,3	147	231	28,26	56,9	20,1	90,9	25,56	14
3+	255,0	235	278	19,61	143,7	120,3	169,4	23,73	4
4+	305,0	300	310	7,07	240,0	150,0	330,0	127,28	2

Примечание. L – среднее значение длины тела АС (мм); P – среднее значение массы тела (г); min – минимальное значение; max – максимальное значение; SD – стандартное отклонение; n – объем выборки.

Средний размер сеголеток опоясанного опистоцентра составил 45,8 мм, на втором году жизни средняя длина их тела была 81,7 см. Особи глазчатого опистоцентра характеризовались большими размерами тела. Средняя длина тела возрастной группы 0+ равна 68,5 мм, 1+ — 111,4 мм, 2+ — 131,4 мм и 3+ — 145,9 мм. Размер сеголеток белоносого опистоцентра варьировал от 43 до 103 мм при среднем значении 76,2 мм. Остальные возрастные категории характеризовались также большими относительно вышеописанных видов рыб размерами (табл. 3.1.1). Безногий опистоцентр был представлен большим количеством возрастных групп и большими размерами и массой тела.

В июле по данным неводных и траловых ловов популяции глазчатого и белоносого опистоцентров состояли из двух групп — 0+ и 1+. Опоясанный опистоцентр в уловах представлен только сеголетками, безногий — как сеголетками, так и взрослыми. В августе по нашим данным неводных и траловых ловов популяции глазчатого, белоносого и опоясанного опистоцентров образованы несколькими размерными группировками, в то время как в уловах безногвого опистоцентра преобладали младшие возрастные группы размером 100–140 мм. В сентябре в популяции опоясанного опистоцентра отмечены две размерные группы (сеголетки и годовики). В это время года снижалась доля взрослых особей в популяциях глазчатого и белоносого опистоцентров и основу уловов составляли сеголетки. Аналогичную картину показывали результаты лова безногвого опистоцентра, в которых присутствовали особи размерной группы 50–100 мм. В октябрьских уловах также доминировали сеголетки (Рутенко, 2000; Рутенко, Иванков, 2001; Иванков и др., 2003).

Полученные значения длины и массы тела способом наименьших квадратов приведены к параболической кривой степенной функции с показателем, близким к 3 (рис. 3.1.1), и высокими коэффициентами корреляции ($R > 0,95$, $p < 0,01$). Все четыре распределения имеют подобные зависимости, которые различаются растяжением по оси ординат (рис. 3.1.1). Полученные параболы для белоносого и глазчатого опистоцентров описываются почти идентичными уравнениями со сходными коэффициентами. Функция массы опоясанного опистоцентра имеет наибольший постоянный множитель. Судя по данным кривым, темп прироста массы у рыб разной длины различен. Скорость увеличения массы повышается при достижении длины тела в среднем 100 мм.

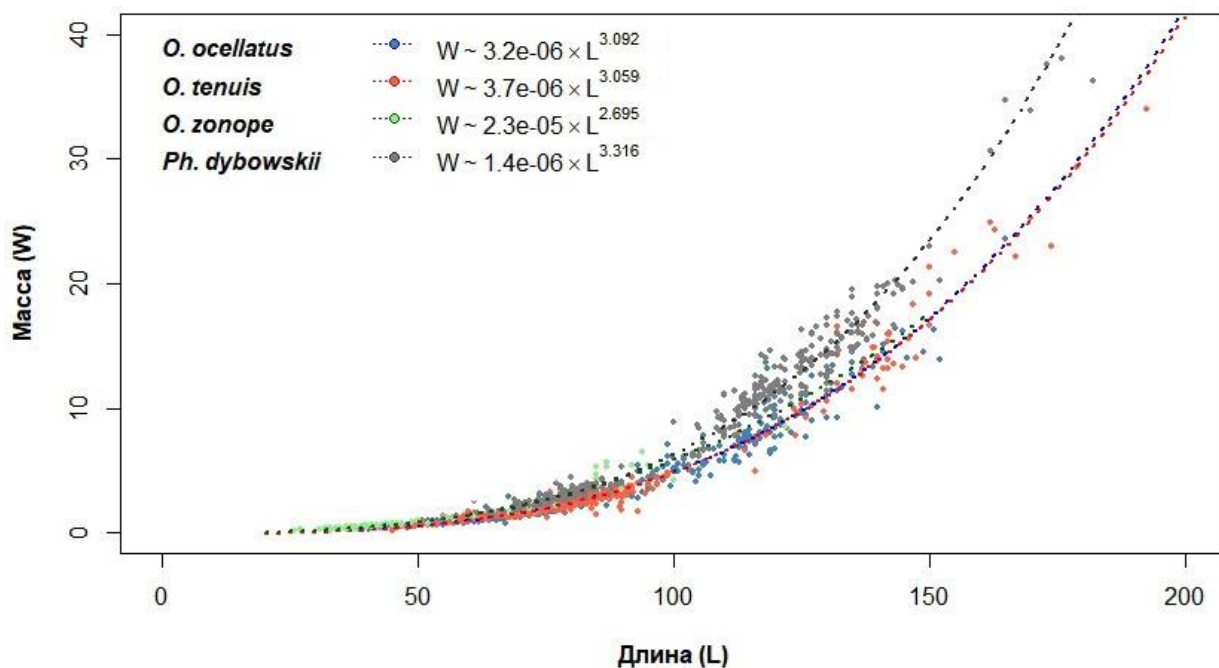


Рисунок 3.1.1 – Зависимость между длиной (L, мм) и массой (W, г) тела опистоцентровых рыб

Половой зрелости глазчатый и белоносый опистоцентры достигают в возрасте 1+ и длине тела 95–100 мм, а опоясанный — в возрасте 1+ при длине тела 75–85 мм. Обладая данными размерами тела, глазчатый и белоносый опистоцентры характеризуются сходными значениями плодовитости. Среднее количество икринок в гонадах глазчатого опистоцентра составило 999 ± 60 шт., белоносого — 844 ± 65 шт. Достижение половой зрелости безногого опистоцентра происходит в возрасте 2+. Половозрелые самки этого вида, имея большие размеры тела по сравнению с остальными видами, характеризуются и большей плодовитостью – 3841 ± 708 шт. (Рутенко и др., 2006а).

Согласно полученным результатам, популяции глазчатого и белоносого опистоцентров образованы возрастными группами 0+, 1+, 2+, 3+ и 4+.

Для установления зависимости между длиной и возрастом глазчатого и белоносого опистоцентров были рассчитаны модели роста (рис. 3.1.2), репрезентативно описываемые уравнением Берталанфи (критерий AIC = 5275,64).

На рис. 3.1.2 видно, что кривая роста белоносого опистоцентра асимптотически приближается к бóльшему значению, чем кривая роста глазчатого опистоцентра. Рассчитанный коэффициент K для белоносого опистоцентра равен 0,935, в то время как для глазчатого этот коэффициент составляет 0,781. Кроме того, угол наклона кривой, описывающей модель роста белоносого опистоцентра, значительно больше такого для

глазчатого опистоцентра. Полученные результаты указывают на более высокую скорость роста белоногого опистоцентра по сравнению с глазчатым на начальных этапах развития (рис. 3.1.2).

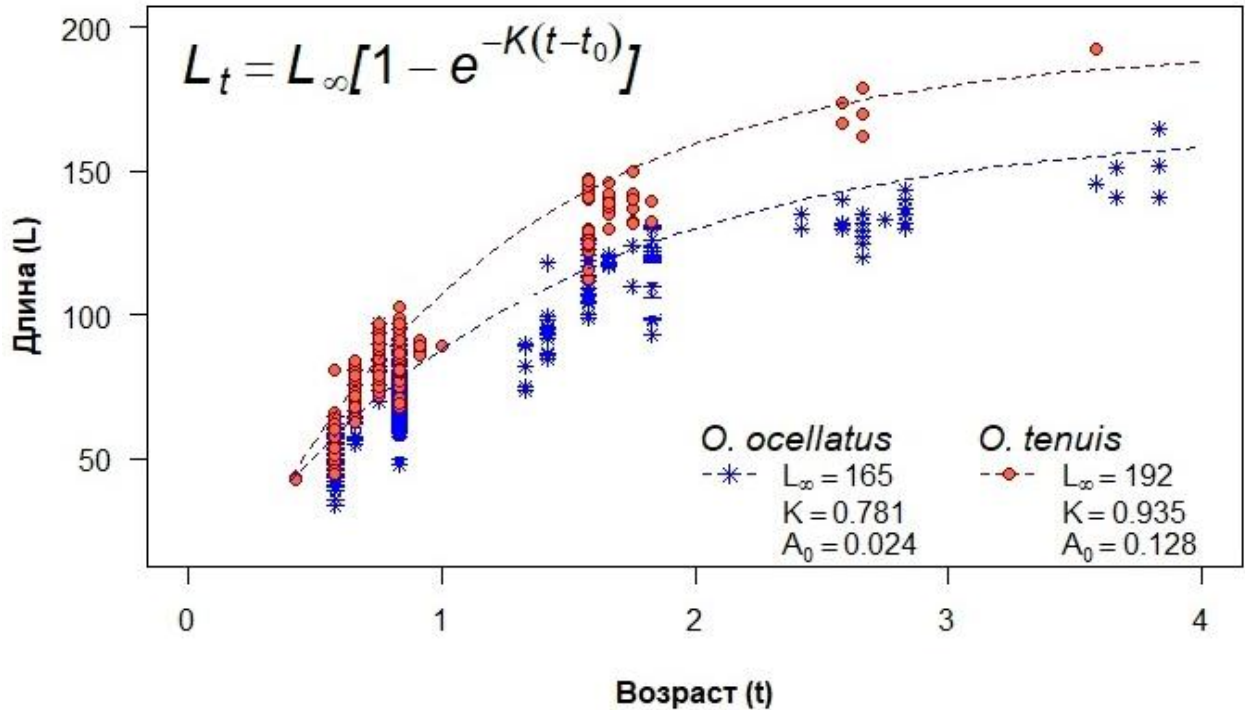


Рисунок 3.1.2 – Кривые роста *O. ocellatus* и *O. tenuis*, описанные уравнением Берталанфи. По оси абсцисс – возраст (t, годы); по оси ординат – длина тела (L, мм)

3.2. Обсуждение

Популяционная структура определяется соотношением численности и биомассы размерных групп, характером полового созревания и соотношением половозрелой и неполовозрелой частей стада, соотношением полов и морфологической изменчивостью особей (Никольский, 1974). Структура популяции специфична для вида и его отдельных стад (Северцов, 1941), является видовым и популяционным свойством, отражающим характер взаимосвязей вида и его отдельных популяций со средой. Возрастной состав популяции является результатом взаимодействия трех процессов: пополнения, роста и убыли. Безусловно, существенное влияние на структуру популяций оказывает изменение обеспеченности пищей. Расширение размерного ряда позволяет осваивать более широкий спектр кормов и обеспечивать более стабильное пополнение. Безногий опистоцентр отличается от остальных опистоцентов наличием большего числа возрастных поколений, что обеспечивает определенную стабильность общей численности стада.

Представители рода *Opisthocentrus* – сравнительно мелкие и короткоцикловые виды рыб, размеры и масса которых в прибрежных водах Японского моря не превышают 20 см и 20 г. Основу их популяции, по нашим данным, составляют особи четырех возрастных групп, причем доминируют сеголетки. *Ph. dybowskii* характеризуется более сложной размерно-возрастной структурой популяции. Размерно-весовые показатели у последнего вида существенно выше, чем у видов *Opisthocentrus*. В литературе указываются максимальные размеры около 46 см (Соколовский и др., 2011). По нашим данным, наибольшие размеры и масса тела безногого опистоцентра не превышали 31 см и 330 г. Соответственно, основу нерестовой структуры популяций видов *Opisthocentrus* составляют особи двух возрастных групп (1+ и 2+), а *Pholidapus dybowskii* – от двух до пяти лет.

Анализ полученных данных позволил выделить у глазчатого и белоносого опистоцентров Японского моря три этапа роста, различных по темпам накопления массы и интенсивности линейного роста. В первые месяцы жизни (5–7 мес.) опистоцентры наиболее интенсивно растут в длину, достигая 100 мм и массы около 5 г. Этот период жизни характерен наибольшей смертностью, и сверхвысокие приросты длины на этом этапе обеспечивают рыбам максимально быстрый выход из-под пресса хищников. В дальнейшем скорость линейного роста несколько снижается, оставаясь тем не менее достаточно высокой, а весовые приросты начинают интенсифицироваться. До двух лет приросты длины остаются высокими, и к этому возрасту рыбы достигают длины 110–130 мм, массы 8–10 г и половой зрелости. Дальнейший линейный рост половозрелых рыб начинает замедляться, а приросты массы остаются на прежнем уровне.

Структуру популяции видов рода *Opisthocentrus* можно отнести к «простой», состоящей из небольшого числа возрастных групп, рано созревающей, приспособленной к быстрому изменению своей численности, т.е. охарактеризовать как «короткоцикловая». Обитающие в сублиторали, они существуют в условиях лабильной кормовой базы, воздействия хищников и отсутствия стабильности окружающей среды.

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

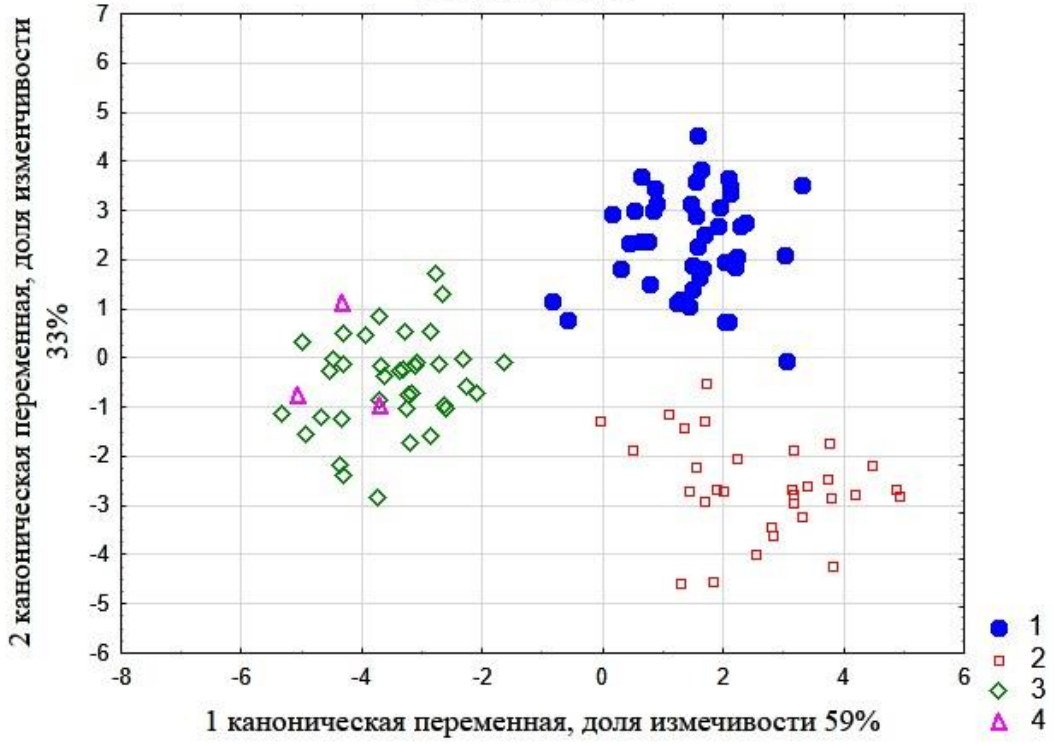
4.1. Результаты морфологического анализа

Для морфологического изучения выборок опистоцентров был использован анализ главных компонент (Афифи, Эйзен, 1982). Факторизации подвергали матрицу ковариаций. Распределение объектов (кумулят размерного состава) в пространстве первых двух главных компонент представлено на рис. 4.1.1. Во всех случаях две первые главные компоненты учитывают свыше 92 % вариабельности изучаемых признаков, что позволяет отбросить остальные компоненты как малозначащие и все внимание сосредоточить на первых двух осях.

При визуальном анализе диаграмм рассеивания по пластическим признакам можно отметить (рис. 4.1.1, а), что белоносый и глазчатый опистоцентры отличаются от безногого опистоцентра по первой канонической переменной. По второй переменной безногий опистоцентр занимает промежуточное положение между белоносым и глазчатым опистоцентрами. Опоясанный опистоцентр по пластическим признакам входит в кластер с безногим опистоцентром. При этом первый вектор данной матрицы учитывает 59 % общей дисперсии, на второй приходится 33 % (табл. 4.1.1). При использовании пластических признаков совместно с меристическими (рис. 4.1.1, б) облака точек сильно разнесены по осям канонических переменных и образуют четыре отдельные совокупности, отличающиеся друг от друга по обоим каноническим переменным. При добавлении значений числа пор сейсмодатчика системы безногий опистоцентр отделяется по первой канонической переменной от остальных трех кластеров, которые, в свою очередь занимают одинаковое положение относительно этой оси, но разделяются по другой переменной (рис. 4.1.1, в). Следовательно, все четыре вида, за исключением опоясанного опистоцентра, различаются по пластическим признакам, а при добавлении в анализ меристических признаков и структуры сейсмодатчика системы все четыре исследуемых таксона четко различаются между собой (Рутенко, Иванков, 2009).

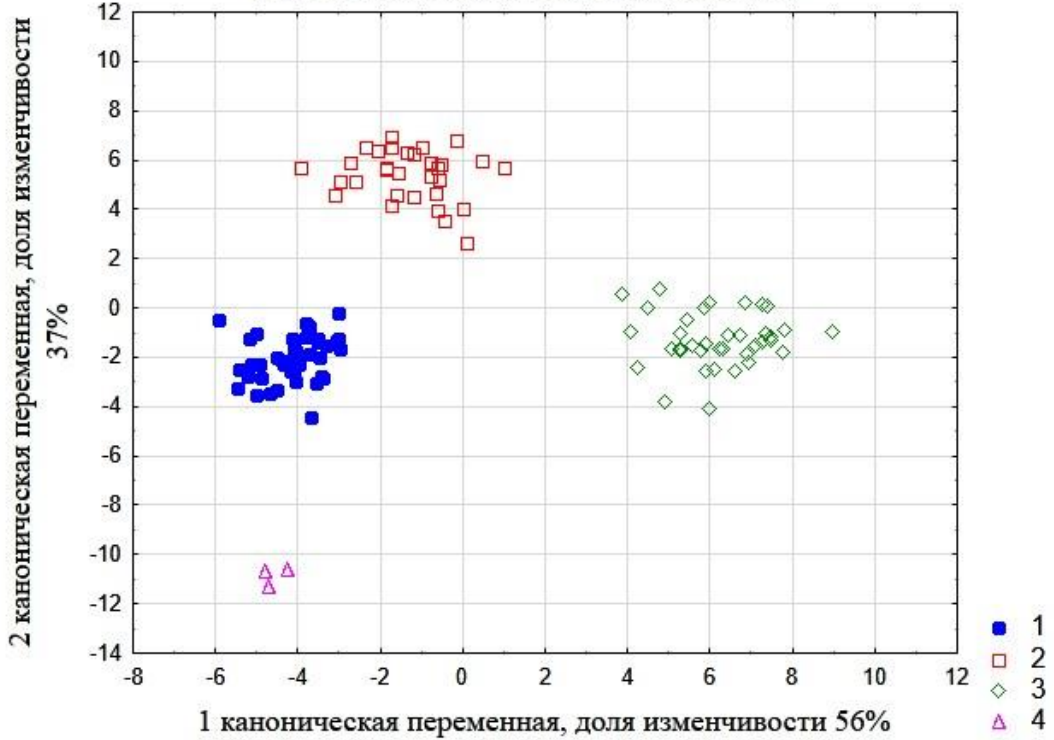
Для интерпретации осей пространства главных компонент обычно используют факторные нагрузки (коэффициенты корреляции между исходными переменными и главными компонентами) (Афифи, Эйзен, 1982), которые представлены в табл. 4.1.1.

Пластические



А

Пластические и меристические признаки



Б

Рис. 4.1.1 (А, Б)

Пластические, меристические признаки и значения сейсмодатчика системы

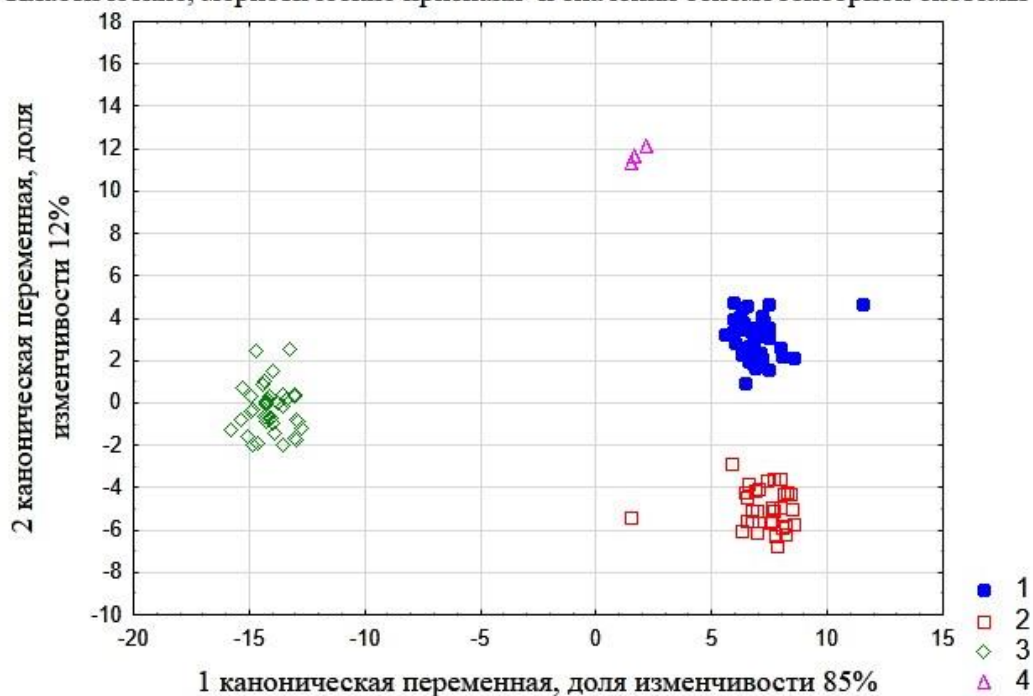
**В**

Рисунок 4.1.1 – Диаграммы рассеивания морфологических и пластических признаков, а также счетных значений сейсмодатчика системы и пластических признаков *O. ocellatus* (1), *O. tenuis* (2), *Ph. dybowskii* (3) и *O. zonope* (4). **А** – пластические признаки; **Б** – пластические и меристические признаки; **В** – пластические, меристические признаки и значения сейсмодатчика системы

Как следует из данных табл. 4.1.1, в случае анализа по пластическим признакам наибольший вклад в изменчивость вносят значения ao и lm , что соответствует длине головы и высоте головы у затылка. При совокупном использовании пластических и меристических признаков факторные нагрузки на первые две компоненты составили 93 % и меристические признаки принимают на себя основную дисперсию, однако высота головы также остается важнейшей пластической характеристикой. Матрица, образованная совокупностью пластических и меристических признаков, а также значений числа пор сейсмодатчика системы имеет наибольшие факторные нагрузки на первую каноническую переменную – 85 %. При этом признак ОС (число пор в заглазничной комиссуре) несет максимальную нагрузку.

Для выявления межвидовых различий сравнивали выборки глазчатого, белоносового и безногого опистоцентров (табл. 4.1.2).

Таблица 4.1.1 – Факторные нагрузки морфологических признаков

Признак	I			II			III		
	Канонические переменные								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
ao	-0,458	0,375	-0,437	0,383	-0,535	0,419	-0,688	-0,042	-0,194
lo	-0,139	-0,031	0,641	0,006	0,037	-0,625	0,023	0,290	0,924
lm	-0,726	0,076	-1,795	0,646	-0,295	1,747	-1,129	-1,310	-0,852
an	0,123	0,029	0,506	-0,248	0,060	-0,478	0,541	0,375	0,145
i ₁ i ₂	-0,232	0,111	-0,085	0,325	-0,237	0,049	-0,372	0,125	-0,208
di	0,352	-0,036	0,084	-0,295	0,133	-0,053	0,284	0,397	-0,781
po	0,222	-0,039	0,685	-0,166	0,091	-0,660	0,229	0,592	0,394
aa ₁	0,118	-0,068	0,007	0,037	0,053	-0,027	-0,187	-0,166	0,441
l _{max}	-0,023	0,044	-0,083	0,004	-0,042	0,057	-0,384	0,091	-0,016
l _{min}	-0,016	0,011	0,106	0,095	-0,053	-0,102	-0,210	0,105	0,204
v ₁ v ₂	-0,115	0,280	0,282	-0,042	-0,279	-0,278	-0,011	0,550	-0,077
vx	-0,124	0,484	0,198	0,059	-0,530	-0,256	-0,284	0,551	0,046
hD	0,381	0,037	0,253	-0,382	0,092	-0,233	0,400	0,433	-0,308
do	0,255	0,076	0,096	-0,286	0,012	-0,046	0,394	0,153	-0,281
D	0,276	-0,663	0,429	0,244	0,595	-0,442			
Gr	-0,211	-0,254	-0,259	0,269	0,179	0,248			
A	-0,013	-0,561	0,114	0,526	0,388	-0,144			
Do	0,358	-0,314	-0,120	-0,568	0,554	0,152			
Oc	-0,952	0,074	-0,034						
IT	-0,282	-0,010	0,147						
Собственное значение	100,512	14,439	2,651	20,698	13,754	2,599	7,452	4,154	0,976
Доля учтенной изменчивости	0,855	0,123	0,023	0,559	0,371	-0,488	0,592	0,330	0,078
Накопленная доля	0,855	0,977	1,000	0,559	0,930	1,000	0,592	0,922	1,000

Примечания. I – факторные нагрузки пластических, меристических признаков и сейсмодатированной системы; II – факторные нагрузки пластических и меристических признаков; III – факторные нагрузки пластических признаков (обозначения признаков даны в тексте); 1 – *O. ocellatus*; 2 – *O. tenuis*; 3 – *Ph. dybowskii*.

При использовании пластических признаков было диагностировано 99 % всех особей в выборке. При включении значений меристических признаков, а также при добавлении значений числа пор в каналах сейсмодатированной системы достоверность

классификации достигла 100 %. Таким образом, глазчатый, белоносый и безногий опистоцентры по анализируемым признакам четко различаются между собой.

Таблица 4.1.2 – Матрица классификации *O. ocellatus*, *O. tenuis*, *Ph. dybowskii*

Признак	Таксон	%	ООС	ОТЕ	PHD	<i>Opisth.</i>	<i>Pholid.</i>
Относительные значения пластических признаков	ООС (N=42)	97,6	41	1	0	–	–
	ОТЕ (n=31)	100	0	31	0	–	–
	PHD (n=37)	100	0	0	37	–	–
	Всего	99,9	41	32	37	–	–
Относительные значения пластических признаков + меристические признаки	ООС (n=42)	100	42	0	0	–	–
	ОТЕ (n=31)	100	0	31	0	–	–
	PHD (n=37)	100	0	0	37	–	–
	Всего	100	42	31	37	–	–
Относительные значения пластических признаков + меристические признаки + сейсмосенс. система	ООС (n=42)	100	42	0	0	–	–
	ОТЕ (n=31)	100	0	31	0	–	–
	PHD (n=37)	100	0	0	37	–	–
	Всего	100	42	31	37	–	–
Относительные значения пластических признаков	<i>Opisth.</i> (n=73)	100	–	–	–	73	0
	<i>Pholid.</i> (n=37)	100	–	–	–	0	37
	Всего	100	–	–	–	73	37
Относительные значения пластических признаков + меристические	<i>Opisth.</i> (n=73)	100	–	–	–	73	0
	<i>Pholid.</i> (n=37)	100	–	–	–	0	37
	Всего	100	–	–	–	73	37
Относительные значения пластических признаков + меристические + сейсмосенс. система	<i>Opisth.</i> (n=73)	100	–	–	–	73	0
	<i>Pholid.</i> (n=37)	100	–	–	–	0	37
	Всего	100	–	–	–	73	37
Относительные значения пластических признаков	Таксон	%	ООС+PHD	ООС	ОТЕ		
	ООС+PHD (n=79)	98,73	78	–	1		
	ОТЕ (n=31)	93,54	2	–	29		
	Всего	97,27	80	–	30		

Признак	Таксон	%	ООС+PHD	ООС	ОТЕ
Относительные значения пластических признаков + меристические признаки	ООС+PHD (n=79)	87,34	69	–	10
	ОТЕ (n=31)	51,61	15	–	16
	Всего	77,27	84	–	26
Относительные значения пластических признаков + меристические признаки + сейсмосенс. система	ООС+PHD (n=79)	100	79	–	0
	ОТЕ (n=31)	100	0	–	31
	Всего	100	79	–	31
Относительные значения пластических признаков	ОТЕ+PHD (n=68)	100	68	0	–
	ООС (n=42)	97,6	1	41	–
	Всего	99,09	69	41	–
Относительные значения пластических признаков + меристические признаки	ОТЕ+PHD (n=68)	100	68	0	–
	ООС (N=42)	100	0	42	–
	Всего	100	68	42	–
Относительные значения пластических признаков + меристические признаки + сейсмосенсорная система	ОТЕ+PHD (n=68)	100	68	0	–
	ООС (n=42)	100	0	42	–
	Всего	100	68	42	–

Примечание. ООС – глазчатый опистоцентр; ОТЕ – белоносый опистоцентр; PHD – безногий опистоцентр; *Opisth.* – глазчатый + белоносый опистоцентры; *Pholid.* – безногий опистоцентр; % – доля верно классифицированных особей; n – количество особей в выборке.

Для выяснения межродовых различий выборки глазчатого и белоносового опистоцентров объединили в одну – *Opisthocentrus*, которую сравнивали с выборкой *Pholidapus* как по пластическим, так и по меристическим признакам (табл. 4.1.2). Сформированные выборки верно диагностировались на 100 %. При выяснении попарной близости изучаемых видов было установлено, что при объединении безнового с глазчатым опистоцентром и сравнении этой пары видов с выборкой белоносового опистоцентра только по пластическим признакам было верно классифицировано 97,27 % особей. При добавлении значений меристических признаков показатель верно классифицированных особей снизился до 77,27 %. При добавлении значений показателей сейсмосенсорной системы верность классификации достигала 100 %. Объединенная выборка пары безногий–белоносый опистоцентры по значениям пластических признаков на 99 % отделилась от выборки глазчатого опистоцентра. При классификации пластических и меристических признаков верно диагностировались уже 100 % особей из выделенных выборок.

Таким образом, пара безногий+глазчатый опистоцентры менее четко отделяется от белоносового опистоцентра. Это объясняется близостью безногого и белоносового опистоцентров по меристическим признакам (Rutenko et al., 2018).

Полученные нами данные позволили установить, что белоносый опистоцентр заметно отличается от глазчатого. Количество лучей в спинном плавнике у первого равно 61,3 (59–63), у второго 57,3 (54–60), в анальном – соответственно 40,0 (39–41) и 36,8 (35–39) лучей. Количество тычинок на жаберной дуге у белоносового – 18,2 (14–21), у глазчатого 15,1 (12–18) шт. Белоносый опистоцентр отличается от глазчатого более низкой головой (42,3 и 47,3 %), а также более короткими грудными плавниками – 53,5 и 73,3 %. Из данных табл. 4.1.3 следует, что белоносый и безногий опистоцентры по отношению к двум другим видам характеризуются большими значениями счетных признаков. Так, среднее количество лучей в спинном плавнике у белоносового опистоцентра 61,3, у безногого – 62,2 луча, а у опоясанного и глазчатого опистоцентров – соответственно 49,0 и 57,3 лучей.

Опоясанный опистоцентр от глазчатого отличается более высокой головой у затылка (соответственно 69,9 и 54,6 %), широким межглазничным промежутком (29,1 и 21,3 %) и большим диаметром глаза (27,9 и 21,8 %). Кроме того, опоясанный опистоцентр отличается от глазчатого меньшим количеством лучей в спинном и анальном плавниках (табл. 4.1.3), а также отсутствием зубов на сошнике.

Таким образом, все четыре вида опистоцентров имеют существенные морфологические различия. Более весомыми разделительными признаками являются меристические (табл. 4.1.4) (Рутенко и др., 2006б). Результаты сравнительно-морфологического анализа указывают на обособленность рода *Pholidapus* и значительное отличие *O. zonope* от остальных видов рода *Opisthocentrus*.

По количеству пятен на спинном плавнике все виды различаются достоверно (критерий $\chi^2 = 202,38$). Для глазчатого опистоцентра характерно 5 пятен, а для белоносового – 6, реже 7 пятен, для безногого опистоцентра – 3, у опоясанного опистоцентра на спинном плавнике 4 пятна. По количеству пор в каналах сейсмодатированной системы безногий опистоцентр выделяется среди остальных видов большими значениями этих показателей. Для него характерно в среднем 5 пор в межглазничном канале и заглазничной комиссуре, в то время как значения этих признаков у других таксонов равняются 3.

Таким образом, все четыре исследуемых вида имеют различия по главнейшим меристическим признакам (табл. 4.1.4).

Таблица 4.1.3 – Характеристика пластических признаков *O. ocellatus*, *O. tenuis*, *Ph. dybowski* и *O. zonope*

Признак		<i>O. ocellatus</i> (n = 42)				<i>O. tenuis</i> (n = 31)				<i>Ph. dybowski</i> (n = 37)				<i>O. zonope</i> (n = 3)			
		M	SD	Min	Max	M	SD	Min	Max	M	SD	Min	Max	M	SD	Min	Max
1	ao	16,92	0,81	15,32	18,98	16,49	1,45	13,35	19,08	17,46	1,09	15,23	19,71	17,04	0,17	16,94	17,24
2	lo	47,33	4,17	35,97	57,57	42,35	6,97	27,79	52,63	53,39	3,72	46,08	59,20	49,78	2,34	47,33	52,0
3	lm	54,57	4,20	43,43	67,37	52,15	7,11	39,70	62,5	63,84	3,0	58,70	70,97	69,85	1,56	68,06	70,83
4	an	27,03	3,48	18,86	32,16	25,12	4,53	14,36	33,33	26,50	2,40	21,85	31,36	20,77	1,15	19,44	21,53
5	i ₁ i ₂	21,32	2,59	16,49	27,66	18,72	2,80	13,34	24,04	23,71	2,04	18,53	27,0	29,22	0,10	29,17	29,33
6	di	21,84	1,65	17,67	24,63	19,04	2,59	13,65	24,52	22,34	2,01	16,84	27,0	27,85	0,71	27,08	28,47
7	po	52,16	4,21	42,55	63,87	43,41	7,02	30,44	58,04	53,94	4,76	46,08	74,8	52,55	2,81	50,0	55,56
8	aa ₁	21,55	3,57	14,48	29,38	17,32	3,25	12,03	24,65	24,18	3,26	18,38	30,93	18,51	1,08	17,33	19,44
9	l _{max}	13,65	0,88	11,11	16,38	12,32	1,34	9,42	15,04	15,94	1,38	10,40	18,13	16,23	1,36	14,94	17,65
10	l _{min}	6,40	0,53	5,54	8,11	5,57	0,65	4,16	6,42	7,07	0,78	4,97	8,27	6,85	0,19	6,71	7,06
12	v ₁ v ₂	9,82	1,0	7,68	12,52	7,98	0,96	5,81	9,64	9,83	0,99	7,66	11,94	10,70	0,41	10,46	11,18
13	vx	73,30	6,24	57,47	85,13	53,55	4,91	43,97	69,77	70,77	8,04	51,34	86,96	70,31	5,97	63,89	75,69
14	hD	6,59	0,88	4,87	8,85	5,34	0,70	4,10	6,85	5,16	0,68	4,11	8,02	6,38	0,15	6,21	6,47
15	do	78,24	14,93	51,22	112,20	74,37	9,89	53,19	97,92	63,15	13,54	41,82	96,23	74,65	14,38	61,90	90,24

Примечание. M – среднее значение; SD – стандартное отклонение; Min – минимальное значение; Max – максимальное значение; n – объем выборки. Расшифровка обозначений признаков дана в тексте.

Таблица 4.1.4 – Характеристики меристических признаков и значение критерия Пирсона у *O. ocellatus*, *O. tenuis*, *Ph. dybowskii* и *O. zonope*

При- знак	<i>O. ocellatus</i> (1)				<i>O. tenuis</i> (2)				<i>O. zonope</i> (4)				<i>Ph. dybowskii</i> (3)				χ^2		
	m	SD	Min	Max	m	SD	Min	Max	m	SD	Min	Max	m	SD	Min	Max	χ^2_{1-2}	χ^2_{1-3}	χ^2_{2-3}
D	57,3	1,22	54	60	61,3	1,08	59	63	49	1,73	48	51	62,2	1,81	60	64	108,65	391,59	54,67
A	36,8	0,91	35	39	40,0	0,66	39	41	15	15,0	15	15	41,1	0,86	40	43	145,91	79,00	25,53
C	15,0	0,0	15	15	15,0	0,0	15	15	15	0,0	15	15	15,0	0,0	15	15	–	–	–
Gr	15,1	0,98	12	14	18,2	1,50	14	21	15	0,0	15	15	19,9	1,08	16	21	97,38	173,16	13,68
Do	4,9	0,16	4	6	6,2	0,43	5	8	4	0,0	4	4	2,1	0,73	1	4	202,38	206,01	123,18
IT	3,0	0,17	2	4	3,1	0,17	3	4	3	0,0	3	3	5,3	0,64	5	8	0,74	162,25	194,01
OC	3,1	0,35	3	5	3,1	0,40	3	5	3	0,0	3	3	7,1	0,66	5	9	0,32	159,04	191,79

Примечания. m – среднее значение, SD – стандартное отклонение; Min – минимальное значение; Max – максимальное значение; χ^2 – значение критерия Пирсона, закрашены достоверные различия. Опоясанного опистоцентра в анализ не включали из-за малого количества особей. Обозначения признаков: D – число лучей в спинном плавнике; A – число лучей в анальном плавнике; C – число лучей в хвостовом плавнике; Gr. – количество тычинок на второй жаберной дуге; Do – количество пятен на спинном плавнике; IT – количество пор сейсмодатчика системы.

4.2. Результаты анализа изменчивости количества жаберных тычинок и пор сейсмодатчика системы головы

При подсчете жаберных тычинок на второй жаберной дуге с правой и левой сторон тела установлено, что вид *O. ocellatus* характеризуется наличием 13–17 жаберных тычинок, *O. tenuis* – 14–19 и *Ph. dybowskii* – 16–21. Шиогаки (Shiogaki, 1984) отмечал наличие 15–16 тычинок у *O. ocellatus* и 16–19 у *O. tenuis*. Кроме того, у 13,4 % особей *O. ocellatus*, 14,3 % *O. tenuis* и 14,9 % *Ph. dybowskii* была обнаружена флуктуирующая асимметрия в числе жаберных тычинок. Она чаще встречается у рыб в бухте Киевка, чем в зал. Восток. Так, у вида *O. ocellatus* в бухте Киевка 20 % особей обладают флуктуирующей асимметрией, а у рыб из зал. Восток ее обнаружено не было. У *O. tenuis* в бухте Киевка 22,2 % особей имеют различное количество тычинок с правой и левой сторон, а в зал. Восток – 5,9 %, у *Ph. dybowskii* 30,0 % в бухте Киевка и 1,49 % в зал. Восток обладают флуктуирующей асимметрией (табл. 4.2.1).

При изучении сейсмодатчика системы головы обнаружена изменчивость в количестве пор, хотя В.М. Макушок (1961) отмечал отсутствие внутривидовой изменчивости стихеевых в строении данной системы. Как видно из приведенных данных (табл. 4.2.2), наибольшей изменчивости подвержен межглазничный канал и заглазничная комиссура (Приложение, рис. 1–4).

Таблица 4.2.1 – Количество жаберных тычинок опистоцентровых рыб и доля (%) асимметричных особей по данному признаку

Вид	Всего				Бухта Киевка				Зал. Восток			
	%	m	min–max	n	%	m	min–max	n	%	m	min–max	n
<i>O. ocellatus</i>	13,4	15,2	13–17	67	20	15,2	13–17	45	0	15,2	14–17	22
<i>O. tenuis</i>	14,3	17,2	14–19	35	22,2	18	17–19	18	5,9	16,7	14–19	17
<i>Ph. dybowskii</i>	14,9	18,2	16–21	127	30	18,3	16–21	60	1,5	17,9	16–20	67

Примечание: n – число особей, m – среднее значение количества жаберных тычинок на жаберной дуге; % – доля особей с асимметрией жаберных тычинок с правой и левой сторон.

Из данных табл. 4.2.2 следует, что наибольшей изменчивостью в строении каналов сейсмодатчика системы головы обладает вид *Ph. dybowskii* (Pitruk et al., 2004). Изменение количества пор данного вида наблюдается в межглазничном, заглазничном каналах и в заглазничной комиссуре. В межглазничном канале их число варьирует от пяти

до восьми, в заглазничной комиссуре – от четырех до девяти, т.е. имеются как «дополнительные», так и «редуцированные» поры (Приложение, рис. 3 и 4). В заглазничном канале у 1,6 % особей появляется одна «дополнительная» пора. Бóльшая изменчивость в заглазничной комиссуре и межглазничном канале отмечена у рыб из бухты Киевка, чем из зал. Восток (табл. 4.2.2). В бухте Киевка у 43,9 % исследованных особей в межглазничном канале наблюдается изменчивость, в то время как в зал. Восток таких экземпляров обнаружено не было. В заглазничной комиссуре также изменчивость чаще встречается у рыб из бухты Киевка (30,5 %), чем у особей из зал. Восток (17,5 %).

У рыб вида *O. tenuis*, как и у представителей *O. ocellatus* (Приложение, рис. 1), заглазничная комиссура подвергается бóльшей изменчивости, чем межглазничный канал. 4,8 % особей *O. tenuis* имеют «дополнительные» поры в межглазничном канале и 6,4 % рыб – в заглазничной комиссуре (Приложение, рис. 2). У *O. ocellatus* изменчивость в межглазничном канале обнаружена лишь у 2,8 % особей, а в заглазничной комиссуре – у 5,6 % рыб (Приложение, рис. 1). Хотя в сеймосенсорной системе головы особей *O. zonore* изменчивость не обнаружена, это не может свидетельствовать о том, что у данного вида она отсутствует, так как выборка была очень мала и составляла лишь 14 экз. Из представленных результатов следует, что бóльшей изменчивости в сеймосенсорных каналах головы подвержены представители вида *Ph. dybowskii* (Приложение, рис. 3 и 4), а меньшей – особи *O. ocellatus*.

Флуктуирующую асимметрию сеймосенсорной системы головы оценивали по доле асимметричных особей в выборке (%). Некоторые особи были асимметричными не по одному, а по нескольким признакам. У 20,8 % исследованных нами экземпляров *Ph. dybowskii* из зал. Восток асимметрия наблюдалась (табл. 4.2.3). Соответственно, среднее число асимметричных случаев, приходящихся на одну особь, составляло 0,03. Асимметрия по одному признаку наблюдалась у 20,8 % рыб, по двум признакам — у 2,5 %. Наибольшая встречаемость асимметричных рыб – около 20,5 % – отмечена для признака «количество пор заглазничной комиссуры». По остальным признакам эта величина заметно меньше или отсутствует. Значения флуктуирующей асимметрии значительно меньше у представителей видов *O. ocellatus* и *O. tenuis* из всех исследуемых локаций, и не встречено особей с асимметрией по нескольким признакам.

Таблица 4.2.2 – Изменчивость количества пор сейсмодатчиков каналов головы четырех видов опистоцентровых рыб из разных районов обитания

Вид	Канал	Всего				Бухта Киевка				Зал. Восток			
		%	m	min-max	n	%	m	min-max	n	%	m	min-max	n
<i>O. ocellatus</i>	IT	2,8	3,02	2-5	144	1,3	3,02	3-5	75	4,3	3,01	2-4	69
	OC	5,6	3,10	3-5		8,0	3,10	3-5		2,9	3,02	3-4	
	PO	0	7,0	7		0	7,0	7		0	7,0	7	
<i>O. tenuis</i>	IT	4,8	3,10	3-5	63	3,1	3,10	4-3	32	6,5	3,10	3-5	31
	OC	6,4	3,10	3-5		6,3	3,10	3-5		6,5	3,10	3-4	
	PO	0	7,0	7		0	7,0	7		0	7,0	7	
<i>Ph. dybowskii</i>	IT	25,1	5,40	5-8	187	43,9	5,70	5-8	107	0	5,0	5	80
	OC	25,1	7,20	4-9		30,5	7,20	4-9		17,5	7,20	6-9	
	PO	1,6	7,02	7-8		0,9	7,0	7-8		2,5	7,0	7-8	
<i>O. zopore</i>	IT	0	3,0	3	14				0	0	3,0	3	14
	OC	0	3,0	3						0	3,0	3	
	PO	0	7,0	7						0	7,0	3	

Примечание: m – среднее значение количества пор в канале; n – количество особей в выборке; % – доля особей с изменчивостью в сейсмодатчикном канале головы; IT – межглазничный канал; OC – заглазничная комиссура; PO – заглазничный канал.

Таблица 4.2.3 – Изменчивость опистоцентровых рыб на основании признаков сейсмосенсорной системы головы

Вид	Район	Кол-во особей	Доля асимметричных особей по 1 признаку, %	Доля асимметричных особей по 2 признакам, %
<i>Ph. dybowskii</i>	Зал. Восток	77	20,8	2,5
	Бухта Киевка	47	59,6	10,6
<i>O. ocellatus</i>	Зал. Восток	47	4,3	0
	Бухта Киевка	17	11,8	0
	Бухта Витязь	13	0	0
<i>O. tenuis</i>	Зал. Восток	14	24,1	0
	Бухта Киевка	14	0	0
	Бухта Витязь	23	0	0
<i>O. zonore</i>	Зал. Восток	3	0	0
	Бухта Витязь	11	0	0

4.3. Обсуждение

Флуктуирующая асимметрия (ФА) представляет собой случайные отклонения от полной симметрии симметричных структур организма, вызванные неспособностью развивающегося организма точно следовать программе, заложенной в генотипе для данных условий среды. Чаще всего для анализа ФА используют отклонения от билатеральной симметрии, т.е. такой симметрии, при которой структуры зеркально симметричны относительно оси симметрии. Необходимо отметить, что случайная изменчивость не только «не сводима» к наследственной и средовой изменчивости, а представляет собой третий, равноправный с ними вид фенотипической изменчивости, источником которой является нестабильность развития (Lajus et al., 2003a). До настоящего времени нет четко определенных причин, объясняющих возникновение ФА.

Н.В. Тимофеев-Ресовский (1925) на примере изменчивости признака *radius incompletus* (неполная жилка на крыле) у дрозофилы отмечал, что этот признак проявлялся не у всех особей одной и той же линии при одних и тех же условиях, а только у некоторых. Поэтому он сделал заключение, что «... как и всякое природное явление, механизм индивидуального развития имеет определенную изменчивость...» (Тимофеев-Ресовский, 1925, с. 138). Б.Л. Астауров (1974) в своих исследованиях по этой проблеме сделал вывод, что «... процесс формирования организма имеет некоторую независимую изменчивость, которая не может быть сведена ни к генетическим различиям, ни к прямому влиянию среды» (Астауров, 1974, с. 103).

На примере восьми диких популяций атлантического лосося из разных точек северо-восточной части ареала вида было обнаружено, что ФА возрастает по направлению к границе распространения вида. Показано, что при понижении средней январской температуры воздуха уровень асимметрии достоверно возрастает. Это свидетельствует о том, что непосредственно температура или другие факторы, с ней связанные, играют ключевую роль в жизни лосося (Юрцева и др., 2008). В исследованиях, проведенных на бельдюге *Zoarces viviparus* из различных районов Северной Европы (Северное, Норвежское, Баренцево, Белое и Балтийское моря), также было изучено влияние температуры и солености на уровень асимметрии и показано, что оба эти фактора имеют значение (Lajus et al., 2003b). На увеличение ФА могут влиять различные другие факторы, повышение плотности популяции и воздействие различных химических загрязнителей (Захаров и др., 2001).

В целом анализ ФА является информативным методом оценки состояния популяций, позволяя судить о том, воздействуют ли на популяции факторы, важные для их приспособленности и, в частности, для стабильности развития (Романов, 1995). Во всех примерах, приведенных выше, анализ асимметрии оказался достаточно чувствительным методом для того, чтобы говорить о гетерогенности популяций по этому параметру, что указывает на возможность эволюционно значимых изменений в данной популяционной системе. Существенные сложности возникают при выявлении воздействующего фактора. Частично это можно сделать в контролируемых условиях в ходе эксперимента, в природных же условиях, где нет возможности контролировать даже очень существенные факторы, возможность выявления значимых факторов зависит в первую очередь от доступной информации.

По нашим данным, из четырех исследуемых видов опистоцентровых рыб наибольшим уровнем ФА обладает *Ph. dybowskii*. Уровень ФА существенно выше у рыб, пойманных в бухте Киевка, чем в других точках ареала.

Проведя литературный анализ гидрологических особенностей вышеназванных акваторий, можно отметить, что бухта Киевка относится к типу бухт со свободным водообменом и существенным береговым стоком. Основными гидрологическими процессами, определяющими режим вод бухты, являются сток р. Киевка, вторжения вод из открытого моря и соседних бухт (Зуенко, Рачков, 2003). Зимой влияние материкового стока на бухту минимально. Тем не менее даже слабое распреснение поверхностного слоя

акватории препятствует конвективному перемешиванию, которое происходит на большей части шельфа Приморья. Влияние распреснения в зал. Восток также значимо.

Анализ гидрологических особенностей акваторий, в которых произведен отбор проб, не позволяет дать однозначное определение причин столь значимой разницы в уровне ФА *Ph. dybowskii* из разных локаций. Однако он определяет общий уровень гетерогенности популяции *Ph. dybowskii* по сравнению с другими изученными видами опистоцентров.

Проведенный сравнительный морфометрический анализ указывает на существенные морфологические межвидовые различия. Значения меристических признаков являются самыми весомыми дифференцирующими видами характеристиками. Основным направлением морфологической эволюции, происходящей в ходе видовой дивергенции рода *Opisthocentrus*, было увеличение длины тела с уменьшением его высоты и увеличением значений меристических признаков.

Впервые обнаруженная флуктуирующая асимметрия опистоцентровых рыб показывает сравнительный уровень межвидовой гетерогенности и различий по метам обитания. Дальнейший мониторинг этого параметра может указать вектор изменения состояния популяции.

ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ

5.1. Морфология желудочно-кишечного тракта

Размеры, масса тела, количество пилорических придатков и относительная длина желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) исследуемых рыб представлены в табл. 5.1.1. Минимальными размерами и массой тела характеризуется *O. zonope* (АС = $66,70 \pm 4,82$, $P = 1,65 \pm 0,29$ — молодь; АС = $72,4 \pm 1,0$, $P = 2,65 \pm 1,64$ — взрослые особи). Все четыре исследуемых вида имеют схожее внешнее строение ЖКТ (рис. 5.1.1), однако у *Ph. dybowskii* кишечник образует двойную петлю в полости тела, в то время как у остальных видов обнаружены только два изгиба кишечника. Основные различия касаются числа пилорических придатков и длины кишечника. Число пилорических придатков является важным систематическим признаком, однако в данном случае не наблюдается хиатуса по этому показателю, несмотря на достоверные различия средних значений. В среднем у всех видов обнаружено 4–5 пилорических придатков, но у *Ph. dybowskii* крайние значения этого признака несколько больше — 3–7. Относительная длина кишечника значительно различается у молоди представителей всех четырех видов и увеличивается в ряду *O. zonope* – *O. ocellatus* – *O. tenuis* – *Ph. dybowskii* (соответственно 40 %, 43, 47 и 50 % от длины тела). У взрослых особей *Ph. dybowskii* имеется достоверно наиболее длинный кишечник ($0,60 \pm 0,16$), а у *O. zonope* – самый короткий ($0,33 \pm 0,04$) (Рутенко, 2018).

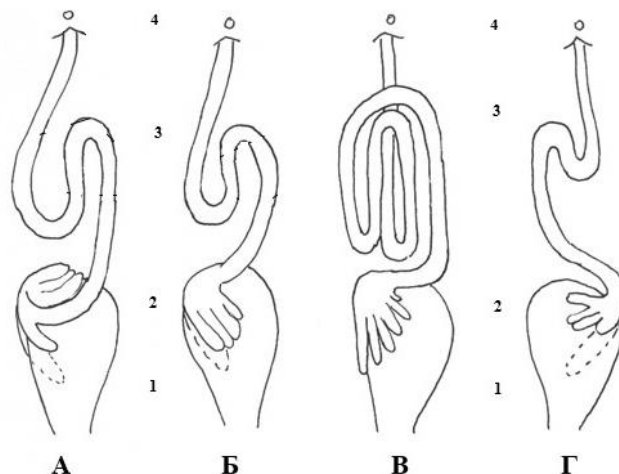


Рисунок 5.1.1 – Схематичное строение желудочно-кишечного тракта: А – *O. ocellatus*; Б – *O. tenuis*; В – *Ph. dybowskii*, Г – *O. zonope*; 1 – желудок; 2 – пилорические придатки; 3 – кишечник, 4 – анальное отверстие

Таблица 5.1.1 – Биологические показатели *O. ocellatus*, *O. tenuis*, *Ph. dybowskii* и *O. zonope*

Показатель	Сеголетки							
	<i>O. ocellatus</i> (n=20)		<i>O. tenuis</i> (n=63)		<i>Ph. dybowskii</i> (n=36)		<i>O. zonope</i> (n=12)	
	m ± SD	min–max	m ± SD	min–max	m ± SD	min–max	m ± SD	min–max
Длина тела (АС), мм	82,30±7,56	72–97	85,70±4,85	75–97	77,80±6,02	68–89	66,70±4,82	57–72
Масса тела (Р), г	2,36±0,70	1,49–3,95	3,00±0,60	1,85–4,48	2,94±0,64	1,98–4,55	1,65±0,29	1,07–1,96
Наполнение желудка, баллы	1,80±0,74	1,00–3,00	1,60±1,15	0,00–4,00	1,30±0,89	0,00–3,00	2,40±1,51	0–4
Наполнение кишечника, баллы	1,90±0,79	1,00–3,00	1,10±0,91	0,00–4,00	0,90±0,71	0,00–3,00	1,00±1,00	0–2
Кол-во пилорических придатков, шт.	4,80±0,41	4–5	3,80±0,91	2–5	5,05±0,75	4–6	4,80±0,37	4–5
Относительная длина кишечника	0,34±0,02	0,29–0,38	0,38±0,05	0,22–0,53	0,42±0,06	0,26–0,53	0,32±0,04	0,28–0,38
Относительная длина ЖКТ	0,43±0,03	0,36–0,48	0,47±0,06	0,28–0,64	0,50±0,06	0,34–0,63	0,40±0,04	0,35–0,46
	Взрослые							
	<i>O. ocellatus</i> (n=67)		<i>O. tenuis</i> (n=90)		<i>Ph. dybowskii</i> (n=102)		<i>O. zonope</i> (n=20)	
	m ± SD	min–max	m ± SD	min–max	m ± SD	min–max	m ± SD	min–max
Длина тела (АС), мм	114,40±1,68	93–165	122,40±0,96	102–170	133,60±4,28	91–285	72,4±1,0	57–87
Масса тела (Р), г	7,94±4,41	2,77–23,58	8,99±3,10	3,88–26,08	24,32±39,02	4,77–195,0	2,65±1,64	1,07–5,29
Наполнение желудка, баллы	1,94±1,19	0–4	1,40±1,13	0–4	1,76±1,0	0–4	1,30±1,45	0–4
Наполнение кишечника, баллы	1,46±1,07	0–3	0,49±0,71	0–3	1,47±1,03	0–3	0,75±0,85	0–2
Кол-во пилорических придатков, шт.	4,83±0,38	4–5	4,85±0,43	4–5	5,09±0,63	3–6	4,95±0,39	4–6
Относительная длина кишечника	0,42±0,08	0,20–0,59	0,40±0,06	0,27–0,52	0,60±0,16	0,23–0,94	0,33±0,04	0,28–0,38
Относительная длина ЖКТ	0,52±0,09	0,25–0,73	0,52±0,07	0,36–0,64	0,71±0,17	0,29–1,10	0,42±0,05	0,35–0,46

Примечание: m – среднее значение; SD – стандартное отклонение; min – минимальное значение; max – максимальное значение; n – количество особей в выборке.

5.2. Питание

5.2.1. Трофические отношения по данным содержимого желудков

За период наблюдений белоносый опистоцентр имел наименьший индекс наполнения желудков – 43 %, в то время как глазчатый и безногий – 67 и 68 %, что соответствовало 3 баллам по шкале Лебедева. Доля пустых желудков варьировала от 9 % (у глазчатого опистоцентра) до 19 % (у белоносого опистоцентра).

Наиболее значимыми в питании сеголеток опоясанного опистоцентра были амфиподы ($F = 100 \%$, $IR = 92,24 \%$) (табл. 5.2.1.1), в основном – *Crassikorophium bonellii* (табл. 5.2.1.2). Гарпактициды и остракоды являлись часто встречаемой ($F = 100 \%$), но менее значимой пищей (соответственно $IR = 7,61 \%$ и $IR = 0,15 \%$) (Рутенко, Зырянова, 2019; Рутенко и др., 2022).

У взрослых рыб амфиподы играли ведущую роль в питании (табл. 5.2.1.1). Из шести видов амфипод, обнаруженных у опоясанного опистоцентра, самым массовым был *C. bonellii*. Из остракод взрослые рыбы опоясанного опистоцентра предпочитали *Xestoleberis hanaii* и *Boreostoma coniforme*. Брюхоногие моллюски *Lottia angusta* также являлись специфичным пищевым объектом для опоясанного опистоцентра. Другой особенностью питания рыб этого вида было присутствие кумовых раков – *Alamprops quadriplacatus*.

Ведущую роль в питании сеголеток глазчатого опистоцентра играли амфиподы ($F = 100 \%$, $IR = 58,1 \%$). В их желудках в основном встречались виды *C. bonellii*, *Pontogeneia intermedia* и *Caprella cristibranchium* (табл. 5.2.1.2). Второстепенным кормовым объектом являлись изоподы ($IR = 36,1 \%$). Основная масса гарпактицид ($F = 100 \%$, $IR = 5,7 \%$) представлена одним родом *Parathalestris*, используемым в пищу всеми сеголетками. Группа остракод ($F = 100 \%$, $IR = 0,1 \%$) представлена всего двумя видами, наиболее многочисленный из которых – *X. hanaii*. Что касается взрослых рыб, то их спектр питания значительно уже. Основным объектом питания являлись амфиподы ($IR = 71,4 \%$). Доминировали такие виды, как *Atylus collingi*, *P. intermedia* и *Caprella bispinosa*. Стоит отметить, что *Anisogammarus locustoides*, *Parapleustes derzhavini* и *Ischyrocerus elongatus* использовались в пищу только глазчатым опистоцентром. Второстепенными компонентами были изоподы (*Idotea ochotensis*) и брюхоногие моллюски (*Siphonacmea oblongata*). Гарпактициды и остракоды в желудках взрослых рыб глазчатого опистоцентра обнаружены не были.

Таблица 5.2.1.1 – Таксономическая принадлежность пищевых объектов и количественные характеристики питания четырех видов опистоцентровых рыб из прибрежных вод западной части Японского моря

Кормовой объект	<i>Opisthocentrus zonope</i> , n = 10/20*			<i>Opisthocentrus ocellatus</i> , n = 15/67			<i>Opisthocentrus tenuis</i> , n = 63/90			<i>Pholidapus dybowskii</i> , n = 36/102		
	<i>F</i> , %	<i>P</i> , %	<i>IR</i> , %	<i>F</i> , %	<i>P</i> , %	<i>IR</i> , %	<i>F</i> , %	<i>P</i> , %	<i>IR</i> , %	<i>F</i> , %	<i>P</i> , %	<i>IR</i> , %
Amphipoda	100/93	92,2/73,1	92,2/95,8	100/80	53,3/30,4	58,1/71,4	84/39	33,3/65,6	58,2/83,4	96/64	30,11/48,70	60,7/73,1
Ostracoda	100/36	0,19/0,0	0,19/0,01	100/0	0,12/0	0,1/0	43,0/1,4	0,01/0,20	0/0,1	66/20	0,05/0,10	0,1/0,1
Harpacticoida	100/36	7,61/0,0	7,61/0,01	100/0	5,19/0	5,7/0	64,0/2,8	1/5,2	1,3/0,1	93/8	3,4/0,2	6,7/0,1
Gastropoda	0/21	0/6,9	0/2,08	0/12	0/27,6	0/8,5	39,0/1,6	41,9/8,2	34,0/0,4	36/36	33,7/17,4	27,7/14,6
Izopoda	0/7	0/6,0	0/0,61	80/18	41,4/34,0	36,1/16,3	0/0	0/0	0/0	6/36	21,7/10,7	3,7/7,1
Mysida	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/63	0/4,8	0/14,5	0/3	0/3,3	0/0,3
Cumacea	0/7	0/6,9	0/0,7	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Tanaidacea	0/7	0/7,1	0/0,8	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Decapoda	0/0	0/0	0/0	0/3	0/8,1	0/3,9	0/4,3	0/4,7	0/0,41	0/16	0/2,2	0/0,9
Polychaeta	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	13,0/2,8	23,8/11,3	6,4/1,1	3,0/9,8	11,4/17,2	1,10/3,94

Примечание. *F* – частота встречаемости; *P* – доля по массе; *IR* – индекс относительной значимости; n – объем выборки.

*Здесь и далее: перед косой чертой – показатель для сеголеток, за чертой – для взрослых особей.

Таблица 5.2.1.2 – Видовой состав кормовых объектов опистоцентровых рыб из прибрежных вод Японского моря на основе анализа содержимого желудков

Таксон	<i>Opisthocentrus zonope</i>	<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	<i>Opisthocentrus tenuis</i>	<i>Pholidapus dybowskii</i>
Amphipoda				
<i>Crassikorophium bonellii</i>	+*/+	+*/+	-/-	+/+
<i>Atylus collingi</i>	-/+	-/+*	-/-	-/+*
<i>Atylus ekmani</i>	-/-	-/-	-/+	-/+
<i>Pontogeneia intermedia</i>	-/+	+/+	-/+	-/+
<i>Ampithoe dyakonovi</i>	+/+	+/-	-/-	+/+
<i>Ampithoe lacertosa</i>	-/-	-/+	-/-	+/+
<i>Sunamphithoe mea</i>	-/-	-/+	-/-	+/+
<i>Caprella cristibrachium</i>	-/-	+/+	+*/-	+/+
<i>Caprella bispinosa</i>	-/-	-/+	-/+	-/-
<i>Caprella eximia</i>	-/-	-/+	-/+	-/+
<i>Caprella penantis</i>	-/-	-/-	-/+	-/-
<i>Caprella acanthogaster</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Accedomoera melanophthalma</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Anisogammarus locustoides</i>	-/-	-/+	-/-	-/-
<i>Anisogammarus pugettensis</i>	-/-	-/+	-/-	-/+*
<i>Parapleustes derzhavini</i>	-/-	-/+	-/-	-/-
<i>Ischyrocerus elongatus</i>	-/-	-/+	-/-	-/-
<i>Ischyrocerus anguipes</i>	-/-	-/+	-/+*	-/-
<i>Protomedeia fasciatoides</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Vonimetopa zernovi</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Pareurystheus gurjanovae</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Aoroides</i> sp.	-/-	-/-	-/-	+/-
<i>Photis</i> sp.	-/-	+/-	-/-	+/-
<i>Parhyale zibellina</i>	-/-	-/-	+/-	-/-
Mysida				
<i>Neomysis mirabilis</i>	-/-	-/-	-/+*	-/+
Cumacea				
<i>Alamprops quadriplicatus</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
Tanaidacea				
<i>Pseudotanaïs</i> sp.	-/+	-/-	-/-	-/-
Decapoda				
<i>Pandalus latirostris</i>	-/-	-/+	-/+	-/+
<i>Heptacarpus longirostris</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Eualus leptognathus</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
Ostracoda				
<i>Xestoleberis hanai</i>	+/+	+/-	+/+	+/+
<i>Hemicytherura</i> sp.	-/-	-/-	-/-	+/+
<i>Boreostoma coniforme</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Boreostoma ussuricum</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Cythere nishinipponica</i>	-/-	-/-	-/-	-/+

Таксон	<i>Opisthocentrus zonope</i>	<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	<i>Opisthocentrus tenuis</i>	<i>Pholidapus dybowskii</i>
Harpacticoida				
<i>Parathalestris</i> sp.	-/-	+/-	-/+	+/-
<i>Scutellidium</i> sp.	+/+	+/-	+/-	+/+*
<i>Paramenophia platysoma</i>	-/-	-/-	-/-	+/-
<i>Zaus</i> sp.	-/-	+/-	+/-	+/-
<i>Harpacticoida</i> gen. sp. 1	-/-	+/-	-/-	-/-
<i>Harpacticoida</i> gen. sp. 2	-/-	+/-	-/-	-/-
Gastropoda				
<i>Siphonacmea oblongata</i>	-/-	+ / +	+*/+	+/+*
<i>Pusillina plicose</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Lottia angusta</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
Isopoda				
<i>Idotea ochotensis</i>	-/-	-/+*	-/-	-/+
<i>Syniodotea brashnikovi</i>	-/+	-/-	-/-	-/+
<i>Idoteidae</i> gen. sp.	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Sphaeromatidae</i> gen. sp.	-/-	-/-	-/-	-/+
Gen species	+/-	+/-	-/-	+/-
Polychaeta				
Gen species	-/-	-/-	+/+	+/+
Pisces				
Gen species	-/-	-/-	-/+	-/-

* Отмечены таксоны, массово представленные в выборке данного вида и возрастной категории.

Основными объектами питания сеголеток белоносого опистоцентра были амфиподы (*Caprella cristibrachium*) и брюхоногие моллюски (*Siphonacmea oblongata*) (IR соответственно 58,2 и 34 %). Остракоды и гарпактициды встречались в желудках часто относительно других кормовых объектов (F = 43 %, F = 64 %), но из-за малых размеров не были значимым компонентом питания по массе (IR = 0,1 %, IR = 1,3 %). Спектр питания взрослых рыб состоял в основном из амфипод: наиболее значимыми в питании были *Ischyrocerus anguipes* и *Caprella eximia* (табл. 5.2.1.2). Следующий по значимости компонент питания — мизиды *Neomysis mirabilis* (IR = 14,05 %).

Основной пищей сеголеток безногого опистоцентра являлись амфиподы и брюхоногие моллюски (IR = 60,7 %, IR = 27,7 %) (см. табл. 5.2.1.1), второстепенные компоненты были представлены гарпактицидами (IR = 6,7 %) и остракодами: многочисленным видом *X. hanaii* и редко встречающимся видом *Hemicytherura* sp. (см. табл. 5.2.1.2). У взрослых особей основу питания также составляли амфиподы (IR = 73,13 %) и брюхоногие моллюски (IR = 14,62 %). Изоподы и остракоды имели

второстепенное значение. Видовой состав остракод в пищевом комке расширился за счет потребления таких видов, как *Boreostoma ussuricum* и *Cythere nishinipponica*, служащих источником пищи исключительно для безногого опистоцентра. Случайными компонентами пищи были мизиды и декаподы. Безногий опистоцентр характеризовался наиболее широким спектром питания, который по результатам нашего исследования включал 29 видов беспозвоночных (Рутенко, 2018; Rutenko, 2018; Рутенко, 2019; Зырянова, Рутенко, 2019а; Рутенко и др., 2022).

Сравнение спектров питания сеголеток всех исследуемых видов, рассчитанное с использованием ANOSIM-анализа, не показало значимых различий в процентном соотношении высоких таксонов пищевых объектов ($R = 0,06$, $P = 0,063$). Достоверные различия определены только при попарном сравнении белоносый – безногий опистоцентры ($R = 0,12$, $P = 0,002$) и глазчатый – опоясанный опистоцентры ($R = 0,34$, $P = 0,01$). Глазчатый и белоносый опистоцентры согласно данным SIMPER-анализа различались по соотношению количества брюхоногих моллюсков в спектрах питания, а глазчатый – опоясанный — по соотношению гарпактицид, глазчатый – безногий опистоцентры — по потреблению остракод. Белоносый опистоцентр отличался от всех остальных по процентному соотношению в спектре питания количества брюхоногих моллюсков (см. табл. 5.2.1.1).

Исследования трофических отношений взрослых рыб с помощью ANOSIM-анализа показали, что выборка белоносого опистоцентра значимо отличалась от выборок остальных видов ($R = 0,2$, $P = 0,001$). Согласно данным SIMPER, присутствие *Mysida* являлось отличительной особенностью питания этого вида рыб. Также достоверные различия по результатам этого анализа обнаружены между глазчатым и безногим опистоцентрами.

Рассчитанные попарные индексы сходства Шенера (Schoener, 1970) не выявили конкурентных отношений (рис. 5.2.1.1). Обнаружено, что сеголетки изученных видов имели большее сходство в питании, чем взрослые рыбы: значение индекса сходства варьировало от 10 до 37 % у сеголеток и от 4 до 12 % у взрослых. Исключение составила пара опоясанный – безногий опистоцентры (34 %).

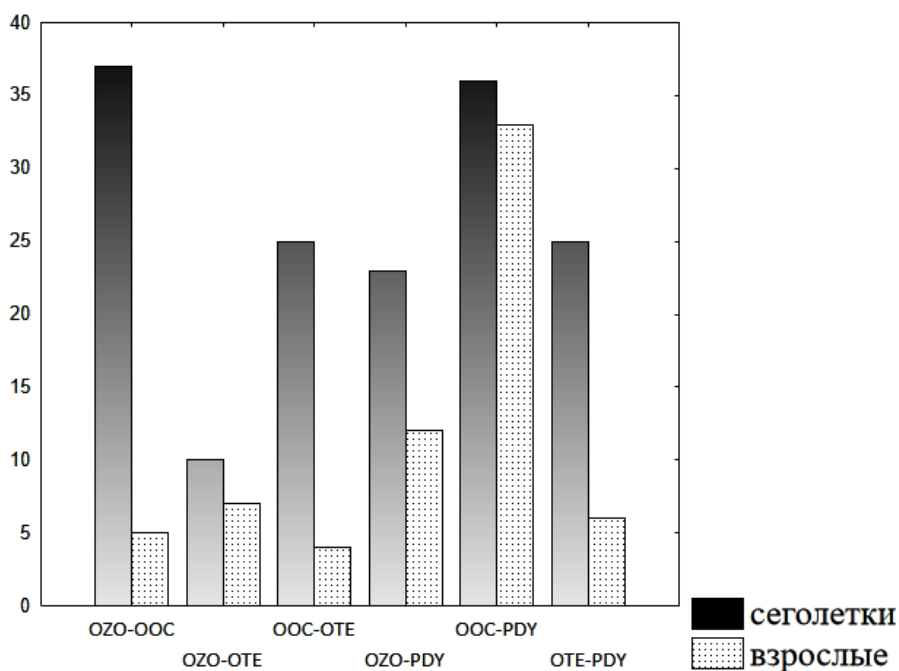


Рисунок 5.2.1.1 – Попарный индекс сходства по Шенеру. Здесь и далее *OZO* – *O. zonope*; *OOC* – *O. ocellatus*; *OTE* – *O. tenuis*; *PDY* – *Ph. dybowskii*

5.2.2. Трофические отношения на основе анализа изотопного состава

Исследованные рыбы имели сходный изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$) (табл. 5.2.2.1). Диапазон его межвидовых вариаций в летний период — 0,43 ‰. Диапазон вариаций средних значений $\delta^{13}\text{C}$ в летний период составлял 2,64 ‰. Опоясанный опистоцентр имел меньшие значения тяжелого углерода ($-20,04 \pm 0,95$) и значимо отличался ($N = 19,66290$, $p = 0,0014$) от остальных видов по обоим показателям. В осенний период показатели стабильных изотопов значимо отличались от летних. Максимальное значение $\delta^{15}\text{N}$ имел безногий опистоцентр ($10,71 \pm 0,55$), а минимальное – белоносый опистоцентр ($9,74 \pm 0,54$). По соотношению значений азота осенние выборки характеризовались большей гетерогенностью по сравнению с летними, диапазон вариаций – 0,97 ‰. Самые низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ имел белоносый опистоцентр ($-18,08 \pm 0,98$).

Площадь изотопной ниши глазчатого опистоцентра в летний период, скорректированная для малой выборки $SEAc$, составила 0,812, что в два с лишним раза больше этого показателя для белоносого ($SEAc = 0,396$) и опоясанного опистоцентров ($SEAc = 0,407$) (табл. 5.2.2.2). В осенний период самую широкую нишу занимал безногий опистоцентр ($SEAc = 0,3902$), а площадь изотопной ниши белоносого опистоцентра была

меньше, чем в летний период ($SEAc = 0,3648$), в то время как глазчатый опистоцентр занимал большее нишевое пространство по сравнению с летним периодом (рис. 5.2.2.1).

Анализируя площади изотопных ниш, рассчитанные с помощью байесовского анализа в летний и осенний период, можно отметить, что осенние значения значительно превосходят летние (рис. 5.2.2.1). Площадь изотопной ниши глазчатого опистоцентра в летний период, скорректированная для малой выборки $SEAc$, составила 0,812, что в два с лишним раза больше этого показателя для белоносого ($SEAc = 0,396$) и опоясанного опистоцентров ($SEAc = 0,407$) (табл. 5.2.2.2). В осенний период самую широкую нишу занимает безногий опистоцентр ($SEAc = 0,3902$), а площадь изотопной ниши белоносого опистоцентра даже меньше, чем в летний период ($SEAc = 0,3648$), в то время как глазчатый опистоцентр занимает бóльшее нишевое пространство по сравнению с летним периодом (рис. 5.2.2.1) (Рутенко, Зырянова, 2019; Некрасова, Рутенко, 2021; Рутенко и др., 2021).

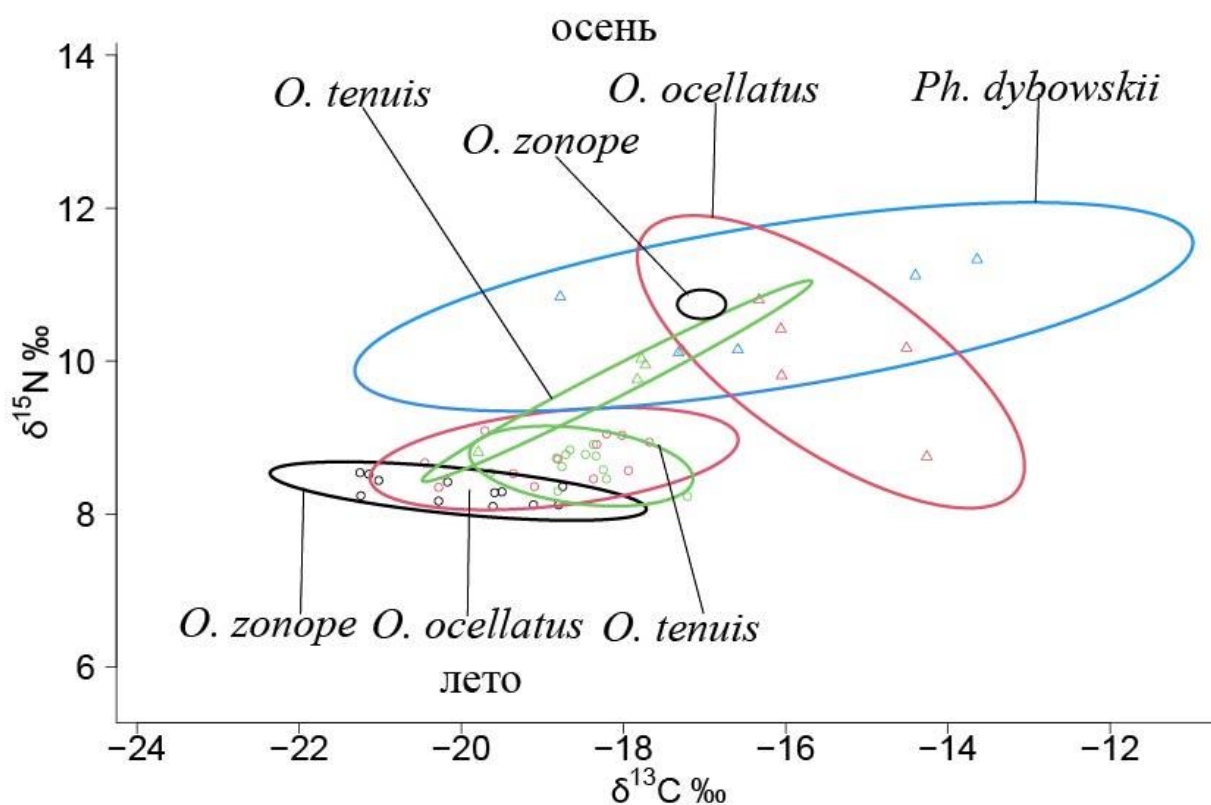


Рисунок 5.2.2.1 – Изотопные ниши ($SEAc$) четырех видов опистоцентровых рыб Японского моря в летний и осенний периоды

Таблица 5.2.2.1 – Соотношения стабильных изотопов азота $\delta^{15}\text{N}$ и углерода $\delta^{13}\text{C}$ в мягких тканях опистоцентровых рыб

Вид	$\delta^{15}\text{N}$ mean \pm SD	$\delta^{13}\text{C}$ mean \pm SD	C/N mean \pm SD	АС (мм) mean	P (г) mean	n
<i>O. zonope</i>	8,29 \pm 0,16 / 10,34	-20,04 \pm 0,95 / -16,66	3,42 \pm 0,09 / 3,24	37,2 / 65,0	0,36 / 1,40	12 / 1
<i>O. ocellatus</i>	8,72 \pm 0,27 / 9,99 \pm 0,78	-18,85 \pm 0,93 / -15,44 \pm 0,98	3,33 \pm 0,05 / 3,25 \pm 0,03	53,1 / 82,6	0,86 / 2,95	12 / 5
<i>O. tenuis</i>	8,62 \pm 0,21 / 9,74 \pm 0,54	-18,52 \pm 0,56 / -16,14 \pm 2,11	3,33 \pm 0,05 / 3,27 \pm 0,39	59,3 / 79,0	1,28 / 2,04	12 / 5
<i>Ph. dybowskii</i>	10,71 \pm 0,55	-16,14 \pm 2,11	3,26 \pm 0,03	73,0	2,75	0 / 5

Примечание. АС – стандартная длина тела; P – масса тела; n – объем выборки; перед косой чертой – летняя выборка, после черты – осенняя выборка; mean – среднее значение; SD – стандартное отклонение.

76

Таблица 5.2.2.2 – Размерность изотопных ниш четырех видов опистоцентровых рыб

Показатель	<i>O. zonope</i>	<i>O. ocellatus</i>	<i>O. tenuis</i>	<i>Ph. dybowskii</i>
ТА	0,743 / –	1,566 / 1,951	0,818 / 0,307	– / 2,605
SEA	0,370 / –	0,738 / 1,679	0,360 / 0,274	– / 2,926
SEAc	0,407 / –	0,812 / 2,239	0,396 / 0,365	– / 3,902

Примечание. ТА – общая площадь, SEA – стандартная площадь эллипса, SEAc – стандартная площадь эллипса для малой выборки (расшифровка в тексте); перед косой чертой – летняя выборка, после черты – осенняя выборка

По результатам байесовского вычисления вероятности нахождения одного вида в изотопной нише другого ($\alpha = 95\%$) можно сделать вывод, что в летний период в среднем 60 % изотопной ниши глазчатого опистоцентра пересекается с нишей опоясанного и 90 % белоносого опистоцентров (рис. 5.2.2.2). Наименьшее пересечение (20 %) отмечено для опоясанного и белоносого опистоцентров. В осенний период изотопные ниши глазчатого и белоносого опистоцентров расходятся по соотношениям углерода и их пересечение снижается в среднем до 10 %. Безногий опистоцентр имеет самую широкую нишу, и вероятность обнаружить его в изотопной нише глазчатого или белоносого опистоцентров составляет соответственно 47 и 57 % (рис. 5.2.2.2).

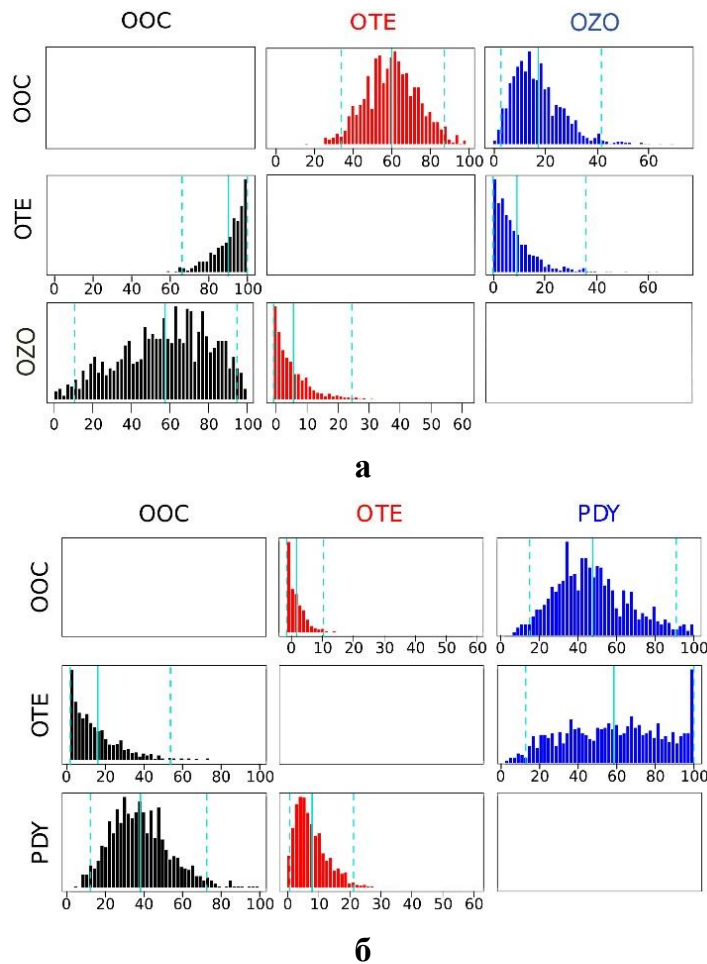


Рисунок 5.2.2.2 – Распределение апостериорных вероятностей перекрытия изотопных ниш между видами. Вероятность нахождения в нише другого вида отображена в направлении строка-столбец; апостериорное среднее и доверительный интервал, равный 95 %, показаны соответственно прерывистой и сплошной линиями; **а** – летний период, **б** – осенний период

Рассчитанные метрики Лаймана позволяют проанализировать экологические особенности трофики сообщества опистоцентров в летний и осенний периоды. Как видно на рис. 5.2.2.1 и по данным табл. 5.2.2.3, в осенний период сообщество опистоцентров занимает значимо бóльшую трофическую нишу по сравнению с таковой в летнее время. Большой вклад в размах дисперсии вносит присутствие молоди безногого опистоцентра, характеризующегося широким спектром питания. Размах значений по обоим показателям в летний период составил соответственно 0,42 и 1,52, в осенний – 0,97 и 2,64. Показатель CD (Евклидово расстояние между центроидами) также различается почти в два раза и равен 0,63 в летнем сообществе и 1,13 в осеннем. Данный параметр показывает меру трофического разнообразия в изучаемой популяции опистоцентров. По значению MNND можно судить о плотности расположения друг относительно друга изотопных ниш в исследуемом сообществе, т.е. оценить общее трофическое сходство, величина SDNND указывает на равномерность их распределения, а меньшие значения свидетельствуют об однородности расположения трофических ниш в исследуемом сообществе опистоцентров. В нашем случае в летний период отмечено более плотное расположение трофических ниш (MNND = 0,6501), чем в осенний (MNND = 1,3928). Однако значения SDNND (0,5254 и 0,6683) свидетельствуют об одинаковой мере плотности расположения ниш.

Таблица 5.2.2.3 – Изотопные метрики, рассчитанные для сообщества опистоцентров в летний и осенний периоды в бухте Витязь Японского моря

Метрика	Летний период	Осенний период
CD	0,6292	1,1333
MNND	0,6501	1,3928
SDNND	0,5254	0,6683

5.3. Обсуждение

Анализируя морфологию пищеварительного тракта у изучаемых особей опистоцентров, не удалось найти значимых различий, кроме длины и расположения кишечника, который образует двойную петлю внутри тела и налегает на желудок у *Ph. dybowskii*. Кишечник сеголеток *O. tenuis* достоверно длиннее, чем сеголеток *O. ocellatus* ($t = -2,47$, $p < 0,05$) (Зырянова, Рутенко, 2019а). Из других морфологических особенностей изучаемых видов рыб, связанных с питанием, стоит отметить, что у опоясанного

опистоцентра нет зубов на сошнике, а безногий имеет увеличенные задние верхнечелюстные зубы (Макушок, 1958; Черешнев и др., 2011). Сошниковые зубы необходимы при употреблении твердой пищи типа моллюсков, что подтверждается их низким уровнем значимости в питании опоясанного опистоцентра ($IR = 2,08 \%$). Вероятно, этим же объясняется увеличение верхнечелюстных зубов у безногого опистоцентра, так как встречаемость моллюсков в рационе этого вида достаточно высока и составляет 35 %.

Анализ питания четырёх видов опистоцентров двумя взаимодополняющими методами показал, что основной пищей всех исследуемых видов являлись амфиподы (Некрасова, Рутенко, 2021). По разнообразию спектров питания доминировал безногий опистоцентр. У сеголеток и взрослых особей этого вида самый широкий спектр питания – соответственно 14 и 29 таксонов (см. табл. 5.2.1.2). Остальные виды имели более узкие пищевые ниши. Наиболее специализированным видом по результатам нашего исследования оказался белоносый опистоцентр. Он имел наименьшую изотопную нишу, площадь которой уменьшалась по мере роста рыб (см. табл. 5.2.2.2).

Показано, что изотопный состав тела рыб формируется в период интенсивного соматического роста и затем изменяется в онтогенезе (Кияшко и др., 2011; Горбатенко и др., 2015). Согласно полученным нами результатам, значимое изменение значений $\delta^{15}N$ у молоди глазчатого и белоносого опистоцентров в течение трех месяцев (с июля по октябрь) свидетельствует о смещении их пищевой сети на один уровень и высокой скорости метаболических процессов, в результате которых происходит накопление тяжелых изотопов азота.

Отмечено, что после перехода от пелагического к демерсальному образу жизни некоторые виды опистоцентров образуют общие стайки и держатся в толще воды поблизости от куртин бурых водорослей (Галеев и др., 2015) или антропогенных строений, покрытых обрастателями (личные наблюдения), имеют сходный характер питания, что подтверждается обнаруженным перекрыванием изотопных ниш. Тем не менее по первичным источникам углерода обнаружены межвидовые различия. Смещение изотопной ниши в сторону накопления тяжелого углерода предполагает использование большей доли бентосных организмов в питании.

Филогенетически наиболее близкие глазчатый и белоносый опистоцентры имели достоверно различающиеся первичные источники углерода. Меньшие значения изотопа

углерода в тканях белоногого опистоцентра обусловлены заметным вкладом в пищу этого вида пелагических организмов, что подтверждается значительным количеством мизид *Neomysis mirabilis* ($F = 62 \%$, $IR = 14,05 \%$). Подобное дифференцированное использование водного пространства ранее было отмечено и для других симпатрических видов рыб (Dineen et al., 2007; Sánchez-Hernández et al., 2013).

Использование амфипод как основного источника питания исследуемых видов рыб предполагает возможность конкурентных пищевых отношений, что подтверждается байесовскими вычислениями вероятности перекрытия изотопных ниш (рис. 5.2.2.2). Для более точного понимания механизма разделения пищевых ресурсов необходимо рассматривать таксоны объектов питания на более низком уровне, вплоть до видов (Шорыгин, 1952). Индекс сходства Шенера, рассчитанный на основе относительной численности кормовых объектов, определенных до вида, показал незначительный уровень конкуренции за пищу, которая уменьшалась с возрастом и ростом рыб. Сходный изотопный профиль и высокий уровень вероятности перекрытия изотопных и пищевых ниш при более детальном анализе пищевых объектов показал, что опистоцентры демонстрируют пищевую избирательность на видовом уровне. Например, основой рациона глазчатого опистоцентра были амфиподы *Atylus collingi*, опоясанного – *Crassikorophium bonellii*, белоногого – *Ischyrocerus anguipes*, а безногого опистоцентра – *Atylus collingi* и *Anisogammarus pugettensis*. Питание этими ракообразными дает сходную изотопную подпись, что в отсутствие данных о видовом составе пищи в желудках может быть интерпретировано как конкурентные отношения.

В заключение следует отметить, что именно совокупное использование обоих методов дает целостное представление о трофэкологических взаимоотношениях, исследуемых видов опистоцентровых рыб.

ГЛАВА 6. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОПИСТОЦЕНТРОВ

Ниже приведены результаты сравнительного анализа строения яйцеклеток опистоцентровых рыб на разных стадиях оогенеза. Кроме того, проанализированы экологические особенности размножения опистоцентров и проведен индуцированный нерест глазчатого опистоцентра в контролируемых условиях.

6.1. Цитоморфологические особенности строения яйцеклеток

Гистологический анализ яичников опистоцентров показал, что желтковые ооциты, составляющие старшую генерацию половых клеток, как у единовременно нерестящихся рыб растут синхронно. В июле гонады всех половозрелых самок опистоцентров находились на ранней стадии зрелости, представляя ооциты на стадии однослойного фолликула, характеризующиеся следующими признаками: диаметр ооцитов равен около 100 мкм, ядро округлой формы занимает центральное положение, имеет диаметр 30–40 мкм. По периферии ядерной оболочки расположены ядрышки диаметром 4–5 мкм в количестве 15–17 шт. Ооцит окружен фолликулярными клетками, расположенными в один ряд.

Ооциты на начальной стадии вакуолизации D_1 – D_2 были обнаружены в гонадах самок в августе. Их размер достигал 120–180 мкм, диаметр ядра составлял 70 мкм. Вакуолизация начинается от кортикального слоя, именно на этом этапе нами были отмечены межродовые различия. У глазчатого (рис. 6.1.1, а) и белоносового опистоцентров одноразмерные вакуоли располагаются в кортикальной области, оставляя центральную часть свободной. У безногового опистоцентра сначала образуется периферический ряд мелких вакуолей, а затем более крупные возникают и в центральной части клетки (рис. 6.1.2, а).

В конце августа и начале сентября гонады самок находились на III стадии зрелости и большая часть ооцитов в фазе D_3 . Диаметр таких ооцитов глазчатого и белоносового опистоцентров колебался от 300 до 360 мкм. Ядро, расположенное в центре ооцита, имело диаметр, равный в среднем 75–80 мкм.

Вся цитоплазма равномерно заполнена вакуолями, по периферии располагаются более мелкие (диаметр 1–5 мкм) (см. рис. 6.1.1, б). На этой стадии зрелости ооциты

безногого опистоцентра характеризуются большими размерами – 400–450 мкм. Ядро, расположенное в центре ооцита, имеет диаметр около 50 мкм. В ядре отчетливо видно около 15–19 ядрышек, расположенных по его периферии. Диаметр ядрышек составляет около 5 мкм (см. рис. 6.1.2, б).

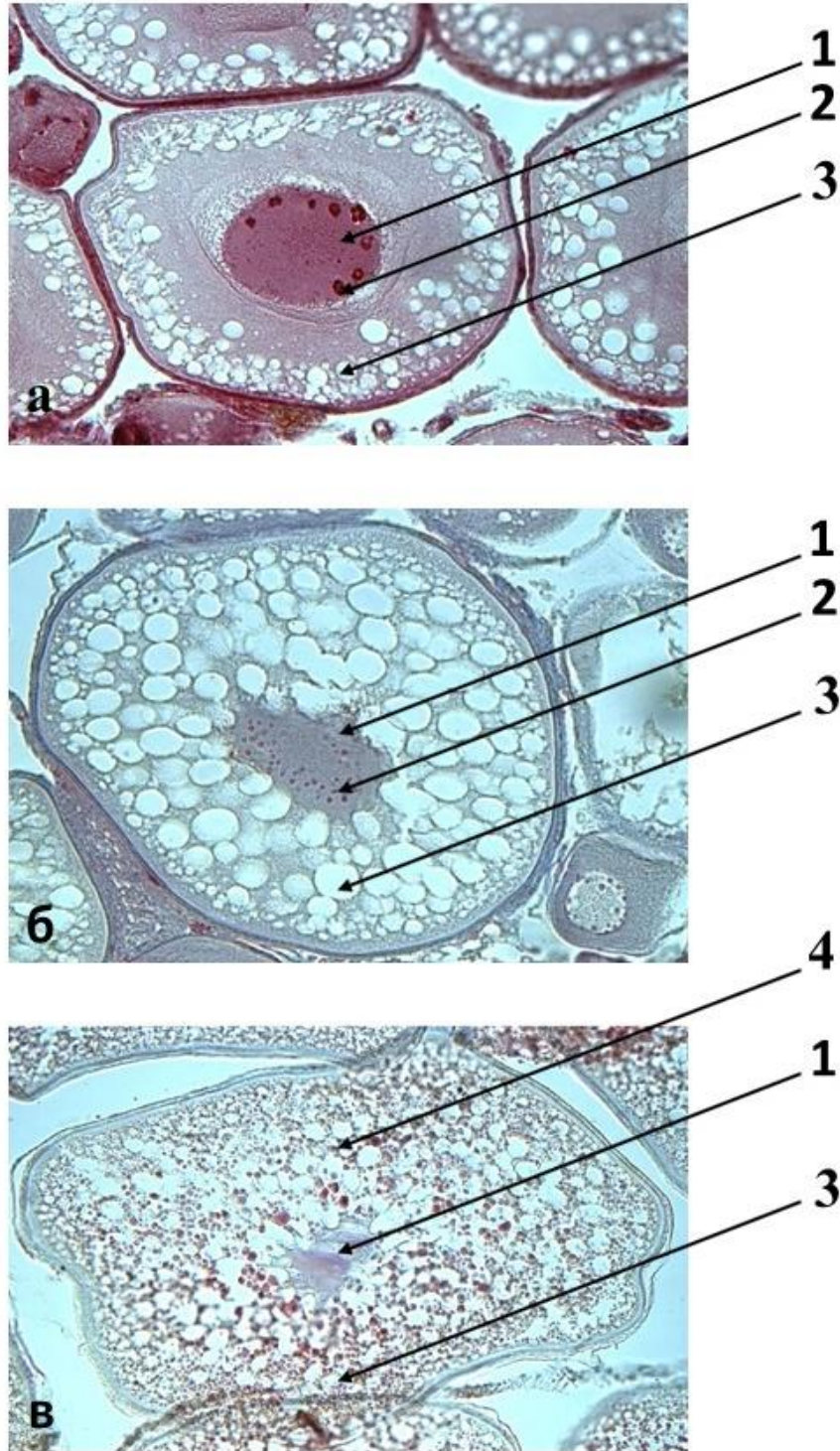


Рисунок 6.1.1 – Срез через яичник глазчатого опистоцентра на разных стадиях зрелости: **а** – ооцит фазы D₁; **б** – ооцит фазы D₃; **в** – ооцит фазы E₃; 1 – ядро; 2 – ядрышки; 3 – вакуоль; 4 – желточные гранулы

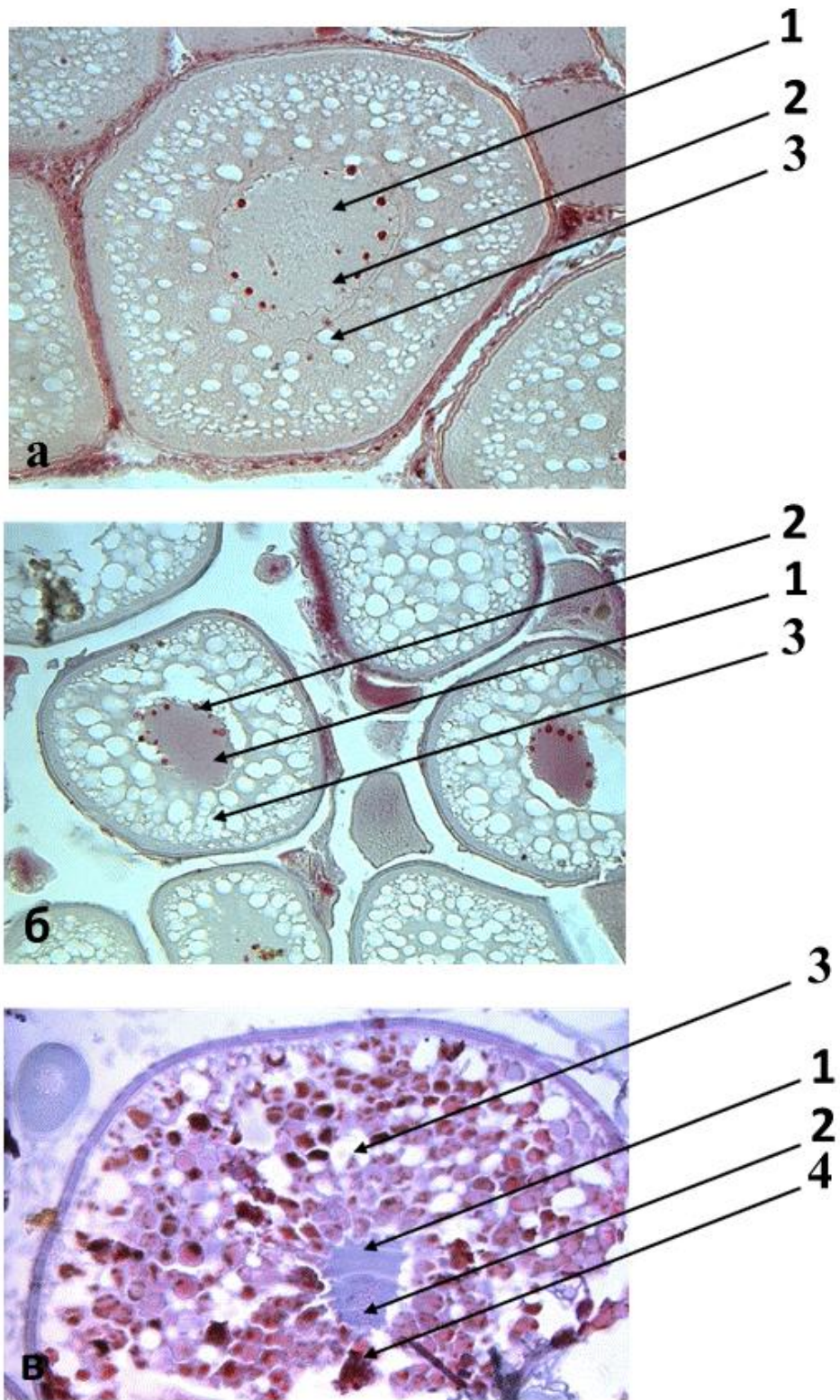


Рисунок 6.1.2 – Срез через яичник безногого опистоцентра на разных стадиях зрелости: **а** – ооцит фазы D_1 ; **б** – ооцит фазы D_3 ; **в** – ооцит фазы E ; 1 – ядро; 2 – ядрышки; 3 – вакуоль; 4 – желточные гранулы

В сентябре в ооцитах происходит процесс вителлогенеза, т.е. интенсивного накопления желтка – E₃. Ооциты, достигают дефинитивных размеров. Вся цитоплазма ооцитов постепенно заполняется шаровидными глыбками желтка, которые немного не доходят до ядра. Ядро располагается в центре ооцита. Его диаметр составляет 85–90 мкм. По периферии ядра располагаются 6–8 округлых ядрышек диаметром 4–5 мкм. Привлекает внимание присутствие в яичниках единичных клеток в начальных фазах вакуолизации. Диаметр этих клеток почти не отличается от диаметра ооцитов фазы однослойного фолликула, составляя около 100–110 мкм. В кортикальном слое их цитоплазмы отмечается присутствие мелких вакуолей, расположенных в один ряд или образующих неполный ряд. Можно предположить, что в этом случае начинается процесс формирования группы ооцитов для выметывания в следующем году. Безногий опистоцентр характеризуется более сложной возрастной структурой по сравнению с остальными исследованными видами, о чем свидетельствует наличие в гонадах наряду с клетками на D₃–E стадиях зрелости заметно большей доли резервного фонда половых клеток, предназначенных для нереста в следующем сезоне, которые находятся в состоянии превителлогенеза.

Зрелые ооциты опистоцентров характеризуются следующими признаками: ядро округлой или несколько овальной формы занимает центральное положение, имеет диаметр до 85–90 мкм. Округлые ядрышки диаметром до 1,5–2,0 мкм располагаются в центральной части ядра. Цитоплазма ооцита от кортикального слоя до ядра полностью заполнена глыбками желтка разной величины — от 2 до 10 мкм (см. рис. 6.1.1, в). Безногий опистоцентр характеризуется более крупными размерами ооцитов, диаметр которых достигает 950–1000 мкм, в то время как диаметр ооцитов остальных видов варьирует от 820 до 900 мкм (см. рис. 6.1.2, в).

Почти все желтковые ооциты были одноразмерными, а после нереста гонады имели стадию зрелости VI–II, т.е. большинство ооцитов периода трофоплазматического роста, которые находились в яичниках к началу нереста, были полностью выметаны.

У опистоцентров, так же как у единовременно нерестящихся и многих порционно нерестящихся рыб, происходит довольно существенное уменьшение количества ооцитов по мере созревания гонад (Иванков, 1985, 2001). Так, на II стадии зрелости у глазчатого опистоцентра было отмечено в среднем 1720 ооцитов фазы однослойного фолликула (фаза C), часть из которых в дальнейшем перейдет к процессу накопления трофических

веществ. На II–III стадии зрелости количество ооцитов, в которых отмечается процесс вакуолизации (фазы D₁–D₂), составляет уже 1340 шт., т.е. количество ооцитов, вступивших в период трофоплазматического роста, примерно на 22 % меньше, чем на предыдущей стадии. На третьей стадии зрелости яичников ооцитов периода трофоплазматического роста еще меньше – 1180 шт. К моменту созревания (IV стадия зрелости) их число еще уменьшается, в среднем до 985 шт. Это можно считать конечной плодовитостью. Определение количества желтковых ооцитов в яичниках безногого опистоцентра в июле, августе и октябре также показало закономерное уменьшение их числа по мере созревания гонад. Так, в яичниках на III–IV стадиях зрелости количество желтковых ооцитов в среднем составило 6300 шт., а к октябрю при переходе яичников в IV стадию зрелости их количество составляет уже в среднем 4500 шт., уменьшившись на 28 %.

Сравнительный анализ морфологии яйцеклеток рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* показал различия в процессе вакуолизации и размерах ооцитов исследованных родов рыб. Ооциты безногого опистоцентра отличаются не только своими крупными размерами, но и иным расположением в цитоплазме вакуолей на стадии D₁–D₂. В фазе D₁ количество вакуолей по окружности ооцита безногого опистоцентра составляет 64–65 шт., а у остальных опистоцентров это значение равно 35–47 шт. (см. рис. 6.1.1, а, 6.1.2, а). По размерам вакуолей нами не выявлено достоверных различий, выделяющих роды *Pholidapus* и *Opisthocentrus*.

6.2. Нерест и эмбриональное развитие

Брачное поведение, нерест и эмбриональное развитие – важнейшие этапы онтогенеза рыб, детальное изучение которых может способствовать решению как таксономических, так и эволюционных вопросов. Ниже приведены результаты эксперимента, посвященного индуцированному нересту и анализу эмбрионального развития глазчатого опистоцентра.

Помещенные в контролируемые условия половозрелые особи глазчатого опистоцентра длительно (около 2 мес.) выдерживались при температуре 17–20 °С и не проявляли нерестовой активности. При понижении температуры до 14 °С были отмечены появление брачной окраски у самцов и быстрый трофоплазматический рост ооцитов самок. В окраске самцов увеличилась доля черного цвета, исчезла четкость узора на боках

тела, появились оранжевые полосы на голове. Лучи спинного плавника, за исключением последних 7–12 лучей, удлинились и достигли 59–91 % относительно длины головы. У самок длина лучей спинного плавника составляла около 30 % от длины головы. Голова самцов стала коричневой, горло, щеки и жаберные перепонки оранжевого цвета. Полосы на голове почти не видны, за исключением темной полосы, идущей от глаза вниз. Грудные, анальный и хвостовой плавники желтоватого цвета. Самки оставались обычного цвета: тело покрыто серыми и белыми, четко очерченными пятнами разной формы. Голова темная, полосы на голове отчетливые. Плавники светлые, располагающиеся на спинном плавнике пятнышки (глазки) хорошо заметны, имеют светлую окантовку. Самцы приобретали более яркую окраску, описанную Шиогаки (Shiogaki, 1982) и отмеченную нами в стрессовых ситуациях (отлов из аквариума) или во время непосредственного контакта с самкой.

Кладки, отложенные в аквариуме, были обнаружены в пустых приоткрытых раковинах устриц, специально подложенных для этих целей, и одна на дне аквариума, в промежутке, свободном от камней. Икринки шаровидной формы, диаметром 2 мм, желтоватого цвета, от 800 до 1500 шт. в одной кладке. После нереста самка оставалась на кладке, обвив ее своим телом. Соотношению желтка и цитоплазмы в оплодотворённых икринках позволяет отнести их к олигоплазматическому типу. Желток образует одну крупную каплю, вокруг которой распределены более мелкие включения. Яйцевая оболочка полупрозрачная, гладкая. Икринки прикрепляются друг к другу достаточно плотно, промежутки между ними узкие. Кладка свободно лежит на субстрате, не прикрепляясь к нему, и за счет большого количества желтка имеет почти нулевую плавучесть (Рутенко и др., 2006а).

Эмбриональное развитие составляло 43–46 сут (301–322 градусо-дней). Основные этапы периодизации представлены в табл. 6.2.1.

Длина вышедшей из оболочки личинки $8,1 \pm 0,3$ мм. Тело окаймлено достаточно широкой плавниковой складкой, слегка сужающейся перед лопастью хвостового плавника. В туловищном отделе 21–23 миотома, в хвостовом – 40–42. Грудной плавник располагается от первого до 5-го миотомов. Желточный мешок небольшой, вытянутый по направлению вниз и вперед, светлый. Одна большая жировая капля располагается в нижней его части, более мелкие включения исчезли. Голова составляет 15 % от длины тела. Глаза округлые, черные, на их верхней части имеются «шапочки» металлического

зеленого цвета с черными включениями. Желез вылупления довольно мало, на горле почти нет. Кишечник имеет складчатую структуру.

Таблица 6.2.1 – Основные стадии эмбрионального развития глазчатого опистоцентра

Сутки	Градусо-дни	Характеристики
1	7	Дробление цитоплазматического диска от двух бластомеров до бластулы (рис. 6.2.1,а)
2	14	Бластуляция. Бластодиск имеет почти правильную полусферическую форму
3	21	Гастрюляция
7	49	Органогенез. Передний отдел формирование осевого зачатка ниже заднего. К моменту завершения эпиболии большинство яиц ориентированы желточной пробкой вверх вследствие скопления в этой области жировой капли (рис. 6.2.1, б)
8	56	Формирование глазных пузырей. Дифференциация 3 первичных отделов мозга (передний, средний, задний). Образование туловищной почки (рис. 6.2.1, в)
9	63	Эмбрион занимает половину желточного мешка. L – 1,5 мм. Начало сомитогенеза. Сегментируется латеральная мезодерма. Глазные пузыри преобразуются в глазные бокалы. В нижней части осевого зачатка дифференцируется хорда
10	70	Образование хрусталика. Задний мозг делится на 5 отделов – нейромеров, образование слуховых пузырьков, 23 миотомов. Эмбрион занимает 2/3 желточного мешка. Жировая капля и более мелкие включения скапливаются в верхней части желточного мешка, что определяет ориентацию большинства зародышей дорзальной стороной вниз (рис. 6.2.1, г)
13	91	Отчленение хвостового отдела от желточного мешка. Формирование обонятельного плакоида и купферова пузырька. Появление глазного эмбрионального шва (рис. 6.2.1, д)
22	154	Формирование обонятельной ямки и спинной плавниковой складки. Есть зачатки грудных плавников. Начало пигментации глаз (рис. 6.2.1, е)
28	196	Развитие дыхательной системы. Формирование жаберных дуг и полукружных каналов. Образование железы вылупления в виде скопления мезенхимы в районе глаз. Голова приподнимается над желточным мешком
33	231	Длина 6,5 мм. Глаза полностью пигментированы. Плавниковая кайма на уровне 2-го миотома. Железы вылупления локализованы вокруг глаза и на основании желточного мешка (рис. 6.2.1, ж). Грудные плавники на уровне 1–6-го миотомов
36	252	Длина 7 мм. Начало пигментации: на желточном мешке – 6 шт. меланофоров: 3 шт. возле анального отверстия и 3 в подхвостовом ряду. Появление анального отверстия. Формирование печени на уровне 5–6-го миотомов
46	322	Массовый выход из икринок (рис. 6.2.2, а)
76	532	Длина 11 мм. Желточный мешок полностью рассосался, осталась жировая капля, печень желтого цвета, за анусом 4–5 миотомов без меланофоров. Нижняя челюсть выдвинута вперед (рис. 6.2.2, б)

Личинка время от времени делает глотательные движения, видны расширение желудка и перистальтика кишечника. Меланофоры образуют непарный нижнехвостовой ряд, располагаясь с нижней части почти каждого хвостового миотома, за исключением 3–5 шт. сразу за анальным отверстием, парный ряд из 5 шт. над перитониумом. Еще один ряд проходит от нижней части жировой капли до анального отверстия. По 3–4 меланофора располагаются с каждой стороны прямой кишки и 1 непарный над ними. На боковых поверхностях желточного мешка по одному звездчатому и одному округлому меланофору с каждой стороны. Личинки проявляют положительную фотореакцию, собираясь в освещенной части аквариума. На 70–75-е сутки развития (490–532 градусодня) личинки достигают длины 11 мм, желточный мешок резорбируется, начинается переход на экзогенное питание.

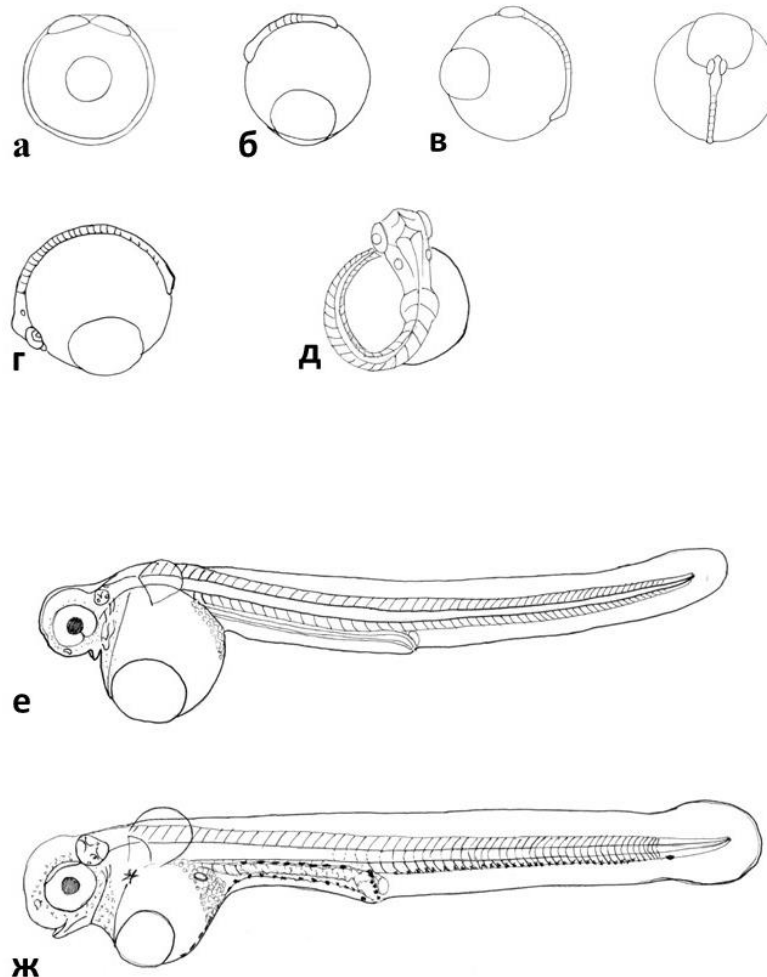


Рисунок 6.2.1 – Эмбриональное развитие глазчатого опистоцентра: а – первые сутки развития, б – седьмые сутки развития, в – восьмые сутки развития, г – десятые сутки развития, д – 13-е сутки развития, е – 22-е сутки развития, ж – 32-е сутки развития

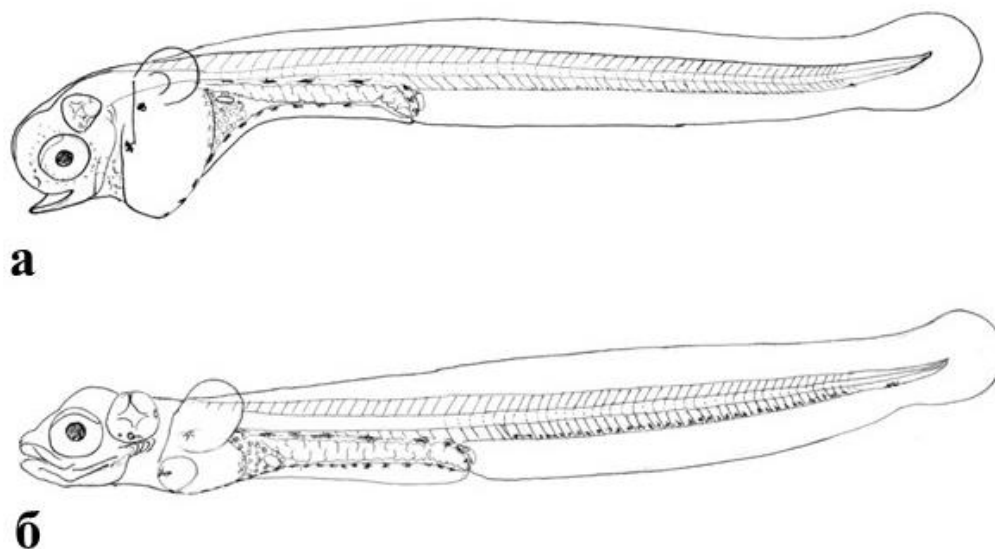


Рисунок 6.2.2 – Личиночное развитие глазчатого опистоцентра: *a* – 45-е сутки развития, *б* – 75-е сутки развития

6.3. Обсуждение

Анализ имеющихся данных позволил установить, что нерест всех видов опистоцентров протекает в осенне-зимний период. Во второй половине октября отмечаются рыбы в брачной окраске и фиксируется нерестовое поведение. Судя по водолажным наблюдениям, в это время вблизи каменистых склонов встречаются медленно передвигающиеся пары рыб опоясанного опистоцентра (Гнюбкина, Маркевич, 2008). В неводных уловах по нашим данным в районах зарослей морских трав с песчаным дном встречается только глазчатый опистоцентр в брачной окраске. Белоносый опистоцентр в брачном наряде отмечен на глубине 3–5 м в районах с каменистым дном (Shiogaki, 1981).

Половой диморфизм у всех видов рыб, относящихся к родам *Opisthocentrus* и *Pholidapus*, имеет заметные различия. Самцы безногого опистоцентра во время нереста характеризуются вздутиями на затылке и темной окраской тела. Брачная окраска опоясанного опистоцентра проявляется в изменении цвета плавников: спинной и анальный плавники становятся темно-синего цвета, с оранжевой полосой по краю (личные наблюдения), однако В.П. Гнюбкина и А.И. Маркевич (2008) отмечают у этого вида изменение окраски только спинного плавника. Спинной плавник белоносого опистоцентра также темнеет, однако его лучи не удлиняются, как у глазчатого, и все тело

остается обычной окраски. Стоит отметить, что по сравнению с другими видами самцы глазчатого опистоцентра приобретают самые значительные изменения фенотипа, включая удлинение лучей спинного плавника и яркую, отличающуюся от обычной окраску тела.

Анализируя сведения о территориальных предпочтениях мест размножения опистоцентров, можно отметить, что опоясанный опистоцентр предпочитает районы с каменистым дном, икру откладывает в расщелины между камнями. Глазчатый – преимущественно в местах с песчаным дном в зарослях морских трав. Кладки икры глазчатого опистоцентра часто обнаруживаются в пустых раковинах мидий или между камнями на илистом дне на глубинах до 5 м (Shiogaki, 1982). Белоносый опистоцентр нерестится на тех же глубинах, но предпочитает более каменистое дно. Икру откладывает между камнями. Самки глазчатого и белоносого опистоцентров охраняют отложенную кладку икры, что защищает потомство от поедания беспозвоночными и от воздействия волн (Решетников и др., 2013). О размножении безногого опистоцентра сведений не имеется, но отсутствие его в наших уловах позволяет предположить, что нерест рыб этого вида происходит глубже 7 м.

Таким образом, все четыре вида родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* имеют различия как в брачной окраске самцов, так и в предпочтении мест нереста.

По результатам наших исследований и литературным сведениям при температуре воды около 5 °С время эмбрионального развития глазчатого и опоясанного опистоцентров занимает в среднем 46–48 сут, а белоносого несколько дольше – 58–64 сут. То же касается и длины тела личинок. Длина вылупившихся личинок опоясанного и глазчатого опистоцентров 9,0–9,3 мм, а белоносого – немногим больше, 11,0–11,8 мм. Следует отметить, что они характеризуются примерно одинаковым количеством миотомов – 61–64 и сходными пропорциями тела. Различия отмечены в количестве миотомов, в расположении и количестве меланофоров на голове и в нижнем ряду туловищного отдела. У безногого и глазчатого опистоцентров свободными от меланофоров остаются 2–3 миотома после анального отверстия, в то время как у белоносого подхвостовой ряд меланофоров начинается через 4–5 миотомов после анального отверстия и имеется звездчатый меланофор у основания плавниковой каймы.

Результаты сравнительного изучения особенностей размножения и эмбрионального развития синтопных видов опистоцентров показывают, что эмбриональное развитие

белоногого опистоцентра длится несколько дольше, чем остальных двух видов, и, соответственно, личинки характеризуются большей длиной тела. Регулированием температуры воды можно инициировать или откладывать нерест в контролируемых условиях.

В итоге рассмотрения представленных результатов установлено, что безногий опистоцентр характеризуется большей плодовитостью и бóльшими размерами дефинитивных яйцеклеток, также отмечены отличия от других видов опистоцентров в топологии и размерах вакуолей в ооцитах на стадии D₂. Кроме того, безногий опистоцентр имеет большую долю половых клеток резервного фонда, предназначенных для нереста в следующем сезоне.

В заключение отметим, что исследуемые виды опистоцентровых рыб, являясь легко доступными объектами исследования и неприхотливыми в содержании, могут быть использованы в качестве модельных объектов для эмбриологических и генетических работ, в том числе и для изучения симпатрического видообразования (Coyne, Orr, 1989; Crow et al., 2010).

ГЛАВА 7. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

7.1. Общая структура митогеномов

Для разрешения филогенетических задач впервые было секвенировано и аннотировано 17 полных митохондриальных геномов, из них 14 принадлежат к 6 видам опистоцентровых рыб (Зырянова, Рутенко, 2019б; Rutenko et al., 2019a, b; Turanov et al., 2019a, b; Рутенко и др., 2020, 2021). Основные характеристики полученных митогеномов, а также последовательностей остальных бельдюговидных рыб, доступные в геномном банке и используемые в настоящей работе, представлены в табл. 7.1.1.

Анализируя характеристики митогеномов сем. *Opisthocentridae*, можно отметить, что длина последовательностей варьирует от 16515 до 16525 п.н. Митогеномы опистоцентровых рыб состоят из 13 белок-кодирующих генов, двух генов рРНК, 22 генов тРНК и 2 некодирующих участков, соответствующих контрольному региону (CR) и инициатору репликации легкой цепи (OL). Большинство генов находятся на тяжелой цепи (H), за исключением *ND6* и восьми генов тРНК, локализованных на легкой цепи (L). Доля АТ-оснований варьирует от 54,0 % у *A. variegata* до 54,7 % *O. tenuis*. Детальная сравнительная характеристика митохондриальных геномов глазчатого и белоносого опистоцентров отражена в табл. 7.1.2. Схема организации митогеномов опоясанного и безногого опистоцентров представлена в Приложении (табл. 1 и 2).

Анализ нуклеотидного состава опистоцентровых рыб родов *Pholidapus* и *Opisthocentrus* показал, что доля тимина (Т) у безногого опистоцентра составляет 27,6 %, тогда как у всех остальных варьирует от 28,3 % у белоносого до 28,6 % у опоясанного (см. табл. 7.1.1). По содержанию аденина (А) безногий опистоцентр превосходит остальные виды (С = 28 %). По содержанию цитозина (С) все исследуемые виды имели сходные значения 26,2–26,8 %. Отмечены различия в относительном количестве гуанина (G): наименьшее содержание этого основания у опоясанного опистоцентра (G = 17,6 %), а наибольшее у белоносого – G = 18,1 %.

Как отмечено выше, митогеномы опистоцентров включают 13 белок-кодирующих генов, расположенных на «H»-цепи, кроме *ND6*, расположенного на «L»-цепи (см. табл. 7.1.2, рис. 7.1.1). Из них 12 генов начинаются с АТG-кодона, а *COXI* имеет стартовый кодон GTG. В основном используется терминирующий кодон ТАА, за исключением *ND5*,

оканчивающегося кодоном TAG. Неполные стоп-кодоны T и TA зафиксированы в 7 случаях.

Таблица 7.1.1 – Список видов, номера доступа Генного Банка (Accession number), размер и нуклеотидный состав последовательностей, использованных в генетическом анализе

Таксон	Accession number	Длина (п.н.)	T%	C%	A%	G%	AT (%)	GC (%)
Acropomatidae								
<i>Doederleinia berycoides</i>	AP009181.1	16523	26,4	29,4	27,5	16,6	53,9	46
Anarhichadidae								
<i>Anarhichas denticulatus</i>	LC493903.1	16514	27,3	28,3	26,6	17,8	53,9	46,1
<i>Anarhichas lupus</i>	LC493902.1	16511	27,4	28,1	26,7	17,8	54,1	45,9
<i>Anarhichas minor</i>	KX118021.1	16511	27,2	28,3	26,7	17,8	53,9	46,1
<i>Anarhichas orientalis</i>	LC493930.1	16512	27,2	28,4	26,7	17,8	53,9	46,2
<i>Anarrhichthys ocellatus</i>	MG551528.1	16506	26,6	28,7	27,2	17,5	53,8	46,2
Pholidae								
<i>Pholis gunnellus</i>	NC_052755.1	16525	27,6	25,8	28,2	18,4	53,4	46,6
<i>Pholis picta</i> *	MT610906	16522	27,4	25,8	28,2	18,6	53,2	46,8
<i>Pholis crassispina</i>	AP004449.1	16522	27,4	28,3	25,6	18,7	53	47
<i>Pholis fangi</i>	KT372213.1	16523	27,1	28,7	25,4	18,8	52,5	47,5
<i>Pholis nebulosa</i>	KT343661.1	16524	27,3	28,4	25,6	18,8	52,9	47,2
Opisthocentridae								
<i>Askoldia variegata</i> *	MT627596	16525	28	26,2	27,7	18,2	54,2	45,9
<i>Askoldia variegata</i> *	MT627595	16522	27,9	26,1	27,7	18,2	54	45,9
<i>Kasatkia memorabilis</i> *	MT621236	16516	28	26,6	27,8	17,6	54,6	45,4
<i>Kasatkia memorabilis</i> *	MT621235	16519	28	26,6	27,8	17,6	54,6	45,4
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> *	MK568985.1	16517	28,3	27,4	26,2	18,1	54,5	45,5
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> *	MT345889	16519	28,3	27,4	26,2	18,1	54,5	45,5
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> *	MZ046378	16516	28,3	26,2	27,3	18,1	54,5	45,4
<i>Opisthocentrus tenuis</i> *	MT006232	16515	28,3	27,3	26,3	18	54,6	45,3
<i>Opisthocentrus tenuis</i> *	MZ046379	16517	28,3	26,3	27,3	18	54,6	45,3
<i>Opisthocentrus tenuis</i> *	MZ046377	16517	28,3	26,4	27,3	18	54,7	45,3
<i>Opisthocentrus zonope</i> *	MT559430	16521	28,6	26,8	27	17,6	55,4	44,6
<i>Opisthocentrus zonope</i> *	MT548146	16518	28,6	26,8	27	17,6	55,4	44,6
<i>Pholidapus dybowskii</i> *	MT561269	16517	27,6	26,6	28	17,7	54,2	45,7
<i>Pholidapus dybowskii</i> *	MT561268	16518	27,6	26,6	28	17,8	54,2	45,8
Stichaeidae								
Chirolophinae								
<i>Chirolophis ascanii</i>	NC_052765.1	16520	28,4	25,4	27,9	18,3	53,8	46,2
Stichaeinae								
<i>Eumesogrammus praecisus</i>								
	LC495485.1	16516	27,9	27,9	25,5	18,8	53,4	46,7
<i>Stichaeus grigorjewi</i> *	NC_045382.1	16532	27,5	28,1	26,6	17,8	54,1	45,9
<i>Stichaeus nozawae</i> *	NC_046850.1	16530	27,5	28,1	26,6	17,8	54,1	45,9
Xiphisterinae								
<i>Xiphister atropurpureus</i>	KY657279.1	16518	27,6	28,3	25,4	18,7	53	47
<i>Dictyosoma burgeri</i>	NC_053709.1	16523	27,1	25,4	28,7	18,8	52,5	47,5

Таксон	Accession number	Длина (п.н.)	T%	C%	A%	G%	AT (%)	GC (%)
Lumpenidae								
<i>Leptoclinus maculatus</i>	LC493904.1	16527	27,8	27,6	27,1	17,6	54,9	45,2
<i>Lumpenus lampretaeformis</i>	LC493920.1	16569	27,4	28,1	26,8	17,6	54,2	45,7
Zoarcidae								
Gymnelinae								
<i>Melanostigma atlanticum</i>	LC493916.1	17329	25,2	30,6	25,9	18,4	51,1	49
Lycodinae								
<i>Bothrocarra hollandi</i>	MK069496.1	16732	24,8	30,8	25,5	18,9	50,3	49,7
<i>Lycenchelys kolthoffi</i>	LC493919.1	15531	25,2	30,9	25,2	18,7	50,4	49,6
<i>Lycenchelys sarsii</i>	LC493908.1	17007	25,7	30	25,6	18,7	51,3	48,7
<i>Lycodes polaris</i>	MK910376.1	16595	25,1	25,7	30,6	18,5	50,8	49,1
<i>Lycodes brevipes</i>	MK133251.1	16537	25	30,8	25,6	18,6	50,6	49,4
<i>Lycodes reticulatus</i>	LC493905.1	16590	25,1	30,6	25,8	18,6	50,9	49,2
<i>Lycodes tanakae</i>	KX148472.1	16594	25,2	30,6	25,6	18,7	50,8	49,3

* Обозначены последовательности, впервые секвенированные в ходе настоящего исследования.

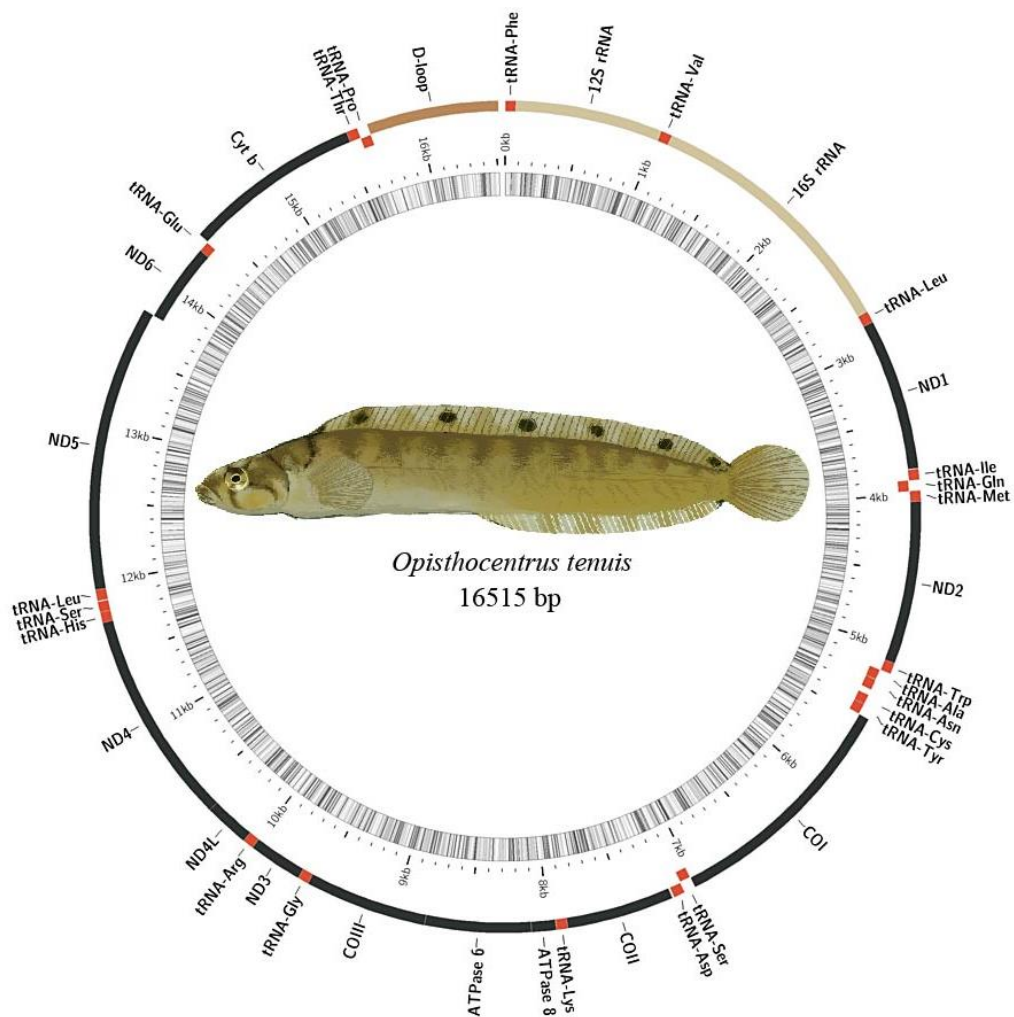


Рисунок 7.1.1 – Полный митохондриальный геном *O. tenuis*. Рисунок сформирован с помощью MitoFish с сохранением оригинальной номенклатуры разработчиков ресурса

Гены *12S рРНК* длиной 947 п.н. и *16S рРНК* с размерами 1693 и 1695 п.н. расположены на «Н»-цепи.

Размер межгенных спейсеров варьирует от 1 до 12 п.н. Самая большая межгенная область в 11 п.н. расположена между *tRNA-Asp* и *COX2*. Перекрывающиеся участки выявлены между белок-кодирующими генами *ATF8* и *ATF6*, *ND4L* и *ND4*, *ND5* и *ND6* и между генами тРНК (*tRNA-Ile* *tRNA-Gln*, *tRNA-Gln* и *tRNA-Met*, *tRNA-Thr* и *tRNA-Pro*) (табл. 7.1.2).

Таблица 7.1.2 – Структура полного митохондриального генома *O. tenuis* MT006232 в сравнении с *O. ocellatus* MT345889

Ген	Положение на мтДНК		Длина	Цепь	Старт-кодон	Стоп-кодон	Межгенная область*	Антикодон
	с	по						
<i>tRNA-Phe</i>	1	68	68	Н			0	GAA
<i>12s rRNA</i>	69	1015	947	Н			0	
<i>tRNA-Val</i>	1016	1087	72	Н			0	TAG
<i>16s rRNA</i>	1088	2780	1693/1695	Н			0	
<i>tRNA-Leu</i>	2781	2854	74	Н			0	TAA
<i>ND1</i>	2855	3829	975	Н	ATG	TAA	0	
<i>tRNA-Ile</i>	3834	3903	70	Н			4	GAT
<i>tRNA-Gln</i>	3903	3973	71	L			-1	TTG
<i>tRNA-Met</i>	3973	4041	69	Н			-1	CAT
<i>ND2</i>	4042	5087	1046	Н	ATG	TA	0	
<i>tRNA-Trp</i>	5088	5158	71	Н			0	TCA
<i>tRNA-Ala</i>	5160	5228	69	L			1	TGC
<i>tRNA-Asn</i>	5230	5302	73	L			1	GTT
<i>O_L</i>	5304	5340	37/38				1	
<i>tRNA-Cys</i>	5341	5406	66	L			0	GCA
<i>tRNA-Tyr</i>	5407	5477	71	L			0	GTA
<i>COX1</i>	5479	7029	1551	Н	GTG	TAA	1	
<i>tRNA-Ser</i>	7030	7100	71	L			0	TGA
<i>tRNA-Asp</i>	7104	7176	73	Н			3	GTC
<i>COX2</i>	7188	7878	691	Н	ATG	T	11/12	
<i>tRNA-Lys</i>	7880	7953	74	Н			1/0	TTT
<i>ATP8</i>	7954	8121	168	Н	ATG	TAA	0/1	
<i>ATP6</i>	8112	8794	683	Н	ATG	TA	-10	
<i>COX3</i>	8795	9579	785	Н	ATG	TA	0	
<i>tRNA-Gly</i>	9580	9650	71	Н			0	TCC
<i>ND3</i>	9651	9999	349	Н	ATG	T	0	
<i>tRNA-Arg</i>	10000	10068	69	Н			0	TCG
<i>ND4L</i>	10069	10365	297	Н	ATG	TAA	0	
<i>ND4</i>	10359	11739	1381	Н	ATG	T	-7	
<i>tRNA-His</i>	11740	11808	69	Н			0	GTG
<i>tRNA-Ser</i>	11809	11876	68	Н			0	GCT
<i>tRNA-Leu</i>	11881	11953	73	Н			4	TAG

Ген	Положение на мтДНК		Длина	Цепь	Старт-кодон	Стоп-кодон	Межгенная область*	Антикодон
	с	по						
<i>ND5</i>	11954	13792	1839	H	ATG	TAG	0	
<i>ND6</i>	13789	14310	522	L	ATG	TAA	-4	
<i>tRNA-Glu</i>	14311	14378	68	L			0	TTC
<i>CYTb</i>	14385	15525	1141	H	ATG	T	6/5	
<i>tRNA-Thr</i>	15526	15597	72	H			0	TGT
<i>tRNA-Pro</i>	15597	15666	70	L			-1	TGG
<i>CR**</i>	15667	16515	849/850				0	

Примечание. O_L – инициатор репликации легкой цепи; пустые ячейки – нет информации; через косую черту указаны различающиеся значения у *O. tenuis* и *O. ocellatus*.

* Межгенная область: длина некодирующей области между генами в данном и следующем ряду, отрицательные значения – длина области перекрывания.

**CR – контрольный регион.

7.2. Обсуждение

Секвенированные митогеномы опистоцентровых рыб имеют сходные характеристики по своим размерам, нуклеотидному составу и отсутствию перестроек и дупликаций. Кроме того, 21 тРНК имеет каноническую вторичную структуру клеверного листа, в то время как тРНК-Ser (GCT) демонстрирует отсутствие дигидроуридинового плеча (D-плечо). Подобные различия организации вторичной структуры тРНК-Ser ранее отмечены для других представителей многоклеточных (Wolstenholme, 1992; Hardt et al., 1993).

Межгенные спейсеры в митогеноме позвоночных обычно небольшого размера и благодаря высокой изменчивости могут быть использованы в эволюционных исследованиях (Aguilar et al., 2018). У исследуемых видов опистоцентров подобного рода вставки достаточно схожи по своему расположению и размерам. Всего насчитывается 7 таких участков, за исключением опоясанного опистоцентра, у которого их число достигает 9. Самая большая межгенная область длиной 12 п.н. расположена между tRNA-Asp и *COX2*. Некодирующий фрагмент размером в 37 п.н., расположенный между tRNA-Asn и tRNA-Cys, представляет собой регион, иницирующий копирование «L»-цепи (O_L). Как и у большинства позвоночных, этот фрагмент расположен в WANCY-регионе и образует вторичную структуру в виде клеверного листа (Clayton, 1982; Macey et al., 1997).

Перекрывающиеся участки митогенома способствуют уменьшению его размера. У исследуемых видов опистоцентров перекрытия генов достаточно схожи по локализации и размерам. Всего насчитывается 7 таких участков, за исключением опоясанного опистоцентра (MT559430), у которого их число достигает 9. В основном это небольшие

перекрывания в несколько нуклеотидов (табл. 7.1.2, Приложение, табл. 1 и 2), однако между генами *ND4L*, *ND4* и *ATF8*, *ATF6* перекрывающиеся области достигают соответственно 7 и 10 п.н. Схожие по расположению и размеру участки перекрывания, обнаруженные у опистоцентров, вероятно, являются следствием сходных эволюционных процессов и недавней дивергенции (Hu et al., 2019).

Совокупно 13 белок-кодирующих генов общей длиной 11429 п.н. составляют 69 % от всей мтДНК. Ранее у рыб отмечено четыре иницирующих кодона: ATG, ATA, GTG и CTG (Miya et al., 2003; Kartavtsev et al., 2007; Satoh et al., 2016). Из них ATG является наиболее часто используемым кодоном. Исследуемые виды рыб имеют идентичные старт-кодона ATG в 12 PCGs, за исключением *COXI*, начинающегося триплетом GTG. Терминирующий кодон TAA у всех видов отмечен в 5 генах, стоп-кодон TAG только в гене *ND5*. Неполные стоп-кодона T и TA (табл. 7.1.2, Приложение, табл. 1 и 2), зафиксированные в 7 случаях, характерны для белковых генов мтДНК (Anderson et al., 1981; Wolstenholme, 1992; Broughton et al., 2001; Satoh et al., 2016). У опистоцентров стоп-кодон TA был обнаружен в *COX2* и *ND3*, стоп-кодон T — в генах *COXII*, *ND3*, *ND4* и *CYTB*. Во всех случаях гены, следующие за терминирующими участками, закодированы на этой же цепи, что позволяет проводить транскрипцию без терминирующего стоп-кодона (Satoh et al., 2016) с последующим пост-транскрипционным полиаденилированием (Ojala et al., 1981).

Наиболее часто используемой аминокислотой у всех исследуемых видов является лейцин (Leu), закодированный шестью различными кодонами и двумя генами т-РНК. Цистеин (Cys) – наименее используемая аминокислота, кодируется только двумя кодонами.

Значения предпочитаемых кодонов (RSCU) для всех аминокислот у опистоцентров отличны от 1. Для каждой аминокислоты эти значения различаются, однако между видами значимых различий не обнаружено. Причины предпочтения кодонов остаются не до конца ясными. Предполагается, что это может быть следствием мутаций, генетического дрейфа или естественного отбора (Bulmer et al., 1991; Kanaya et al., 2001; Duret, 2002).

Для оценки дивергенции на различных таксономических уровнях были вычислены средние значения *p*-расстояний по объединенным белковым генам митохондриальной ДНК всех изучаемых видов подотряда Zoarcoidei (Приложение, табл. 3) а также построена

матрица генетических расстояний (p) между исследуемыми особями семейства Opisthocentridae и *L. maculatus* сем. Lumpenidae (Приложение, табл. 4). Дивергенция на уровне рода соответствует значениям 0,02–0,08. Внутривидовые дистанции у белоногого, безногого и опоясанного опистоцентров варьируют в пределах от 0,001 до 0,002. Глазчатый опистоцентр характеризуется большими генетическими расстояниями – от 0,0020 до 0,0157. Верхнее значение соответствует генетическому расстоянию между глазчатым и белоносым опистоцентром, которое равно 0,0169. Анализируя полиморфизм среди других представителей семейства, следует отметить полную идентичность белок-кодирующих участков у *K. memorabilis* (p -расстояние = 0,0000) и низкую изменчивость у безногого опистоцентра (p -расстояние = 0,0001).

Результаты анализа p -расстояний между глазчатым и белоносым опистоцентрами отдельно по каждой позиции в кодоне и в среднем по трем кодонам отдельно в каждом белковом гене представлены на рис. 7.2.1. Обычно в третьей нуклеотидной позиции значения этого признака выше, чем в первой и второй. Наибольшее p -расстояние было обнаружено в генах *ND2* (0,176) и *ND6* (0,146) в третьей позиции кодона, в то время как в первом и втором положении наибольшее расстояние отмечено для гена *ND2* (0,0101) (рис. 7.2.1). Гены *COX1-3*, *ND3*, *ND4*, *ND4L* и *ATP8* имеют наименьшие генетические расстояния по всем кодонам.

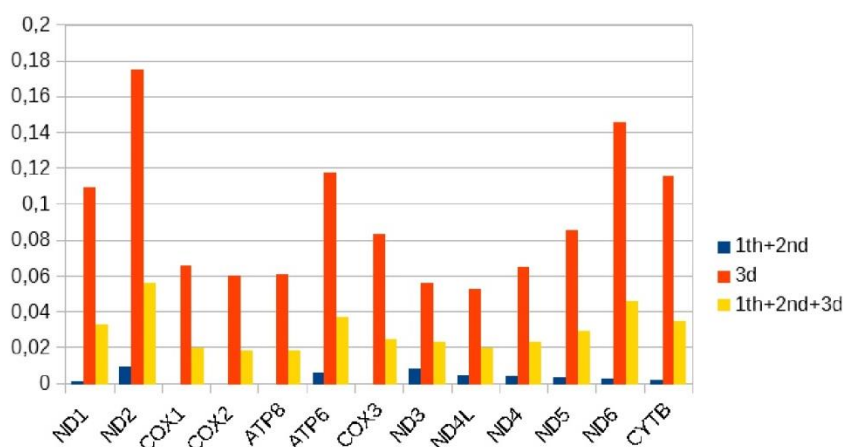


Рисунок 7.2.1 – P -расстояния в белок-кодирующих генах митохондриальной ДНК между глазчатым и белоносым опистоцентрами. Значения рассчитаны на основе положения в кодоне соответственно первого и второго, третьего и всех трех нуклеотидов

По результатам отношения частоты несинонимичных к синонимичным замещениям (Ka/Ks) все 13 белок-кодирующих генов белоногого и глазчатого опистоцентров

находятся под действием очищающего отбора, так как у всех $Ka/Ks < 1$. Вероятно, гены *COX1*, *COX2*, *ATP8*, *COX3*, *ND4L* и *ND6* находятся под более строгим очищающим отбором — в них не зафиксировано ни одной несинонимичной замены (рис. 7.2.2).

Традиционно считалось, что синонимичные замены, не меняющие аминокислоту в белке, являются эволюционно нейтральными и не подвергаются отбору (Clarke, 1970; Kimura, 1977). Однако все больше данных ставят под сомнение это утверждение, и предполагается, что у видов с большой эффективной численностью популяции даже синонимичные мутации в экзонах не являются нейтральными и подвержены ограничениям, так как влияют на стабильность мРНК (Chamary et al., 2006). Стоит отметить, что изменчивость большинства ДНК-штрихкодов основана на синонимичных различиях в кодонах (Stoeckle, Thaler, 2018), что вполне согласуется с длительной независимой историей существования филетических линий подавляющего большинства биологических видов и стохастическим способом накопления замен при репродуктивной изоляции дочерних популяций (Картавец, 2013; Kartavtsev, 2018; Картавец, Редин, 2019). Виды *O. tenuis* и *O. ocellatus* четко различаются благодаря баркодинг-гэпу (Turanov et al., 2016), однако в гене *COX1* отмечены только синонимичные мутации, которые строго видоспецифичны.

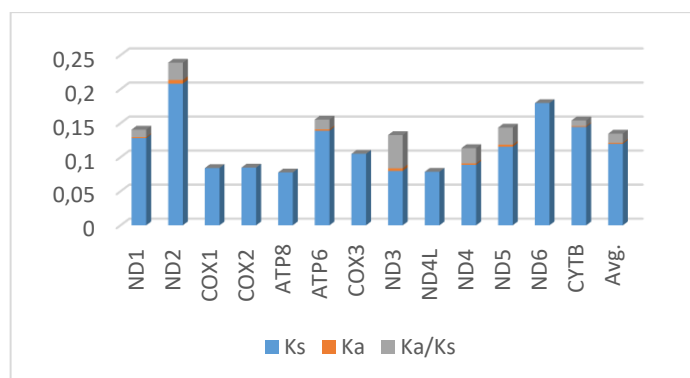


Рисунок 7.2.2 – Частота несинонимичных замен (Ka) и синонимичных замен (Ks) для каждого митохондриального гена у белоносого и глазчатого опистоцентров

7.3. Сравнительный анализ структуры митогеномов рыб подотряда *Zoarcoidei*

Анализируя вариативность размеров митохондриальных геномов не только опистоцентровых, но и остальных бельдюговидных рыб, доступных в генном банке (см. табл. 7.1.1), следует отметить, что наименьшими размерами (16506–16514 п.н.)

характеризуются зубатковые рыбы (Anarhichadidae). Митогеномы маслюковых (Pholidae) и опистоцентровых составляют 16517–16525 п.н. Среди стихеевых (Stichaeidae) максимальные размеры митогеномов имеют *Stichaeus grigorjewi* и *S. nozawae* за счет вставки в контрольном регионе (Turanov et al., 2019a). Из люмпеновых (Lumpenidae) *Lumpenus lampretaeformis* имеет наибольший размер митогенома в 16569 п.н. У некоторых видов бельдюговых (сем. Zoarcidae) обнаружены дубликации и, как следствие, увеличение длины последовательности митогенома. Доступные в геномном банке последовательности *Melanostigma atlanticum* и *Lycenchelys sarsii* имеют наибольшие размеры среди бельдюговидных рыб – соответственно 17329 и 17007 п.н. Минимальная длина генома *Lycenchelys kolthoffi* объясняется отсутствием контрольного региона и двух генов тРНК (рис. 7.3.1), что, вероятно, является следствием низкого качества секвенирования.

GC-состав является важнейшим фактором структурно-функциональной организации любого генома. Это мнение базируется на известной повышенной термодинамической устойчивости GC-пар, где в водородном связывании принимают участие три, а не две Н-связи по сравнению с АТ-парами. Средние соотношения GC–АТ у исследованных бельдюговых рыб составляют соответственно $49,25 \pm 0,33$ и $50,77 \pm 0,34$ %, в то время как средние значения для всего подотряда составляют $46,62 \pm 1,48$ и $53,38 \pm 1,46$ %. Причины подобного смещения не до конца ясны, так как показанная ранее связь между GC-составом некоторых геномов и способностью к термоадаптации (Marashi, Ghalanbor, 2004) вызывает ряд критических замечаний (Musto et al., 2006).

На рис. 7.3.1 представлены байесовское дерево и схема организации митохондриальных геномов 40 видов бельдюговидных рыб. Согласно представленным результатам, геномные перестройки обнаружены у трех представителей семейства Zoarcidae. В митогеноме *Melanostigma atlanticum* обнаружены вставка в WANCY-регионе и дубликация трех тРНК в этом же участке. У *Bothrocara hollandi* зафиксирована дубликация тРНК валина и вставка между ними. *Lycenchelys sarsii* имеет дублицированные тРНК пролин и треонин и дополнительные вставки между ними, что обуславливает увеличение генома до 17007 п.н.

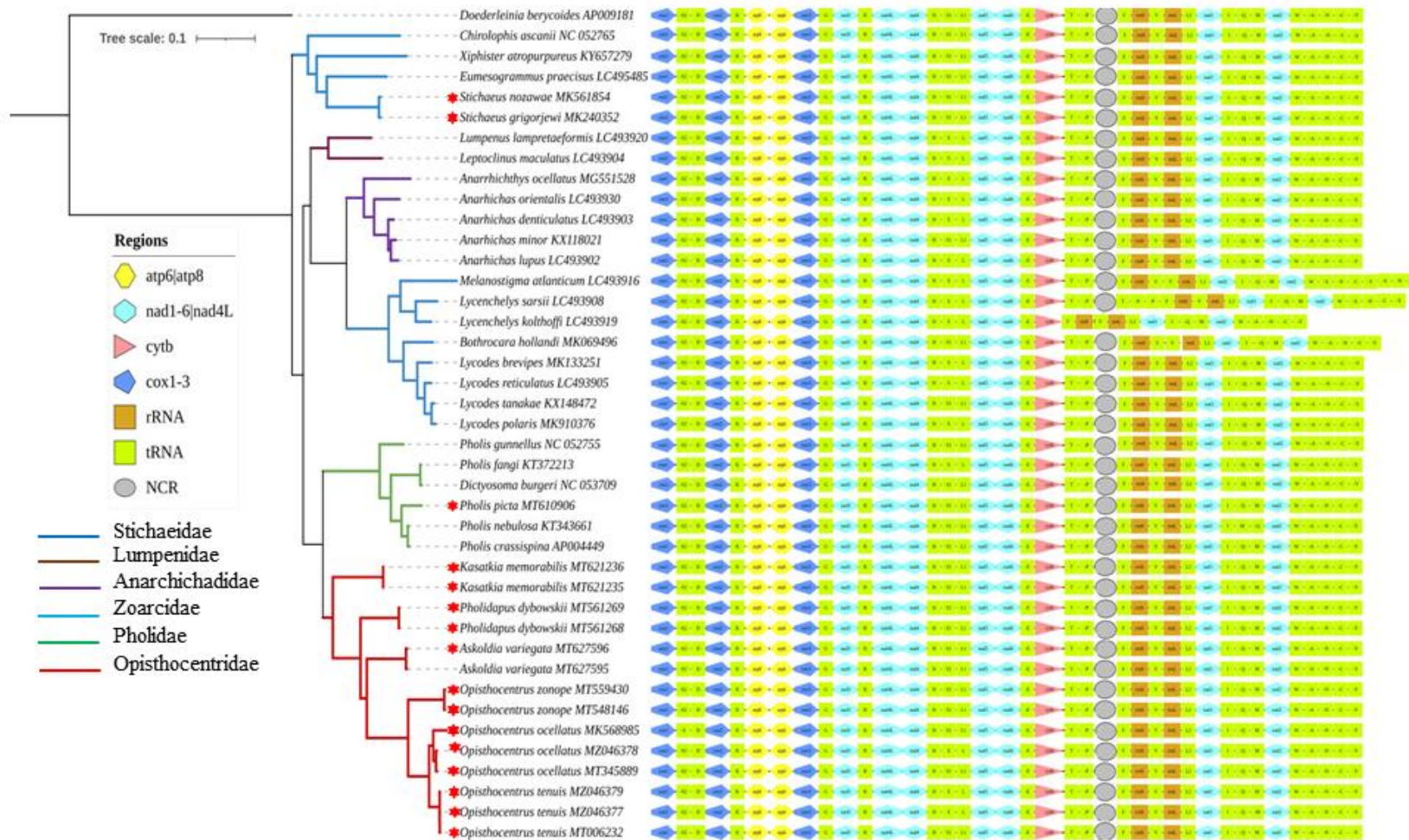


Рисунок 7.3.1 – Филогенетическое ВI-дерево и схема организации митохондриальных геномов рыб подотряда Zoarcoidei. Звездочкой (*) обозначены последовательности, секвенированные в ходе настоящего исследования

Как было показано ранее (Inoue et al., 2003), в основном перестройки в митохондриальных геномах позвоночных локализованы в районе генов ND5-6, цитохрома *b* и контрольного региона. Чаще всего подобные изменения порядка генов отмечены у глубоководных видов рыб. Недавние исследования организации митохондриальных геномов арктических нототениевых рыб показали (Papetti et al., 2021), что 28 видов несут ранее неописанные перестройки митохондриального генома для восьми различных порядков генов, которые включают в себя транспозиции, дубликации и инверсии, в том числе и достаточно крупных фрагментов (5300 п.н.).

Геномная область, ограниченная *ND5* и *trnF*, была определена как горячая точка вариаций в митохондриальных геномах антарктических рыб (Papetti et al., 2021). Соотнесение филогении и геномных перестроек показало, что вся история антарктических нототениоидов характеризуется множественными, относительно быстрыми событиями нарушения порядка генов.

Близость нототениевых и бельдюговидных подтверждается Гринвудом с соавторами (Greenwood et al., 1966), которые предположили, что разделение общей предковой группы бельдюговидных и нототениевидных рыб произошло до начала эоцена (35–57 млн лет назад). Группа Zoarcoidei распространилась в Северном полушарии, а Notothenioidei – в холодных водах Южного полушария (Радченко, 2017). Позднее произошли реинвазии глубоководных бельдюгов семейства Zoarcidae в Южное полушарие (Anderson, 2003) и перемещение обратно в Северное полушарие рода *Melanostigma*.

Идентифицированные нами перестройки митогеномов обнаружены только у глубоководных бельдюговых рыб. *Melanostigma atlanticum* обитает на глубине 400–1853 м, *Bothrocara hollandi* – 140–1950 м, а *Lycenchelys kolthoffi* – 202–930 м при отрицательных температурах воды –1...–4 °С. Вероятно, подобные перестройки при ослаблении структурных ограничений, предотвращающих изменения в митохондриальных геномах, способствовали адаптации, в том числе и во время вторичных инвазий.

7.4. Положение семейства Opisthocentridae в подотряде Zoarcoidei

Топологии филогенетических деревьев, независимо реконструированные с помощью байесовского подхода и методов максимального правдоподобия, оказались идентичными (рис. 7.4.1). В качестве внешней группы взята последовательность *Doederleinia berycoides* семейства Acropomatidae.

Базальное положение на филогенетическом дереве подотряда Zoarcoidei занимает монофилетическая группа семейства Stichaeidae, все таксоны которого имеют высокие уровни поддержки топологии. Можно отметить обособление представителей подсемейств Stichaeinae, Chirolophinae и Xiphisterinae в отдельные длинные ветви. Остальные семейства сгруппированы в кластер, состоящий из двух групп — Anarhichadidae + Lumpenidae + Zoarcidae и Pholidae + Opisthocentridae.

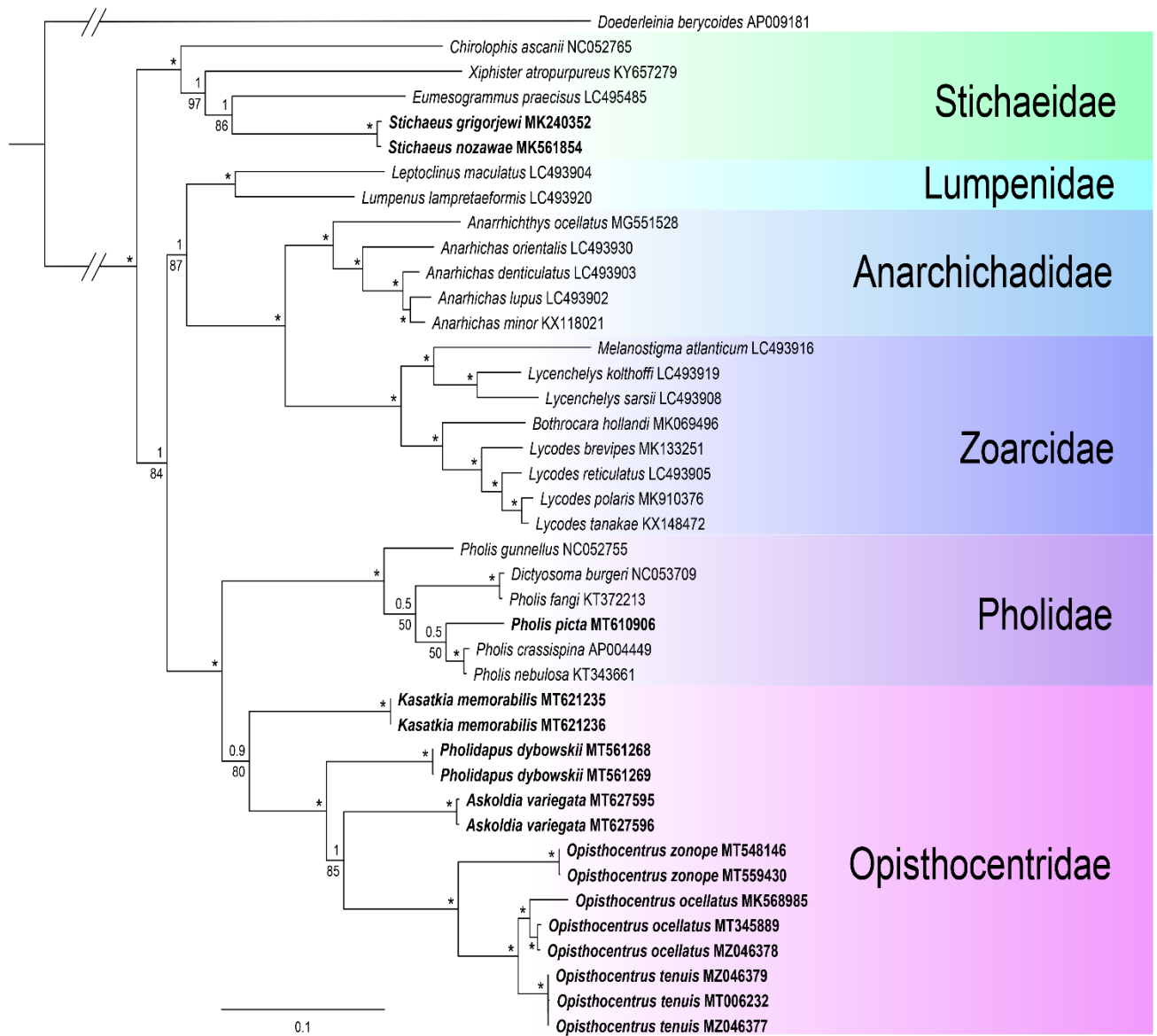


Рисунок 7.4.1 – Филогенетическое дерево подотряда Zoarcoidei. В узлах показаны поддержки топологии ML и VI анализов (ML – в процентах бутстрепа, VI – в вероятностях). Звездочкой (*) обозначены узлы с абсолютными поддержками 1/100; жирным шрифтом выделены таксоны, впервые секвенированные в ходе настоящего исследования

Группа Pholidae + Opisthocentridae подразделяется на клады Pholidae и Opisthocentridae с абсолютными поддержками. Внутри семейства Opisthocentridae почти

все узлы имеют высокие поддержки. Базальной группой является *Kasatkia memorabilis* (80/0,9), далее выделяется *Pholidapus dybowskii* (100/1), *Askoldia variegata* (85/1) и род *Opisthocentrus* с последовательно расходящимися *O. zonope* (100/1), *O. ocellatus* и *O. tenuis* (100/1).

В ветви Pholidae базальное положение занимает *Pholis gunnellus* (100/1), следующий узел имеет низкие поддержки (50/0,5). Кластеризация *Pholis fangi* и *Dictyosoma burgeri*, вероятно, является ошибкой видовой идентификации последнего таксона.

Топология семейства Pholidae не является разрешенной, за исключением абсолютных поддержек *Pholis nebulosa* и *Pholis crassispina*.

В группе Anarhichadidae + Lumpenidae + Zoarcidae базальное положение с поддержками (87/1) занимает семейство Lumpenidae, в котором с высокой надежностью разграничены 2 таксона — *Leptoclinus maculatus* и *Lumpenus lampretaeformis* (100/1).

Абсолютными поддержками характеризуется и группа Anarhichadidae + Zoarcidae. Семейство Anarhichadidae имеет следующий порядок дивергенции: *Anarrhichthys ocellatus* → *Anarhichas orientalis* → *Anarhichas denticulatus* → *Anarhichas minor* и *Anarhichas lupus*, абсолютно поддержанный обоими видами анализа.

Топология клады семейства Zoarcidae поддержана абсолютными значениями во всех узлах дивергенции, но при этом не соответствует современным представлениям о его разделении на подсемейства. Базальное положение занимает ветвь *Melanostigma atlanticum* и *Lycenchelys*, хотя таксон *Melanostigma* выделяется в подсемейство Gymnelinae, а род *Lycenchelys* входит в состав подсемейства Lycodinae. Все остальные проанализированные нами виды состоят в подсемействе Lycodinae, в котором порядок ветвления представлен с абсолютными поддержками следующим образом: *Bothrocara hollandi* → *Lycodes brevipes* → *Lycodes reticulatus* → *Lycodes tanakae* → *Lycodes polaris*.

Выдвинутая нами филогенетическая гипотеза противоречит последней ревизии опистоцентровых рыб на основе морфологических признаков, где опистоцентры входят в состав семейства Stichaeidae (Макушок, 1958) (рис. 7.4.2). Отчасти это может быть связано с недостаточной репрезентативностью нашей выборки и отсутствием в ней представителей остальных семейств подотряда, а также отсутствием ядерных маркеров. Однако предположение о филогенетической близости семейств Pholidae и Opisthocentridae, высказанное ранее другими авторами (Назаркин, 2000; Радченко, 2017; Hotaling et al., 2021), находит подтверждение в полученной филогении. Что касается

родственных отношений внутри семейства *Opisthocentridae*, то результаты проведенного морфологического и молекулярно-генетического анализов поддерживают схему предполагаемых родственных связей внутри этого семейства, предложенную ранее (Макушок, 1958; Черешнев и др., 2011).

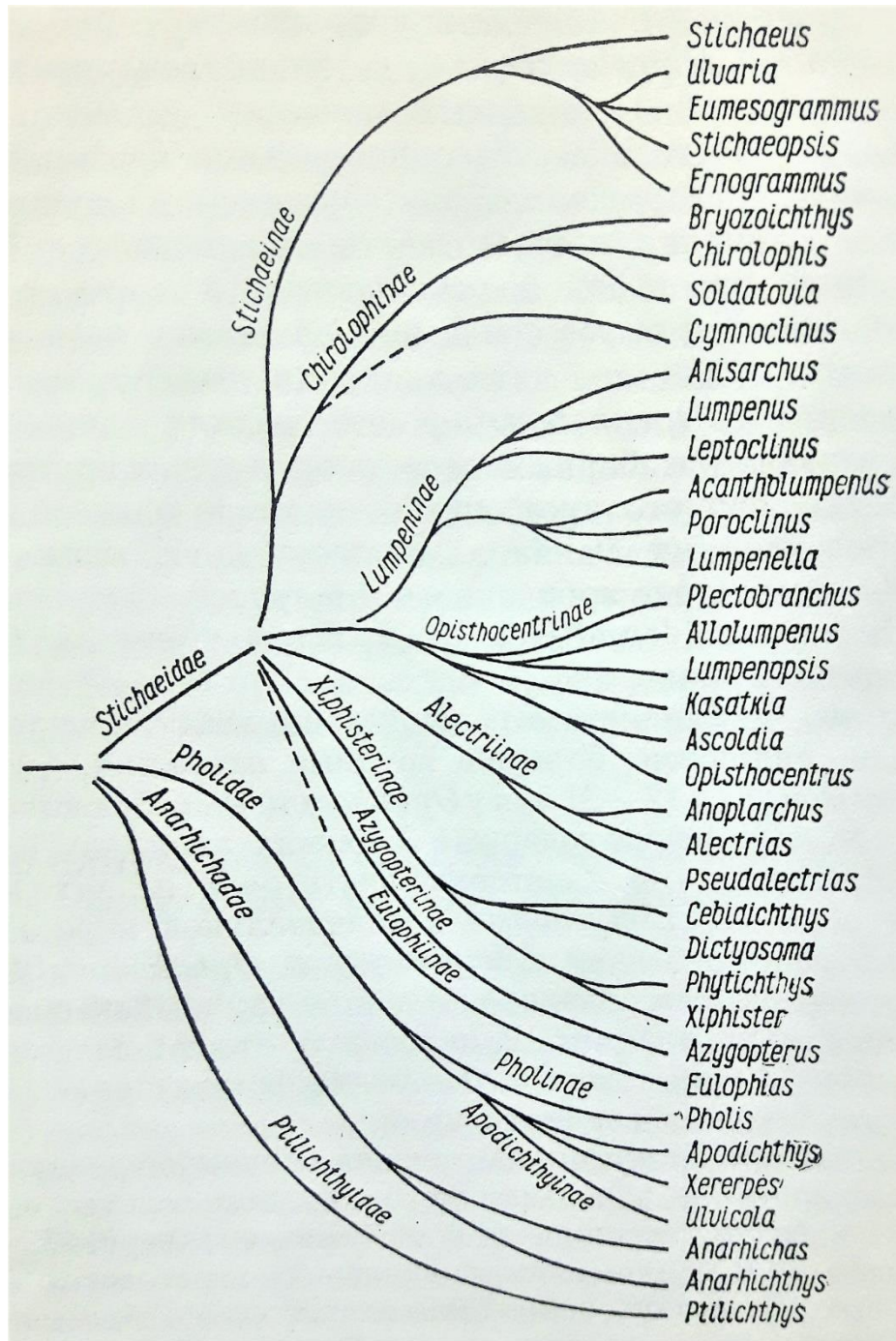


Рисунок 7.4.2 – Схема предполагаемых родственных связей внутри надсемейства Stichaeoidea (по: Макушок, 1958)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование опистоцентровых рыб Японского моря с детальным анализом родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* существенно расширило понимание морфо-экологической и генетической дивергенции близкородственных видов морских рыб. Впервые были получены сведения о биологии и экологии, а также оригинальные данные о таксономических отношениях этой группы рыб.

В ходе работы выяснено, что опистоцентры относятся к короткоцикловым видам рыбам. Представители рода *Opisthocentrus* достигают половой зрелости на втором году жизни, а *Ph. dybowskii* в возрасте 2+. Особенности репродуктивной экологии, проявляющиеся в различиях брачной окраски и предпочитаемых местах нереста, обуславливают презиготическую изоляцию. Проведенный гистологический анализ яйцеклеток подтверждает единовременный тип икрометания, а обнаруженные межродовые различия в размерах ооцитов и процессах их вакуолизации указывают на провомерность существующей филогенетической схемы опистоцентровых рыб. Пара видов *O. tenuis* и *O. ocellatus* обладают значительным морфометрическим и генетическим сходством, однако эмбриональное развитие *O. tenuis* протекает в среднем на 10 сут дольше. Вылупившиеся личинки имеют большие размеры тела, более высокий темп роста на первом году жизни, большие значения линейных размеров тела и счетных признаков. Различия в размерах личинок в момент перехода на экзогенное питание способствуют эффективному использованию кормовой базы.

Основными объектами питания опистоцентров являются амфиподы, что подтверждается высокой вероятностью пересечения изотопных ниш. Разделение трофических ниш достигается за счет избирательного потребления ракообразных, принадлежащих различным таксонам, специфичным для каждого вида рыб, а также использования в качестве дополнительного источника пищи водных беспозвоночных различных таксономических групп.

Сопоставление результатов исследования изотопного анализа и содержимого желудков показало, что высокая вероятность перекрывания изотопных ниш не всегда свидетельствует о пищевой конкуренции. В данном случае сходная изотопная подпись исследуемых видов обусловлена потреблением основного объекта питания (амфипод). Смещение изотопного профиля *O. tenuis* в сторону меньшего накопления тяжелого углерода ^{13}C свидетельствует о большем относительно других видов рода *Opisthocentrus*

вкладе пелагических организмов в его рацион, что подтверждается значительным количеством пелагических мизид, обнаруженных в желудках этого вида.

Молекулярно-генетические исследования митохондриальной ДНК бельдюговидных рыб (Zoarcoidei) показали, что большинство исследованных образцов, имеют типичное для костистых рыб строение мтДНК. Обнаруженные геномные перестройки в WANCY-регионе у отдельных глубоководных представителей сем. Zoarcidae могут свидетельствовать об их адаптационных механизмах, подобно нототениевым рыбам (Papetti et al., 2021), для освоения холодных глубоководных экологических морских ниш, в том числе и во время вторичных инвазий (Hotaling et al., 2021).

Уровень генетической дивергенции мтДНК опистоцентровых рыб варьирует в широких пределах. Следует отметить очень низкие значения внутривидового полиморфизма у *Ph. dybowskii* и *K. memorabilis* и наибольшие его значения у *O. ocellatus*. Значимо большие относительно других таксонов значения внутривидовых генетических расстояний у *O. ocellatus* могут свидетельствовать о бóльшей эволюционной пластичности и адаптивности к условиям окружающей среды или же о наличии криптического видообразования. В целом результаты проведенного морфо-экологического анализа опистоцентровых рыб подтверждаются результатами молекулярно-генетических исследований и поддерживают общую филогенетическую схему опистоцентровых рыб, предложенную В.М. Макушком (1958).

Филогенетическая гипотеза таксономических отношений внутри всего подотряда Zoarcoidei показала бóльшую близость семейства Opisthocentridae с семейством Pholidae, чем с семейством Stichaeidae, что согласуется с проведенными ранее исследованиями (Назаркин, 2000; Радченко, 2017; Hotaling et al., 2021). Однако общая система филогенетических отношений подотряда Zoarcoidei остается неразрешенной по причине отсутствия в выборке представителей остальных семейств подотряда и требует дальнейшего изучения с привлечением ядерных маркеров и морфологических данных.

Результаты проведенной работы послужат основой для дальнейших исследований, направленных как на изучение механизмов морфо-экологической дивергенции различных видов рыб, так и на прояснение эволюционной истории подотряда Zoarcoidei.

ВЫВОДЫ

1. Опистоцентровые рыбы родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* относятся к «короткоцикловым» видам рыб. Половой зрелости достигают в возрасте 1+ (род *Opisthocentrus*) и 2+ (род *Pholidapus*). Размерно-возрастная структура популяций рыб рода *Opisthocentrus* состоит из пяти возрастных групп. *Ph. dybowskii* характеризуется более сложной размерно-возрастной структурой популяции.

2. Результаты сравнительно-морфологического анализа указывают на обособленность рода *Pholidapus* и значительное отличие *O. zonope* от остальных видов рода *Opisthocentrus*.

3. Основными объектами питания рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* рыб являются амфиподы. Разделение трофических ниш достигается за счет избирательного потребления ракообразных, специфичных для каждого вида рыб, а также использования в качестве дополнительного источника пищи водных беспозвоночных различных таксономических групп.

4. Гистологический анализ гонад и размерный состав желтковых ооцитов указывают на единовременный тип икрометания опистоцентров. Обнаружены межродовые различия внутреннего строения яйцеклеток на ранних этапах их вакуолизации, что обусловлено не только таксономической принадлежностью, но и условиями размножения и обитания. Презиготические механизмы изоляции видов определены различиями в брачной окраске и предпочитаемыми местами нереста.

5. Структура митохондриального генома опистоцентровых рыб имеет типичную схему организации, характерную для костистых рыб. У *O. ocellatus* величины внутривидовых генетических расстояний значимо больше относительно других таксонов этого семейства, что может свидетельствовать о бóльшей эволюционной пластичности и адаптивности к условиям окружающей среды или о наличии криптического видообразования.

6. Результаты молекулярно-генетических исследований поддерживают схему родственных отношений опистоцентровых рыб, построенную на основе морфологических признаков. Анализ таксономических отношений внутри всего подотряда Zoarcoidei указывает на филогенетическую близость семейства Opisthocentridae с семейством Pholidae.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ПЦР – полимеразная цепная реакция

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

мтДНК – митохондриальная ДНК

об/мин – оборотов в минуту

BI – Bayesian Inference – байесовский анализ

ML – Maximum Likelihood – метод максимального правдоподобия

п.н. – пары нуклеотидов

tRNA-Phe – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК фенилаланина

12s rRNA – ген митохондриальной ДНК, кодирующий 12S рибосомальную РНК

tRNA-Val – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК валина

16s rRNA – ген митохондриальной ДНК, кодирующий 16S рибосомальную РНК

tRNA-Leu – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК лейцина

ND1 – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу 1 NADH-дегидрогеназы

tRNA-Phe – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК изолейцина

tRNA-Gln – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК глутамата

tRNA-Met – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК метионина

ND2 – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу 2 NADH-дегидрогеназы

tRNA-Trp – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК триптофана

tRNA-Ala – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК аланина

tRNA-Asn – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК аспарагина

O_L – инициатор репликации легкой цепи

tRNA-Cys – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК цистеина

tRNA-Tyr – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК тирозина

COI – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу I цитохромоксидазы
 tRNA-Ser – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК серина
 tRNA-Asp – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК аспарагиновой кислоты

COII – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу II цитохромоксидазы
 tRNA-Lys – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК лизина
 ATPase8 – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу 8 АТФ-синтетазы

ATPase6 – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу 6 АТФ-синтетазы

COIII – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу III цитохромоксидазы

tRNA-Gly – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК глицина
 ND3 – ген ND3
 tRNA-Arg – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК аргинина
 ND4L – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу 4L NADH-дегидрогеназы

ND4 – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу 4 NADH-дегидрогеназы

tRNA-His – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК гистидина

tRNA-Ser – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК серина
 tRNA-Leu – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК лейцина
 ND5 – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу 5 NADH-дегидрогеназы

ND6 – ген митохондриальной ДНК, кодирующий субъединицу 6 NADH-дегидрогеназы

tRNA-Glu – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК глутаминовой кислоты

Cyt b – ген митохондриальной ДНК, кодирующий цитохром b

tRNA-Thr – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК треонина

tRNA-Pro – ген митохондриальной ДНК, кодирующий транспортную РНК пролина

CR – контрольная область, d-петля

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев В.Л., Иванков В.Н. Опыт применения математических методов при анализе данных о строении яйцеклеток рыб для целей таксономии // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 1. С. 147–155.
2. Астауров Б.Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма // Наследственность и развитие. М. : Наука, 1974. С. 54–109.
3. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ : моногр. М. : Мир, 1982. 488 с.
4. Баланов А.А., Епур И.В., Земнухов В.В., Маркевич А.И. Состав и сезонная динамика видового обилия ихтиоценоза бухты Средней (зал. Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 163. С. 158–171.
5. Винберг Г.Г. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 6. С. 714–723.
6. Галеев А.И., Баланов А.А., Маркевич А.И., Некрасов Д.А. Использование молодью *Opisthocentrus sp.* бурой водоросли *Desmarestia viridis* (Desmarestiaceae) в качестве убежища // Вопр. ихтиол. 2015. Т. 55, № 1. С. 110–113.
7. Гнубкина В.П., Маркевич А.И. Размножение и развитие расписного маслюка *Pholis picta* (Perciformes: Pholidae) и опоясанного опистоцентра *Opisthocentrus zonore* (Stichaeidae) // Вопр. ихтиол. 2008. Т. 48, № 4. С. 528–536.
8. Гомелюк В.Е., Щетков С.Ю. Распределение рыб в прибрежных биотопах залива Петра Великого Японского моря в летний период // Биол. моря. 1992. Т. 17, № 3–4. С. 26–32.
9. Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Донно-пелагические связи в глубоководной части Охотского моря по данным анализа стабильных изотопов С и N // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 200–2016. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-200-216.
10. Детлаф Т.А., Детлаф А.А. Безразмерные критерии как метод количественной характеристики развития животных // Математическая биология развития. М. : Наука, 1982. С. 25–39.
11. Долганов В.Н., Земнухов В.В. Формирование ихтиофауны лагун северо-восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 151. С. 266–270.

12. Дылдин Ю.В., Орлов А.М., Великанов А.Я. и др. Ихтиофауна залива Анива (остров Сахалин, Охотское море) : моногр. Новосибирск : ИЦ НГАУ «Золотой колос», 2020. 396 с.

13. Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32, № 6. С. 404–421.

14. Зуенко Ю.И., Рачков В.И. Основные черты гидрологического и гидрохимического режима вод бухты Киевка (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 133. С. 303–312.

15. Зырянова Н.Д.А., Рутенко О.А. Трофологические особенности молоди опистоцентровых рыб (*Opisthocentridae*, *Perciformes*) бухты Витязь залива Петра Великого (Японское море) по данным анализа стабильных изотопов // Региональная научно-практическая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых Школы естественных наук ДВФУ. Владивосток, 2019а. С. 24–25.

16. Зырянова Н.Д.А., Рутенко О.А. Структура полного митохондриального генома глазчатого опистоцентра *Opisthocentrus ocellatus* (*Zoarcoidei*, *Opisthocentridae*) // Региональная научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых Школы естественных наук ДВФУ. Владивосток, 2019б. С. 25–26.

17. Иванков В.Н. Плодовитость рыб: методы определения, изменчивость, закономерности формирования : моногр. Владивосток : ДВГУ, 1985. 88 с.

18. Иванков В.Н. Репродуктивная биология рыб : моногр. Владивосток : ДВГУ, 2001. 224 с.

19. Иванков В.Н. Строение яйцеклеток и систематика рыб : моногр. Владивосток : ДВГУ, 1987. 160 с.

20. Иванков В.Н., Андреева Н.В., Тяпкина Н.В. и др. Биология и кормовая база молоди тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни : моногр. Владивосток : ДВГУ, 1998. 260 с.

21. Иванков В.Н., Селиванова Е.Н., Рутенко О.А. Сезонная и межгодовая динамика планктонных и нектонных сообществ бухты Киевка (Японское море) // Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход : тез. докл. Междунар. конф. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2003. С. 130–132.

22. Иванков В.Н., Сергиенко Н.И. Внутреннее строение яйцеклеток лососевых и сиговых и таксономический статус этих групп рыб // Зоол. журн. 1984. Т. 63, № 2. С. 222–227.
23. Картавец Ю.Ф. Генетическая дивергенция видов и других таксонов. Географическое видообразование и генетическая парадигма неodarвинизма в действии // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133, № 5. С. 419–451.
24. Картавец Ю.Ф., Редин А.Д. Оценки генетической интрогрессии, ретикуляции генных деревьев, дивергенции таксонов и состоятельности ДНК-штрихкодирования по молекулярным маркерам генов // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139, № 1. С. 3–24.
25. Кияшко С.И., Веливецкая Т.А., Игнатъев А.В. Состав стабильных изотопов серы, углерода и азота в мягких тканях и пищевые отношения рыб из прибрежных вод залива Петра Великого // Биол. моря. 2011. Т. 37, № 4. С. 286–291.
26. Лебедев Н.В. Опыт учета размеров выедания рыбами моллюсков и определения численности рыб в промысловом скоплении на местах питания // Вопр. ихтиол. 1960. № 16. С. 34–55.
27. Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4 : моногр. Л. : Наука, 1975. 226 с.
28. Лукашов В.В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ : моногр. М. : БИНОМ, 2009. 256 с.
29. Макеева А.П. Эмбриология рыб : моногр. М. : МГУ, 1992. 216 с.
30. Макушок В.М. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeoidea, Blennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. 1958. № 25. С. 3–129.
31. Макушок В.М. Некоторые особенности строения сейсмодатированной системы северных бленниид (Stichaeoidea, Blennioidei, Pisces) // Тр. ИОАН СССР. 1961. Т. 43. С. 225–269.
32. Маркевич А.И. Мониторинг рыб Дальневосточного морского заповедника // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2015а. № 5. С. 46–55.
33. Маркевич А.И. Список видов рыб и рыбообразных Дальневосточного морского заповедника // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2015б. № 1. С. 109–137.

34. Маркевич А.И. Мониторинг рыб прибрежных биотопов южного участка Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. 2018. № 192. С. 37–46. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-37-46.
35. Маркевич А.И. Состав группировок, экология и поведение морских окуней рода *Sebastes* Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого, Японское море) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток : Дальнаука, 1998. 17 с.
36. Маркевич А.И. Характеристика сообщества рыб небольшой бухты острова Большой Пелис (Дальневосточный морской биосферный заповедник) // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 2. С. 144–166.
37. Маркевич А.И., Суботэ А.Е., Зимин П.С., Фищенко В.К. Первый опыт использования системы долговременного подводного видеонаблюдения для биологического мониторинга в заливе Петра Великого (Японское море) // Вестн. ДВО РАН. 2015. Т. 1, № 179. С. 86–92.
38. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / отв. ред. Е.В. Боруцкий. М. : Наука, 1974. 254 с.
39. Мухаметова О.Н. Сравнительная характеристика ихтиопланктона лагунных озёр юго-восточной части Сахалина // Вопр. ихтиол. 2010. Т. 50, № 5. С. 685–695.
40. Назаркин М.В. Миоценовые рыбы из агневской свиты острова Сахалин: фауна, систематика и происхождение : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. : СПбГУ, 2000. 22 с.
41. Некрасова Н.Д.А., Рутенко О.А. Трофические отношения опистоцентровых рыб (*Perciformes*, *Opisthocentridae*) бухты Витязь (Японское море) по данным анализа стабильных изотопов // Океанологические исследования : материалы IX конференции молодых ученых. Владивосток : ТОИ ДВО РАН, 2021. С. 175–177.
42. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб : моногр. М. : Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.
43. Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья : моногр. Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. 552 с.
44. Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 733 с.
45. Пианка Э. Эволюционная экология. М. : Мир, 1981. 399 с.

46. Попова О.А., Решетников Ю.С. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиол. 2011. Т. 51, № 5. С. 712–717.
47. Правдин К.Ф. Руководство по изучению рыб. 4-е изд. М. : Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
48. Пущин И.И., Каретин Ю.А., Исаева В.В. Структурная организация дендритных ветвлений крупных ганглиозных клеток сетчатки опистоцентра *Pholidapus dybowskii* Steindachner, 1880 (Pisces: Stichaeidae) // Биол. моря. 2009. Т. 35, № 5. С. 361–368.
49. Пущина Е.В., Вараксин А.А. Аргирофильные и нитроксидергические биполярные нейроны (клетки Люгаро) в мозжечке опистоцентра *Pholidapus dibowskii* // Журн. эволюц. биох. и физиол. 2001. Т. 37, № 5. С. 437–441.
50. Радченко О.А. Система бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei (Pisces, Perciformes) по молекулярно-генетическим данным // Генетика. 2015. Т. 51, № 11. С. 1273–1290.
51. Радченко О.А. Молекулярная систематика и филогения бельдюговидных рыб : моногр. М. : ГЕОС, 2017. 384 с.
52. Радченко О.А., Черешнев И.А., Петровская А.В. Генетическая дифференциация видов и таксономическая структура надсемейства Stichaeoidea (Perciformes: Zoarcoidei) // Биол. моря. 2014. Т. 40, № 6. С. 481–492.
53. Радченко О.А., Черешнев И.А., Петровская А.В. Филогенетические отношения в семействе маслюковых рыб *Pholidae* (Perciformes: Zoarcoidei) по молекулярно-генетическим и морфологическим данным // Вопр. ихтиол. 2010. Т. 50, № 6. С. 760–771.
54. Радченко О.А., Черешнев И.А., Петровская А.В., Баланов А.А. Молекулярная систематика и филогения бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei // Вестн. ДВО РАН. 2009. № 3. С. 40–47.
55. Расс Т.С. О типах строения икринок и их значения для классификации рыб // ДАН СССР. 1936. Т. 2, № 7. С. 299–302.
56. Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И. и др. Рыбы в заповедниках России. Пресноводные рыбы : моногр. / под ред. Ю.С. Решетникова. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2013. Т. 2. 673 с.
57. Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия заглазничных костей у тихоокеанских лососей // Биол. моря. 1995. Т. 21, № 3. С. 211–215.
58. Ромейс Б. Микроскопическая техника : моногр. М. : Иностран. лит-ра, 1953. 719 с.

59. Рутенко О.А. Биология и филогения опистоцентровых рыб (Perciformes: Zoarcoidei) Дальневосточных морей России // V Международная научно-техническая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых. Владивосток : Дальрыбвтуз, 2019. С. 36–38.

60. Рутенко О.А. Особенности питания и пищевые отношения рыб подсем. Opisthocentrinae (Perciformes, Stichaeidae) из западной части Японского моря // Региональная научно-практическая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых Школы естественных наук ДВФУ. Владивосток : Изд-во ДВФУ, 2018. С. 33–34.

61. Рутенко О.А. Сезонная динамика видового состава и численности рыб прибрежных вод бухты Киевка // III Региональная конференция по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых Дальнего Востока России. Владивосток : ДВГУ, 2000. С. 78–79.

62. Рутенко О.А., Зырянова Н.Д.А. Трофические отношения молоди синтопных близкородственных видов рыб (Opisthocentridae, Perciformes) Японского моря // Национальная научно-техническая конференция «Научно-практические вопросы регулирования рыболовства». Владивосток : Дальрыбвтуз, 2019. С. 102–104.

63. Рутенко О.А., Иванков В.Н. Морфологический анализ и таксономический статус четырех видов рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* (Perciformes: Stichaeidae) // Биол. моря. 2009. Т. 35, № 5. С. 329–336.

64. Рутенко О.А., Иванков В.Н. Сезонные и межгодовые изменения ихтиофауны прибрежных экосистем бухты Киевка (Японское море) // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем : Междунар. конф. Мурманск, 2001. С. 201–202.

65. Рутенко О.А., Иванков В.Н., Питрук Д.Л. Брачное поведение, нерест, эмбрионально-личиночное развитие опистоцентра глазчатого (*Opisthocentrus ocellatus*, Stichaeidae) // Фундаментальные исследования морской биоты: биология, химия и биотехнология : материалы конф. студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ «Морская биота». Владивосток : ДВГУ, 2006а. С. 22.

66. Рутенко О.А., Иванков В.Н., Винников К.А. и др. Таксономические отношения и родовая принадлежность видов рыб в семействах Pleuronectidae и Stichaeidae // Фундаментальные исследования морской биоты: биология, химия и биотехнология :

материалы конф. студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ «Морская биота». Владивосток : ДВГУ, 2006б. С. 20–21.

67. Рутенко О.А., Иванков В.Н., Кияшко С.И., Некрасова Н.А. Трофические отношения симпатрических видов рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* (Perciformes: Opisthocentridae) в Японском море // Биол. моря. 2022. Т. 48, № 67. С. 160–170.

68. Рутенко О.А., Туранов С.В., Картавец Ю.Ф. Особенности организации митогеномов опистоцентровых рыб (Zoarcoidei, Opisthocentridae) // IX Международная школа молодых учёных по молекулярной генетике «Геномика 21 века – от исследования геномов к генетическим технологиям» : тез. докл. : Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. 2021. Т. 39, № 1–2. С. 45–46.

69. Рутенко О.А., Туранов С.В., Савельев П.А. Сравнительный анализ структуры полного митохондриального генома *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811) и *O. tenuis* Bean & Bean, 1897 (Perciformes: Zoarcales) // VI Международная научно-техническая конференция «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана». Владивосток : Дальрыбвтуз, 2020. С. 161–164.

70. Савин А. Б. Донные и придонные рыбы верхней части материкового склона востока Охотского моря // Вопр. ихтиол. 2012. Т. 52, № 4. С. 432–445.

71. Северцов С.А. Динамика популяций и приспособительная эволюция животных : моногр. М. ; Л. : АН СССР, 1941. 286 с.

72. Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток : Дальнаука, 2007. 200 с.

73. Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. Атлас икры, личинок и мальков рыб российских вод Японского моря. Владивосток : Дальнаука, 2008. 222 с.

74. Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Харин В.Е., Долганов С.М. Ихтиофауна залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 1. С. 71–99.

75. Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы залива Петра Великого : моногр. Владивосток : Дальнаука, 2009. 375 с.

76. Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы залива Петра Великого : моногр. 2-е изд. Владивосток : Дальнаука, 2011. 431 с.

77. Солдатов В.К., Линдберг Г.У. Обзор рыб дальневосточных морей : Изв. ТИРХ. 1930. Т. 5. 576 с.
78. Таранец А.Я. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод : Изв. ТИНРО. 1937. Т. 11. 157 с.
79. Тимофеев-Ресовский Н.В. О фенотипическом проявлении генотипа. Геновариация *radius incompletus* у *Drosophila funebris* // Журн. эксперимент. биол. Сер. А. 1925. Т. 1, № 3. С. 93–142.
80. Тиунов А.В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2007. № 4. С. 475–489.
81. Токранов А.М., Мурашева М.Ю. Ихтиофауна литорали Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 18-й междунар. науч. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения доктора биологических наук П.А. Хоментовского. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2017. С. 292–297.
82. Токранов А.М., Шейко Б.А. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. 2015. Вып. 36. С. 48–54.
83. Туранов С.В., Картавцев Ю.Ф., Земнухов В.В. Молекулярно-филогенетическое исследование некоторых представителей бельдюговидных рыб (Perciformes, Zoarcoidei) дальневосточных морей, основанное на нуклеотидной последовательности митохондриального гена цитохромоксидазы 1 (Co-1) // Генетика. 2011. Т. 48, № 2. С. 235–252.
84. Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток : Дальнаука, 2003. 204 с.
85. Черешнев И.А., Радченко О.А., Петровская А.В. Таксономический статус и родственные связи стихеевых рыб родов *Opisthocentrus*, *Pholidapus* и *Askoldia* (Perciformes: Stichaeidae) // Биол. моря. 2011. Т. 37, № 6. Р. 430–441.
86. Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела: морской мезобентос и планктон : моногр. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. 106 с.
87. Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря : моногр. М. ; Л. : АН СССР, 1950. 370 с.

88. Шорьгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря : моногр. М. : Пищепромиздат, 1952. 268 с.
89. Юрцева А.О., Лайус Д.Л., Артамонова В.С. и др. Изменчивость остеологических признаков молоди атлантического лосося (*Salmo salar L.*) северо-запада России: уровень флуктуирующей асимметрии и средние значения признаков // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2008. № 3. С. 29–40.
90. Якубовский М. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. 1970. Т. 39, вып. 9. С. 1398–1401.
91. Aguilar C., Miller M.J., Loaiza J.R. et al. Mitochondrial genomes and phylogenetic analysis of Central American weakly-electric fishes: *Apteronotus rostratus*, *Brachyhyppomus occidentalis* and *Sternopygus dariensis*. bioRxiv. 2018. DOI: 10.1101/353565.
92. Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., & Pichugin M.Y. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia // Environmental Biology of Fishes. 2002. Vol. 64, № 1. P. 97–114.
93. Amaoka K., Nakaya K., Araya H., Yasui T. Fishes from the north-eastern Sea of Japan and the Okhotsk sea of Hokkaido. The intensive research of unexploited fishery resources on continental slopes. Tokyo : Japan Fisheries Resource Conservation Association, 1983. 371 p.
94. Anderson M.E. Suborder: Zoarcoidei (Eelpouts and relatives) // Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Michigan Farmington Hills: The Gale Group, Inc., 2003. Vol. 5. P. 309–320.
95. Anderson S., Bankier A.T., Barrell B.G. et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome // Nature. 1981. Vol. 290, № 5806. P. 457–465.
96. Avise J.C. Molecular Markers, Natural History, and Evolution. 2nd edn. Sinauer & Associates, Sunderland, MA, 2012. 510 p.
97. Avise J.C. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge : Harvard University Press, 2000. 464 p.
98. Bankevich A., Nurk S., Antipov D. et al. SPAdes: a new genome assembly algorithm and its applications to single-cell sequencing // J. Comput Biol. 2012. Vol. 19, № 5. P. 455–477. DOI: 10.1089/cmb.2012.0021.
99. Barr C.M., Neiman M., Taylor D.R. Inheritance and recombination of mitochondrial genomes in plants, fungi and animals // New Phytologist. 2005. Vol. 168, № 1. P. 39–50.

100. Beals E.W. Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data // *Advances in ecological research*. 1984. Vol. 14. P. 1–55. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60168-3.
101. Bean T.H., Bean B.A. Notes on fishes collected in Kamchatka and Japan by Leonhard Stejneger and Nicolai A. Grebnitski, with a description of a new blenny // *Proceedings of the United States National Museum*. 1897.
102. Bearhop S., Adams C.E., Waldron S. et al. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis // *Journ. of animal ecology*. 2004. Vol. 73, № 5. P. 1007–1012.
103. Bertalanffy L. Von. Basic concepts in quantitative biology of metabolism // *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. 1964. Vol. 9. P. 5–37. DOI: 10.1007/BF01610024.
104. Blacker R.W. Stereoscan observations of a plaice otolith // *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 1975. Vol. 36. P. 184–187.
105. Blonder B. Do hypervolumes have holes? // *The American Naturalist*. 2016. Vol. 187, № 4. P. E93–E105.
106. Blonder, B., Lamanna C., Violle C., and Enquist B. J. The n -dimensional hypervolume // *Global Ecology and Biogeography*. 2014. Vol. 23. P. 595–609.
107. Bolger A.M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data // *Bioinformatics*. 2014. Vol. 30, № 15. P. 2114–2120.
108. Boore J.L. Animal mitochondrial genomes // *Nucleic Acids Research*. 1999. Vol 27, № 8. P. 1767–1780.
109. Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J. et al. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis // *PLoS computational biology*. 2019. Vol. 15, № 4. P. e1006650.
110. Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J. et al. The complete sequence of the zebrafish (*Danio rerio*) mitochondrial genome and evolutionary patterns in vertebrate mitochondrial DNA // *Genome research*. 2001. Vol. 11, № 11. P. 1958–1967.
111. Broughton R.E., Milam J.E., Roe B.A. The complete sequence of the zebrafish (*Danio rerio*) mitochondrial genome and evolutionary patterns in vertebrate mitochondrial DNA // *Genome research*. 2001. Vol. 11, № 11. P. 1958–1967.

112. Brown W.M., George M., Wilson A.C. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1979. Vol. 76, № 4. P. 1967–1971.
113. Bulmer M., Wolfe K.H., Sharp P.M. Synonymous nucleotide substitution rates in mammalian genes: implications for the molecular clock and the relationship of mammalian orders // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1991. Vol. 88, № 14. P. 5974–5978.
114. Burbank J., Finch M., Drake D.A.R., Power M. Diet and isotopic niche of eastern sand darter (*Ammocrypta pellucida*) near the northern edge of its range: a test of niche specificity // Canadian Journ. of Zoology. 2019. Vol. 97, № 9. P. 763–772. DOI: 10.1139/cjz-2018-0291.
115. Chamary J.V., Parmley J.L., Hurst L.D. Hearing silence: non-neutral evolution at synonymous sites in mammals // Nature Reviews Genetics. 2006. Vol. 7, № 2. P. 98–108.
116. Chan P.P., Lowe T.M. tRNAscan-SE: searching for tRNA genes in genomic sequences // Kollmar M. (eds). Gene prediction : Methods in Molecular Biology. Vol. 1962. Humana, N.Y., 2019. P. 1–14. DOI: 10.1007/978-1-4939-9173-0_1.
117. Chernomor O., Von Haeseler A., Minh B.Q. Terrace aware data structure for phylogenomic inference from supermatrices // Systematic biology. 2016. Vol. 65, № 6. P. 997–1008.
118. Choi B., Kim W.S, Ji C.W. Application of Combined Analyses of Stable Isotopes and Stomach Contents for Understanding Ontogenetic Niche Shifts in Silver Croaker (*Pennahia argentata*) // Intern. Journ. of Environmental Research and Public Health. 2021. Vol. 18, № 8. P. 4073–4083.
119. Clardy T.R. Phylogenetic Systematics of the Prickleback Family Stichaeidae (Cottiformes: Zoarcoidei) using Morphological Data : Dissertations, Theses, and Masters Projects. 2014. Paper 1539616612. DOI: 10.25773/v5-fyer-5n47.
120. Clarke B. Selective constraints on amino-acid substitutions during the evolution of proteins // Nature. 1970. Vol. 228, № 5267. P. 159–160.
121. Clarke K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Australian journal of ecology. 1993. Vol. 18, № 1. P. 117–143.
122. Clayton D.A. Replication of animal mitochondrial DNA // Cell. 1982. Vol. 28, № 4. P. 693–705.
123. Colloca F., Carpentieri P., Balestri E., Ardizzone G. Food resource partitioning in a Mediterranean demersal fish assemblage: the effect of body size and niche width // Marine Biology. 2010. Vol. 157, № 3. P. 565–574.

124. Coyne J.A., Orr H.A. Patterns of speciation in *Drosophila* // *Evolution*. 1989. Vol. 43, № 2. P. 362–381.
125. Crow K.D., Munehara H., Bernardi G. Sympatric speciation in a genus of marine reef fishes // *Mol. Ecol.* 2010. Vol. 19, № 10. P. 2089–2105.
126. Davis A.M., Blanchette M.L., Pusey B.J. et al. Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river // *Freshwater Biology*. 2012. Vol. 57, № 10. P. 2156–2172.
127. DeNiro M.J., Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // *Geochimica et cosmochimica acta*. 1978. Vol. 42, № 5. P. 495–506.
128. Dierckxsens N., Mardulyn P., Smits G. NOVOPlasty: de novo assembly of organelle genomes from whole genome data // *Nucleic Acids Res.* 2017. Vol 45, № 4. e18. DOI: 10.1093/nar/gkw955.
129. Dineen G., Harrison S.S.C., Giller P.S. Diet partitioning in sympatric Atlantic salmon and brown trout in streams with contrasting riparian vegetation // *Journ. of Fish Biology*. 2007. Vol. 71, № 1. P. 17–38.
130. Duret L. Evolution of synonymous codon usage in metazoans // *Current opinion in genetics & development*. 2002. Vol. 12, № 6. P. 640–649.
131. Dyldin Y.V., Orlov A.M. Ichthyofauna of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: An annotated list with taxonomic comments: 4. Pholidae–Tetraodontidae families // *Journ. of Ichthyology*. 2017. Vol. 57, № 2. P. 183–218.
132. Edgar R.C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucleic acids research*. 2004. Vol. 32, № 5. P. 1792–1797.
133. Elton C. *Animal ecology*. L. : Sidgwick and Jackson, 1927. 260 p
134. Federhen S. The NCBI taxonomy database // *Nucleic acids research*. 2012. Vol. 40, № D1. P. D136–D143.
135. Fedorov V.V. An Annotated Catalog of Fishlike Vertebrates and Fishes of the Seas of Russia and Adjacent Countries. Part 6. Suborder Zoarcoidei // *Journ. of Ichthyology*. 2004. Vol. 44, Suppl. 1. P. S73–S128.
136. Flaherty E.A., Ben-David M. Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches // *Oikos*. 2010. Vol. 119, № 9. P. 1409–1416.

137. Fox R.J., Bellwood D.R. Unconstrained by the clock? Plasticity of diel activity rhythm in a tropical reef fish, *Siganus lineatus* // *Functional Ecology*. 2011. Vol. 25, № 5. P. 1096–1105.
138. Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. Species by family/subfamily. Eschmeyer's catalog fishes genera, species. Режим доступа: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> Electron version accessed 04.30.2022.
139. Froese R. FishBase. world wide web electronic publication // URL: <http://www.fishbase.org>. 2009. Electron version accessed 04.30.2021.
140. Fry B. Stable isotope ecology. N.Y. : Springer, 2006. 308 p.
141. German D.P., Gawlicka A.K., Horn M.H. Evolution of ontogenetic dietary shifts and associated gut features in prickleback fishes (Teleostei: Stichaeidae) // *Comp. Biochem. Physiol. Part B Biochem. Mol. Biol.* 2014. Vol. 168. P. 12–18.
142. German D.P., Sung A., Jhaveri P., Agnihotri R. More than one way to be an herbivore: convergent evolution of herbivory using different digestive strategies in prickleback fishes (Stichaeidae) // *Zoology*. 2015. Vol. 118, № 3. P. 161–170.
143. Gill T. Note on the family of stichaeoids // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1864. Vol. 16, № 4. P. 208–211.
144. Greenwood P.H., Rosen D.E., Weitzman S.H., Myers G.S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms // *Bull. of the AMNH*. 1966. Vol. 131, № 4. P. 1905–1985.
145. Hardt W.D., Schlegl J., Erdmann V.A., Hartmann R.K. Role of the D arm and the anticodon arm in tRNA recognition by eubacterial and eukaryotic RNase P enzymes // *Biochemistry*. 1993. Vol. 32, № 48. P. 13046–13053.
146. Harrison R.G. Animal mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary biology // *Trends in Ecology & Evolution*. 1989. Vol. 4, № 1. P. 6–11.
147. Hart J. Pacific fishes of Canada. Ottawa : John Wiley and sons, 1973. 576 p.
148. Henderson P.A., Seaby R.M., Somes R. Growth II. Lympington, England : Pisces Conservation Ltd., 2006. 97 p.
149. Hikita T.H. Fishes of Volcano Bay in Hokkaido // *Jap. Journ. Ichthyol.* 1951. Vol. 1, № 5. P. 306–313.

150. Hogan R.I., Hopkins K., Wheeler A.J., Allcock A.L., Yesson C. Novel diversity in mitochondrial genomes of deep-sea Pennatulacea (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia) // *Mitochondrial DNA Part A*. 2019. Vol 30. P. 764–777.
151. Hotaling S., Borowiec M.L., Lins L.S.F., Desvignes T., Kelley J.L. The biogeographic history of eelpouts and related fishes: Linking phylogeny, environmental change, and patterns of dispersal in a globally distributed fish group // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2021. Vol. 162. P. 1–10.
152. Hu X., Luan P., Cao C. et al. Characterization of the mitochondrial genome of *Megalobrama terminalis* in the Heilong River and a clearer phylogeny of the genus *Megalobrama* // *Scientific reports*. 2019. Vol. 9, № 1. P. 1–11.
153. Hubbs C.L. A contribution to the classification of the Blennoid fishes of the family Clinidae, with a partial revision of the Eastern Pacific forma // *Stanf. Ichthyol. Bull.* 1952. Vol IV, № 2. P. 41–165.
154. Hutchinson G.E. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1957. № 22. P. 415–427.
155. Inoue J.G., Miya M., Tsukamoto K., Nishida M. Complete mitochondrial DNA sequence of *Conger myriaster* (Teleostei: Anguilliformes): novel gene order for vertebrate mitochondrial genomes and the phylogenetic implications for anguilliform families // *Journ. of Molecular Evolution*. 2001. Vol. 52, № 4. P. 311–320.
156. Inoue J.G., Miya M., Tsukamoto K., Nishida M. Evolution of the deep-sea gulper eel mitochondrial genomes: large-scale gene rearrangements originated within the eels // *Molecular biology and evolution*. 2003. Vol. 20, № 11. P. 1917–1924.
157. Iwasaki W., Fukunaga T., Isagozawa R. et al. MitoFish and MitoAnnotator: A mitochondrial genome database of fish with an accurate and automatic annotation pipeline // *Molecular biology and evolution*. 2013. Vol. 30, № 11. P. 2531–2540.
158. Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C., Bearhop S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R // *Journ. of Animal Ecology*. 2011. Vol. 80, № 3. P. 595–602.
159. Jordan D.S. A classification of fishes including families and genera as far as known // *Stanford Univ. Publ., Univ. Ser., Biol. Sci.* 1923. Vol. 11, № 2. P. 79–243.

160. Jordan D.S., Evermann B.W., Clark H.W. Check-list of the fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America north of northern boundary of Venezuela and Colombia : Rep. US Fish. Comm. 1930, p. II. 674 p.
161. Jordan D.S., Snyder J.O. A review of the Blennoid fishes of Japan // Proceedings of the United States National Museum. 1902. Vol. 25 (1293). P. 441–504.
162. Kanaya S., Yamada Y., Kinouchi M. et al. Codon usage and tRNA genes in eukaryotes: correlation of codon usage diversity with translation efficiency and with CG-dinucleotide usage as assessed by multivariate analysis // Journ. of molecular evolution. 2001. Vol. 53, № 4–5. P. 290–298.
163. Karlson A.M.L., Reutgard M., Garbaras A., Gorokhova E. Isotopic niche reflects stress-induced variability in physiological status // Royal Society Open Science. 2018. Vol. 5, № 2. 171398. DOI: 10.1098/rsos.171398.
164. Kartavtsev Y.P., Jung S.O., Lee Y.M. et al. Complete mitochondrial genome of the bullhead torrent catfish, *Liobagrus obesus* (Siluriformes, Amblycipididae): Genome description and phylogenetic considerations inferred from the Cyt b and 16S rRNA genes // Gene. 2007. Vol. 396, № 1. 13–27.
165. Kartavtsev Y.P. Barcode index number, taxonomic rank and modes of speciation: examples from fish // Mitochondrial DNA Part A. 2018. Vol. 29, № 4. P. 535–542.
166. Kartavtsev Y.P., Sharina S.N., Goto T., Rutenko O.A. et al. Molecular phylogenetics of pricklebacks and other percoid fishes from the Sea of Japan // Aquat. Biol. 2009. Vol. 8, № 1. P. 95–103.
167. Katoh K., Misawa K., Kuma K., Miyata T. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform // Nucleic Acids Research. 2002. Vol. 30, № 14. P. 3059–3066.
168. Ki J., Jung S., Hwang D. et al. Unusual mitochondrial genome structure of the freshwater goby *Odontobutis platycephala*: rearrangement of tRNAs and an additional non-coding region // Journ. of Fish Biology. 2008. Vol. 73, № 2. P. 414–428.
169. Kimura M. Preponderance of synonymous changes as evidence for the neutral theory of molecular evolution // Nature. 1977. Vol. 267, № 5608. P. 275–276.
170. Kner R. Folge neuer Fische aus dem Museum der Herren Joh. Cäs // Godeffroy und Sohn in Hamburg. 1868. P. 26–31.

171. Kondrashov A.S., Mina M.V. Sympatric speciation: when is it possible? // *Biological Journ. of the Linnean society*. 1986. Vol. 27, № 3. P. 201–223.
172. Kong X., Dong X., Zhang Y. et al. A novel rearrangement in the mitochondrial genome of tongue sole, *Cynoglossus semilaevis*: control region translocation and a tRNA gene inversion // *Genome*. 2009. Vol. 52, № 12. P. 975–984.
173. Kronfeld-Schor N., Dayan T. Partitioning of time as an ecological resource // *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 2003. Vol. 34, № 1. P. 153–181.
174. Kruskal J.B. *Multidimensional scaling*. Sage, 1978. 120 p.
175. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets // *Molecular biology and evolution*. 2016. Vol. 33, № 7. P. 1870–1874.
176. Kwun H.J., Kim J.K. Molecular phylogeny and new classification of the genera *Eulophias* and *Zoarchias* (Pisces, Zoarcoidei) // *Molecular phylogenetics and evolution*. 2013. Vol. 69, № 3. P. 787–795.
177. Lajus D.L., Graham J.H., Kozhara A.V. Developmental instability and the stochastic component of total phenotypic variance // *Developmental instability: causes and consequences* / ed. by M. Polak. Oxford, 2003a. P. 343–363.
178. Lajus D.L., Knust R. Brix O. Fluctuating asymmetry and other parameters of morphological variation of eelpout *Zoarces viviparus* from different parts of distributional range // *Sarsia: North Atlantic Marine Science*. 2003b. Vol. 88, № 4. P. 247–260.
179. Lanfear R., Frandsen P.B., Wright A.M. et al. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses // *Molecular biology and evolution*. 2017. Vol. 34, № 3. P. 772–773.
180. Lang B.F., Gray M.W., Burger G. Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes // *Annual review of genetics*. 1999. Vol. 33, № 1. P. 351–397.
181. Lavrov D.V. Key transitions in animal evolution: a mitochondrial DNA perspective // *Integrative and Comparative Biology*. 2007. Vol. 47, № 5. P. 734–743.
182. Layman C.A., Arrington D.A., Montaña C.G., Post D.M. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? // *Ecology*. 2007. Vol. 88, № 1. P. 42–48.

183. Mabuchi K., Miya M., Satoh T.P. et al. Gene rearrangements and evolution of tRNA pseudogenes in the mitochondrial genome of the parrotfish (Teleostei: Perciformes: Scaridae) // *Journ. of Molecular Evolution*. 2004. Vol. 59, № 3. P. 287–297.
184. Macey J.R., Larson A., Ananjeva N.B. et al. Two novel gene orders and the role of light-strand replication in rearrangement of the vertebrate mitochondrial genome // *Molecular biology and evolution*. 1997. Vol. 14, № 1. P. 91–104.
185. Macko S.A., Estep M.L.F., Lee W.Y. Stable hydrogen isotope analysis of foodwebs on laboratory and field populations of marine amphipods // *Journ. of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1983. Vol. 72, № 3. P. 243–249.
186. Marashi S.A., Ghalanbor Z. Correlations between genomic GC levels and optimal growth temperatures are not ‘robust’ // *Biochemical and biophysical research communications*. 2004. Vol. 325, № 2. P. 381–383.
187. Markevich G.N., Esin E.V., Medvedev D.A. et al. Trophic-based diversification in benthivorous charrs (*Salvelinus*) dwelling littoral zones of Northern lakes // *Hydrobiologia*. 2021. Vol. 848, № 17. P. 4115–4133. DOI: 10.1007/s10750-021-04628-4.
188. Mecklenburg C.W., Sheiko B.A. Family Stichaeidae Gill 1864 pricklybacks. Annotation Checklist of Fishes : California Academy of Science. 2004. № 35. 35 p.
189. Miller M.A., Pfeiffer W., Schwartz T. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees // *Gateway Computing Environments Workshop*, 2010. P. 1–8. DOI: 10.1109/GCE.2010.5676129.
190. Minagawa M., Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age // *Geochimica et cosmochimica acta*. 1984. Vol. 48, № 5. P. 1135–1140.
191. Minh B.Q., Nguyen M.A.T., von Haeseler A. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap // *Molecular biology and evolution*. 2013. Vol. 30, № 5. P. 1188–1195.
192. Miya M., Takeshima H., Endo H. et al. Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences // *Molecular phylogenetics and evolution*. 2003. Vol. 26, № 1. P. 121–138.
193. Muller J. Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und uber das natuerliche System der Fischer. *Abhandl. Konigl. Akad. Wiss. Berlin*. 1844. P. 117–216.

194. Murchie K.J., Haak C.R., Power M. et al. Ontogenetic patterns in resource use dynamics of bonefish (*Albula vulpes*) in the Bahamas // *Environmental Biology of Fishes*. 2019. Vol. 102, № 2. P. 117–127.
195. Murillo-Cisneros D.A., O'Hara T.M., Elorriaga-Verplancken F.R. et al. Trophic assessment and isotopic niche of three sympatric ray species of western Baja California Sur, Mexico // *Environmental Biology of Fishes*. 2019. Vol. 102, № 12. P. 1519–1531.
196. Musto H., Naya H., Zavala A. et al. Genomic GC level, optimal growth temperature, and genome size in prokaryotes // *Biochemical and biophysical research communications*. 2006. Vol. 347, № 1. P. 1–3.
197. Nakabo T. (ed.) *Fishes of Japan: with pictorial keys to the species*. Tokyo : Tokai Univ. Press, 2002. Vol. 1–2. 1749 p.
198. Nei M., Gojobori T. Simple methods for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous nucleotide substitutions // *Molecular biology and evolution*. 1986. Vol. 3, № 5. P. 418–426.
199. Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, 2016. 480 p.
200. Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D.L. A niche for isotopic ecology // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2007. Vol. 5, № 8. P. 429–436.
201. Nguyen L.T., Schmidt H.A., Von Haeseler A., Minh B.Q. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Molecular biology and evolution*. 2015. Vol. 32, № 1. P. 268–274.
202. Ochiai T., Fuji A. Energy transformations by a blenny (*Opisthocentrus ocellatus*) population of Usu bay, southern Hokkaido // *Bulletin of the Faculty of Fisheries-Hokkaido University (Japan)*. 1980. Vol. 31, № 4. P. 314–326.
203. Ojala D., Montoya J., Attardi G. tRNA punctuation model of RNA processing in human mitochondria // *Nature*. 1981. Vol. 290, № 5806. P. 470–474.
204. Okamura O., Amaoka K. *Sea fishes of Japan*. Yama-Kei Publishers Co., Ltd., 1997. 784 p.
205. Pacioglu O., Zubrod J.P., Schulz R. et al. Two is better than one: combining gut content and stable isotope analyses to infer trophic interactions between native and invasive species // *Hydrobiologia*. 2019. Vol. 839, № 1. P. 25–35.

206. Papetti C., Babbucci M., Dettai A. et al. Not frozen in the ice: large and dynamic rearrangements in the mitochondrial genomes of the Antarctic fish // *Genome biology and evolution*. 2021. Vol. 13, № 3. evab017.
207. Peterson B.J., Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies // *Annual review of ecology and systematics*. 1987. Vol. 18, № 1. P. 293–320.
208. Petraitis P.S. Likelihood measures of niche breadth and overlap // *Ecology*. 1979. Vol. 60, № 4. P. 703–710.
209. Petta J.C., Shipley O.N., Wintner S.P. et al. Are you really what you eat? Stomach content analysis and stable isotope ratios do not uniformly estimate dietary niche characteristics in three marine predators // *Oecologia*. 2020. Vol. 192, № 4. P. 1111–1126.
210. Phillips D.L., Inger R., Bearhop S. et al. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies // *Canadian Journ. of Zoology*. 2014. Vol. 92, № 10. P. 823–835.
211. Pitruk D.L., Rutenko O.A., Grebenshikova E.N. The distribution of stichaeid fishes (Stichaeidae, Perciformes) in Far Eastern Seas of Russia // *Bridges of science between North America and the Russian Far East : An international conference on the arctic and North Pacific*. Vladivostok: Dalnauka, 2004. P. 51.
212. Posner M., Lavenberg R.J. *Kasatkia seigeli*: a new species of stichaeid (Perciformes: Stichaeidae) from California // *Copeia*. 1999. Vol. 4. P. 1035–1040.
213. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions // *Ecology*. 2002. Vol. 83, № 3. P. 703–718.
214. Poulsen J.Y., Byrkjedal I., Willassen E. et al. Mitogenomic sequences and evidence from unique gene rearrangements corroborate evolutionary relationships of myctophiformes (Neoteleostei) // *BMC Evolutionary Biology*. 2013. Vol. 13, № 1. P. 1–22.
215. R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Режим доступа: <https://www.R-project.org/>.
216. Rand D.M. ‘Why genomes in pieces?’ revisited: Sucking lice do their own thing in mtDNA circle game // *Genome research*. 2009. Vol. 19, № 5. P. 700–702.
217. Rand D.M., Harrison R.G. Molecular population genetics of mtDNA size variation in crickets // *Genetics*. 1989. Vol. 121. P. 551–569.

218. Ratnasingham S., Hebert P.D.N. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>) // Mol. Ecol. Notes. 2007. Vol. 7, № 3. P. 355–364. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x.

219. Regan C.T. The classification of the Blennioid fishes // Annals and Magazine of Natural History. 1912. Vol. 10, № 57. P. 265–280.

220. Rognes T., Flouri T., Nichols B. et al. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics // PeerJ. 2016. Vol. 4. e2584. DOI: 10.7717/peerj.2584.

221. Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P. et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Systematic biology. 2012. Vol. 61, № 3. P. 539–542.

222. Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C. et al. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets // Molecular biology and evolution. 2017. Vol. 34, № 12. P. 3299–3302.

223. Ruan H., Li M., Li Z. et al. Comparative Analysis of Complete Mitochondrial Genomes of Three Gerres Fishes (Perciformes: Gerreidae) and Primary Exploration of Their Evolution History // Internat. Journ. of molecular sciences. 2020. Vol. 21, № 5. 1874. DOI: 10.3390/ijms21051874.

224. Rutenko O. A. Complex analysis of the blenny fish in the Sea of Japan // Россия в Азиатско-тихоокеанском регионе: сборник материалов научно-практической конференции студентов, аспирантов молодых исследователей ВИШРМИ ДВФУ. – Владивосток: Изд-во Дальневост. федерал. ун-та, 2018. С. 74.

225. Rutenko O.A., Kartavtsev Y.P., Ivankov V.N. Molecular phylogenetics and morfometric analysis of pricklbacks fishes from the sea of Japan // 3rd International Congress on Applied Ivhthyology & Aquatic Enviroment. Volos, Greece, 2018. P. 505–508.

226. Rutenko O.A., Turanov S.V., Kartavtsev Y.Ph. Complete mitochondrial genome of ocellated blenny, *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811) (Zoarcales: Opisthocentridae) // Mitochondrial DNA Part B. 2019a. Vol. 4, № 1. P. 1553–1555.

227. Rutenko O.A., Turanov S.V., Kartavtsev Y.Ph. Characterization of the complete mitochondrial genome sequence of the *Opisthocentrus ocellatus* (Zoarcales: opisthocentridae) and its phylogenetic position among eelpouts // Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: International Symposium: Program & Abstracts. Vladivostok, 2019b. P. 54.

228. Sánchez-Hernández J., Cobo F. Summer food resource partitioning between four sympatric fish species in Central Spain (River Tormes) // *Journ. of Vertebrate Biology*. 2011. Vol. 60, № 3. P. 189–202.
229. Sánchez-Hernández J., Servia M.J., Vieira-Lanero R., Cobo F. Prey trait analysis shows differences in summer feeding habitat use between wild Atlantic salmon and brown trout // *Italian Journ. of Zoology*. 2013. Vol. 80, № 3. P. 449–454.
230. Satoh T.P., Miya M., Mabuchi K., Nishida M. Structure and variation of the mitochondrial genome of fishes // *BMC genomics*. 2016. Vol. 17, № 1. P. 1–20.
231. Schoener T.W. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats // *Ecology*. 1970. Vol. 51, № 3. P. 408–418.
232. Shao R., Zhu X.Q, Barker S.C., Herd K. Evolution of extensively fragmented mitochondrial genomes in the lice of humans // *Genome Biology and Evolution*. 2012. Vol. 4, № 11. P. 1088–1101.
233. Sharp P.M., Li W.H. The codon adaptation index—a measure of directional synonymous codon usage bias, and its potential applications // *Nucleic acids research*. 1987. Vol. 15, № 3. P. 1281–1295.
234. Sharp P.M., Matassi G. Codon usage and genome evolution // *Current opinion in genetics & development*. 1994. Vol. 4, № 6. P. 851–860.
235. Sharp P.M., Tuohy T.M.F., Mosurski K.R. Codon usage in yeast: cluster analysis clearly differentiates highly and lowly expressed genes // *Nucleic acids research*. 1986. Vol. 14, № 13. P. 5125–5143.
236. Shi W., Gong L., Wang S.Y. et al. Tandem duplication and random loss for mitogenome rearrangement in *Symphurus* (Teleost: Pleuronectiformes) // *BMC genomics*. 2015. Vol. 16, № 1. P. 1–9.
237. Shi W., Miao X.G, Kong X.Y. A novel model of double replications and random loss accounts for rearrangements in the Mitogenome of *Samariscus latus* (Teleostei: Pleuronectiformes) // *BMC genomics*. 2014. Vol. 15, № 1. P. 1–9.
238. Shinohara G., Nazarkin M.V., Nobetsu T., Yabe M. A preliminary list of marine fishes found in the Nemuro Strait between Hokkaido and Kunashiri islands // *Bull. Nat. Mus. Nat. Sci., Zool*. 2012. Vol. 38, № 4. P. 181–205.
239. Shiogaki M. A review of the genera *Pholidapus* and *Opisthocentrus* (Stichaeidae) // *Japanese Journ. of Ichthyology*. 1984. Vol. 31, № 3. P. 213–224.

240. Shioyaki M. Life history of the stichaeid fish *Opisthocentrus ocellatus* // Japanese Journ. of Ichthyology. 1982. Vol. 29, № 1. P. 77–85.
241. Shioyaki M. Notes on the life history of the stichaeid fish *Opisthocentrus tenuis* // Japanese Journ. of Ichthyology. 1981. Vol. 28, № 3. P. 319–328.
242. StatSoft, Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 10. 2011. Режим доступа: <https://www.statsoft.com>.
243. Stepien C.A., Kocher T.D. Molecules and morphology in studies of fish evolution // Molecular systematics of fishes. Academic Press, San Diego, 1997. P. 1–12.
244. Stevenson D.K., Campana S.E. (ed.) Otolith microstructure examination and analysis : Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1992. Vol. 117. 126 p.
245. Stoeckle M.Y., Thaler D.S. Why should mitochondria define species? // BioRxiv. 2018. 276717. DOI: 10.1101/276717.
246. Swanson H.K., Lysy M., Power M. et al. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap // Ecology. 2015. Vol. 96, № 2. P. 318–324.
247. Tilesius W.G. Piscium Camtschaticorum descriptiones et icons // Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. 1811. Vol. 3. P. 225–285.
248. Trifinopoulos J., Nguyen L.T., von Haeseler A., Minh B. Q. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis // Nucleic acids research. 2016. Vol. 44, № W1. P. W232–W235.
249. Turanov S.V. The pipeline building the fish mitochondrial genome supermatrix for phylogenetic analysis // Bioinformatics: from algorithms to applications. Saint Petersburg, Russia, 2021. P. 32.
250. Turanov S.V., Kartavtsev Y.P., Lee Y.H., Jeong D. Molecular phylogenetic reconstruction and taxonomic investigation of eelpouts (Cottoidei: Zoarcales) based on Co-1 and Cyt-b mitochondrial genes // Mitochondrial DNA Part A. 2017. Vol. 28, № 4. P. 547–557.
251. Turanov S.V., Kartavtsev Y.P., Lipinsky V.V. et al. DNA-barcoding of perch-like fishes (Actinopterygii: Perciformes) from far-eastern seas of Russia with taxonomic remarks for some groups // Mitochondrial DNA Part A. 2016. Vol. 27, № 2. P. 1188–1209.
252. Turanov S.V., Rutenko O.A., Kartavtsev Y.P. Complete mitochondrial genome of *Stichaeus nozawae* Jordan & Snyder 1902 (Zoarcales: Stichaeidae) // Mitochondrial DNA Part B. 2019a. Vol. 4, № 1. P. 1792–1793.

253. Turanov S.V., Rutenko O.A., Kartavtsev Y.P. Complete mitochondrial genome of *Stichaeus grigorjewi* Herzenstein, 1890 (Zoarcales: Stichaeidae) // Mitochondrial DNA Part B. 2019b. Vol. 4, № 1. P. 899–901.
254. Ueno T. Studies on the deep-water fishes from off Hokkaido and adjacent regions // Japanese Journ. of Ichthyology. 1954. Vol. 3, № 2. P. 79–106.
255. Vaidya G., Lohman D. J., Meier R. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information // Cladistics. 2011. Vol. 27, № 2. P. 171–180.
256. Vinnikov K.A. EXONtools: a complete pipeline for exon capture sequencing data analysis of non-model organisms. 2021. Version 0.2b. URL: <https://github.com/vinni-bio/EXONtools>.
257. Wang Y., Huan Z., YuWei C. et al. Trophic niche width and overlap of three benthic living fish species in Poyang Lake: A stable isotope approach // Wetlands. 2019. Vol. 39, № 1. P. 17–23.
258. Ward R.D., Zemplak T.S., Innes B.H., Last P.R., Hebert P.D. DNA barcoding Australia's fish species // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2005. Vol. 360, № 1462. P. 1847–1857.
259. Wolstenholme D.R. Animal mitochondrial DNA: structure and evolution // International review of cytology. 1992. Vol. 141. P. 173–216. DOI: 10.1016/S0074-7696(08)62066-5.
260. Yang Z., Bielawski J.P. Statistical methods for detecting molecular adaptation // Trends in ecology & evolution. 2000. Vol. 15, № 12. P. 496–503.
261. Zhang D., Gao F., Jakovlić I. et al. PhyloSuite: an integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies // Molecular ecology resources. 2020. Vol. 20, № 1. P. 348–355.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1 – Характеристики митогенома *O. zonore* MT559430

Ген	Положение на мтДНК		Длина	Цепь	Старт-кодон	Стоп-кодон	Межгенная область*	Антикодон
	с	по						
<i>tRNA-Phe</i>	1	68	68	H			0	GAA
<i>12s rRNA</i>	69	1015	947	H			0	
<i>tRNA-Val</i>	1016	1087	72	H			0	TAG
<i>16s rRNA</i>	1088	2781	1694	H			0	
<i>tRNA-Leu</i>	2782	2855	74	H			0	TAA
<i>ND1</i>	2856	3830	975	H	ATG	T	0	
<i>tRNA-Ile</i>	3835	3904	70	H			4	GAT
<i>tRNA-Gln</i>	3904	3974	71	L			-1	TTG
<i>tRNA-Met</i>	3974	4042	69	H			-1	CAT
<i>ND2</i>	4043	5088	1046	H	ATG	T	0	
<i>tRNA-Trp</i>	5089	5159	71	H			0	TCA
<i>tRNA-Ala</i>	5161	5229	69	L			1	TGC
<i>tRNA-Asn</i>	5231	5303	73	L			1	GTT
<i>O_L</i>	5304	5341	38				0	
<i>tRNA-Cys</i>	5342	5407	66	L			0	GCA
<i>tRNA-Tyr</i>	5408	5478	71	L			0	GTA
<i>COI</i>	5480	7030	1551	H	GTG	TAA	1	
<i>tRNA-Ser</i>	7031	7101	71	L			0	TGA
<i>tRNA-Asp</i>	7105	7177	73	H			3	GTC
<i>COII</i>	7189	7879	691	H	ATG	CC	11	
<i>tRNA-Lys</i>	7880	7953	74	H			0	TTT
<i>ATPase8</i>	7955	8122	168	H	ATG	TAA	1	
<i>ATPase6</i>	8113	8795	683	H	ATG	T	-10	
<i>COIII</i>	8796	9580	785	H	ATG	C	0	
<i>tRNA-Gly</i>	9573	9645	73	H			-8	TCC
<i>ND3</i>	9652	10000	349	H	ATG	AA	6	
<i>tRNA-Arg</i>	10001	10069	69	H			0	TCG
<i>ND4L</i>	10070	10366	297	H	ATG	TAA	0	
<i>ND4</i>	10360	11740	1381	H	ATG	CA	-7	
<i>tRNA-His</i>	11741	11809	69	H			0	GTG
<i>tRNA-Ser</i>	11810	11877	68	H			0	
<i>tRNA-Leu</i>	11882	11954	73	H			4	TAG
<i>ND5</i>	11955	13793	1839	H	ATG	TAG	0	
<i>ND6</i>	13790	14311	522	L	ATG	TAA	-4	
<i>tRNA-Glu</i>	14312	14380	69	L			0	TTC
<i>Cyt b</i>	14386	15526	1141	H	ATG	CG	5	
<i>tRNA-Thr</i>	15527	15598	72	H			0	TGT
<i>tRNA-Pro</i>	15598	15667	70	L			-1	TTG
<i>CR</i>	15668	16516	849				0	

Примечание. Здесь и далее: CR – контрольный регион; *O_L* – инициатор репликации легкой цепи; пустые ячейки – нет данных. * Межгенная область: длина некодирующей области между генами в данном и следующем ряду. Отрицательные значения – длина области перекрывания.

Таблица 2 – Характеристики митогенома *Ph. dybowskii* MT561268

Ген	Положение		Размер	Цепь	Старт-кодон	Стоп-кодон	Межгенная область*	Антикодон
	с	по						
<i>tRNA-Phe</i>	1	68	68	H			0	GAA
<i>12s rRNA</i>	69	1015	947	H			0	
<i>tRNA-Val</i>	1016	1087	72	H			0	TAG
<i>16s rRNA</i>	1088	2780	1693	H			0	
<i>tRNA-Leu</i>	2781	2854	74	H			0	TAA
<i>ND1</i>	2855	3829	975	H	ATG	T	0	
<i>tRNA-Ile</i>	3834	3903	70	H			4	GAT
<i>tRNA-Gln</i>	3903	3973	71	L			-1	TTG
<i>tRNA-Met</i>	3973	4041	69	H			-1	CAT
<i>ND2</i>	4042	5087	1046	H	ATG	T	0	
<i>tRNA-Trp</i>	5088	5158	71	H			0	TCA
<i>tRNA-Ala</i>	5160	5228	69	L			1	TGC
<i>tRNA-Asn</i>	5230	5302	73	L			1	GTT
<i>O_L</i>	5303	5340	38				0	
<i>tRNA-Cys</i>	5341	5406	66	L			0	GCA
<i>tRNA-Tyr</i>	5407	5477	71	L			0	GTA
<i>COI</i>	5479	7029	1551	H	GTG	TAA	1	
<i>tRNA-Ser</i>	7030	7100	71	L			0	TGA
<i>tRNA-Asp</i>	7104	7176	73	H			3	GTC
<i>COII</i>	7189	7879	691	H	ATG	CC	12	
<i>tRNA-Lys</i>	7880	7953	74	H			0	TTT
<i>ATPase8</i>	7955	8122	168	H	ATG	TAA	1	
<i>ATPase6</i>	8113	8795	683	H	ATG	T	-10	
<i>COIII</i>	8796	9580	785	H	ATG	C	0	
<i>tRNA-Gly</i>	9581	9651	71	H			0	TCC
<i>ND3</i>	9652	10000	349	H	ATG	AA	0	
<i>tRNA-Arg</i>	10001	10069	69	H			0	TCG
<i>ND4L</i>	10070	10366	297	H	ATG	TAA	0	
<i>ND4</i>	10360	11740	1381	H	ATG	CA	-7	
<i>tRNA-His</i>	11741	11809	69	H			0	GTG
<i>tRNA-Ser</i>	11810	11877	68	H			0	
<i>tRNA-Leu</i>	11882	11954	73	H			4	TAG
<i>ND5</i>	11955	13793	1839	H	ATG	TAG	0	
<i>ND6</i>	13790	14311	522	L	ATG	TAA	-4	
<i>tRNA-Glu</i>	14312	14380	69	L			0	TTC
<i>Cyt b</i>	14386	15526	1141	H	ATG	CG	5	
<i>tRNA-Thr</i>	15527	15598	72	H			0	TGT
<i>tRNA-Pro</i>	15598	15667	70	L			-1	TTG
<i>CR</i>	15668	16516	849				0	

Таблица 3 – Матрица генетических расстояний (p) и стандартное отклонение ($S.d.$) между исследуемыми особями по объединенным белковым генам митохондриальной ДНК

№	Вид	1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Anarhichas_denticulatus</i> _LC493903		0,0042	0,0038	0,0107	0,0164	0,0311	0,0309
2	<i>Anarhichas_lupus</i> _LC493902	0,0248		0,0035	0,0117	0,0165	0,0314	0,0313
3	<i>Anarhichas_minor</i> _KX118021	0,0219	0,0205		0,0110	0,0163	0,0311	0,0310
4	<i>Anarhichas_orientalis</i> _LC493930	0,0649	0,0714	0,0669		0,0172	0,0323	0,0324
5	<i>Anarrhichthys_ocellatus</i> _MG551528	0,0980	0,0995	0,0984	0,1030		0,0332	0,0332
6	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627595	0,1777	0,1803	0,1786	0,1842	0,1885		0,0006
7	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627596	0,1771	0,1798	0,1780	0,1846	0,1886	0,0028	
8	<i>Bothrocara_hollandi</i> _MK069496	0,1498	0,1543	0,1511	0,1546	0,1557	0,2036	0,2040
9	<i>Chirolophis_ascanii</i> _NC_052765	0,1909	0,1916	0,1938	0,1979	0,2004	0,1990	0,1993
10	<i>Dictyosoma_burgeri</i> _NC_053709	0,1917	0,1920	0,1925	0,1964	0,2009	0,1723	0,1722
11	<i>Doederleinia_berycoides</i> _AP009181	0,3157	0,3157	0,3140	0,3158	0,3059	0,3234	0,3223
12	<i>Eumesogrammus_praecisus</i> _LC495485	0,1863	0,1868	0,1840	0,1844	0,1938	0,1897	0,1895
13	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621235	0,1675	0,1683	0,1658	0,1688	0,1744	0,1404	0,1400
14	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621236	0,1675	0,1683	0,1659	0,1689	0,1744	0,1404	0,1400
15	<i>Leptoclinus_maculatus</i> _LC493904	0,1613	0,1618	0,1599	0,1584	0,1734	0,1732	0,1742
16	<i>Lumpenus_lamprataeformis</i> _LC493920	0,1491	0,1554	0,1526	0,1527	0,1598	0,1694	0,1702
17	<i>Lycenchelys_kolthoffi</i> _LC493919	0,1489	0,1529	0,1488	0,1542	0,1574	0,2023	0,2025
18	<i>Lycenchelys_sarsii</i> _LC493908	0,1524	0,1557	0,1538	0,1589	0,1608	0,2045	0,2048
19	<i>Lycodes_brevipes</i> _MK133251	0,1485	0,1525	0,1481	0,1525	0,1501	0,2001	0,2007
20	<i>Lycodes_polaris</i> _MK910376	0,1500	0,1526	0,1500	0,1525	0,1538	0,2009	0,2018
21	<i>Lycodes_reticulatus</i> _LC493905	0,1457	0,1487	0,1446	0,1489	0,1491	0,1976	0,1989
22	<i>Lycodes_tanakae</i> _KX148472	0,1482	0,1512	0,1485	0,1515	0,1529	0,1992	0,2003
23	<i>Melanostigma_atlanticum</i> _LC493916	0,1630	0,1699	0,1657	0,1681	0,1677	0,2191	0,2197
24	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MK568985	0,1974	0,2003	0,2002	0,2049	0,2074	0,1392	0,1385
25	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MT345889	0,1925	0,1943	0,1943	0,2006	0,2034	0,1309	0,1306
26	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MZ046378	0,1927	0,1945	0,1945	0,2000	0,2037	0,1311	0,1305
27	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MT006232	0,1919	0,1947	0,1945	0,2007	0,2037	0,1345	0,1341
28	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046377	0,1920	0,1944	0,1943	0,2005	0,2035	0,1344	0,1342
29	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046379	0,1923	0,1948	0,1946	0,2008	0,2038	0,1343	0,1341
30	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT548146	0,1915	0,1946	0,1935	0,1957	0,2023	0,1387	0,1389
31	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT559430	0,1918	0,1949	0,1936	0,1958	0,2024	0,1387	0,1389
32	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561268	0,1746	0,1753	0,1743	0,1790	0,1817	0,1064	0,1059
33	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561269	0,1747	0,1756	0,1745	0,1791	0,1813	0,1067	0,1062
34	<i>Pholis_crassispina</i> _AP004449	0,1859	0,1880	0,1871	0,1927	0,1980	0,1672	0,1677
35	<i>Pholis_fangi</i> _KT372213	0,1910	0,1924	0,1919	0,1964	0,2007	0,1720	0,1721
36	<i>Pholis_gunnellus</i> _NC_052755	0,1817	0,1841	0,1813	0,1880	0,1932	0,1657	0,1653
37	<i>Pholis_nebulosa</i> _KT343661	0,1859	0,1873	0,1871	0,1917	0,1969	0,1667	0,1669
38	<i>Pholis_picta</i> _MT610906	0,1799	0,1822	0,1819	0,1865	0,1897	0,1561	0,1563
39	<i>Stichaeus_grigorjewi</i> _MK240352	0,1730	0,1773	0,1713	0,1773	0,1846	0,1806	0,1808
40	<i>Stichaeus_nozawae</i> _MK561854	0,1733	0,1773	0,1713	0,1776	0,1859	0,1805	0,1807
41	<i>Xiphister_atropurpureus</i> _KY657279	0,1941	0,1981	0,1942	0,2007	0,2079	0,1956	0,1974

Таблица 3(продолжение)

№	Вид	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>Anarhichas_denticulatus</i> _LC493903	0,0256	0,0338	0,0338	0,0643	0,0327	0,0290	0,0290
2	<i>Anarhichas_lupus</i> _LC493902	0,0264	0,0339	0,0337	0,0642	0,0327	0,0290	0,0290
3	<i>Anarhichas_minor</i> _KX118021	0,0258	0,0343	0,0338	0,0637	0,0321	0,0285	0,0285
4	<i>Anarhichas_orientalis</i> _LC493930	0,0267	0,0352	0,0347	0,0642	0,0323	0,0291	0,0292
5	<i>Anarrhichthys_ocellatus</i> _MG551528	0,0268	0,0358	0,0358	0,0620	0,0342	0,0304	0,0304
6	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627595	0,0361	0,0355	0,0300	0,0660	0,0335	0,0237	0,0238
7	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627596	0,0362	0,0356	0,0300	0,0658	0,0334	0,0237	0,0237
8	<i>Bothrocara_hollandi</i> _MK069496		0,0396	0,0381	0,0647	0,0382	0,0343	0,0343
9	<i>Chirolophis_ascanii</i> _NC_052765	0,2193		0,0374	0,0671	0,0301	0,0328	0,0328
10	<i>Dictyosoma_burgeri</i> _NC_053709	0,2132	0,2079		0,0671	0,0357	0,0284	0,0284
11	<i>Doederleinia_berycoides</i> _AP009181	0,3187	0,3266	0,3264		0,0681	0,0634	0,0634
12	<i>Eumesogrammus_praecisus</i> _LC495485	0,2132	0,1731	0,2008	0,3305		0,0314	0,0314
13	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621235	0,1947	0,1867	0,1650	0,3120	0,1804		0,0000
14	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621236	0,1947	0,1867	0,1651	0,3121	0,1804	0,0000	
15	<i>Leptoclinus_maculatus</i> _LC493904	0,1896	0,1865	0,1855	0,3152	0,1795	0,1571	0,1571
16	<i>Lumpenus_lampraeformis</i> _LC493920	0,1829	0,1800	0,1774	0,3072	0,1716	0,1524	0,1524
17	<i>Lycenchelys_kolthoffi</i> _LC493919	0,1080	0,2173	0,2166	0,3274	0,2119	0,2016	0,2016
18	<i>Lycenchelys_sarsii</i> _LC493908	0,1171	0,2194	0,2176	0,3293	0,2182	0,2043	0,2042
19	<i>Lycodes_brevipes</i> _MK133251	0,0803	0,2124	0,2043	0,3204	0,2079	0,1916	0,1916
20	<i>Lycodes_polaris</i> _MK910376	0,0847	0,2132	0,2022	0,3179	0,2108	0,1959	0,1960
21	<i>Lycodes_reticulatus</i> _LC493905	0,0796	0,2110	0,2056	0,3149	0,2101	0,1887	0,1887
22	<i>Lycodes_tanakaе</i> _KX148472	0,0826	0,2107	0,2027	0,3168	0,2110	0,1948	0,1948
23	<i>Melanostigma_atlanticum</i> _LC493916	0,1300	0,2353	0,2248	0,3253	0,2298	0,2079	0,2079
24	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MK568985	0,2163	0,2073	0,1849	0,3350	0,1996	0,1607	0,1607
25	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MT345889	0,2141	0,2061	0,1900	0,3273	0,1965	0,1561	0,1561
26	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MZ046378	0,2147	0,2070	0,1905	0,3275	0,1966	0,1567	0,1567
27	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MT006232	0,2164	0,2052	0,1892	0,3283	0,1985	0,1573	0,1573
28	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046377	0,2171	0,2049	0,1893	0,3283	0,1985	0,1577	0,1578
29	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046379	0,2170	0,2047	0,1892	0,3286	0,1988	0,1576	0,1576
30	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT548146	0,2225	0,2096	0,1948	0,3254	0,2019	0,1632	0,1633
31	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT559430	0,2229	0,2099	0,1950	0,3256	0,2023	0,1632	0,1633
32	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561268	0,2006	0,1972	0,1709	0,3076	0,1852	0,1347	0,1347
33	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561269	0,2007	0,1971	0,1710	0,3076	0,1853	0,1346	0,1346
34	<i>Pholis_crassispina</i> _AP004449	0,2050	0,2022	0,0715	0,3280	0,1970	0,1543	0,1542
35	<i>Pholis_fangi</i> _KT372213	0,2122	0,2081	0,0044	0,3277	0,2002	0,1653	0,1653
36	<i>Pholis_gunnellus</i> _NC_052755	0,2052	0,1975	0,0891	0,3191	0,1920	0,1538	0,1538
37	<i>Pholis_nebulosa</i> _KT343661	0,2043	0,2017	0,0702	0,3260	0,1973	0,1540	0,1541
38	<i>Pholis_picta</i> _MT610906	0,2037	0,1992	0,0877	0,3208	0,1903	0,1449	0,1449
39	<i>Stichaeus_grigorjewi</i> _MK240352	0,2009	0,1689	0,1939	0,3139	0,1380	0,1678	0,1678
40	<i>Stichaeus_nozawae</i> _MK561854	0,2001	0,1683	0,1935	0,3133	0,1386	0,1665	0,1665
41	<i>Xiphister_atropurpureus</i> _KY657279	0,2185	0,1913	0,2158	0,3329	0,1664	0,1911	0,1911

Таблица 3 (продолжение)

№	Вид	15	16	17	18	19	20	21
1	<i>Anarhichas_denticulatus</i> _LC493903	0,0280	0,0255	0,0254	0,0261	0,0253	0,0255	0,0247
2	<i>Anarhichas_lupus</i> _LC493902	0,0280	0,0265	0,0260	0,0265	0,0259	0,0259	0,0252
3	<i>Anarhichas_minor</i> _KX118021	0,0276	0,0261	0,0253	0,0262	0,0252	0,0255	0,0245
4	<i>Anarhichas_orientalis</i> _LC493930	0,0274	0,0262	0,0264	0,0273	0,0262	0,0261	0,0254
5	<i>Anarrhichthys_ocellatus</i> _MG551528	0,0304	0,0277	0,0269	0,0276	0,0257	0,0264	0,0255
6	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627595	0,0302	0,0296	0,0358	0,0363	0,0355	0,0356	0,0348
7	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627596	0,0304	0,0297	0,0358	0,0363	0,0356	0,0357	0,0351
8	<i>Bothrocara_hollandi</i> _MK069496	0,0337	0,0321	0,0180	0,0196	0,0133	0,0141	0,0133
9	<i>Chirolophis_ascanii</i> _NC_052765	0,0329	0,0316	0,0391	0,0395	0,0382	0,0384	0,0379
10	<i>Dictyosoma_burgeri</i> _NC_053709	0,0326	0,0309	0,0387	0,0390	0,0363	0,0358	0,0365
11	<i>Doederleinia_berycoides</i> _AP009181	0,0643	0,0619	0,0672	0,0678	0,0653	0,0647	0,0638
12	<i>Eumesogrammus_praecisus</i> _LC495485	0,0312	0,0297	0,0377	0,0390	0,0370	0,0376	0,0374
13	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621235	0,0269	0,0260	0,0357	0,0363	0,0338	0,0346	0,0332
14	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621236	0,0269	0,0260	0,0357	0,0363	0,0338	0,0346	0,0332
15	<i>Leptoclinus_maculatus</i> _LC493904		0,0201	0,0335	0,0340	0,0328	0,0333	0,0326
16	<i>Lumpenus_lampretaeformis</i> _LC493920	0,1197		0,0315	0,0318	0,0320	0,0322	0,0315
17	<i>Lycenchelys_kolthoffi</i> _LC493919	0,1894	0,1801		0,0093	0,0184	0,0184	0,0179
18	<i>Lycenchelys_sarsii</i> _LC493908	0,1911	0,1812	0,0565		0,0194	0,0195	0,0188
19	<i>Lycodes_brevipes</i> _MK133251	0,1858	0,1827	0,1094	0,1157		0,0081	0,0073
20	<i>Lycodes_polaris</i> _MK910376	0,1884	0,1839	0,1104	0,1168	0,0488		0,0048
21	<i>Lycodes_reticulatus</i> _LC493905	0,1849	0,1806	0,1075	0,1127	0,0441	0,0284	
22	<i>Lycodes_tanakae</i> _KX148472	0,1862	0,1813	0,1075	0,1130	0,0471	0,0110	0,0261
23	<i>Melanostigma_atlanticum</i> _LC493916	0,2029	0,1945	0,1115	0,1163	0,1281	0,1330	0,1284
24	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MK568985	0,1832	0,1863	0,2229	0,2215	0,2173	0,2151	0,2108
25	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MT345889	0,1805	0,1848	0,2196	0,2196	0,2135	0,2123	0,2075
26	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MZ046378	0,1807	0,1847	0,2202	0,2203	0,2140	0,2127	0,2074
27	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MT006232	0,1822	0,1814	0,2227	0,2220	0,2174	0,2153	0,2117
28	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046377	0,1823	0,1817	0,2224	0,2224	0,2174	0,2153	0,2117
29	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046379	0,1821	0,1818	0,2226	0,2226	0,2175	0,2153	0,2118
30	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT548146	0,1790	0,1830	0,2216	0,2257	0,2200	0,2183	0,2170
31	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT559430	0,1791	0,1829	0,2220	0,2261	0,2204	0,2186	0,2173
32	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561268	0,1687	0,1621	0,2026	0,2025	0,1989	0,1996	0,1967
33	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561269	0,1686	0,1620	0,2027	0,2026	0,1987	0,1995	0,1965
34	<i>Pholis_crassispina</i> _AP004449	0,1797	0,1718	0,2110	0,2116	0,2001	0,1973	0,1992
35	<i>Pholis_fangi</i> _KT372213	0,1849	0,1769	0,2151	0,2161	0,2035	0,2006	0,2042
36	<i>Pholis_gunnellus</i> _NC_052755	0,1773	0,1713	0,2123	0,2148	0,2013	0,1995	0,1996
37	<i>Pholis_nebulosa</i> _KT343661	0,1803	0,1707	0,2099	0,2106	0,1993	0,1965	0,1991
38	<i>Pholis_picta</i> _MT610906	0,1718	0,1671	0,2023	0,2023	0,1945	0,1937	0,1947
39	<i>Stichaeus_grigorjewi</i> _MK240352	0,1661	0,1625	0,1968	0,2000	0,1961	0,1985	0,1949
40	<i>Stichaeus_nozawae</i> _MK561854	0,1650	0,1611	0,1972	0,2002	0,1956	0,1982	0,1946
41	<i>Xiphister_atropurpureus</i> _KY657279	0,1921	0,1846	0,2145	0,2170	0,2145	0,2147	0,2127

Таблица 3 (продолжение)

№	Вид	22	23	24	25	26	27	28
1	<i>Anarhichas_denticulatus</i> _LC493903	0,0252	0,0282	0,0350	0,0339	0,0339	0,0338	0,0338
2	<i>Anarhichas_lupus</i> _LC493902	0,0256	0,0294	0,0355	0,0342	0,0343	0,0343	0,0343
3	<i>Anarhichas_minor</i> _KX118021	0,0251	0,0287	0,0354	0,0342	0,0342	0,0343	0,0342
4	<i>Anarhichas_orientalis</i> _LC493930	0,0258	0,0292	0,0367	0,0356	0,0356	0,0356	0,0356
5	<i>Anarrhichthys_ocellatus</i> _MG551528	0,0262	0,0290	0,0369	0,0360	0,0361	0,0361	0,0360
6	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627595	0,0353	0,0394	0,0238	0,0221	0,0221	0,0227	0,0227
7	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627596	0,0355	0,0395	0,0237	0,0220	0,0220	0,0227	0,0227
8	<i>Bothrocara_hollandi</i> _MK069496	0,0138	0,0218	0,0392	0,0385	0,0386	0,0389	0,0389
9	<i>Chirolophis_ascanii</i> _NC_052765	0,0379	0,0430	0,0374	0,0371	0,0373	0,0368	0,0367
10	<i>Dictyosoma_burgeri</i> _NC_053709	0,0359	0,0408	0,0326	0,0336	0,0337	0,0332	0,0333
11	<i>Doederleinia_berycoides</i> _AP009181	0,0643	0,0674	0,0699	0,0676	0,0677	0,0680	0,0680
12	<i>Eumesogrammus_praecisus</i> _LC495485	0,0376	0,0417	0,0356	0,0349	0,0349	0,0352	0,0352
13	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621235	0,0344	0,0372	0,0276	0,0267	0,0268	0,0268	0,0268
14	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621236	0,0344	0,0372	0,0276	0,0267	0,0268	0,0268	0,0268
15	<i>Leptoclinus_maculatus</i> _LC493904	0,0329	0,0363	0,0323	0,0317	0,0317	0,0319	0,0319
16	<i>Lumpenus_lampraeformis</i> _LC493920	0,0317	0,0345	0,0329	0,0325	0,0325	0,0318	0,0318
17	<i>Lycenchelys_kolthoffi</i> _LC493919	0,0179	0,0184	0,0404	0,0396	0,0398	0,0402	0,0400
18	<i>Lycenchelys_sarsii</i> _LC493908	0,0188	0,0194	0,0402	0,0396	0,0398	0,0401	0,0402
19	<i>Lycodes_brevipes</i> _MK133251	0,0078	0,0214	0,0394	0,0384	0,0385	0,0392	0,0391
20	<i>Lycodes_polaris</i> _MK910376	0,0020	0,0224	0,0390	0,0383	0,0384	0,0388	0,0387
21	<i>Lycodes_reticulatus</i> _LC493905	0,0044	0,0216	0,0380	0,0371	0,0371	0,0380	0,0380
22	<i>Lycodes_tanaka</i> _KX148472		0,0220	0,0386	0,0380	0,0380	0,0384	0,0383
23	<i>Melanostigma_atlanticum</i> _LC493916	0,1310		0,0420	0,0411	0,0410	0,0418	0,0417
24	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MK568985	0,2135	0,2295		0,0047	0,0045	0,0073	0,0072
25	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MT345889	0,2115	0,2263	0,0277		0,0007	0,0050	0,0049
26	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MZ046378	0,2114	0,2257	0,0269	0,0035		0,0050	0,0049
27	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MT006232	0,2138	0,2300	0,0437	0,0303	0,0299		0,0003
28	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046377	0,2135	0,2298	0,0436	0,0297	0,0294	0,0009	
29	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046379	0,2137	0,2299	0,0436	0,0296	0,0292	0,0009	0,0004
30	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT548146	0,2183	0,2337	0,0979	0,0888	0,0884	0,0900	0,0901
31	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT559430	0,2187	0,2341	0,0981	0,0890	0,0886	0,0902	0,0903
32	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561268	0,1979	0,2119	0,1345	0,1277	0,1275	0,1322	0,1325
33	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561269	0,1977	0,2120	0,1346	0,1278	0,1276	0,1323	0,1327
34	<i>Pholis_crassispina</i> _AP004449	0,1977	0,2175	0,1793	0,1854	0,1859	0,1863	0,1864
35	<i>Pholis_fangi</i> _KT372213	0,2011	0,2252	0,1849	0,1902	0,1909	0,1894	0,1893
36	<i>Pholis_gunnellus</i> _NC_052755	0,1973	0,2178	0,1798	0,1811	0,1822	0,1825	0,1826
37	<i>Pholis_nebulosa</i> _KT343661	0,1966	0,2167	0,1788	0,1852	0,1859	0,1856	0,1858
38	<i>Pholis_picta</i> _MT610906	0,1939	0,2141	0,1694	0,1710	0,1724	0,1734	0,1737
39	<i>Stichaeus_grigorjewi</i> _MK240352	0,1957	0,2127	0,1988	0,1966	0,1973	0,1966	0,1966
40	<i>Stichaeus_nozawae</i> _MK561854	0,1954	0,2127	0,1991	0,1962	0,1970	0,1960	0,1960
41	<i>Xiphister_atropurpureus</i> _KY657279	0,2132	0,2320	0,2118	0,2064	0,2061	0,2051	0,2053

Таблица 3 (продолжение)

№	Вид	29	30	31	32	33	34	35
1	<i>Anarhichas_denticulatus</i> _LC493903	0,0338	0,0338	0,0339	0,0303	0,0303	0,0327	0,0337
2	<i>Anarhichas_lupus</i> _LC493902	0,0344	0,0342	0,0343	0,0304	0,0304	0,0329	0,0338
3	<i>Anarhichas_minor</i> _KX118021	0,0343	0,0341	0,0341	0,0302	0,0302	0,0327	0,0337
4	<i>Anarhichas_orientalis</i> _LC493930	0,0357	0,0347	0,0347	0,0313	0,0313	0,0340	0,0347
5	<i>Anarrhichthys_ocellatus</i> _MG551528	0,0361	0,0360	0,0360	0,0319	0,0318	0,0352	0,0358
6	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627595	0,0227	0,0235	0,0236	0,0178	0,0179	0,0289	0,0299
7	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627596	0,0227	0,0236	0,0236	0,0177	0,0178	0,0289	0,0299
8	<i>Bothrocara_hollandi</i> _MK069496	0,0390	0,0403	0,0403	0,0357	0,0358	0,0365	0,0379
9	<i>Chirolophis_ascanii</i> _NC_052765	0,0367	0,0379	0,0379	0,0352	0,0351	0,0362	0,0375
10	<i>Dictyosoma_burgeri</i> _NC_053709	0,0333	0,0345	0,0345	0,0296	0,0296	0,0117	0,0009
11	<i>Doederleinia_berycoides</i> _AP009181	0,0681	0,0671	0,0671	0,0623	0,0623	0,0676	0,0675
12	<i>Eumesogrammus_praecisus</i> _LC495485	0,0352	0,0360	0,0361	0,0326	0,0327	0,0349	0,0356
13	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621235	0,0268	0,0280	0,0280	0,0227	0,0227	0,0265	0,0285
14	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621236	0,0268	0,0280	0,0280	0,0227	0,0227	0,0264	0,0285
15	<i>Leptoclinus_maculatus</i> _LC493904	0,0319	0,0314	0,0314	0,0294	0,0294	0,0315	0,0326
16	<i>Lumpenus_lampretaeformis</i> _LC493920	0,0318	0,0321	0,0321	0,0279	0,0279	0,0298	0,0309
17	<i>Lycenchelys_kolthoffi</i> _LC493919	0,0401	0,0400	0,0401	0,0360	0,0360	0,0378	0,0385
18	<i>Lycenchelys_sarsii</i> _LC493908	0,0403	0,0409	0,0409	0,0361	0,0361	0,0380	0,0387
19	<i>Lycodes_brevipes</i> _MK133251	0,0392	0,0396	0,0397	0,0352	0,0352	0,0355	0,0361
20	<i>Lycodes_polaris</i> _MK910376	0,0387	0,0393	0,0394	0,0354	0,0354	0,0349	0,0355
21	<i>Lycodes_reticulatus</i> _LC493905	0,0380	0,0390	0,0390	0,0347	0,0347	0,0353	0,0363
22	<i>Lycodes_tanaka</i> _KX148472	0,0384	0,0392	0,0393	0,0351	0,0351	0,0350	0,0356
23	<i>Melanostigma_atlanticum</i> _LC493916	0,0418	0,0427	0,0427	0,0381	0,0382	0,0394	0,0409
24	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MK568985	0,0072	0,0162	0,0162	0,0227	0,0227	0,0316	0,0326
25	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MT345889	0,0049	0,0146	0,0147	0,0215	0,0215	0,0326	0,0336
26	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MZ046378	0,0049	0,0146	0,0146	0,0215	0,0214	0,0328	0,0338
27	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MT006232	0,0003	0,0148	0,0149	0,0223	0,0223	0,0326	0,0333
28	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046377	0,0002	0,0148	0,0149	0,0223	0,0223	0,0327	0,0333
29	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046379		0,0149	0,0149	0,0223	0,0223	0,0327	0,0333
30	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT548146	0,0901		0,0002	0,0226	0,0226	0,0344	0,0347
31	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT559430	0,0903	0,0004		0,0226	0,0226	0,0345	0,0347
32	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561268	0,1323	0,1336	0,1338		0,0001	0,0286	0,0296
33	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561269	0,1324	0,1337	0,1339	0,0003		0,0285	0,0297
34	<i>Pholis_crassispina</i> _AP004449	0,1863	0,1946	0,1951	0,1657	0,1656		0,0115
35	<i>Pholis_fangi</i> _KT372213	0,1892	0,1954	0,1956	0,1710	0,1711	0,0703	
36	<i>Pholis_gunnellus</i> _NC_052755	0,1825	0,1870	0,1873	0,1635	0,1631	0,0768	0,0886
37	<i>Pholis_nebulosa</i> _KT343661	0,1856	0,1930	0,1935	0,1646	0,1648	0,0047	0,0688
38	<i>Pholis_picta</i> _MT610906	0,1736	0,1771	0,1773	0,1255	0,1254	0,0439	0,0870
39	<i>Stichaeus_grigorjewi</i> _MK240352	0,1970	0,1961	0,1959	0,1794	0,1796	0,1884	0,1937
40	<i>Stichaeus_nozawae</i> _MK561854	0,1964	0,1946	0,1945	0,1780	0,1781	0,1881	0,1937
41	<i>Xiphister_atropurpureus</i> _KY657279	0,2053	0,2056	0,2055	0,2014	0,2015	0,2116	0,2151

Таблица 3 (продолжение)

№	Вид	36	37	38	39	40	41
1	<i>Anarhichas_denticulatus</i> _LC493903	0,0317	0,0327	0,0315	0,0301	0,0302	0,0345
2	<i>Anarhichas_lupus</i> _LC493902	0,0321	0,0328	0,0318	0,0309	0,0309	0,0352
3	<i>Anarhichas_minor</i> _KX118021	0,0315	0,0327	0,0318	0,0297	0,0297	0,0345
4	<i>Anarhichas_orientalis</i> _LC493930	0,0329	0,0338	0,0328	0,0311	0,0312	0,0359
5	<i>Anarrhichthys_ocellatus</i> _MG551528	0,0342	0,0350	0,0335	0,0325	0,0328	0,0372
6	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627595	0,0286	0,0287	0,0269	0,0316	0,0316	0,0347
7	<i>Askoldia_variegata</i> _MT627596	0,0285	0,0287	0,0269	0,0316	0,0316	0,0350
8	<i>Bothrocara_hollandi</i> _MK069496	0,0364	0,0363	0,0363	0,0356	0,0355	0,0397
9	<i>Chirolophis_ascanii</i> _NC_052765	0,0352	0,0361	0,0356	0,0293	0,0292	0,0340
10	<i>Dictyosoma_burgeri</i> _NC_053709	0,0148	0,0114	0,0143	0,0342	0,0341	0,0389
11	<i>Doederleinia_berycoides</i> _AP009181	0,0650	0,0670	0,0658	0,0635	0,0633	0,0687
12	<i>Eumesogrammus_praecisus</i> _LC495485	0,0338	0,0350	0,0337	0,0235	0,0236	0,0288
13	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621235	0,0263	0,0264	0,0247	0,0291	0,0289	0,0338
14	<i>Kasatkia_memorabilis</i> _MT621236	0,0263	0,0264	0,0248	0,0291	0,0289	0,0338
15	<i>Leptoclinus_maculatus</i> _LC493904	0,0309	0,0316	0,0300	0,0288	0,0286	0,0340
16	<i>Lumpenus_lampraeiformis</i> _LC493920	0,0296	0,0296	0,0290	0,0280	0,0278	0,0326
17	<i>Lycenchelys_kolthoffi</i> _LC493919	0,0378	0,0375	0,0360	0,0348	0,0349	0,0387
18	<i>Lycenchelys_sarsii</i> _LC493908	0,0385	0,0378	0,0362	0,0354	0,0355	0,0394
19	<i>Lycodes_brevipes</i> _MK133251	0,0356	0,0353	0,0344	0,0345	0,0344	0,0387
20	<i>Lycodes_polaris</i> _MK910376	0,0352	0,0347	0,0342	0,0350	0,0349	0,0387
21	<i>Lycodes_reticulatus</i> _LC493905	0,0352	0,0352	0,0344	0,0341	0,0341	0,0383
22	<i>Lycodes_tanakae</i> _KX148472	0,0348	0,0348	0,0343	0,0343	0,0343	0,0384
23	<i>Melanostigma_atlanticum</i> _LC493916	0,0392	0,0392	0,0388	0,0382	0,0382	0,0425
24	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MK568985	0,0315	0,0315	0,0297	0,0354	0,0355	0,0382
25	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MT345889	0,0317	0,0326	0,0299	0,0349	0,0348	0,0370
26	<i>Opisthocentrus_ocellatus</i> _MZ046378	0,0320	0,0327	0,0301	0,0351	0,0350	0,0370
27	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MT006232	0,0319	0,0325	0,0302	0,0349	0,0348	0,0367
28	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046377	0,0320	0,0325	0,0302	0,0348	0,0347	0,0367
29	<i>Opisthocentrus_tenuis</i> _MZ046379	0,0319	0,0325	0,0302	0,0349	0,0348	0,0368
30	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT548146	0,0328	0,0341	0,0309	0,0348	0,0345	0,0369
31	<i>Opisthocentrus_zonope</i> _MT559430	0,0329	0,0342	0,0310	0,0348	0,0345	0,0369
32	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561268	0,0282	0,0284	0,0213	0,0314	0,0311	0,0359
33	<i>Pholidapus_dybowskii</i> _MT561269	0,0282	0,0284	0,0212	0,0314	0,0311	0,0359
34	<i>Pholis_crassispina</i> _AP004449	0,0128	0,0010	0,0072	0,0330	0,0330	0,0381
35	<i>Pholis_fangi</i> _KT372213	0,0148	0,0112	0,0142	0,0341	0,0342	0,0388
36	<i>Pholis_gunnellus</i> _NC_052755		0,0127	0,0148	0,0325	0,0325	0,0366
37	<i>Pholis_nebulosa</i> _KT343661	0,0761		0,0070	0,0329	0,0328	0,0379
38	<i>Pholis_picta</i> _MT610906	0,0888	0,0427		0,0326	0,0324	0,0380
39	<i>Stichaeus_grigorjewi</i> _MK240352	0,1858	0,1881	0,1854		0,0010	0,0285
40	<i>Stichaeus_nozawae</i> _MK561854	0,1854	0,1876	0,1846	0,0047		0,0284
41	<i>Xiphister_atropurpureus</i> _KY657279	0,2050	0,2107	0,2108	0,1644	0,1641	

Примечание: *p* – ниже диагонали, *S.d.* (стандартная ошибка) – выше диагонали.

Таблица 4 – Матрица генетических расстояний (p) между исследуемыми особями семейства Opisthocentridae и *L. maculatus* (Lumpenidae) по объединенным белковым генам митохондриальной ДНК

№	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>A. variegata_MT627595</i>														
2	<i>A. variegata_MT627596</i>	0,0016													
3	<i>K. memorabilis_MT621235</i>	0,0829	0,0827												
4	<i>K. memorabilis_MT621236</i>	0,0829	0,0827	0,0000											
5	<i>L. maculatus_LC493904</i>	0,1040	0,1046	0,0936	0,0936										
6	<i>O. ocellatus_MK568985</i>	0,0821	0,0817	0,0958	0,0958	0,1105									
7	<i>O. ocellatus_MT345889</i>	0,0769	0,0768	0,0929	0,0929	0,1087	0,0157								
8	<i>O. ocellatus_MZ046378</i>	0,0770	0,0767	0,0932	0,0932	0,1089	0,0152	0,0020							
9	<i>O. tenuis_MT006232</i>	0,0791	0,0789	0,0936	0,0936	0,1097	0,0249	0,0171	0,0169						
10	<i>O. tenuis_MZ046377</i>	0,0790	0,0790	0,0939	0,0939	0,1098	0,0248	0,0168	0,0166	0,0005					
11	<i>O. tenuis_MZ046379</i>	0,0789	0,0789	0,0938	0,0938	0,1096	0,0248	0,0167	0,0165	0,0005	0,0002				
12	<i>O. zonope_MT548146</i>	0,0817	0,0819	0,0973	0,0973	0,1078	0,0568	0,0513	0,0511	0,0521	0,0521	0,0521			
13	<i>O. zonope_MT559430</i>	0,0817	0,0819	0,0973	0,0973	0,1078	0,0570	0,0515	0,0512	0,0522	0,0522	0,0522	0,0002		
14	<i>P. dybowskii_MT561268</i>	0,0619	0,0616	0,0794	0,0794	0,1010	0,0794	0,0751	0,0750	0,0779	0,0781	0,0779	0,0788	0,0789	
15	<i>P. dybowskii_MT561269</i>	0,0620	0,0618	0,0793	0,0793	0,1009	0,0794	0,0752	0,0751	0,0779	0,0781	0,0780	0,0788	0,0790	0,0001

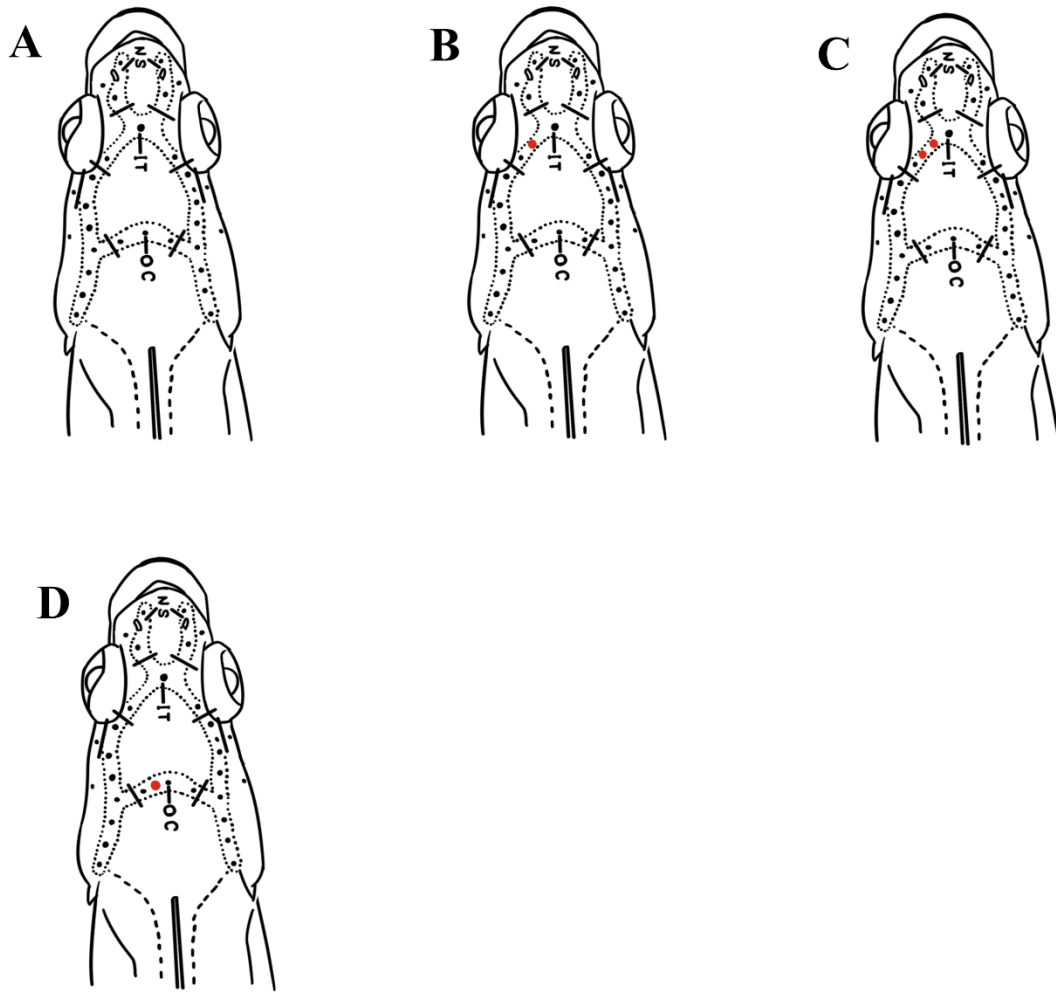


Рисунок 1 – Схематическое строение сейсмодатчика *O. ocellatus*.
Красным кружком обозначены дополнительные поры сейсмодатчика.
Обозначение каналов см. в тексте

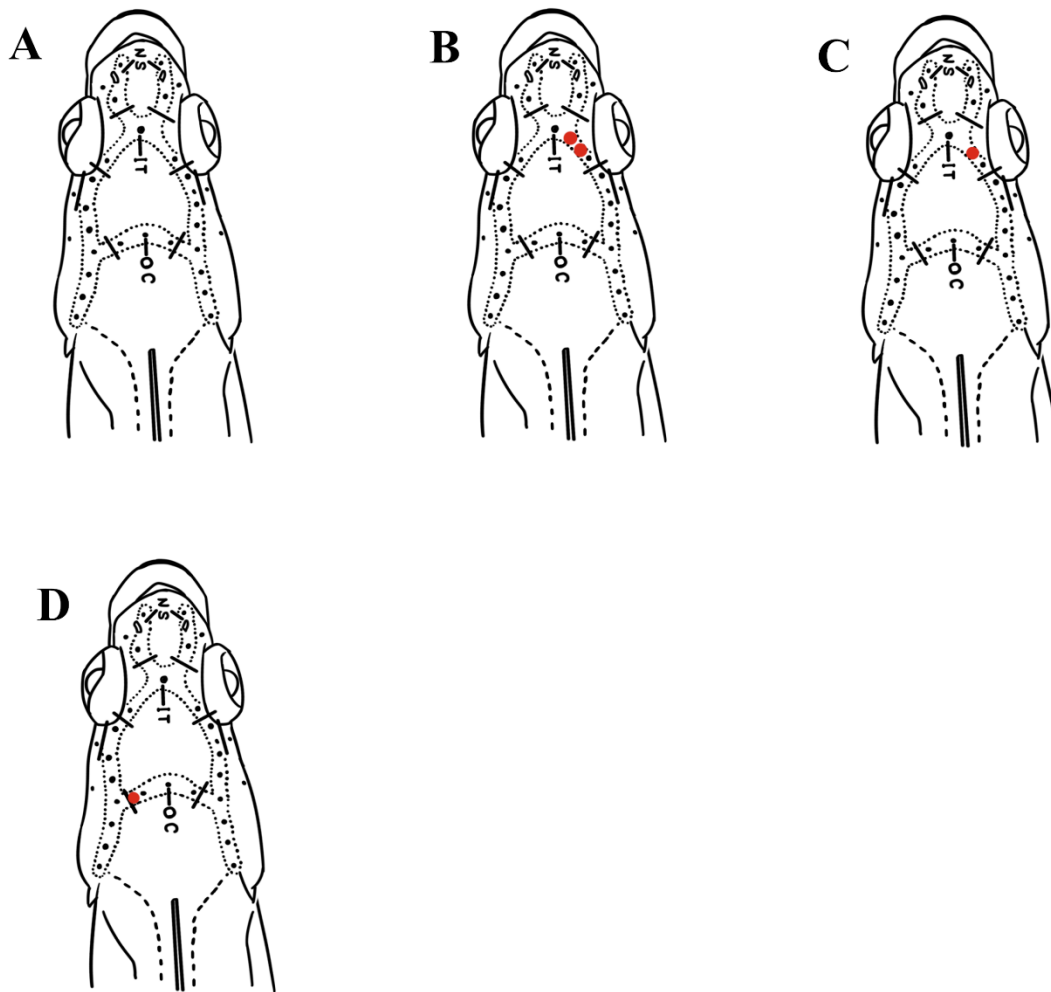


Рисунок 2 – Схематическое строение сейсмосенсорной системы *O. tenuis*. Красным кружком обозначены дополнительные поры сейсмосенсорной системы. Обозначение каналов см. в тексте

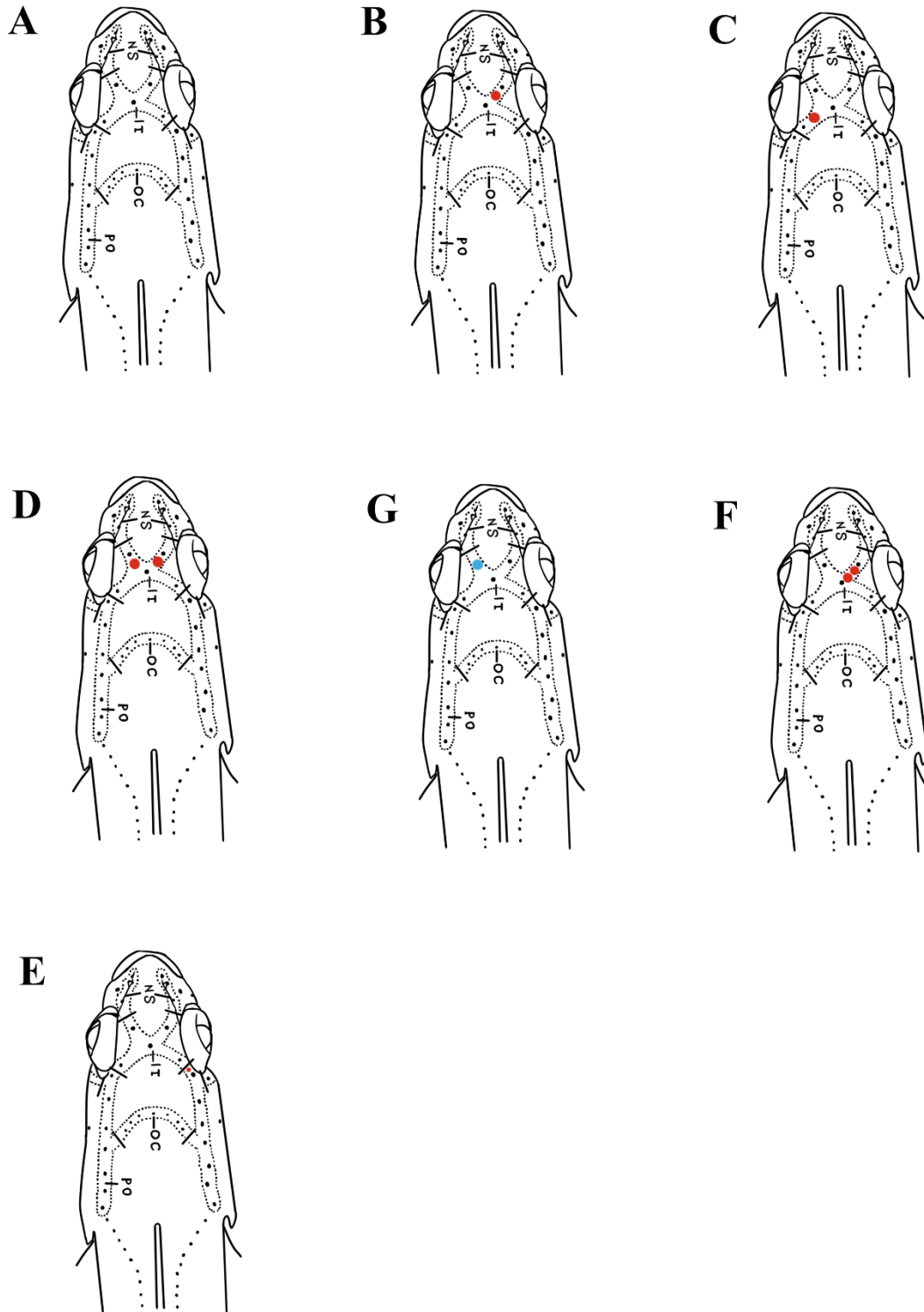


Рисунок 3 – Схематическое строение сейсмодатчика *Ph. dybowskii*. Красным кружком обозначены дополнительные поры, синим кружком – редуцированные поры сейсмодатчика. Обозначение каналов см. в тексте

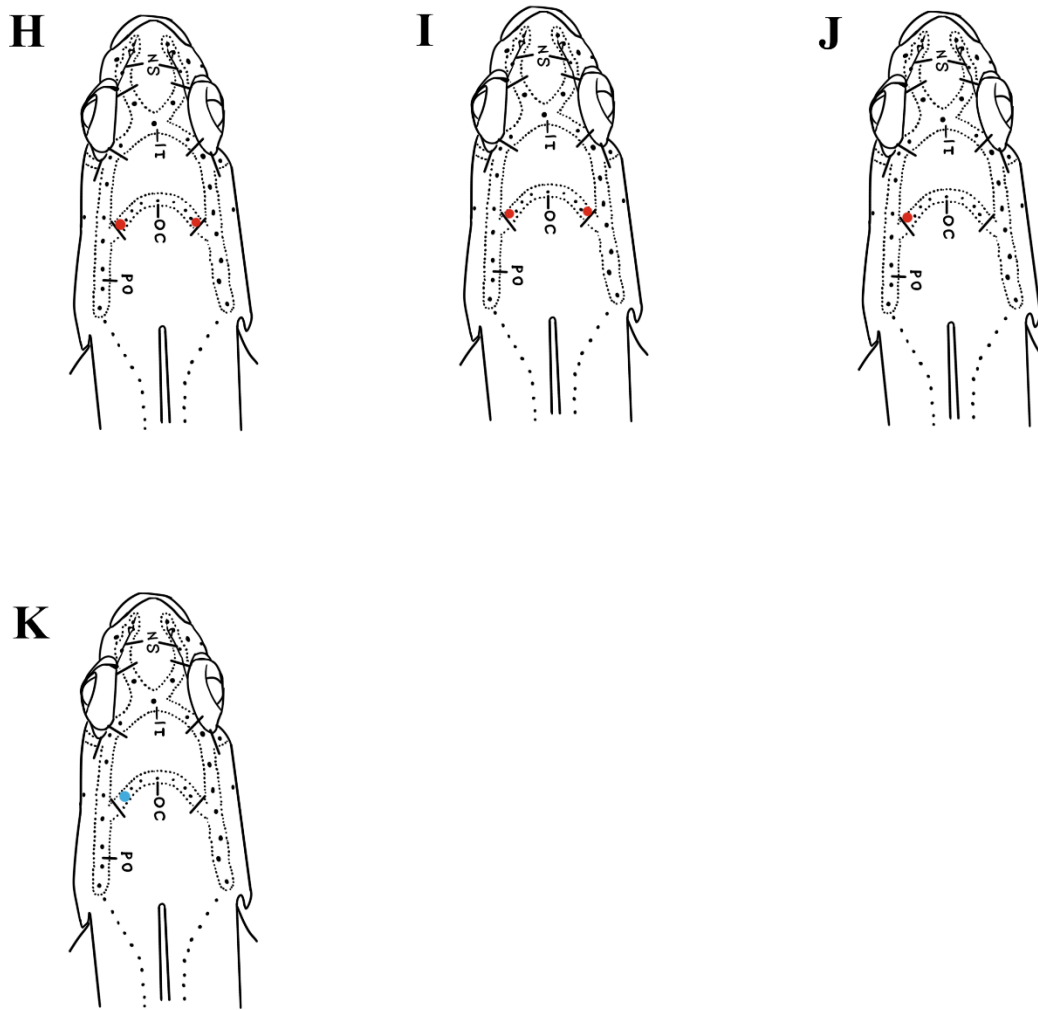


Рисунок 4 – Схематическое строение сейсмодатчика *Ph. dybowskii*. Красным кружком обозначены дополнительные поры, синим кружком – редуцированные поры сейсмодатчика. Обозначение каналов см. в тексте