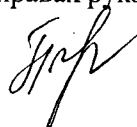


Дальневосточное отделение Российской Академии наук  
Институт биологических проблем Севера

---

На правах рукописи

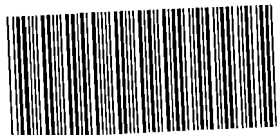


Поезжалова-Чегодаева Елена Александровна

**Систематика и биология бельдюг рода  
*Zoarces* (Zoarcidae)  
северной части Охотского моря**

03.02.06 – ихтиология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



**005044121**

17 МАЯ 2012

Петропавловск-Камчатский – 2012

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии «Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской Академии наук»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор,  
чл.-корр. РАН, заслуженный деятель науки РФ  
**Черешнев Игорь Александрович**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
профессор КамчатГТУ  
старший научный сотрудник  
**Бугаев Виктор Федорович**

доктор биологических наук  
директор КФ ТИГ ДВО РАН  
**Токранов Алексей Михайлович**

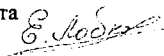
Ведущая организация: **«Северо-Восточный государственный университет» СВГУ**

Защита состоится «29» мая 2012 г., в 14-30 часов на заседании диссертационного совета Д 307.008.01 при Камчатском государственном техническом университете по адресу: 683003 г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35.  
Факс 8 (4152) 420-501

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Камчатского государственного технического университета (г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ленинградская, 41а), с авторефератом – на официальных сайтах Министерства образования и науки РФ ([vak2.ed.gov.ru](http://vak2.ed.gov.ru)) и [www.kamchatgtu.ru](http://www.kamchatgtu.ru)

Автореферат разослан «16» апреля 2012 г.

И. о. ученого секретаря диссертационного совета  
Д 307.008.01, д. б. н.

 Е. Г. Лобков

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** Бельдюги рода *Zoarces* Cuvier, 1829 (сем. Zoarcidae) – обычные обитатели литоральной и сублиторальной зон морей Северного полушария, ведущие донный, малоподвижный образ жизни; во время отливов часто остаются в литоральных «ваннах», под камнями, в прибрежье предпочитают биотопы с зарослями водорослей и крупнокаменистым грунтом. Эти рыбы отличаются очень широким экологическим диапазоном и способны обитать при отрицательных (зимой) и относительно высоких положительных (летом) температурах в совершенно пресной, солоноватой и морской воде.

Из северной части Охотского моря ранее была известна только восточная бельдюга (Шмидт, 1950; Линдберг, Красюкова, 1975; Черешнев и др., 2005). Вместе с ней в некоторых районах Тауйской губы была поймана новая форма бельдюги, у которой в начале спинного плавника было 1 (реже 2–3) крупное черное пятно, что характерно для бельдюги Гилла *Z. gillii*, живущей в Японском и Желтом морях. Детальное исследование показало, что новая форма отличается от бельдюги Гилла и других видов рода целым комплексом морфологических признаков, структурой митохондриального генома и особенностями биологии, на основании чего описана как новый вид рода – бельдюга Федорова *Z. fedorovi* (Черешнев и др., 2007, 2009; Радченко и др., 2005, 2008, 2010). Из прибрежных вод у побережья Западной Камчатки ранее была известна бельдюга, определенная как восточная *Z. elongatus* (Борец, 1997; Шейко, Федоров, 2000; Токранов, 2005; Ильинский, Кузнецова, 2010), но позднее с глубины 96 м был описан новый вид – бельдюга Андрияшева *Z. andriashevi* (Парин и др., 2005), которую первоначально, по наличию крупного черного пятна в начале спинного плавника (как и в случае с бельдюгой Федорова), также отнесли к бельдюге Гилла (Григорьев, 2004). Однако по данным М. В. Назаркина среди 600 экз. просмотренных бельдюг, пойманных во время донной траловой съемки у побережья Западной Камчатки (т. е. откуда была известна восточная бельдюга и описана бельдюга Андрияшева), не оказалось восточной бельдюги, а у всех изученных бельдюг в начале спинного плавника было крупное черное пятно, характерное для бельдюги Андрияшева. Именно к этому виду и была отнесена новая форма после тщательного морфологического и молекулярно-генетического исследования (Черешнев, 2009; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Описание двух новых видов стимулировало изучение систематики и филогении не только североохотоморских бельдюг, но и всех остальных видов рода *Zoarces*, который в настоящее время представлен 6-ю видами – североатлантическими: американской *Z. americanus* (северо-западное побережье Атлантического океана) и европейской *Z. viviparus* бельдюгами (северо-восточное побережье), а также северо-тихоокеанскими – северо-охотоморскими бельдюгами Федорова, Андрияшева, восточной (живет также в Японском море) и бельдюгой Гилла, обитающей в южной части ареала рода (Черешнев, Чегодаева, 2006 а–в, 2007; Черешнев и др., 2007, 2008, 2009; Радченко и др., 2006, 2008 а, б, 2009 а, 2010; Чегодаева, 2009 а–в; Поезжалова–Чегодаева, 2010 а, б; Чегодаева, Черешнев, 2007, 2008, 2010; Чегодаева, Воскобойникова, 2009, 2010; Воскобойникова и др., 2010; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011). Поскольку биология североохотоморских бельдюг не изучена, за исключением бельдюги

Андрияшева, по которой имеются некоторые биологические данные (Токранов, 2005; Ильинский, Кузнецова, 2010), особое внимание в работе уделено различным вопросам, связанным с образом жизни, структурой популяции, ростом, размножением, питанием бельдюг Федорова и восточной из района исследований (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011).

Содержание проделанной работы определялось поставленными целью и задачами, которые заключались в следующем.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы состояла в изучении систематики, морфологии, родственных отношений и особенностей биологии трех видов бельдюг рода *Zoarces* северной части Охотского моря. Для выполнения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Изучить изменчивость морфологических признаков и сделать подробные описания каждого вида бельдюг района исследований с установлением диагностических признаков;

2. Провести сравнительный анализ североохотоморских бельдюг по внешним морфологическим и остеологическим признакам, а также по структуре отдельных генов митохондриальной ДНК;

3. Изучить морфологическую изменчивость и провести сравнение бельдюг рода *Zoarces* мировой фауны по внешним морфологическим и остеологическим признакам, а также по структуре отдельных генов митохондриальной ДНК;

4. Установить родственные отношения видов рода *Zoarces*;

5. Разработать определительные таблицы тихоокеанских видов и всех видов рода *Zoarces* мировой фауны;

6. Изучить в сравнительном плане характер развития пигментации и скелета бельдюг в процессе индивидуального развития;

7. Исследовать особенности биологии североохотоморских бельдюг и выявить видоспецифичные черты образа жизни этих рыб.

**Научная новизна работы.** Описан новый для науки вид бельдюги *Zoarces fedorovi* Chereshev, Nazarkin, Chegodaeva, 2007 из Тауйской губы Охотского моря, впервые изучена изменчивость морфологических признаков и сделаны подробные описания бельдюг из северной части Охотского моря; составлены определительные таблицы охотоморских и всех шести видов рода *Zoarces* мировой фауны. Выявлен характер развития пигментации и скелета бельдюги Федорова в онтогенезе.

Впервые проведено сравнительное остеологическое изучение всех видов бельдюг мировой фауны; последующий кладистический анализ подтвердил их видовой статус, позволил выделить примитивные и продвинутые виды и группы видов рода *Zoarces*.

Впервые исследована изменчивость нуклеотидных последовательностей некоторых генов митохондриального генома бельдюг мировой фауны и выявлены филогенетические группы в роде *Zoarces*.

Описаны особенности биологии и выявлены видоспецифичные черты всех трех видов бельдюг из северной части Охотского моря.

**Практическое значение.** Представленные сведения расширяют наши знания о биологическом разнообразии прибрежных рыб дальневосточных морей

России. Они уточняют границы ареалов видов бельдюг в Охотском море и дают их точную идентификацию на основании подробных морфологических описаний и определительных таблиц. Использование многолетних данных о состоянии численности популяций бельдюг, а также в целом рыб литорально-го комплекса перспективно для оценки качества среды прибрежных акваторий. Данные по систематике, морфологии, филогении и особенностях биологии бельдюг мировой фауны могут быть использованы в учебных пособиях и курсах лекций на биологических факультетах высших учебных заведений. Сравнительно редкая встречаемость и низкая численность популяций послужили основанием для включения бельдюги Федорова в «Красную книгу Магаданской области» (Черешнев и др., 2008).

**Личное участие автора.** Автор принимал участие в сборе материала в различных районах Тайской губы; в приготовлении и зарисовке препаратов для онтогенетических, морфологических и остеологических исследований; в определении пойманных экземпляров бельдюг для молекулярно-генетической идентификации; в проведении полного биологического анализа массовых серий экземпляров видов, статистической обработке данных.

**Апробация.** Материалы диссертации докладывались на дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А. П. Васьяковского «Геология, география и биологическое разнообразие Северо-востока России» (Магадан, 2006 г.), на конференциях аспирантов, соискателей и молодых исследователей Северо-Восточного государственного университета «Идеи, гипотезы, поиски...» (Магадан, 2006, 2007, 2009 гг.), на Всероссийской научной конференции, посвященной памяти академика К. В. Симакова (Магадан, 2009 г.), на заседании Ученого совета ИБПС ДВО РАН (2012 г.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 27 работ, в том числе 1 монография и 9 статей в журналах перечня ВАК.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, семи глав, выводов и списка литературы. Работа иллюстрирована 44 рисунками и включает 26 таблиц. Список литературы состоит из 140 источников, из них 47 на иностранных языках. Общий объем диссертации составляет 230 страниц.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю признательность К. В. Регель, В. С. Жарникову, А. Е. Щербакову, Г. И. Атрашкевичу (все ИБПС ДВО РАН), В. В. Любомудрову (СВКНИ ДВО РАН), И. Н. Рязановой (ИБМ ДВО РАН), М. В. Назаркину (ЗИН РАН), П. К. Гудкову (СахНИРО); Б. П. Сафроненкову, Л. Л. Хованской, К. А. Смелянскому, А. С. Тымкино, Н. Н. Игнатову (МагаданНИРО), А. М. Токранову (КФТИГ ДВО РАН), Д. А. Терентьеву, Е. А. Михалютину, И. А. Буслову, А. В. Винникову, И. Ю. Спирину (КамчатНИРО), Н. Sakai (National Fisheries University, Shimonoseki, Japan), А. И. Пинчуку (University of Alaska, Fairbanks, USA), Е. Р. Потапову (Philadelphia University, Philadelphia, USA) за помощь в сборе материала по видам бельдюг Охотского моря и мировой фауны, а так же в организации и проведении экспедиционных работ. Особая благодарность О. А. Радченко и А. В. Петровской (ИБПС ДВО РАН) за проведение молекулярно-генетического изучения рода *Zoarces*, О. С. Воскобойниковой (ЗИН РАН), обучившей автора методикам остеологического и кладилистического анализов, а также научному руководителю И. А. Черешневу.

## Глава 1. Физико-географическая характеристика районов исследования

В данной главе приведены данные о физико-географических особенностях Охотского моря, при этом основное внимание уделено его северной части и прибрежным биотопам, в которых встречаются бельдюги. Описаны рельеф дна, климатические и гидрологические условия акваторий, особенности прибрежных биоценозов. Глава написана на основании литературных данных, дополненных собственными наблюдениями в Тауйской губе (Ковалев, 1970; Петелин, 1974; Кусакин, 1989; Чернявский, Радченко, 1994; Афанасьев и др., 1994; Шунтов, 2001; Регель, 2005; Черешнев, 2005, 2006; Черешнев и др., 2005; Фадеев, 2005; Шершенкова, Чернявский, 2006; Белый, 2006; Волобуев, Михайлов, 2006).

## Глава 2. Материал и методы исследования

Материалом для работы послужили коллекционные сборы трех видов бельдюг из разных районов Охотского моря, а также из южной части Японского моря (бельдюга Гилла), северо-восточной (европейская бельдюга) и северо-западной (американская бельдюга) Атлантики.

Рыб отлавливали руками или сачком под камнями во время отливов, ставными сетями и неводом в прибрежье, крючковой снастью из под льда. Материал фиксировали в 4% формалине, в лаборатории отмачивали и обрабатывали по принятым методикам (Правдин, 1966, Anderson, 1994). Возраст рыб определен по чешуе и отолитам, с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9.

Статистическая обработка данных проведена по стандартным методикам с использованием программного пакета Microsoft Excel. Биологические характеристики исследованы у 1221 экз. бельдюги Федорова (104 неполовозрелых, 573 самца и 544 самки), у 185 экз. восточной бельдюги (10, 88 и 72), у 27 экз. бельдюги Андрияшева (0/10/17).

Изучение внешней морфологии, подсчет меристических признаков, промеры головы, туловища и плавников проведены на фиксированных экземплярах. Особенности окраски исследовали на свежих и фиксированных экземплярах. Для подсчета числа лучей в плавниках и позвонков изготавливали большие серии ализариновых препаратов бельдюг (Якубовски, 1970; Potthof, 1984), или использовали рентгенограммы. На ализариновых препаратах изучали также топографию и форму костей головы и поясов конечностей.

Для изучения развития пигментации и скелета бельдюги Федорова в онтогенезе были взяты личинки (*TL* 10,7–43,0 мм) от 9 самок, пойманных в устье р. Кулькиты. Изготовлены 92 тотальных остеологических препарата этих личинок, окрашенных ализарином (32), альциановым синим (29) и комплексным окрашиванием (21) (Potthoff, 1984). Рисунки выполнены при помощи цифровой фотокамеры Pentax, установленной на бинокулярном микроскопе.

Кроме собственных изучены коллекции бельдюг и некоторых видов из близких семейств подотряда *Zoarcoidei* из фондовой коллекции Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург).

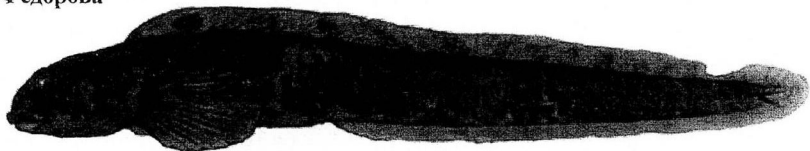
Материалом для генетических исследований послужили образцы фиксированных в 96%-ном этиловом спирте мышц. Для определения генетической дифференциации бельдюг использован анализ нуклеотидных последователь-

ностей участков генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Всего проанализировано 28 экз. бельдюг, относящихся к 6 видам рода: *Z. elongatus*, *Z. fedorovi*, *Z. viviparus*, *Z. andriashevi*, *Z. americanus*, *Z. gillii* (Радченко и др., 2010).

### Глава 3. Морфологическая характеристика бельдюг рода *Zoarces* северной части Охотского моря

В главе приведены подробное морфологическое описание каждого вида бельдюг района исследований, включающее диагноз вида, внешнюю морфологию, остеологические особенности, изменчивость счетных признаков и отдельных пропорций головы и туловища, сеймосенсорную систему, осевой скелет и скелет плавников, чешуйный покров, окраску, а также данные по распространению и биотопическому распределению. Ниже для видов бельдюг приведены только рисунок, диагноз и сведения о распространении.

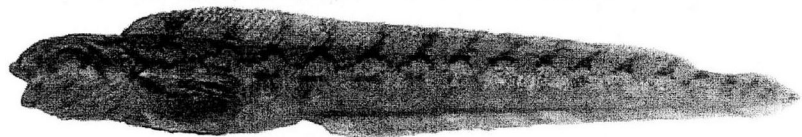
#### *Zoarces fedorovi* Cherechnev, Nazarkin et Chegodaeva, 2007 – Бельдюга Федорова



**Диагноз.** В передней части спинного плавника обычно одно крупное черное овальное пятно. Темные полосы на спинном плавнике косые, направлены большей частью верхними концами вперед. Parietalia широко разделены supraoccipitale. Основная, медиальная туловищная линия невроматов имеет плавный перегиб книзу в районе 18–24 невроматов. Голова крупная, 5,0–5,4 раза в *TL*; антеанальное расстояние большое, 2,2–2,5 раза в *TL*; парные плавники короткие (грудной 1,4–1,5 раза, брюшной 4,2–4,6 раза в длине головы). Позвонков 96–108, *D* 89–107, *A* 73–89, *C* 9–12. В грудном плавнике 15–18 (чаще 16) лучей.

**Распространение.** Известна только из северной части Охотского моря. Кроме типового местообитания в районе устья р. Кулькаты (зал. Одян), в Тауйской губе была обнаружена также в Ольском лимане и в Амахтонском заливе, а за ее пределами – в бух. Кекурная на п-ове Пьягина (устье р. Пронькина), и на значительном удалении к северо-востоку – в бух. Имповеем п-ова Тайгонос.

#### *Zoarces elongatus* Kner, 1868 – Восточная бельдюга



**Диагноз.** На спинном плавнике равномерно расположены темные, неширокие косые полосы, направленные верхними концами назад. Сливаясь с продольным рядом пятен на боках они образуют своеобразный сетчатый рисунок на верхней части тела. Parietalia широко разделены supraoccipitale. Ос-

новная, медиальная туловищная боковая линия имеет обычно резкий перегиб по 30–42 невромасту. Голова средней величины, 6,1–6,7 раз в *TL*; антеанальное расстояние небольшое, 2,6–2,8 раза в *TL*; грудные плавники длинные, 1,1–1,3 раза в длине головы, брюшные короткие, 4,6–4,8 раза в длине головы. Позвонков 113–130, *D* 113–130, *A* 92–103, *C* 10–11. В грудном плавнике 17–22 (19) луча.

**Распространение.** Обнаружена в Ольском лимане, в бухтах Гертнера, Нагаева и Светлая, у о. Недоразумения, вдоль Арманского побережья, в районах горла Янского и Тауйского лиманов в Мотыклейском заливе и в зал. Уты бух. Шестакова. К юго-западу и к югу от Тауйской губы восточная бельдюга известна из районов Шантарских островов (Линдберг, Дулькейт, 1929; Шмидт, 1950), у обоих побережий о. Сахалин и в северной части Японского моря, у южных Курильских островов и Японии у берегов Хоккайдо, в Северном Приморье (Линдберг, Красюкова, 1975; Федоров и др., 2003; Марченко, 2004; Колпаков, 2004; The Fishes..., 1984; Fishes..., 2002).

***Zoarces andriashevi* Parin, Grigoryev et Karmovskaya, 2005 – Бельдюга Андрияшева**



**Диагноз.** В передней части спинного плавника всегда одно крупное, черное овальное пятно. Темные полосы на спинном плавнике относительно узкие, косые, направлены под острым углом верхними концами вперед. На боках тела продольный ряд из 11–16 довольно крупных белых, округлых или неправильной формы пятен, иногда под ним еще один ряд белых пятен или крапин. Parietalia разделены supraoccipitale. Основная медиальная туловищная линия невромастов обычно имеет плавный изгиб в районе 27–36 невромастов. Голова небольшая, 6,1–6,4 раза в *TL*; антеанальное расстояние короткое, 2,8–3,0 раза в *TL*; парные плавники длинные (грудной 1,2–1,3 раза, брюшной 3,6–4,1 раза в длине головы). Позвонков 115–121, *D* 114–121, *A* 93–100, *C* 10–11 лучей. В грудном плавнике 17–20 (18–19).

**Распространение.** Обитает в восточной части Охотского моря на западнокамчатском шельфе между 51° и 60° с. ш. (Токранов, 2003, 2005; Григорьев, 2004; Ильинский, Кузнецова, 2010; Назаркин М. В., персональное сообщение). Вид описан по экземплярам, добытым с глубины 96 м в районе с координатами 54°02' с. ш. и 155°01' в. д. (Григорьев, 2004; Парин и др., 2005).

**Глава 4. Сравнительная характеристика и родственные отношения бельдюги рода *Zoarces* северной части Охотского моря (по морфологическим и молекулярно-генетическим данным)**

**Морфологические данные.** Первоначально бельдюга Федорова по наличию в передней части спинного плавника крупного черного пятна была отнесена к бельдюге Гилла *Z. cf. gillii* (Черешнев и др., 1999, 2001). Дальнейшее изучение показало, что бельдюга Федорова представляет собой самостоятель-



ный вид, хорошо отличающийся от бельдюги Гилла и от восточной бельдюги целым комплексом внешних морфологических и остеологических признаков (Черешнев и др., 2007).

В июле 2008 г. у побережья Западной Камчатки М. В. Назаркиным была обнаружена новая, морфологически очень своеобразная форма бельдюги, ранее неизвестная из данного района (Борец, 1997; Токранов, 2005; Парин и др., 2005). В результате проведенных морфологических и остеологических исследований она была отнесена нами к виду *Z. andriashevi* (Черешнев и др., 2009).

Бельдюги Андрияшева и Федорова весьма сходны по окраске: в передней части спинного плавника этих двух видов имеется крупное, овальное, черное, иногда глазчатое пятно, темные полосы на спинном плавнике у обоих видов наклонены к голове. У восточной бельдюги пятно в начале спинного плавника отсутствует, полосы на спинном плавнике отчетливо отклонены к хвосту.

По меристическим признакам от всех других бельдюг резко отличается бельдюга Федорова, обладающая наименьшими значениями большинства сравниваемых признаков (*Vert. a*, *Vert. c.*, *Vert.*,  $D_1$ ,  $D_2$ ,  $D$ ,  $A$ ,  $P$ ,  $rb./vert.$ , *ПКЛ*, *n. LI*), по некоторым из них (*Vert. c.*, *Vert. D*,  $A$ , *n. LI*) наблюдается хиатус (табл. 1). Среди бельдюг, обладающих высокими значениями счетных признаков, выделяется восточная бельдюга, у которой самые большие средние значения *Vert. c.*, *Vert. D*,  $A$ ,  $P$ , *sp. br. 2*, *sp. br.*, *ПКЛ*, *n. LI*, хотя хиатус с бельдюгой Андрияшева отсутствует.

Бельдюга Федорова хорошо отличается от двух других видов более крупной, высокой и широкой в задней части (*ic2*) головой, высоким телом, наиболее длинными расстояниями *aD*, *aA*, *aV*, *aP* и *VA*; по этим признакам ближе друг к другу бельдюги Андрияшева и восточная (табл. 2). В целом наибольшие отличия от двух других видов по пропорциям головы, тела и плавников характерны для бельдюги Федорова.

Остеологические исследования трех видов бельдюг позволили выявить целый комплекс отличий, которые следует рассматривать как межвидовые (Поезжалова-Чегодаева 2010 а, б). Основные отличия нев록раниума обнаружены в форме и строении межчелюстной кости, парасфеноида, лобных костей, сошника, верхнезатылочной кости. Строение висцерального скелета в целом сходно; основным отличием является форма квадратной кости (*quadratum*), задней крыловидной кости (*metapterigoideum*) и подкрышечной кости (*suboperculum*), а также *basihyale*, в скелете грудных плавников – в форме *coracoideum*. Сравнительно-osteологический анализ показал, что *Z. fedorovi* в наибольшей степени отличается от двух других видов бельдюг, обитающих в северной части Охотского моря: в частности, из 14 остеологических признаков, по которым отмечены самые значительные отличия между видами, бельдюга Федорова отличается от бельдюги Андрияшева по 12, от восточной бельдюги – по 8 признакам; последняя отличается от бельдюги Андрияшева также по 8 признакам (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011: табл. 8).

При значительном сходстве в характере окраски спинного плавника, бельдюги Федорова и Андрияшева существенно различаются по большинству счет-

Таблица 1. Меристические признаки бельдюг северной части Охотского моря (Черешнев, Пожжалова-Чегодаева, 2011)

Признаки	1. <i>Zoarces andriashevi</i>			2. <i>Zoarces andriashevi</i>		
	Lim	М	Экз.	Lim	М	Экз.
<i>Vert. a.</i>	23	23	4	22–24	23,1	55
<i>Vert. c.</i>	93–98	95,5	4	92–98	95,0	53
<i>Vert.</i>	116–121	118,5	4	115–121	118,1	54
<i>D<sub>1</sub></i>	75–82	78,0	4	75–78	80,4	53
<i>D<sub>2</sub></i>	11–15	13,5	4	10–16	12,3	56
<i>D<sub>3</sub></i>	25–30	26,8	4	22–30	25,0	25
<i>D</i>	116–121	118,3	4	114–121	118,1	25
<i>A</i>	94–99	96,3	4	93–100	95,9	24
<i>P</i>	17–18	17,3	4	17–20	18,5	30
<i>V</i>	3–3	3	4	3–3	3	20
<i>r.br.</i>	6–6	6	4	6–6	6	20
<i>sp.br. 1</i>	–	4	1	2–4	2,9	20
<i>sp.br. 2</i>	–	10	1	8–11	9,9	20
<i>sp.br.</i>	–	14	1	10–15	12,8	20
<i>rb./vert.</i>	–	–	–	22–27	23,9	47
<i>ep./vert.</i>	–	–	–	17–25	20,9	39
<i>ПКП</i>	74–81	77,3	–	73–84	79,2	55
<i>n. L1</i>	–	–	4	27–36	30,0	25
Признаки	3. <i>Zoarces fedorovi</i>			4. <i>Zoarces elongatus</i>		
	Lim	М	Экз.	Lim	М	Экз.
<i>Vert. a.</i>	18–24	21,7	83	22–28	24,3	43
<i>Vert. c.</i>	75–89	80,6	83	93–104	98,0	43
<i>Vert.</i>	96–108	102,3	83	113–130	122,2	43
<i>D<sub>1</sub></i>	70–79	74,1	83	81–94	87,7	43
<i>D<sub>2</sub></i>	3–10	6,5	87	6–15	10,4	45
<i>D<sub>3</sub></i>	17–25	21,2	83	20–29	25,0	43
<i>D</i>	89–107	102,1	83	113–130	123,0	43
<i>A</i>	73–89	79,9	83	92–103	97,7	43
<i>P</i>	15–18	16,5	83	17–22	19,1	45
<i>V</i>	3–3	3	83	3–3	3	45
<i>r.br.</i>	6–6	6	83	6–6	6	45
<i>sp.br. 1</i>	2–5	3,3	67	2–6	3,7	25
<i>sp.br. 2</i>	8–10	9,0	67	10–13	11,3	25
<i>sp.br.</i>	11–14	12,4	67	13–18	15,0	25
<i>rb./vert.</i>	21–24	22,9	16	24–27	25,3	26
<i>ep./vert.</i>	23–28	25,2	15	16–26	21,0	26
<i>ПКП</i>	70–75	72,9	15	78–92	84,7	43
<i>n. L1</i>	13–26	20,2	87	30–42	36,9	59

ных признаков, пропорциям головы, плавников и туловища, остеологическим признакам. Восточная бельдюга, обладающая иной окраской плавников и спины, ближе к бельдюге Андрияшева по многим счетным признакам, но хорошо отличается от нее рядом пластических признаков. По комплексу всех морфо-

Таблица 2. Пластические признаки бельдюг северной части Охотского моря (Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011)

Признаки	1. <i>Zoarces andriashevi</i>			2. <i>Zoarces andriashevi</i>		
	Lim	М	Экз.	Lim	М	Экз.
TL, мм	155–195	174,0	7	172–218	180,0	16
B % TL						
c	15,6–16,4	16,1	6	15,6–16,8	16,3	16
H	8,4–9,4	9,1	6	8,3–9,5	9,0	16
aD	13,9–14,7	14,3	6	14,1–15,2	14,8	16
aA	33,7–35,1	34,5	6	33,0–35,2	34,7	16
aV	10,8–13,0	11,6	6	11,5–12,8	12,0	16
aP	15,1–16,1	15,5	6	14,5–16,0	15,4	16
VA	–	–	–	21,0–23,8	22,4	16
B % c						
io	9,4–12,5	10,5	7	10,5–13,0	12,2	16
ic1	–	–	–	40,0–45,6	43,1	16
ic2	48,1–50,9	48,9	7	50,0–53,1	51,2	16
hc1	–	–	–	40,4–44,0	42,6	16
hc2	51,0–52,8	52,0	7	49,6–51,8	50,0	16
iP	76,5–80,7	78,1	7	74,3–82,5	77,8	16
iP	23,7–32,8	28,7	7	26,6–31,4	28,9	16
IV	24,3–28,8	26,6	7	24,8–28,65	26,4	16
B % VA						
IP	–	–	–	53,3–61,9	56,6	16
Признаки	3. <i>Zoarces fedorovi</i>			4. <i>Zoarces elongatus</i>		
	Lim	М	Экз.	Lim	М	Экз.
TL, мм	155–206	189,3	9	167–225	190,5	12
B % TL						
c	18,6–20,1	19,0	9	15,0–16,4	16,1	12
H	10,7–11,8	11,2	9	9,9–10,7	10,3	12
aD	16,7–18,3	17,7	9	13,9–15,6	14,8	12
aA	40,3–44,3	42,8	9	36,2–38,6	37,6	12
aV	15,0–17,7	16,5	9	12,4–14,1	13,2	12
aP	18,0–18,9	18,5	9	14,7–16,0	15,4	12
VA	26,7–29,4	27,8	9	22,5–24,9	23,6	12
B % c						
io	13,2–15,0	13,9	9	15,9–18,2	16,7	12
ic1	50,5–52,7	51,6	9	57,4–58,2	57,9	12
ic2	71,1–73,7	72,6	9	66,7–68,7	67,9	12
hc1	44,1–46,6	45,3	9	50,0–53,6	51,1	12
hc2	52,1–55,8	54,6	9	59,4–63,6	60,7	12
iP	66,1–70,9	68,6	9	74,4–75,8	75,0	12
iP	31,2–33,3	32,3	9	33,3–36,4	34,9	12
IV	21,6–23,9	23,0	9	20,5–23,8	21,8	12
B % VA						
IP	43,7–49,0	46,5	9	50,0–52,6	51,0	12

логических признаков, включая окраску, максимальные отличия существуют между симпатричными бельдюгой Федорова и восточной.

**Молекулярно-генетические данные.** Анализ нуклеотидных последовательностей мтДНК выявил у бельдюг 13 вариантов исследованного участка: по 4 гаплотипа у восточной бельдюги, бельдюг Федорова и Андрияшева, 1 – у европейской. В пределах каждого вида гаплотипы мтДНК различались – у восточной бельдюги по 1–5, у бельдюги Федорова и Андрияшева по 2–9 нуклеотидным позициям.

Уровень межвидовой дивергенции нуклеотидных последовательностей мтДНК для пары бельдюга Федорова и европейская оказалась наименьшим среди остальных пар видов *Zoarces* – в среднем 1,62–2,3. К гаплотипам мтДНК этой пары видов ближе всего гаплотипы восточной бельдюги – средние генетические дистанции между группой бельдюга Федорова + европейская бельдюга и восточной 1,93%. Наиболее дифференцированы гаплотипы бельдюг

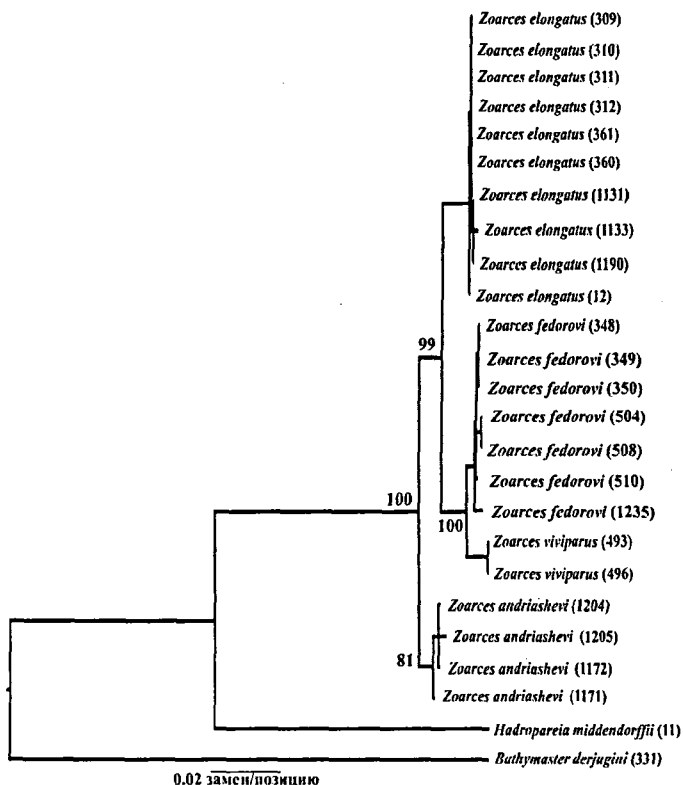


Рис. 1. Филогенетическое дерево гаплотипов видов рода *Zoarces*, построенное по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома b и 16S рРНК мтДНК. Числа в основаниях кластеров (в %) – оценки устойчивости узлов ветвлений консенсусных деревьев (Черешнев и др., 2009)

Андрияшева: от восточной бельдюги она отличается на 2,01%, от европейской – на 2,25% от бельдюги Федорова – 2,1%.

На филогенетических деревьях, показывающих родственные отношения изученных видов рода *Zoarces*, гаплотипы бельдюг образуют монофилетическую группу, которая дифференцируется на три четко выраженных кластера: (1) – бельдюга Андрияшева, (2) – бельдюга Федорова и европейская бельдюга, (3) – восточная бельдюга (рис. 1).

В результате генетического анализа были получены совершенно иные, чем при морфологическом сравнении уровни сходства: здесь большую близость обнаруживают бельдюга Федорова и европейская, к этой группе тяготеет восточная бельдюга, а бельдюга Андрияшева занимает по отношению к ним обособленное, отдаленное положение (Радченко и др., 2008, 2010; Черешнев и др., 2009).

## Глава 5. Родственные отношения бельдюг рода *Zoarces* мировой фауны (по морфологическим и молекулярно-генетическим данным)

**Морфологические данные.** В таблице 3 представлены новейшие данные по счетным и некоторым диагностическим признакам, используемым в систематике бельдюг рода *Zoarces*. Из таблицы видно, что по разным комплексам признаков виды бельдюг образуют различные группы.

В целом, можно сказать, что, в роде *Zoarces* наблюдается несколько уровней дивергенции – вместе с далеко уклонившимися по отдельным признакам *Z. americanus*, *Z. gillii* и *Z. fedorovi* присутствуют виды, различающиеся комплексами признаков, т.е. политетические таксоны, оценить степень родства которых, представляется затруднительным, используя данные наборы признаков (см. табл. 3). Это обстоятельство в известной степени компенсировано остеологическим изучением всех видов рода *Zoarces* с применением кладистического анализа (Воскобойникова и др., 2010).

Виды рода *Zoarces* различаются по строению *mesethmoideum*, *ethmoidale laterale*, *vomer*, *parasphenoideum*, *frontale*, *parietale* и *supraoccipitale*, определяющему ширину неврочраниума на уровне латеральных краев *ethmoidalia lateralia*, по ширине межглазничного промежутка и черепной коробки и ее высоте. У *Z. fedorovi* и *Z. andriashevi* – наиболее узкий межглазничный промежуток, у *Z. gillii* и *Z. americanus* – самый широкий.

Особенностью *mesethmoideum* у всех видов *Zoarces* является почти вертикальное положение ее переднего участка; особенно ярко выражен данный признак у *Z. americanus*.

Головка *vomer* у бельдюг различается по углу наклона: у *Z. andriashevi*, *Z. elongatus*, *Z. viviparus* и *Z. americanus* она наклонена вперед, а у остальных бельдюг – назад. У большинства видов головка сошника имеет полукруглую форму, исключение составляют *Z. viviparus* и *Z. americanus*, у которых головка квадратная.

У *Z. elongatus* и *Z. americanus* на нижней части *parasphenoideum* имеется киль, у остальных видов он отсутствует.

Строение *frontale* у видов *Zoarces* в основном различается по форме латерального края в районе орбиты: наибольший угол между краями кости – у *Z. gillii* и составляет 160°, у остальных бельдюг он меньше 100°.

Таблица 3. Некоторые диагностические признаки видов рода *Zoarces* (Черешнев и др., 2007, 2009; Радченко и др., 2010)

Виды	Контакт parietalia	Пятно в начале D	Epipteralia в хвостовом отделе	ПКЛ	D	A
<i>Z. americanus</i>	нет	нет	Нет	84–91 (87.8)	135–141 (137.8)	109–115 (112)
<i>Z. gillii</i>	есть	есть	Нет	88–90 (89)	129–131 (130.3)	107–110 (108.5)
<i>Z. viviparus</i>	нет	нет	Нет	77–82 (79.4)	112–119 (116)	90–96 (92)
<i>Z. elongatus</i>	нет	нет	Нет	78–92 (84.7)	113–130 (123)	92–103 (97.7)
<i>Z. andriashevi</i>	нет	есть	Иногда есть	73–84 (79.2)	114–121 (118.1)	93–100 (95.9)
<i>Z. fedorovi</i>	нет	есть	Есть	71–76 (73)	89–107 (102.1)	73–89 (79.9)
Виды	<i>Vert.</i>	<i>ptf A</i>	<i>ptf D</i>	Верхняя губа	Зубы	
<i>Z. americanus</i>	134–139 (136.3)	4–6 (4.5)	2–4 (3)	прирастает	дробящего типа	
<i>Z. gillii</i>	129–131 (130.3)	3–5 (4)	1–2 (1.3)	свободна	конические	
<i>Z. viviparus</i>	114–118 (116)	3–4 (3.2)	0–3 (2)	свободна	конические	
<i>Z. elongatus</i>	113–130 (122.2)	1–4 (2.2)	0–3 (1.8)	свободна	конические	
<i>Z. andriashevi</i>	115–121 (118.1)	2–3 (2.5)	0–1 (0.7)	свободна	конические	
<i>Z. fedorovi</i>	96–108 (102.3)	2–3 (2.4)	1–2 (1.6)	свободна	конические	

Примечание: *ptf A* – число птеригофоров *A* перед первой гемальной дугой; *ptf D* – число птеригофоров *D* между черепом и первым позвонком.

У всех видов бельдюг *parietalia* не сочленяются друг с другом, но у *Z. gillii* *parietalia* разделены очень узким просветом, тогда как у остальных видов они в разной степени разделены *supraoccipitale*. Задний конец *supraoccipitale*, как правило, не развит и отделен полоской хряща от верхнего края *occipitale*, исключение составляют *Z. gillii* и *Z. americanus*, у которых эти кости непосредственно соприкасаются своими внешними краями.

Наиболее заметные различия в строении костей слухнокрания между видами бельдюг отмечены в озублении челюстей и плоточных костей, в строении *praemaxillare*, *quadratum*, головки *palatinum*, *mesopterygoideum*,

metapterygoideum, praeoperculum, operculum, ceratohyale, basibranchiale 3 и hypobranchiale 3.

У бельдюг впервые обнаружена необычная для Perciformes особенность строения зубов на ceratobranchiale-5 и на pharyngobranchialia. Praemaxillare у бельдюг различаются по длине восходящего отростка, который наименьший у *Z. americanus*. У *Z. fedorovi* и *Z. andriashevi* соотношение высоты к ширине основной лопасти quadratum достигает 110%, у остальных видов более 120%.

У бельдюг отмечена тенденция к редукции mesopterygoideum; только у *Z. andriashevi* нижний конец этой кости сочленяется с верхним краем quadratum (у остальных видов – изолирован). Кроме того, у *Z. elongatus*, *Z. viviparus*, *Z. americanus* и *Z. gillii* ширина mesopterygoideum примерно в 2 раза уже, чем у *Z. fedorovi* и *Z. andriashevi*.

У *Z. fedorovi*, *Z. andriashevi* и *Z. elongatus* длина вертикальной и горизонтальной ветвей praeoperculum равная, а у *Z. viviparus*, *Z. americanus* и *Z. gillii* вертикальная ветвь длиннее горизонтальной. Шовное сочленение cerato- и epihyalia у бельдюг отсутствует, но отдельные зубчики на верхней поверхности этих костей имеются у всех видов, кроме *Z. gillii*.

Наиболее заметные различия в скелете грудного плавника бельдюг наблюдаются в строении scapula, радиалий и их соотношении, а также в числе плавниковых лучей. Скапулярное отверстие закрыто в scapula у большинства видов бельдюг.

Строение скелета хвостового плавника, у всех видов бельдюг сходно.

Проведенный кладистический анализ выявил существенные различия между стихеевыми и бельдюговыми рыбами, наиболее интересным из которых является наличие у бельдюговых не описанных ранее 2 костных элементов parurohyalia, конвергентных таковым у Siluroidei. Среди изученных представителей семейства Zoarcidae роды *Lycozoarces* и *Zoarces* существенно различаются между собой, причем *Zoarces* представляет собой более продвинутый таксон, как считал Андерсон (Anderson, 1994). Кладограмма демонстрирует последовательное ответвление видов бельдюг в ряду *Z. fedorovi* – *Z. andriashevi* – *Z. elongatus* – *Z. viviparus* – *Z. gillii* – *Z. americanus* (рис. 2)

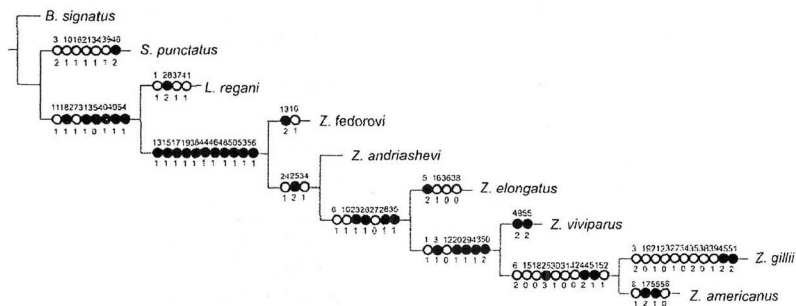


Рис. 2. Кладограмма родственных отношений 6 видов *Zoarces*. ● – апоморфии, ○ – параллелизмы и реверсии; цифрами сверху ветвей обозначены номера признаков, снизу – их состояния

Подтверждается валидность *Z. fedorovi* и *Z. elongatus*. *Z. fedorovi* – наиболее генерализованный вид, а *Z. gillii* и *Z. americanus* – самые продвинутые виды среди бельдюг (Воскобойникова и др., 2010). Вывод о генерализованном положении *Z. fedorovi* подтверждается и данными онтогенетического анализа.

**Молекулярно-генетически данные.** Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей мтДНК показал наименьший уровень межвидовой дивергенции между бельдюгой Федорова и европейской бельдюгой – от 0,90 до 1%, в среднем 0,94%. К этой паре видов ближе всего восточная бельдюга: средние генетические дистанции между восточной бельдюгой и бельдюгой Федорова – 1,71%, между восточной и европейской бельдюгами – 1,99%;

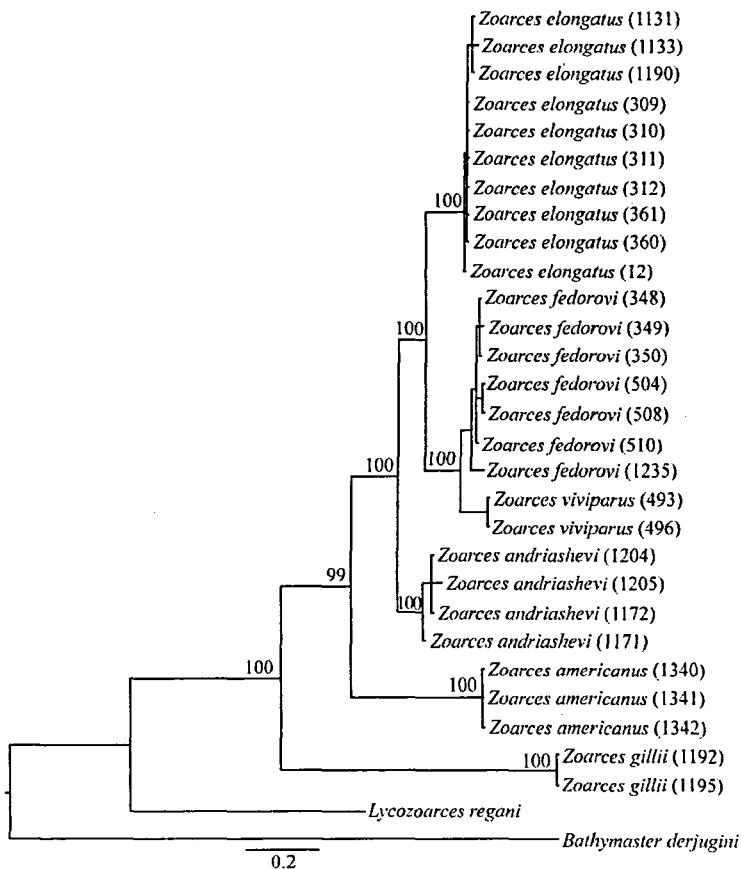


Рис 3. Байесовское дерево гаплотипов видов рода *Zoarces*, полученное на основе анализа нуклеотидных последовательностей генов COI, цитохрома b, 16S рРНК мтДНК. Числа в основаниях кластеров (в %) – оценки устойчивости узлов ветвлений в 50%-ных байесовских консенсусных деревьях (значения апостериорной вероятности, умноженные на 100) (Радченко и др., 2010).



Наиболее дифференцирована бельдюга Гилла: от бельдюги Андрияшева она отличается на 7,08%, от восточной – на 7,13%, от бельдюги Федорова – на 7,8%, от европейской – 7,91%, от американской – на 8,19%.

В целом, колебание уровня генетической дифференциации в пределах рода *Zoarces* очень значительное – в среднем от 0,94% между мтДНК *Z. fedorovi* и *Z. viviparus* до 7,62% между *Z. gillii* и остальными бельдюгами.

Молекулярно-генетические данные в большей степени согласуются с морфометрическими, чем с остеологическими относительно уровня дивергенции и формирования родственных группировок в роде *Zoarces*, внутри которого выделяются 3 группы видов и уровня дивергенции: 1 – бельдюги Федорова, Андрияшева, восточная и европейская; 2 – американская бельдюга; 3 – бельдюга Гилла. Уровень генетических и морфологических отличий показывает, что виды первой группы определенно относятся к роду *Zoarces* с типовым видом *Z. viviparus*, тогда как *Z. americanus* и, особенно, *Z. gillii* отличаются от остальных видов на уровнях, соответствующих таковым между родами сем. *Zoarcidae* (Радченко и др., 2010).

На кладограмме родственных отношений бельдюг по остеологическим признакам (см. рис. 2) положение таксонов совершенно иное, чем на филогенетической древе генетических признаков (рис. 3), и единственное сходство наблюдается в обособленном положении *Z. americanus* и *Z. gillii* на обоих деревьях. Возможно, это связано с разной разрешающей способностью каждого из примененных методов для решения филогенетических задач. Также в отличие от кладограммы (по остеологическим признакам), по молекулярно-генетическим данным род *Lycozoarces* (подсем. *Lycozoarctinae*) генетически ближе к представителям подсем. *Lycodinae*, а род *Zoarces* – к группе *Lycozoarinae* + *Lycodinae* (Радченко и др., 2009), что противоречит представлениям Андерсона (Anderson, 1994) о примитивном состоянии *Lycozoarctinae*.

### 5. 1. Эволюция и расселение бельдюг рода *Zoarces*

На основании кладистического анализа и современного – амфибореального – распространения рода *Zoarces* была выдвинута гипотеза эволюции этой группы рыб (Воскобойникова и др., 2010). Род *Zoarces* возник в Охотском море, где обитают три наиболее генерализованных (древних) вида: *Z. fedorovi*, *Z. andriashevi* и *Z. elongatus*. *Z. americanus* и *Z. gillii* произошли от одного предка и являются самыми продвинутыми (молодыми) видами. Вероятно, *Z. viviparus* первым проник в арктические моря и вдоль берегов Евразии достиг побережья Западной Европы. Вселение могло произойти во время первого открытия Берингова пролива (6,0–5,5 млн лет назад), а в период последующего похолодания этот вид вымер в Арктике. Таким же путем, но позднее в арктические воды вселился *Z. americanus*, который достиг современного района обитания у восточного побережья Северной Америки; как и *Z. viviparus*, этот вид вымер в Арктике в результате похолоданий. *Z. gillii*, – теплолюбивый вид, сохранился у берегов Японии и Кореи, а генерализованные, холодостойкие *Z. fedorovi*, *Z. andriashevi* и *Z. elongatus* остались в Охотском и частично (*Z. elongatus*) в Японском морях (Воскобойникова и др., 2010).

Однако из анализа результатов молекулярно-генетических исследований, данных по неоген-плейстоценовой истории геологического развития морей северной части Тихого океана, Арктики и Северной Атлантики, а также биогеографии бельдюг и других морских и прибрежных рыб этих акваторий может быть предложен иной эволюционный сценарий рода.

Предполагается, что крупнейшим центром видообразования всего подотряда Zoarcoidei (и в том числе, рода *Zoarces*) была акватория северо-западной части Тихого океана, откуда предковые формы современных таксонов заселили моря Тихого, Атлантического и Южного океанов (Андрияшев, 1939; Шмидт, 1950; Anderson, 1994). Скорее всего, возникновение рода *Zoarces* приурочено к древней Южно-Охотской котловине, сохранявшей морской режим на протяжении всей кайнозойской эры (Берверхний и др., 2002).

Сравнительно-морфологическим и молекулярно-генетическим методами в роде *Zoarces* выявлено несколько филогенетических групп (Радченко и др., 2010; Черешнев, Поезжалова-Чегодаева, 2011), среди которых самые древние и обособленные – *Z. gillii* и *Z. americanus*, а более молодые и филогенетически близкие (в разной степени) – остальные 4 вида. Возникновение рода *Zoarces*, по-видимому, следует отнести к трансгрессивной фазе середины миоцена, когда происходило формирование современной ихтиофауны северной части Тихого океана на родовом уровне. Первая дивергенция привела к обособлению предковой формы тихоокеанской группы бельдюг и *Z. americanus*. Последняя через Охотское и Берингово моря с открытием Берингова пролива (≈ 5,5 млн л.) проникла в Арктику и вдоль побережий Аляски и Канады достигла северо-западной Атлантики. «Восточное» направление расселения тихоокеанской фауны рыб (и других групп морских животных) преобладало и в последующие трансгрессивные циклы плиоцен-плейстоцена. Это было обусловлено постоянным – даже в периоды регрессий моря – существованием древней Канадской котловины, наличием физических барьеров для «западного» расселения рыб в центральной части Полярного бассейна (хребты Менделеева и Ломоносова) и молодостью его приатлантических котловин (Нансена и Фрама). По-видимому, в этот же период обособилась предковая форма *Z. gillii* в открывшейся в позднем миоцене впадине Японского моря, наполнявшейся теплыми водами Тихого океана.

На следующем этапе дивергенции рода *Zoarces* во время плиоценовой регрессии моря возникли предковые формы *Z. elongatus* и *Z. viviparus*. Последняя во время берингийской трансгрессии и образования Берингова пролива (3,5–3,0 млн л.) или позднее – в период анвильской трансгрессии моря (1,8–1,5 млн л.) также «восточным» путем достигла северной Атлантики и заселила северные моря Европы. Наконец, на последнем этапе дивергенции произошли североохотоморские виды бельдюг – *Z. fedorovi* и *Z. andriashevi*, которые эволюционировали аллопатрично во время плейстоценовых регрессий моря в крупных западном и восточном заливах Охотского моря, разделенных большим платформенным выступом (полуостровом) (Баранова и др., 1968; Бискэ, 1975; Берверхний и др., 2002).

В Полярном бассейне широкому распространению бельдюг препятствовали чрезвычайно суровые климатические условия плейстоцена, а в новейшее время – весьма обширные зоны опреснения и заиления, создаваемые

крупными сибирскими реками, а также очень низкая продуктивность прибрежных сообществ арктических морей.

## Глава 6. Сравнительная характеристика особенностей развития пигментации и скелета бельдюг рода *Zoarces* в онтогенезе (на примере бельдюги Федорова и европейской бельдюги)

**Развитие окраски:** Только что вылупившиеся из яйцевых оболочек личинки бельдюги Федорова (*TL* 10,7–14,0 мм) лишены пигментации. Первые мелкие меланофоры появляются у личинок длиной 20–22 мм.

В целом, закладка и морфогенез костей этмоидального и межглазничного отделов черепа, осевого скелета и скелета хвостового плавника наиболее сходны у *Z. fedorovi* и *Z. viviparus* и других рыб подотряда *Zoarcoidei*. Наименьшие личинки *Z. fedorovi*, вылупившиеся из яйцевых оболочек, имеют длину тела (*TL*) 10,4 мм, что немного меньше чем у *Z. viviparus* (11 мм) (Воскобойникова, Лайус, 2003).

**Хрящевой скелет.** Закладка основных элементов хондрокраниума *Z. fedorovi* происходит в той же последовательности, как и у *Z. viviparus*: наблюдается позднее появление орбитосфеноидальной и прецеребральной пластинок, но в отличие от *Z. viviparus* у *Z. fedorovi*, практически не выражена эпифизиальная комиссура. Хрящевой спланхнокраниум *Z. fedorovi* почти полностью развит у личинок *TL* 10,4–11 мм. У личинки *TL* 12 мм появляются только несколько хрящей: *basibranchiale* 4, пятого *ceratobranchialia* и трех *hypobranchialia*. У личинки *TL* 16 мм появляется *palatinum*, хрящ *basihyale*, 4 *epibranchialia* и *pharyngobranchialia* 2–4. У личинки *TL* 29 мм впервые отмечен интеркалярный хрящ между *epibranchiale* 1 и *pharyngobranchiale* 2. Закладка и развитие хрящевых элементов плечевого пояса у обоих видов бельдюг в основном сходны с таковыми у других окунеобразных. В скелете этих видов задний отросток *soarcoideum* слабо развит на протяжении всего развития, что можно расценивать как продвинутый признак (Дерюгин, 1909), но в отличие от *Z. viviparus*, у *Z. fedorovi* скапулярное отверстие сразу появляется в хрящевой скапуло-коракоидной пластинке, а не остается открытым долгое время.

В осевом скелете *Z. fedorovi* (*TL* 16 мм), как и у *Z. viviparus* вначале появляются первые гемальные дуги хвостового отдела, затем – невральные дуги от переднего конца хорды, далее закладка невральных и гемальных дуг продолжается каудально. Развитие хрящевого скелета хвостового плавника у обоих видов происходит одинаково: первыми закладываются 4 хрящевые *hypuralia*, затем они срастаются сначала попарно в *hypuralia* 1+2 и 3+4, и, наконец, проксимальные отделы обеих хрящевых гипуральных пластинок сливаются между собой; закладки *parhypurale* не обнаружено.

**Костный скелет.** Последовательность появления костных элементов *Z. fedorovi* также в основном соответствуют таковой у *Z. viviparus*, хотя отмечены некоторые различия. Закладка *mesethmoideum* у *Z. fedorovi* происходит несколько раньше, чем *ethmoidale laterale* в отличие от *Z. viviparus*, у которой эти кости закладываются одновременно с формированием первых замещающих элементов ушного отдела. *Mesethmoideum* у *Z. fedorovi* расположено немного более полого, чем у *Z. viviparus*, у которой эта кость имеет вертикальное расположение (Воскобойникова, Лайус, 2003). *Pterosphenoidum* появля-

ется весьма поздно и слабо развит у личинок и молоди обеих бельдюг. У *Z. viviparus pterosphenoideum* в онтогенезе перемещается назад за сочленение *parasphenoideum* и *frontale* и видна на боковой поверхности черепа, а у *Z. fedorovi* она остается изнутри от этого сочленения даже у наиболее крупных личинок и мальков.

В спланхнокраниуме у *Z. fedorovi* первыми возникают кости верхней и нижней челюстей, крышечные элементы, жаберные лучи, *ceratobranchialia*, позднее – *basibranchialia* 1 и 2. В плечевом поясе вначале появляются покровные *cleithrum*, *supracleithrum* и *postcleithrum*, затем начинается окостенение *coracoideum*, *pelvis*, двух нижних проксимальных радиалий, *scapula* и верхних проксимальных радиалий. У *Z. fedorovi* в отличие от *Z. viviparus* скапулярное отверстие в *scapula* сразу закладывается как отверстие, а не как вырезка. *Pelvis* у обоих видов характеризуется наличием двух закладок: *basipterygium* в центре кости, и второй – на внутреннем крае хрящевой медиальной лопасти. По мере развития они сливаются между собой, образуя один костный *pelvis*. В осевом скелете у *Z. viviparus* и *Z. fedorovi*, первыми появляются гемальные дуги. Закладка костных птеригиофоров спинного и анального плавников начинается позднее. У личинки *TL* 32 мм два первых птеригиофора спинного плавника входят в промежуток между черепом и первой невралной дугой, а у личинки *TL* 29 мм – в промежуток между первой и второй невралной дугами, то есть наблюдается изменчивость по этому признаку. В отличие от *Z. viviparus*, у которой установлено до 5 пар плевральных ребер (от третьего позвонка), у *Z. fedorovi* отмечена закладка и развитие 17 пар плевральных ребер от четвертого позвонка, из которых 7 последних не связаны с центрами.

В хрящевом и костном скелете хвостового плавника у *Z. fedorovi* последовательно появляются гипаксиальная и эпаксиальная гипуралии и эпуралия; отдельной закладки *parhypurale* не обнаружено, но у личинки *TL* 16 мм имеется щелевидное отверстие в гипаксиальной гипуралии, указывающее на существование *parhypurale*. У личинки *TL* 32 мм обнаружено 2 *epuralia*, указывающих на возможную небольшую изменчивость их числа у этого вида.

Сравнение развития скелета обеих бельдюг показывает, что закладка целого ряда костных элементов у *Z. fedorovi* начинается и завершается несколько раньше, чем у *Z. viviparus* (*nasale*, *parietale*, *parasphenoideum*, *pterosphenoideum*, *ptericum*, *intercalare*; *dentale*, *mesopterygoideum*, *interhyale*, *ceratohyale*, *epihyale*, *basibranchialia* 1–3, *hypobranchialia* 1–3, *lacrimale*; *scapula*, *radialia* 1–4; *hypuralia* 1+2, 3+4, *epurale*). Скелет личинки *Z. fedorovi TL* 32 мм развит значительно лучше, чем у одноразмерной личинки *Z. viviparus*. Различия во времени закладки костных элементов, а также размеры при полной закладке (32 мм у *Z. fedorovi* против 44 мм у *Z. viviparus*) позволяют предположить, что темп развития скелета *Z. fedorovi* выше, чем у *Z. viviparus*. Вероятно, именно эта особенность темпа развития скелета *Z. viviparus* определила продвинутые черты строения скелета его личинок по сравнению с *Z. fedorovi*. Наличие значительных различий в размерах, при которых происходит закладка костных элементов, и в формировании отдельных костных элементов *Z. fedorovi* и *Z. viviparus*, по-видимому, свидетельствует о достаточно продолжительной дивергенции этих видов.

## Глава 7. Биология бельдюг рода *Zoarces* северной части Охотского моря

В главе для каждого вида бельдюг приведены все имеющиеся сведения, касающиеся следующих основных особенностей биологии бельдюг: сезонное и биотопическое распределение, численность; структура популяций (размеры, возрастной состав, соотношение полов), рост; созревание, плодовитость, размножение, питание.

### 7.1. Бельдюга Федорова *Zoarces fedorovi*

### 7.2. Восточная бельдюга *Zoarces elongatus*

### 7.3. Бельдюга Андрияшева *Zoarces andriashevi*

### 7.4. Сравнительная характеристика особенностей биологии бельдюг северной части Охотского моря

Для всех трех видов бельдюг свойственны некоторые общие биологические особенности, связанные, в первую очередь, с живорождением. Однако, не менее существенны и отличия, обусловленные комплексом конкретных видовых адаптаций. Наиболее важная из них связана с образом жизни и предпочитаемыми бельдюгами биотопами, которые во многом определяют все остальные биологические параметры.

Хотя все три вида обитают в зоне литорали и верхних горизонтах сублиторали, в наибольшей степени к литорали тяготеет бельдюга Федорова, остающаяся на довольно продолжительное время в пресных водах в приустьевых пространствах рек во время отливов и обитающая в таком режиме в период открытой воды (до 5–6 мес.). Лишь с наступлением зимы и замерзанием рек она перемещается в прибрежные акватории с нормальной соленой водой, где держится остальную половину года. В период обитания в резко меняющихся по солености и температуре условиях среды у нее протекают процессы эмбриогенеза и раннего онтогенеза (развитие зародышей в утробе самки). Дальнейшее развитие, рост и вымет мальков происходят уже в стабильной обстановке в морской воде. Восточная бельдюга в гораздо меньшей степени связана с литоралью (как правило, здесь встречаются мелкие особи) и весь ее жизненный цикл проходит в морском прибрежье, в верхних горизонтах сублиторали на глубинах, не превышающих 10–15 м. Еще более морской вид – бельдюга Андрияшева, которая в течение всего года обитает также в морском прибрежье между изобатами 11–50 м, а максимальные по численности скопления образуют на глубине меньше 13 м.

Экологические особенности биотопов во многом определяют различия в размерах и характере роста бельдюг. Самая крупная – восточная бельдюга, достигающая длины 560 мм и массы 742 г в возрасте 6+ лет. Предельные размеры двух других видов существенно меньше: бельдюга Андрияшева вырастает до 340 мм и 128 г; в возрасте 6+ лет ее наибольшая длина равна 284,1 мм, масса 99 г. Бельдюга Федорова такая же небольшая: максимальная длина 315 мм, масса 154,0 г в возрасте 6+ лет. Необходимо отметить существенные различия в степени изменчивости размеров тела между бельдюгами, обусловленной, преимущественно, особенностями их экологии. Наименьшая – у бельдюги Андрияшева, постоянно живущей в стабильной морской среде ниже уровня отливов – у нее разница между крайними значениями длины тела рыб одного возраста достигает всего 1,1–1,3 раза, массы – 1,1–2,1 раза. У восточной бельдюги эти показатели заметно больше – 1,5–2,2 и 3–10 раза, соответственно.

Наиболее изменчивая – бельдюга Федорова, которая обитает в крайне нестабильных условиях в период открытой воды – величина различий достигает 1,6–2,5 раза по длине и 3,4–24,6 раз по массе тела.

Восточная бельдюга растет заметно лучше, чем бельдюга Федорова (рис. 4): разница в средних значениях длины тела самцов в возрасте 5+ лет этих видов составляет 89,8 мм, самок – 75,3 мм, массы тела самцов – 56,0 г, самок – 38,7 г. Примерно такой же уровень различий в размерах тела наблюдается между восточной бельдюгой и бельдюгой Андрияшева.

Дольше других – до 10 лет – живет восточная бельдюга; предельный возраст двух других видов – 6+ лет. Самые многочисленные возрастные группы у восточной бельдюги 4–6+ лет, у бельдюги Федорова – 2–3+ лет, у бельдюги Андрияшева – 4–6+ лет.

Все три вида созревают на втором году жизни, но при разных размерах тела. Длина тела самцов восточной бельдюги в возрасте 1+ лет варьирует в пределах 74,1–191,1 (среднее 127,6) мм, масса – 1,3–7,0 (3,9) г; у бельдюги Федорова длина тела самцов такого же возраста существенно меньше – 62,5–102,3 (88,5) мм, но масса, напротив, больше – 1,3–14,0 (5,3) г. Минимальная длина самца бельдюги Андрияшева в уловах составила 120 мм (Токранов, 2005; Ильинский, Кузнецова, 2010).

Восточная бельдюга, вследствие крупных размеров, обладает и большей индивидуальной плодовитостью – 20–185 (72,5) икринок. У бельдюг Андрияшева и Федорова показатели плодовитости меньше и чрезвычайно близкие – 9–131 (54,2) икр. у первой и 2–131 (46,0) икр., у второй. Такой же уровень различий прослеживается между видами при сравнении самок одного возраста. Но при сравнении самок близких размеров плодовитость оказывается больше у бельдюг Федорова и Андрияшева, чем у восточной. У самых крупных самок бельдюги Федорова длиной тела 190,1–231,9 (среднее 219,6) мм возраста 6+ лет плодовитость составляет 48–91 (78,4) икр., у бельдюги Андрияшева длиной 221,9–284,1 (251,9) мм такого же возраста – 50–131 (82,2) икр., а у восточной бельдюги длиной 223,7–311,0 (251,0) мм, возраста 4+ лет плодовитость заметно меньше – 36–81 (59,0) икр. Не менее значимые отличия наблюдаются в величине относительной плодовитости между видами бельдюг. С увеличением массы и возраста у всех трех видов относительная плодовитость уменьшается, но у восточной бельдюги в отдельных возрастных классах и в целом она примерно в 1,5–3,3 раза меньше, чем у бельдюг Федорова и Андрияшева и не превышает 1,0. У двух последних видов средние величины относительной плодовитости варьируют от 1,0 до 1,83, при этом у бельдюги Андрияшева этот показатель (1,40) несколько больше, чем у бельдюги Федорова (1,27) как в целом, так и в отдельных возрастных классах. Более высокие показатели абсолютной и относительной плодовитости у бельдюги Федорова и Андрияшева, по сравнению с восточной бельдюгой, свидетельствуют о более высоком репродуктивном потенциале первых двух видов.

Бельдюги различаются также темпами развития гонад, продолжительностью развития зародышей и сроками вымета мальков. В июле у самок восточной бельдюги диаметр икринок варьирует в пределах 1,6–2,0 (1,8) мм при коэффициенте зрелости гонад 0,8–1,7 (0,93). У бельдюги Федорова диаметр икринок (при существенно меньших размерах самок) – 1,2–2,8 (2,0) мм, коэффициент

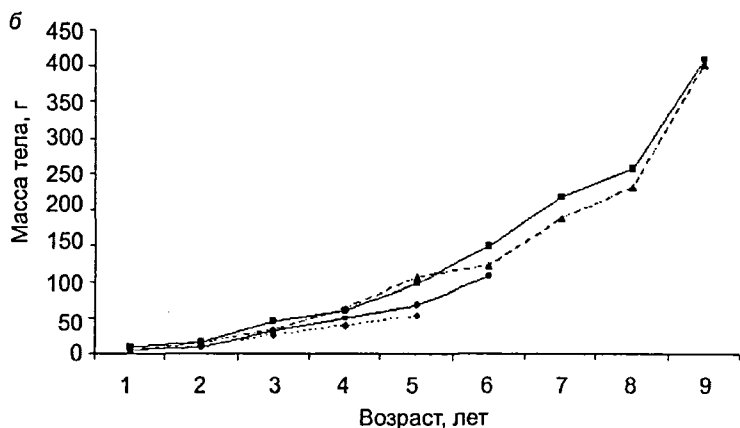
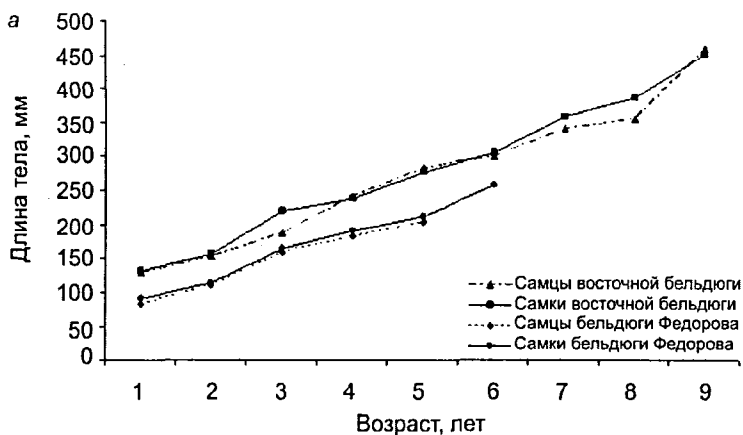


Рис. 4. Линейный (а) и весовой (б) рост восточной бельдюги и бельдюги Федорова из Тауйской губы

зрелости 0,6–10,0 (2,7), а у бельдюги Андрияшева икра заметно крупнее – 3,2–5,1 (4,2) мм при коэффициенте зрелости – 1,6–4,7 (2,7).

Вымет мальков у восточной бельдюги в северной части Охотского моря происходит в ноябре-декабре, т. е. период беременности – от спаривания (апрель-май) до вымета длится 7–8 мес. У бельдюги Федорова еще в конце апреля – начале мая встречаются самки с мальками в брюшной полости с очень высоким коэффициентом зрелости гонад – 26,0–30,0 (28,4), т. е. период беременности длится 10–11 мес. Сроки вымета мальков у бельдюги Андрияшева не известны, но по косвенным данным он может происходить в начале-середине зимы.

Восточная бельдюга и бельдюга Федорова различаются длиной личинок, вылупившихся из икринок: у первой их средняя длина достигает 29,1 мм, у второй – 11,8 мм; также существенно больше у первой средняя длина выме-

танного малька – 61 мм, тогда как у второй – 39,0 мм. У бельдюги Андрияшева, близкой по размерам к бельдюге Федорова, можно ожидать и сходные размеры выметываемых мальков. С размерами яичника, по-видимому, связано и количество фолликулярных выростов на его внутренней поверхности – у восточной бельдюги их число достигает 115, у бельдюги Федорова – 84. Кроме того, у первого вида они длинные (10 мм и более), тонкие, а у второго – укороченные (3,5 мм) и расширенные на концах.

Таким образом, все три вида бельдюг северной части Охотского моря характеризуются видоспецифичными особенностями биологии, которые обусловлены не только различиями в образе жизни этих рыб в настоящее время, но и их эволюцией в конкретных условиях среды охотоморского бассейна в прошлом. Наиболее сильно уклонившийся по большинству биологических параметров вид – бельдюга Федорова, восточная бельдюга и бельдюга Андрияшева при большом экологическом сходстве друг с другом, тем не менее, имеют и достаточно большие различия по биологическим показателям. Отмеченные биологические особенности всех трех видов бельдюг определенно свидетельствуют о наличии между ними репродуктивной изоляции, которая, по-видимому, обеспечивается прекопуляционными механизмами – различиями в биотопах, условиях размножения, темпах созревания и развития зародышей, сроках и размерах рыб при наступлении половой зрелости. Для бельдюги Андрияшева еще одним важным фактором, обеспечивающим репродуктивную изоляцию, является географический, т. е. пространственное удаление ареала этого вида от ареалов бельдюг Федорова и восточной.

## ВЫВОДЫ

1. В северной части Охотского моря обитает три вида бельдюг – бельдюга Федорова, восточная бельдюга и бельдюга Андрияшева. Ареалы первых двух перекрываются вдоль материкового побережья, бельдюга Андрияшева распространена у берегов Западной Камчатки.

2. Изучена изменчивость морфологических признаков, сделаны подробные описания и составлена определительная таблица бельдюг северной части Охотского моря. Сравнительное морфологическое и остеологическое изучение трех видов бельдюг показало, что морфологически наиболее уклонившаяся – бельдюга Федорова; восточная бельдюга и бельдюга Андрияшева более близки по счетным признакам, но различаются остеологически, пропорциями тела и окраской.

3. Молекулярно – генетическим методом установлена близость бельдюги Федорова к значительно удаленной географически европейской бельдюге. К этой паре видов близка восточная бельдюга, а бельдюга Андрияшева – в наибольшей степени отличается от всех этих видов. Молекулярно – генетические данные также подтверждают видовой статус бельдюг северной части Охотского моря.

4. Сравнительное морфологическое и остеологическое изучение бельдюг рода *Zoarces* мировой фауны с применением кладистического анализа показало, что наибольшее уклонившиеся и продвинутое морфологически – американо-азиатская бельдюга и бельдюга Гилла. Бельдюга Федорова – самый генерализованный вид, бельдюга Андрияшева, восточная и европейская занима-



ют промежуточное положение. Составлена определительная таблица видов бельдюг мировой фауны.

5. Молекулярно-генетические результаты исследования в целом совпали со сравнительно-морфологическими и свидетельствуют о значительном отличии американской и, особенно, бельдюги Гилла от всех остальных видов бельдюг рода *Zoarces* мировой фауны.

6. Предложены альтернативные гипотезы эволюции и расселения рода *Zoarces*, основанные на результатах кладистического анализа (1) и молекулярно-генетических и биогеографических данных (2).

7. Проведен анализ развития пигментации и скелета бельдюги Федорова в постэмбриональном онтогенезе. Сравнение развития скелета этого вида с европейской бельдюгой показало, что закладка целого ряда костных элементов у бельдюги Федорова начинается и завершается раньше, чем у европейской, что свидетельствует о довольно продолжительной дивергенции этих видов.

8. Бельдюги в северной части Охотского моря занимают различные биотопы в прибрежье и отличаются по связи с морскими видами. Наиболее «морской» вид – бельдюга Андрияшева, восточная бельдюга также приурочена к морскому прибрежью и обитает в верхних горизонтах сублиторали, бельдюга Федорова летом во время отливов населяет приустьевые пресные пространства рек.

9. Самая крупная, долгоживущая и быстрорастущая – восточная бельдюга, она же обладает наибольшей абсолютной плодовитостью, но наименьшей – относительной. Бельдюги Федорова и Андрияшева заметно меньше по размерам и возрасту, медленнее растут и менее плодовитые, но имеют существенно большую относительную плодовитость. Самки у всех трех видов растут лучше и живут дольше, чем самцы.

10. Бельдюги Федорова и восточная различаются сроками вымета мальков – у первой он происходит в апреле – начале мая, у второй – в конце ноября – декабре. Судя по косвенным данным (величине и степени развития яиц в июле – августе) вымет мальков бельдюги Андрияшева приурочен к декабрю – январю.

11. Бельдюги северной части Охотского моря характеризуются видоспецифичными морфологическими, генетическими и биологическими особенностями, которые, по-видимому, обусловлены не только экологическими различиями этих видов в настоящее время, но и их эволюцией в конкретных условиях среды охотоморского бассейна и ее изменения в прошлом.

### Основные работы, опубликованные по теме диссертации

#### Монографии:

1. Черешнев И. А., Поезжалова-Чегодаева Е. А. Систематика и биология бельдюг рода *Zoarces* (Zoarcidae, Pisces) северной части Охотского моря. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011а. – 184 с.

#### Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

2. Черешнев И. А., Чегодаева Е. А. О размножении живорождением и некоторых особенностях биологии бельдюги *Zoarces* sp. (Zoarcidae, Pisces) из Тауйской губы Охотского моря // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2006 а. – № 3. – С. 54–64.

3. Черешнев И. А., Назаркин М. В., Чегодаева Е. А. *Zoarces fedorovi* sp. nova (Perciformes: Zoarcidae) – новый вид бельдюги из Тауйской губы Охотского моря // Вopr. ихтиологии. – 2007. – Т. 47, № 5. – С. 589–600.

4. Радченко О. А., Черешнев И. А., Петровская А. В., Назаркин М. В., Чегодаева Е. А. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена *COI* митохондриальной ДНК у некоторых видов бельдюг рода *Zoarces* (Zoarcidae, Pisces) // Генетика. – 2008а. – Т. 44, № 7. – С. 920–928.
5. Воскобойникова О. С., Чегодаева Е. А., Назаркин М. В. Сравнительная остеология, родственные отношения и систематика рыб рода *Zoarces* (Zoarcidae, Perciformes) // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50, № 6. – С. 734–748.
6. Радченко О. А., Черешнев И. А., Назаркин М. В., Петровская А. В., Чегодаева Е. А. Рестрикционная изменчивость гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК в некоторых таксонах бельдюговых рыб семейства Zoarcidae (Pisces, Perciformes) северной части Охотского моря // Генетика. – 2008б. – Т. 44, № 1. – С. 112–119.
7. Черешнев И. А., Радченко О. А., Петровская А. В., Чегодаева Е. А. Систематика и родственные отношения бельдюг рода *Zoarces* (Zoarcidae) из северной части Охотского моря // Вестник СВНЦ ДВО РАН, 2009. – № 4. – С. 69–80.
8. Радченко О. А., Петровская А. В., Назаркин М. В., Черешнев И. А., Чегодаева Е. А. Родственные отношения бельдюг рода *Zoarces* (Zoarcidae, Pisces) по молекулярно-генетическим и морфологическим данным // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 11. – С. 1525–1532.
9. Чегодаева Е. А., Воскобойникова О. С. Развитие пигментации и скелета в онтогенезе бельдюги Федорова *Zoarces fedorovi* (Zoarcidae, Perciformes) из Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50, № 3. – С. 335–348.
10. Чегодаева Е. А., Черешнев И. А. Особенности биологии бельдюги Федорова *Zoarces fedorovi* (Perciformes:Zoarcidae) из Тауйской губы Охотского моря // Биология моря. – 2010. – Т. 36, № 3. – С. 174–185.
- 

Автореферат

Поезжалова-Чегодаева Елена Александровна

Систематика и биология бельдюг рода *Zoarces* (Zoarcidae)  
северной части Охотского моря

Подписано к печати 23.04.2012 г. Формат 60×84/16. Бумага «Люкс».  
Гарнитура Times. Усл. п. л. 1,39. Уч.-изд. л. 1,5. Тираж 100. Заказ 9.

---

Отпечатано с оригинала-макета в ПО СВНЦ ДВО РАН.  
685000, Магадан, ул. Портовая, 16.