

УДК: 597.556.31

Б. Э. Богданов

**ФЕНОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ И ПРОБЛЕМА  
ИДЕНТИФИКАЦИИ ВИДОВ ШИРОКОЛОБОК  
р. BATRACHOCOTTUS (PISCES: COTTIDAE)<sup>1</sup>**

Установлено что рыбы четырех видов эндемичного для Байкала р. *Batrachocottus* образуют «цепь форм», связанных перекрытиями в изменчивости морфометрических признаков. Предложен ключ для определения видов на основе неметрических признаков.

**Ключевые слова:** *большеголовые широколобки, Batrachocottus, сейсмо-сенсорная система, морфометрия, фенотические отношения, Байкал.*

В состав эндемичного для Байкала рода *Batrachocottus* Berg, 1903 входят четыре вида, валидность которых подтверждена молекулярными данными [10, 12]: *большеголовая широколобка* — *B. baicalensis* (Dybowski, 1874), *жирная широколобка* — *B. nikolskii* (Berg, 1901), *пестрокрылая широколобка* — *B. multiradiatus* Berg, 1907 и *широколобка Талиева* — *B. talievi* Sideleva, 1999. Из четырех перечисленных видов не вызывает трудностей только идентификация *большеголовой широколобки*. Этот вид обитает преимущественно в зоне прибрежной мелководной террасы и доступен для исследователей, в связи с чем достаточно хорошо изучен и легко узнаваем. Три других вида, обитающие преимущественно в глубоководной зоне, в силу слабой изученности, внешнего сходства и не всегда четких и однозначных видовых описаний идентифицируются на данный момент весьма проблематично. Особенности трудности в определении представляет широколобка Талиева — вид, описанный сравнительно недавно [6]. Долгое время его не удавалось выявить вследствие того, что он фенотипически занимает промежуточное положение между пестрокрылой и жирной широколобками. Соответственно, мелких и пестро окрашенных особей относили к пестрокрылой, а крупных и монохромно окрашенных — к жирной широколобкам. В связи с этим есть необходимость в проведении исследования, направленного на уточнение таксономических границ видов,

<sup>1</sup> Исследование выполнено в рамках проекта СО РАН: (0345—2014—0002) «Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии на примере рыб, губок и ассоциированной с ними микрофлоры».

© Б. Э. Богданов, 2016

в том числе пересмотре их диагнозов с позиции операциональной значимости признаков.

**Материал и методика исследований.** В основу работы положен материал, собранный в течение полевых сезонов 1995—2009 гг. Рыб отлавливали жаберными сетями и бимтралом. Идентификацию видов проводили по счетным признакам, особенностям окраски и морфологии органов сейсмочувствительной системы, указанным в первоначальных описаниях и последующих ревизиях [1, 2, 5—9, 13]. Было исследовано 184 экз. большеголовой широколобки, 42 экз. пестрокрылой широколобки, 108 экз. широколобки Талиева, 26 экз. жирной широколобки. Морфометическое исследование выполнено по 6 счетным и 28 пластическим признакам. Анализировали количество лучей в первом и втором спинных, грудном и анальном плавниках; количество жаберных тычинок на внутренней стороне первой жаберной дуги; количество пор в боковой линии; длина головы; длина, высота и ширина туловища; длина и высота хвостового стебля; антедорсальное, постдорсальное, антевентральное, антеанальное, пектровентральное и вентроанальное расстояние; длины оснований первого и второго спинных и анального плавников; длины наибольших лучей в первом и втором спинных, анальном, грудном и брюшном плавниках; длина рыла; продольный диаметр глаза; заглазничное расстояние; высота головы у затылка и у вертикали середины глаза; межглазничное расстояние; длины верхней и нижней челюстей. Статистическая обработка материала проведена по общепринятым методикам [4]. Изменчивость счетных и габитуальных признаков представлена в таблице. Сравнение выборок проведено методами факторного (PCA) анализа с использованием пакета программ SPSS 8.0. Для оценки уровня различий использовался коэффициент  $CD$  [11].

### *Результаты исследований и их обсуждение*

**Окраска.** В зависимости от видовой принадлежности и места обитания могут преобладать различные оттенки коричневого, оливкового, розового или серого цветов.

Для большеголовой и пестрокрылой широколобок характерна пестрая окраска, сочетающая светлые и темные пятна. В окраске большеголовой широколобки преобладают зеленовато-бурый, серый и коричневый цвета. В период размножения окраска тела становится ярко-розовой или красновато-бурой. На боках многочисленные мелкие темные пятна неправильной формы, иногда сгруппированные в 4—5 поперечных полос. У самцов брюхо бурое, с округлыми белыми или желтоватыми пятнами, у самок — светлое. Все плавники имеют пеструю или полосатую окраску.

В окраске пестрокрылой широколобки преобладают светло-коричневый или розово-коричневый тона. На спине и боках многочисленные мелкие темные пятна со светлой окантовкой. Брюхо светлое. Все плавники, кроме брюшных и анального, с рядами темных полос.

Широколобка Талиева и жирная широколобка практически не отличаются по окраске. В фоновой окраске верхней части тела могут преобладать различные оттенки коричневого, оливкового, розового или серого цветов.

Брюхо, нижняя часть головы, брюшные и анальный плавники — белые или бурые. Нередко на спине и боках имеются хаотически разбросанные темные пятна. Окраска плавников жирной широколобки монохромная, но во втором спинном плавнике лучи могут иметь темные пятнышки. У широколобки Талиева все плавники, кроме брюшных и анального, с темными пятнышками, сгруппированными в неровные поперечные полосы.

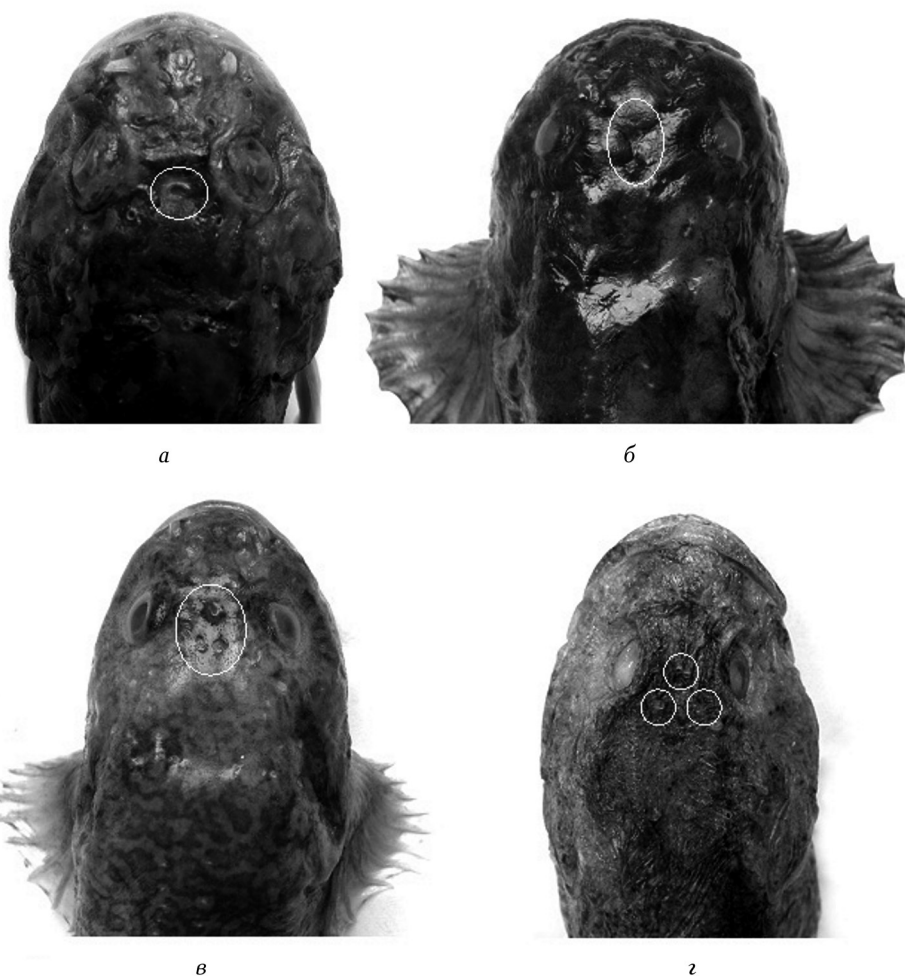
Основные отличительные признаки видов связаны с особенностями окраски анального и грудных плавников. Единственный вид, имеющий яркую поперечно-полосатую окраску анального плавника — большеголовая широколобка, для остальных характерна монохромная окраска, бурая или «грязно-белая». В окраске грудных плавников отмечены следующие различия: для пестрокрылой широколобки характерно чередование контрастных светлых и темных полос правильных очертаний; у большеголовой — темные и светлые пятна образуют ломаные линии; у жирной — окраска всегда монохромная, в тон окраски туловища; у широколобки Талиева окраска может быть как монохромной, так и с нечеткими поперечными полосами у основания плавников.

*Сейсмочувствительная система.* Топография и морфология органов сейсмочувствительной системы соответствует обычному для Cottidae перкоидному типу [3]. Подробное описание морфологии каналов сенсорной системы приводятся в работах Д. Н. Талиева [7] и В. Г. Сиделевой [5, 6, 13]. Характерной для данного рода чертой является наличие разрывов в надглазничном, подглазничном, предкрышечно-нижнечелюстном и затылочном каналах.

При определении видов основное диагностическое значение имеют размер, количество и расположение корональных пор надглазничного канала. Надглазничный канал (*s. so. — canalis supraorbitalis*) проходит в лобной кости (*frontale*), а на выходе из нее в передней части — через трубкообразную носовую кость (*nosale*). В предкорональной части канал открывается тремя порами. Число пор в корональной области зависит от наличия характера разрывов в канале и имеет видовую специфику.

У пестрокрылой широколобки и широколобки Талиева надглазничные каналы не прерваны, соединены друг с другом и открываются одной крупной порой на уровне заднего края глаз (рис. 1, *a*). У жирной широколобки передние и задние участки правого и левого каналов прерваны в корональной области за счет частичной редукции корональной комиссуры (*s.c. - commissura coronalia*) и открываются в этом месте двумя или, чаще, тремя порами. В первом случае поры имеют равный диаметр. Передняя расположена на уровне середины, а задняя — на уровне заднего края глаз (рис. 1, *b*). Во втором случае задних пор две (правая и левая) — вдвое меньшего диаметра (рис. 1, *в*). У большеголовой широколобки, как правило, корональная комиссура редуцирована полностью. В этом случае корональных пор четыре (рис. 1, *г*), при неполной редукции — три, аналогично таковым жирной широколобки (см. рис. 1, *в*), но меньшего диаметра.

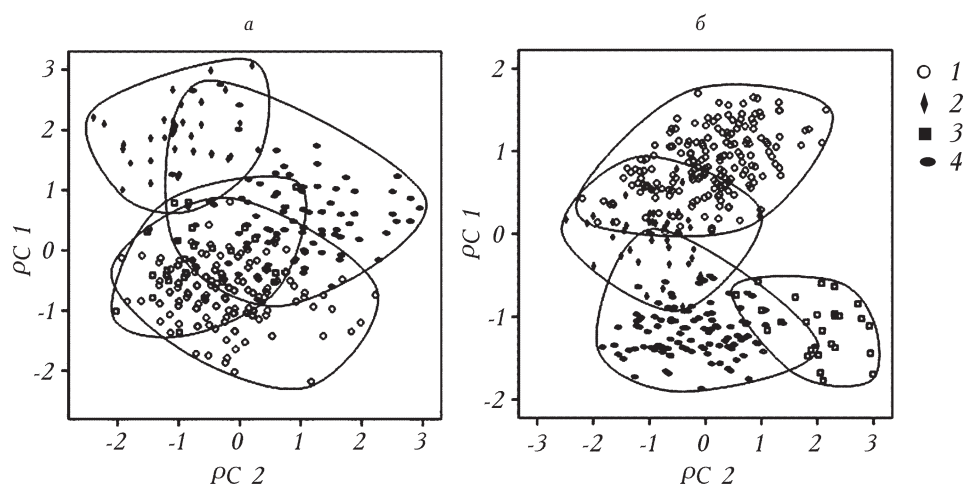
*Меристические признаки.* Многомерный анализ (РСА) изменчивости счетных признаков видов р. *Batrachocottus* показал, что первая и вторая главные компоненты объясняют 58,8% общей дисперсии. Наибольшие поло-



1. Варианты расположения корональных пор сейсмочувствительной системы широколобок р. *Batracocottus*. Пояснения к рисунку в тексте.

жительные нагрузки на первую главную компоненту дают количество лучей во втором спинном, грудном и анальном плавниках; отрицательную — количество пор в боковой линии. На вторую главную компоненту наибольшую положительную нагрузку — количество лучей в первом спинном плавнике и число пор в боковой линии, а отрицательную — число лучей во втором спинном плавнике.

На рисунке 2, а можно видеть, что диаграммы рассеяния видов р. *Batracocottus* в пространстве первых двух главных компонент по меристическим признакам в значительной мере перекрываются. Результаты морфометрического анализа показали отсутствие между ними дискретных различий по данным признакам. Таксономически значимые различия ( $CD > 1,28$ ) между видами выявлены по трем признакам: количеству жаберных тычинок (*sp. br.*) и лучей в грудных (*P*) и анальном (*A*) плавниках (табл. 1, 2). Из счет-



2. Распределение видов р. *Batrachocottus* в пространстве первых двух главных компонент по меристическим (а) и пластическим (б) признакам: 1 — большеголовая широколобка *B. baicalensis*; 2 — пестрокрылая широколобка *B. multiradiatus*; 3 — широколобка Талиева *B. talievi*; 4 — жирная широколобка *B. nikolskii*.

ных признаков диагностическое значение имеет только количество лучей в анальном плавнике, как вспомогательный признак при идентификации пестрокрылой широколобки, единственного вида, имеющего 15 и 16 лучей.

*Габитуальные признаки.* Для видов р. *Batrachocottus* характерны следующие признаки. Туловище короткое, умеренно утолщенное в передней части. Хвостовой стебель удлинённый, его длина может составлять до пятой части *SL*. Спинные плавники могут располагаться внахлест, отдельно или соприкасаться. При расположении «внахлест» плавниковая перепонка последнего луча  $D_1$  заходит на нижнюю часть первого луча  $D_2$ ; при соприкосновении — доходит до основания первого луча  $D_2$ , но не заходит на луч; при раздельном положении спинные плавники разделены большим или меньшим промежутком, который по мере роста рыбы увеличивается. Брюшные плавники не до-

**1. Различия по морфометрическим признакам видов р. *Batrachocottus*, достигающие таксономически значимого уровня ( $CD > 1,28$ )**

Виды	Большеголовая широколобка	Пестрокрылая широколобка	Широколобка Талиева
Пестрокрылая широколобка	$P, A, IA, IV, lmx, lmd$		
Широколобка Талиева	$sp. br., c, pD, lt, IV, pD, IA, lmx, lmd$		
Жирная широколобка	$sp. br., c^*, lt, hD_1, IA, IV^*, io$	$P, A, sp. br., c, aA, VA, hD_1, IA^*, io$	$c, IA, io$

Примечание. Условные обозначения признаков — в тексте; \* признаки, по которым имеется hiatus.

**2. Морфометрические признаки видов р. *Batrachocottus*, в изменчивости которых выявлены различия таксономически значимого уровня ( $CD > 1,28$ )**

Признаки	Большеголовая широколобка (n = 184)	Пестрокрылая широколобка (n = 42)	Широколобка Талиева (n = 108)	Жирная широколобка (n = 26)
<i>TL</i>	$\frac{121,4}{70,0 - 171,4}$	$\frac{147,1}{92,7 - 174,0}$	$\frac{174,8}{128,4 - 215,0}$	$\frac{216,0}{168,7 - 251,0}$
<i>SL</i>	$\frac{103,3}{58,3 - 148,9}$	$\frac{124,2}{75,5 - 148,3}$	$\frac{147,6}{106,2 - 180,7}$	$\frac{182,0}{141,5 - 210,4}$
Меристические признаки				
<i>P</i>	$\frac{15,9 \pm 0,04}{14 - 17; 0,55}$	$\frac{17,9 \pm 0,10}{16 - 20; 0,62}$	$\frac{16,8 \pm 0,08}{15 - 20; 0,83}$	$\frac{15,8 \pm 0,09}{15 - 17; 0,46}$
<i>A</i>	$\frac{11,7 \pm 0,04}{9 - 13; 0,54}$	$\frac{14,2 \pm 0,11}{13 - 16; 0,69}$	$\frac{12,7 \pm 0,07}{11 - 14; 0,69}$	$\frac{11,9 \pm 0,14}{11 - 13; 0,70}$
<i>sp, br,</i>	$\frac{5,0 \pm 0,04}{4 - 7; 0,58}$	$\frac{5,8 \pm 0,14}{5 - 9; 0,90}$	$\frac{6,9 \pm 0,07}{5 - 8; 0,70}$	$\frac{8,4 \pm 0,12}{7 - 10; 0,62}$
Пластические признаки, % <i>SL</i>				
<i>c</i>	$\frac{36,3 \pm 0,09}{32,6 - 41,0; 1,20}$	$\frac{35,0 \pm 0,23}{29,7 - 38,2; 1,47}$	$\frac{33,1 \pm 0,11}{29,1 - 35,5; 1,12}$	$\frac{30,4 \pm 0,14}{28,6 - 32,3; 0,74}$
<i>pD</i>	$\frac{12,1 \pm 0,10}{7,5 - 16,7; 1,41}$	$\frac{13,3 \pm 0,18}{11,0 - 16,1; 1,19}$	$\frac{16,5 \pm 0,12}{13,6 - 19,5; 1,21}$	$\frac{14,5 \pm 0,16}{12,7 - 16,2; 0,82}$
<i>aA</i>	$\frac{62,8 \pm 0,16}{57,6 - 70,1; 2,15}$	$\frac{59,4 \pm 0,19}{57,3 - 63,3; 1,25}$	$\frac{60,7 \pm 0,20}{56,2 - 66,6; 2,06}$	$\frac{64,7 \pm 0,38}{59,4 - 68,7; 1,93}$
<i>pl</i>	$\frac{14,9 \pm 0,08}{11,9 - 17,3; 1,12}$	$\frac{15,0 \pm 0,17}{12,3 - 16,9; 1,10}$	$\frac{18,0 \pm 0,13}{15,0 - 21,7; 1,31}$	$\frac{18,0 \pm 0,25}{15,0 - 19,8; 1,26}$
<i>VA</i>	$\frac{33,2 \pm 0,24}{24,7 - 42,5; 3,28}$	$\frac{28,4 \pm 0,49}{22,1 - 36,7; 3,18}$	$\frac{33,6 \pm 0,21}{28,3 - 38,6; 2,21}$	$\frac{36,0 \pm 0,41}{32,0 - 41,1; 2,10}$
<i>hD<sub>1</sub></i>	$\frac{9,2 \pm 0,07}{6,7 - 12,2; 0,89}$	$\frac{9,5 \pm 0,16}{7,4 - 11,4; 1,02}$	$\frac{7,5 \pm 0,06}{6,1 - 9,7; 0,63}$	$\frac{6,2 \pm 0,21}{2,8 - 8,0; 1,09}$
<i>IA</i>	$\frac{22,0 \pm 0,11}{17,9 - 26,4; 1,38}$	$\frac{26,8 \pm 0,27}{22,4 - 30,5; 1,74}$	$\frac{22,5 \pm 0,15}{18,2 - 28,0; 1,59}$	$\frac{18,4 \pm 0,23}{15,1 - 20,2; 1,18}$
<i>IV</i>	$\frac{19,2 \pm 0,09}{16,0 - 22,8; 1,26}$	$\frac{14,5 \pm 0,21}{12,2 - 18,1; 1,34}$	$\frac{12,9 \pm 0,11}{10,0 - 17,0; 1,13}$	$\frac{11,7 \pm 0,22}{9,3 - 14,7; 1,12}$
Пластические признаки, % <i>c</i>				
<i>io</i>	$\frac{14,6 \pm 0,11}{10,4 - 18,8; 1,56}$	$\frac{13,4 \pm 0,26}{9,4 - 16,9; 1,68}$	$\frac{14,8 \pm 0,16}{10,6 - 18,0; 1,67}$	$\frac{20,1 \pm 0,47}{16,4 - 26,5; 2,40}$

Продолжение табл. 2

Признаки	Большеголовая широколобка (n = 184)	Пестрокрылая широколобка (n = 42)	Широколобка Галиева (n = 108)	Жирная широколобка (n = 26)
<i>lmx</i>	$50,2 \pm 0,18$ 42,9 – 56,4; 2,48	$43,6 \pm 0,29$ 39,8 – 48,2; 1,86	$44,1 \pm 0,15$ 39,6 – 48,7; 1,60	$46,4 \pm 0,47$ 42,1 – 51,1; 2,38
<i>lmd</i>	$54,3 \pm 0,16$ 48,8 – 61,5; 2,20	$48,0 \pm 0,36$ 43,3 – 54,8; 2,35	$48,9 \pm 0,16$ 45,2 – 53,0; 1,63	$52,1 \pm 0,73$ 48,4 – 66,3; 3,72

Примечание. Над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — пределы варьирования признака и среднеквадратичное отклонение; условные обозначения признаков — в тексте.

стигают ануса. На боках, под грудными плавниками крупные костные шипики.

Голова большая, умеренно уплощенная в дорзовентральном направлении. Глаза круглые, выпуклые. Глазное яблоко занимает всю глазницу. Межглазничное расстояние меньше или равно продольному диаметру глаза. Верхняя челюсть короче нижней, ее задний угол достигает вертикали середины глаза. Подглазничная кость не выдается. Предкрышечная кость с тремя хорошо развитыми шипами, либо с одним верхним, более или менее развитым, шипом, ниже которого расположены рудименты двух других, заметные только у неполовозрелых особей.

Многомерный анализ (РСА) изменчивости пластических признаков показал, что первая и вторая главные компоненты объясняют 45,1% общей дисперсии. Наибольшую положительную нагрузку на первую главную компоненту имеют длина головы, грудных и брюшных плавников, а отрицательную — постдорсальное расстояние и длина хвостового стебля. На вторую главную компоненту: положительную — высота туловища и антеанальное расстояние; отрицательную — высота второго спинного и длина основания анального плавников. Диаграммы рассеяния видов р. *Batrachocottus* в пространстве первых двух главных компонент по пластическим признакам частично перекрываются, образуя цепь форм (рис. 2, б).

Анализ различий по *CD* позволил установить таксономически значимые различия по 11 пластическим признакам: длина головы (*c*), длина хвостового стебля (*pl*), постдорсальное (*pD*), антеанальное (*aA*) и вентроанальное (*VA*) расстояния; длина основания (*lA*) плавника, длины наибольших лучей в первом спинном (*hD<sub>1</sub>*) и брюшном (*lV*) плавниках, межглазничное расстояние (*io*), длины верхней (*lmx*) и нижней (*lmd*) челюстей.

При этом, близкие формы, диаграммы которых перекрываются (см. рис. 2, б), не имеют дискретных различий. Такие пары отличаются на уровне, соответствующем подвидовому ( $CD > 1,28$ ), по 2—4 признакам (см. табл. 1). Дискретные отличия установлены между фенотипически отдаленными формами. Крайние формы — большоголовая и жирная широколобки различаются, с хиатусом, по двум признакам — длине брюшных плавников и голо-

вы и по четырем признакам — на подвидовом уровне. Пестрокрылая и жирная широколобки дискретно различаются по длине основания анального плавника и имеют различия подвидового уровня по пяти признакам (см. табл. 2.).

Основное диагностическое значение имеют неметрические признаки: количество шипов на предкрышке, форма ноздрей задней пары, форма анального плавника и взаимное положение спинных плавников (встык, внахлест или раздельное).

### Заключение

Изменчивость широколобок р. *Batrachocottus* (большеголовая — *B. baicalensis*, жирная — *B. nikolskii*, пестрокрылая — *B. multiradiatus* и широколобка Талиева — *B. talievi*) такова, что виды образуют цепь форм, не имеющих дискретных различий в рядах изменчивости счетных, количественных и качественных признаков. Идентификация видов возможна по сочетанию признаков, главным образом, неметрического характера. Результаты исследования позволяют предложить следующий ключ для определения видов:

1 (6) Окраска брюха и анального плавника однотонная — белая или бурая. Каналы сейсмодатчика на голове открываются наружу широкими отверстиями большего или меньшего диаметра, хорошо различимыми невооруженным глазом.

2 (5) Корональная пора сейсмодатчика одна и расположена на уровне заднего края глаз. На предкрышке три нормально развитых шипа. Рыло спереди несколько сужается. Ноздри задней пары не вытянуты в трубки.

3 (4) Окраска тела и плавников пестрая. На грудных плавниках 4—7 ярких, правильно очерченных, темных поперечных полос . . . . . *B. multiradiatus*

4 (3) Окраска тела и плавников монокромная или с нечетко очерченными темными пятнами. Поперечные полосы на грудных плавниках если есть, то не яркие и имеют ломаные очертания . . . . . *B. talievi*

5 (2) Корональных пор две или три, передняя расположена на уровне середины глаз. Задние — две или одна, расположены на уровне заднего края глаз. На предкрышке один слабо развитый шип. Голова высокая, что, в сочетании с широким рылом, придает ей округлую форму. Ноздри задней пары в виде широких трубок . . . . . *B. nikolskii*

6 (1) Окраска брюха бурая с многочисленными мелкими темными и светлыми пятнами. Лучи анального плавника имеют поперечнополосатую окраску. Большинство каналов сейсмодатчика на голове открываются наружу через короткие кожные каналцы с одной порой на конце. Исключение составляет предкрышечно-нижнечелюстной канал, не имеющий кожных каналцев и открывающийся крупными отверстиями, сопоставимыми по размеру с фонтанелями . . . . . *B. baicalensis*



\*\*

*Встановлено, що риби чотирьох видів ендемічного для Байкалу р. *Batrachocottus* утворюють «ланцюг форм», зв'язаних перекриттями у мінливості морфометричних ознак. Запропоновано ключ для визначення видів на основі неметричних ознак.*

\*\*

*It was found that the fish of four species endemic to Baikal genus *Batrachocottus* form a «chain forms» related to overlaps in the variability of morphometric characters. A key to the species is proposed, on the basis of non-metric characters.*

\*\*

1. Берг Л.С. Рыбы Байкала // Ежегодник Зоол. музея Имп. Акад. Наук. — 1900. — Т. 5. — С. 326—372.
2. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — Т. 3. — С. 930—1370.
3. Неелов А.В. Сейсмочувствительная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae, Muohoccephalinae, Artediellinae). — Л.: Наука, 1979. — 207 с.
4. Плохинский Н.А. Биометрия. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1961. — 367 с.
5. Сигелева В.Г. Сейсмочувствительная система и экология байкальских подкаменщичковых рыб. — Новосибирск: Наука, 1982. — 147 с.
6. Сигелева В.Г. Новый вид эндемичного для Байкала рода *Batrachocottus* (Cottidae) // Вопр. ихтиологии. — 1999. — Т. 39, вып. 2. — С. 149—154.
7. Талиев Д. Н. Бычки-подкаменщички Байкала (Cottoidei). — М., Л.: Наука, 1955. — 603 с.
8. Berg L.S. Die Cataphracti des Baikal-Sees (Fam. Cottidae, Cottocomephoridae und Comephoridae) // Beiträge zur Osteologie und Systematik. Wiss. Ergebn. Zool. Exped. Baikal-See, 3rd ed. St. Petersburg & Berlin. Cataphracti Baikal. — 1907. — S. 1—75.
9. Dybowski B. Die Fische des Baikal-Wassersystemes // Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 1874. — Bd. 24, N 3—4. — S. 384—394.
10. Kontula T., Kirilchik S.V., Vginul'g R. Endemic diversification of the monophyletic Cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2003. — Vol. 27. — P. 143—155.
11. Mayr E. Principles of Systematic Zoology. — New York: McGraw-Hill, P. XIV, 1969. — 434 p.
12. Poux C., Bogdanov B.E., Dumont B. et al. Towards a comprehensive evolutionary history of the endemic Cottoid species flock from Lake Baikal (Siberia) // Abstr. Intern. Symp. «Speciation in Ancient Lakes, SIAL 5», Ohrid, Sept. 7—11, 2009. — 2009. — P. 89.
13. Sideleva V.G. The endemic fishes of Lake Baikal. — Leiden: Backhuys Publ. — 2003. — 270 p.