

УДК 597.5

МОРФОЛОГИЯ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ ИЗМЕНЧИВОГО ЩЕКОВОГА *BOVICHTUS VARIEGATUS* RICHARDSON, 1846 (PISCES: BOVICHTIDAE)

© 2024 г. С. В. Жданов¹, * (ORCID: 0000-0002-5423-9506)

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург 199034, Россия

*e-mail: Sergey.Zhdanov@zin.ru

Поступила в редакцию 19.06.2023 г.

После доработки 17.11.2023 г.

Принята к публикации 29.11.2023 г.

Впервые изучено строение сейсмодатчика и установлена топография сейсмодатчиковых каналов *Bovichtus variegatus* Richardson, 1846. Показана изменчивость отдельных структур, приведено сравнение с ранее описанной сейсмодатчиковой системой *B. psychrolutes* Günther, 1861. Выявлен ряд общих и отличительных признаков строения сейсмодатчиковых систем *B. variegatus* и *B. psychrolutes*.

Ключевые слова: Bovichtidae, *Bovichtus variegatus*, изменчивость, морфология, сейсмодатчиковая система

DOI: 10.31857/S0134347524020045

Бовихтовые или щекороговые (Bovichtidae) — базальное семейство морских придонных рыб подотряда Notothenioidei. Представители семейства распространены в нотальных водах южного полушария у берегов Южной Америки, Тасмании, южной Австралии, Новой Зеландии, о-вов Тристан-да-Кунья, Сен-Поль и Амстердам, а также у Антарктического п-ова. Многие виды рода имеют локальный ареал и ведут скрытный образ жизни. В настоящее время валидными признаны 11 видов из трех родов; 8 видов относятся к роду *Bovichtus* Cuvier (FishBase..., 2023). В конце прошлого столетия проведены региональные ревизии рода (Hardy 1988; Bravo et al., 1999), сутью которых было изучение внешней морфологии и осевого скелета. Установлено, что семейство занимает базальное положение внутри подотряда (Воскобойникова, 1986; Lescointre et al., 1997), его таксономический ранг поднят до уровня надсемейства Bovichtoidea (Воскобойникова, 2010). Благодаря предыдущим исследованиям сейсмодатчиковой системы (далее ССС) семейств Nototheniidae (Якубовски, 1970, 1971; Балужкин, 1984), Bathydraconidae (Балужкин, Воскобойникова, 2011)

и Channichthyidae (Iwami et al., 1999) была составлена общая, на тот момент, характеристика подотряда Notothenioidei (Балужкин, 1997; Воскобойникова, 2010). Подробное изучение внешней морфологии и скелета позволило выявить диагностические признаки валидных видов рода *Bovichtus* и установить особое положение семейства Bovichtidae внутри подотряда Notothenioidei. ССС представителей семейства характеризовалась как сложная структура с развитыми каналцами 2-го и 3-го порядков (далее каналцев-2 и -3) (Воскобойникова, 2010). Единственным представителем рода *Bovichtus*, для которого приведена схема сенсорных каналов (далее СК), стал *Bovichtus psychrolutes* (Балужкин, 2016), прочие виды этого таксона в данном аспекте оставались неизученными. Это и определило перспективу дальнейших исследований других представителей рода *Bovichtus* для получения более полной таксономической характеристики семейства Bovichtidae. В настоящей работе впервые приведено подробное описание морфологии ССС *Bovichtus variegatus* и показаны особенности

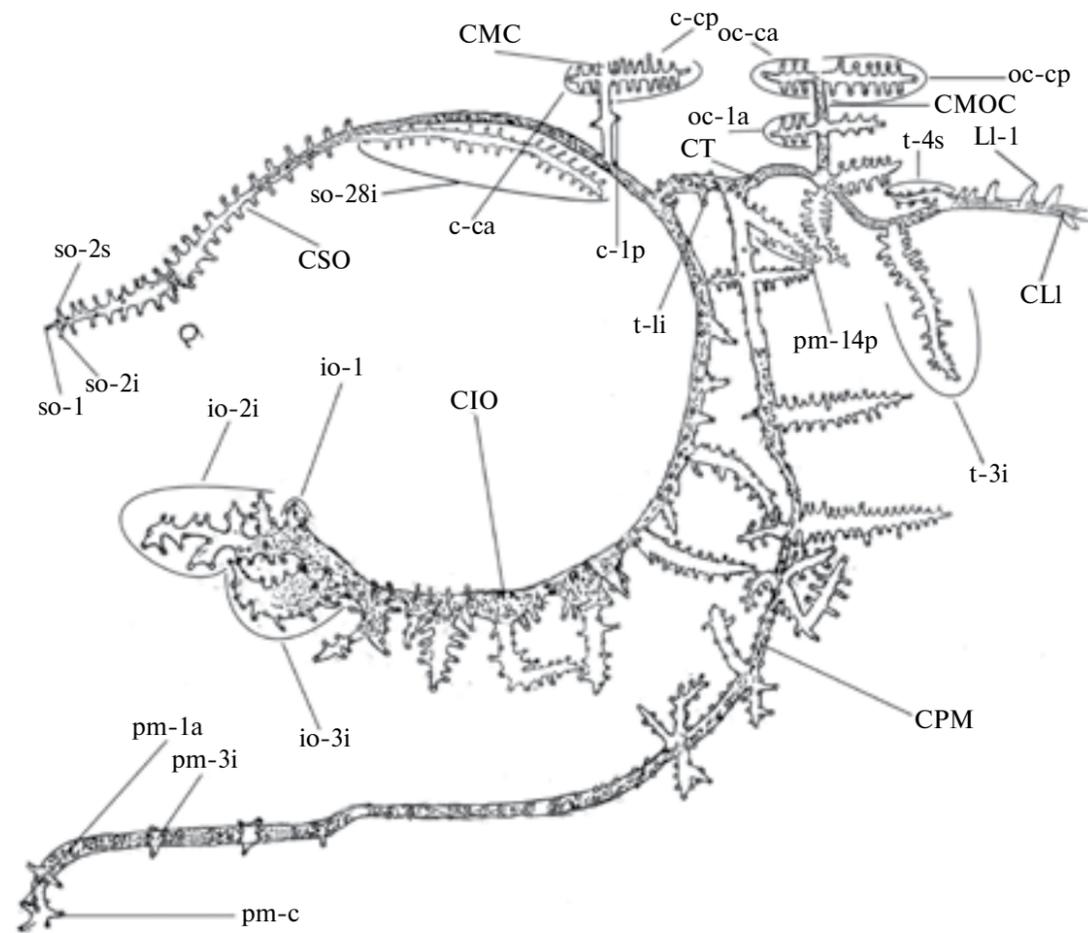


Рис. 1. Топография сейсмодатчика *Bovichtus variegatus* (ЗИН № 36197 TL 121 мм), вид сбоку. Каналы: CSO – надглазничный, CIO – подглазничный, CT – височный, СРМ – предкрышечно-нижнечелюстной и CL1 – туловищный. Комиссуры: СМС – корональная и СМОС – затылочная. Канальцы: so-1–30 – надглазничные; io-1–18 – подглазничные; pm-c и pm-1–14 – предкрышечно-нижнечелюстные; t-1–7 – височные, c-1p и c-c – корональные, oc-1a и oc-c – затылочные, LI-1 – 1-ый туловищный.

этой системы в сравнении с описанной ранее у *B. psychrolutes*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве изучаемого материала использовали экземпляры из фондовой коллекции Зоологического института (ЗИН) РАН: *Bovichtus variegatus*: ЗИН 36197 – прол. Кука, Новая Зеландия 1.01.1950, 2 экз., TL 121.3 мм и TL 116.0 мм; ЗИН 36198 – зал. Лайалл, Новая Зеландия, 11.06.1949, колл. R. K. Dell, 1 экз., TL 146.3 мм; ЗИН 49281 – о-ва Снэрс, Новая Зеландия, глуб. 2 м, 23.12.1984, колл. G. Hardy, 4 экз., TL 65.2 – 81.6 мм. Для сравнения использовали фотографии коллекционных материалов Британского музея естественной истории (BMNH): *Bovichtus*

variegatus: BMNH 1855.9.19.82 – порт Джексон, Новый Южный Уэльс, Австралия, 2 экз., TL 107.8 мм (лектотип) и 167.0 мм (паралектотип); *Bovichthys decipiens*: BMNH 1876.2.12.8 – прол. Кука, Новая Зеландия, 1 экз., TL 34.2 мм (голотип).

Для точного выявления строения ССС использовали методику окрашивания каналов (Якубовски, 1970), красители вводили экземплярам, фиксированным в 70% этаноле, которые затем изучали под бинокляром МС-2. Остеологические признаки сенсорных каналов (СК) головы исследовали по препаратам, окрашенным ализариновым синим и ализариновым красным (Potthoff, 1984), и по томограммам, полученным при помощи микротомографа Neoscan N80. Согласно общепринятой терминологии

(Якубовски, 1971; Неелов, 1979; Сиделева, 1982; Балужкин, 1984; Мандрица, 2001; Page, 1977), каналы сейсмодатчика *B. variegatus* обозначены заглавными латинскими буквами. Названия пор и канальцев приведены в соответствии с каналом, к которому они относятся; далее после дефиса указан порядковый номер поры или канальца и строчная латинская буква, обозначающая положение относительно канала: верхняя – s (от “superior”); нижняя – i (от “inferior”); передняя – a (от “anterior”); задняя – p (от “posterior”). Поры или канальцы, расположенные по центру оси симметрии в медиальной проекции, названы центральными (с – от “centralis”). Канальцы могут быть парными или непарными в зависимости от наличия на обеих сторонах головы. Также канальцы или поры могут быть двойными, если, находясь на одном канале, они располагаются друг напротив друга, или одинарными, когда имеется лишь один каналец или пара (Неелов, 1979; Мандрица, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

План строения СК головы *Bovichtus variegatus* (рис. 1) соответствует перкоидному типу, для которого свойственно наличие корональной комиссуры и связи надглазничного и подглазничного каналов. Всего в состав ССС входят 5 каналов: подглазничный (CIO), надглазничный (CSO), височный (CT), предкрышечно-нижнечелюстной (СРМ) и туловищный (CL1), а также 3 комиссуры: корональная (СМС), затылочная (СМОС) и подбородочная. Каналы не прерываются. Число канальцев-1 и пор на одном канале может превышать 30. Все канальцы оканчиваются терминальными порами. Большинство длинных кожных канальцев располагается на подглазничном, височном и предкрышечно-нижнечелюстном каналах. Поры СК головы практически не различаются по размерам. Исключение составляют дополнительные поры, расположенные у основания и по бокам кожных канальцев.

Надглазничный канал проходит через nasale и frontale. Участок канала в nasale короткий, примерно равный диаметру ноздри. Во frontale проходит более половины всей длины канала, сам канал заканчивается слиянием с CIO и CT. Перед nasale и в промежутке между nasale

и frontale канал расширен и не имеет костной крыши. Терминальная пора so-1 располагается непосредственно над верхней челюстью. Всего перед nasale 10 двойных канальцев-1 и 8 дополнительных пор. Между so-10 и so-11 канал проходит через nasale. Начиная с so-11, следует участок канала без костной крыши, на котором имеется 12 двойных канальцев-1 и одинарные so-17 и so-18. На участке во frontale 11 канальцев-1 расположены до СМС и две основные поры после нее. Каналец so-28i является наиболее развитым как в надглазничном канале, так и во всей ССС. Начинается на вертикали переднего края зрачка, проходит в углублении позади корональной комиссуры и несет 36 канальцев-2 и пор.

Корональная комиссура представлена парными двойными канальцами c-1a и c-1p. Каналец c-ca – короткий, с четырьмя канальцами-2. Задний c-cr более длинный, имеет 16 канальцев-2.

Подглазничный канал проходит в lacrimale и postlacrimale-1–5 и костях окологлазничного кольца, сливаясь в dermosphenoticum с CSO и CT. Всего от канала отходят 18 (8 длинных и 10 коротких) нижних канальцев-1. Длинные канальцы расположены над фонтанелями канала и распределены следующим образом: 4 в lacrimale (io-3i, io-4i, io-5i и io-7i) и по одной в postlacrimale-1–4 (io-8i, io-9i, io-11p и io-14p). Канальцы-1 несут до 13 пор и канальцев-2, которые, в свою очередь, обладают канальцами-3 (lacrimale). Короткие канальцы менее развиты, имеют до шести дополнительных пор и канальцев-2 (io-1 и io-2). Орбитальная сторона канала представлена слабо развитыми канальцами-1 (lacrimale) и основными порами (postlacrimale-1–5).

Височный канал проходит через frontale, pteroticum, supratemporale, posttemporale и supra-cleithrum. Наиболее развитые кожные канальцы берут начало в участках канала, образованных промежутками между костями. Всего на канале 8 канальцев-1 и 5 мелких пор. На участке во frontale, канал открывается мелкими порами, здесь же отходит каналец t-1i. Далее канал проходит в верхней части pteroticum, образующей затылочную ямку, и в supratemporale. Между этими костями от канала отходят развитые

двойные каналы t-2s и t-2i дугообразной формы, незначительно отличающиеся друг от друга шириной просвета и числом канальцев-2. Каналец t-3i — один из наиболее развитых в СК головы, располагается между supratemporale и posttemporale и имеет более 30 канальцев-2 и пор. Просвет канальца доходит до заднего края suboperculum. Между posttemporale и supracleithrum находится одинарный t-4s, он направлен вперед, имеет 9 пор и открывается терминальной порой на одной вертикали с основанием t-3i. На supracleithrum расположены 3 коротких канальца t-5s, t-6s и t-7s.

Затылочная комиссура проходит в parietale и supraoccipitale, представлена боковыми канальцами oc-1a и oc-1p, а также центральными oc-ca и oc-cr, содержащими по 6 канальцев-2 (кроме oc-cr, у которого их 12).

Предкрышечно-нижнечелюстной канал проходит через dentale, anguloarticulare и праеорегулюм. Всего в канале 9 закрытых кожей фонтанелей и 19 канальцев-1, из которых 14 двойных и 5 одинарных. Между фонтанелями расположены ряды мелких пор. Наиболее развитые канальцы расположены над фонтанелями в праеорегулюм и на участке, свободном от костной крыши. Канал соединен подбородочной комиссурой, от которой 2 канальца отходят вперед и 1 — назад. В dentale канал открывается четырьмя фонтанелями, здесь отходят 5 канальцев. Над первой фонтанелью расположены двойные канальцы pm-2a и pm-2p с мелкими порами у оснований. Над другими тремя фонтанелями расположены скопления из 5–7 мелких кожных пор с канальцами pm-3i, pm-4i и pm-5i. Канал в anguloarticulare представлен одной фонтанелью, над которой расположен каналец pm-6i. Далее канал заходит в праеорегулюм, где присутствуют 5 фонтанелей; над каждой из них от канала отходят двойные канальцы-1. Двойные pm-7s и pm-7i имеют по крупному канальцу-2 с двумя — четырьмя порами. Канальцы pm-8s, pm-8i и pm-9a имеют по 8 пор и канальцев-2. Среди них pm-8s выделяется широким просветом, а pm-9a — дугообразной формой. На верхней стороне канальца pm-9p находятся два канальца-2, от которых отходит по 3 пары канальцев-3. Каналец pm-10a сопоставим по размерам с pm-9a, имеет 5 канальцев-2, находится между io-11p и io-14p.

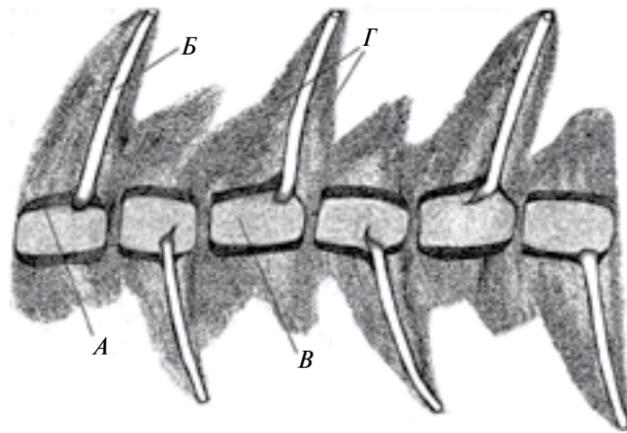


Рис. 2. Строение туловищного канала и члеников *Bovichtus variegatus*. А — костный членик, Б — каналец-1, В — полость костного членика, через которую проходит туловищный канал, Г — кожные образования, через которые проходит каналец.

У pm-10p, одного из самых крупных и развитых канальцев ССС, доходящего до заднего края suboperculum, широкий просвет и большое число канальцев-2. Напротив короткого pm-11a располагается развитый pm-11p, который чуть короче pm-10p, выходит из праеорегулюм на уровне канальца io-16p и соединяется с височным каналом. Костная крыша отсутствует. От канала отходят двойные канальцы pm-12a и pm-12p и одинарные pm-13p и pm-14p.

Туловищный канал представляет собой ряд непрободенных чешуй боковой линии, которые модифицировались в костные членики суперэллиптической формы, расположенные в коже и снабженные канальцами, отходящими попеременно вверх и вниз (рис. 2). Канальцы открываются единственной порой. В передней части туловищного канала канальцы направлены под углом около 70° относительно самого канала. По мере приближения к хвостовому плавнику канальцы уменьшаются в размерах и располагаются перпендикулярно относительно канала. Всего насчитывается 76–82 членика. Канал начинается непосредственно за supracleithrum в верхней половине туловища и постепенно смещается на середину. Далее канал сужается, заходит на хвостовой плавник, проходит по седьмому ветвистому лучу и открывается терминальной порой на разветвленной части луча. Всего 18 мелких каудальных пор, терминальная пора значительно увеличена, диаметр

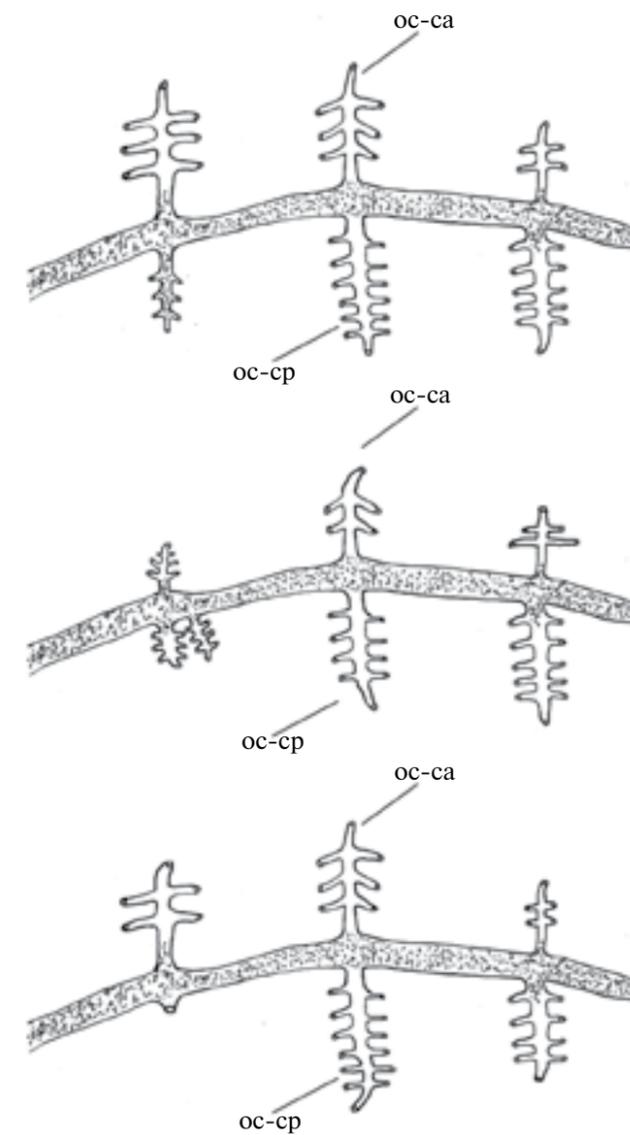


Рис. 3. Изменчивость строения затылочной комиссуры *Bovichtus variegatus*. Центральные канальцы: oc-ca — передний, oc-cr — задний.

приблизительно равен толщине канала, костные членики на этом участке отсутствуют.

При изучении экземпляров этого вида обнаружены признаки, проявившие вариабельность. Число канальцев-1 подглазничного канала на постлакримальном участке может варьировать от 13 до 16. При этом число развитых канальцев подглазничного канала остается постоянным. Развитые канальцы имеют незначительную изменчивость по направлению и по числу дополнительных пор и канальцев-2. На других СК головы канальцы-1 менее вариативны, однако

на участке СРМ-IV их число варьирует от 1 до 5. Вероятно, это связано с тем, что канал не проходит внутри какой-либо кости. Канальцы-1 затылочной комиссуры, как и на каналах, образованы над фонтанелями, однако у некоторых экземпляров на месте одного крупного канальца может быть два канальца меньших размеров. Кроме того, передний центральный каналец затылочной комиссуры всегда короче заднего (рис. 3). Наличие костной крыши на определенных участках каналов, а также число и расположение фонтанелей оказались характерными для всех экземпляров. В туловищном канале изменениям подвержены общее число члеников и чередование направления канальцев.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение ССС *Bovichtus variegatus* с *B. psychrolutes* (Балушкин, 2016) позволило установить ряд схожих признаков: соединение СРМ с СТ, развитые канальцы-1 с канальцами-2, наличие подбородочной комиссуры и общее число члеников (76–82 у *B. variegatus* и 79–87 у *B. psychrolutes*). Также выявлены отличительные признаки *B. variegatus* от *B. psychrolutes*: наличие большего числа сильно развитых кожных канальцев-1 с канальцами-2 и -3, отсутствие основных пор на СРМ и меньшее число канальцев-1 на СМОС. В ходе остеологических исследований перед posttemporale и после затылочной комиссуры обнаружена supratemporale, через которую проходит височный канал. Прикрепляясь к parietale веретенообразным концом, она пролегает вдоль posttemporale и в задней части принимает веслообразную форму. Положение канала и комиссуры относительно supratemporale близко к вариантам А и В, приведенным Ябэ для Cottoidea, и характерно для Hemitripterae, Cottidae, Rhamphocottidae и Agonidae (Yabe, 1985), однако у других ноттениевидных эта кость отсутствует. Наличие supratemporale, вероятно, представляет собой результат конвергентной эволюции с выше-названными таксонами Cottoidei. Гомоплазия также наблюдается при сравнении схем ССС *Bovichtus* и некоторых представителей Cottidae (Неелов, 1979), хорошо заметно сходство в сложностроенных канальцах-1 и -2 (*Myoxocephalus*, *Porocottus*), а также в строении туловищного канала (*Artediellus*). Необходимо отметить, что

затылочная комиссура Nototheniidae проходит через табличные кости extrascapulare (tab. parietale и tab. supraoccipitale – по: Балужкин, 1984), которые не обнаружены у *B. variegatus*. Слияние СРМ с СТ ранее отмечалось только для некоторых представителей рода Notothenia (Якубовски, 1971; Балужкин, 1984). Такие признаки, как развитые канальцы-1, наличие канальцев-2 и -3 и присутствие подбородочной комиссуры, не обнаружены у других представителей подотряда Notothenioidei, также как и подобное строение туловищного канала (Якубовски, 1970, 1971; Балужкин, 1984, 1997; Балужкин, Воскобойникова, 2011; Iwami et al., 1999). В связи с этим можно предположить, что дальнейшее исследование ССС *Bovichtus* и Bovichtidae не только укрепит особое положение семейства внутри подотряда, но и позволит составить характеристику ССС для каждого вида, что, несомненно, дополнит диагнозы и устранил сомнения в валидности тех или иных видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою искреннюю благодарность О.С. Воскобойниковой за критическое прочтение рукописи, В.Г. Сиделевой за помощь в освоении методики изучения сейсмочувствительной системы, З.В. Жидкову за помощь в освоении методов компьютерной томографии, анонимным рецензентам за конструктивные замечания, способствовавшие улучшению качества статьи, старшим хранителям Р.Ш. Каримовой и В.П. Пальм за помощь в работе с фондовой коллекцией ЗИН и всем выше названным за поддержку в ходе исследования. Автор очень признателен старшему ответственному куратору Руперту Коллинзу за предоставленную возможность изучить рыб из коллекции Британского музея естественной истории.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Зоологического института Российской академии наук, в рамках государственного задания № 122031100285–3. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала автором не осуществлялся: в работе использованы экземпляры из фондовых коллекций, собранных в прошлом и позапрошлом столетиях.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балужкин А.В. Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. 1984.
- Балужкин А.В. Морфология, классификация и эволюция нототениевидных рыб Южного океана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 1997. 52 с.
- Балужкин А.В. Систематика антарктических шекорогов рода *Bovichtus* (Bovichtidae) подводных возвышенностей Новозеландской котловины // Вопр. ихтиологии. 2016. Т. 3. С. 499–507.
- Балужкин А.В., Воскобойникова О.С. Антарктические плосконосые рыбы (Bathdraconidae). СПб.: Наука. 2011.
- Воскобойникова О.С. Эволюционные преобразования висцерального скелета и вопросы филогении нототениевидных рыб (Nototheniidae) // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 153. С. 46–66.
- Воскобойникова О.С. Онтогенетические основы происхождения, эволюции и родственных отношений нототениевидных рыб. СПб.: Наука. 2010.
- Мандрица С.А. Сейсмочувствительная система и классификация скорпеновидных рыб (Scorpaeniformes: Scorpaenoidei). Пермь: Изд-во ПермГУ. 2001.
- Неелов А.В. Сейсмочувствительная система и классификация керчаковых рыб. Л.: Наука. 1979.
- Сиделева В.Г. Сейсмочувствительная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб (Cottoidei). Новосибирск: Наука. 1982.
- Якубовски М. Особенности морфологии системы органов боковой линии у представителей антарктического рода *Trematomus* Boul. (Nototheniidae, Pisces) // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10. С. 385–390.
- Якубовски М. Морфологические особенности системы органов боковой линии у представителей рода *Notothenia* Rich. и других родов семейства Nototheniidae (Pisces) // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11. С. 595–601.
- Bravo R., Lloris D., Pequeño G., Rucabado J. Revisión de las distintas especies del género *Bovichtus* (Perciformes, Bovichtidae) citadas para el cono sur Americano y península Antártica // Rev. Biol. Mar. Ocean. 1999. V. 34. P. 123–137.
- FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Cited November, 2023.
- Hardy G.S. A revision of *Bovichtus* Cuvier, 1831 (Pisces: Bovichthyidae) from Australasia, with description of a new deepwater species from the New Zealand Subantarctic // J. Nat. Hist. 1988. V. 22. P. 1639–1655.

- Iwami T., Matsuo A.S., Numanami H. Topography of cephalic sensory canal system of the family Channichthyidae (Perciformes, Notothenioidei) // Polar Biosci. 1999. V. 12. P. 26–35.
- Lecointre G., Bonilo G., Ozouf-Costaz C., Hureau J.-C. Molecular phylogeny of the Antarctic fishes: paraphyly of the Bovichtidae and no indication for the monophyly of the Notothenioidei (Teleostei) // Polar Biol. 1997. V. 18. P. 193–208.

- Page L.M. The lateralis system of darters (Etheostomatini) // Copeia. 1977. V. 3. P. 472–475.
- Potthoff T. Clearing and Staining Techniques / Ontogeny and systematics of fishes, Eds., H.G. Moser et al., ASIH Special Publication 1, Lawrence: Allen Press Inc. 1984. P. 35–37.
- Yabe M. Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1985. V. 32. P. 1–130.

Morphology of the Seismosensory System of thornfish *Bovichtus variegatus* Richardson, 1846 (Perciformes: Bovichtidae)

S. V. Zhdanov^a

^aZoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

This article describes the results of the first investigation of structure of seismosensory system of *Bovichtus variegatus* Richardson, 1846 and topography of its seismosensory canals. The variability of individual structures is described and compared to previously studies of the seismosensory system of *B. psychrolutes* Günther, 1861. A number of similarities and differences in the features of the structure of the seismosensory systems of *B. variegatus* and *B. psychrolutes* are noted.

Keywords: Bovichtidae, *Bovichtus variegatus*, variability, morphology, seismosensory system