

**О ПОЛОЖЕНИИ РОДОВ *LYCENCHELYS* GILL И *LYCODAPUS*
GILBERT В СИСТЕМЕ СЕМЕЙСТВА ZOARCIDAE
(PERCIFORMES: ZOARCOIDEI)**

О.А. Радченко, И.А. Черешнев, А.В. Петровская

*Учреждение Российской академии наук Институт биологических проблем
Севера (ИБПС) ДВО РАН, Магадан*

**GENERA *LYCENCHELYS* GILL AND *LYCODAPUS* GILBERT
POSITION IN THE SYSTEM OF THE ZOARCIDAE FAMILY
(PERCIFORMES: ZOARCOIDEI)**

O.A. Radchenko, I.A. Chereschnev, A.V. Petrovskaya

Institute of the Biological Problems of the North (IBPN) FEB RAS, Magadan

Роды *Lycenchelys* и *Lycodapus* – крупные роды подсемейства *Lycodinae* и семейства *Zoarcidae* (59 и 13 видов, соответственно) (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004; Machida, Hashimoto, 2002; Matallanas, 2009a, b, 2010). *Lycenchelys* обладает самым обширным ареалом в подотряде *Zoarcoidei*. Он встречается в дальневосточных морях России, с океанической стороны Японского и Курильского архипелагов, Камчатки, Командорских и Алеутских островов, вдоль тихоокеанского побережья Северной и Южной Америки, у побережья Антарктиды, в северной Атлантике и прилежащих акваториях Полярного бассейна; два изолированных участка ареала расположены вокруг Новой Зеландии и о. Кергелен. Распространение *Lycodapus* совпадает с ареалом *Lycenchelys* только в северной и южной части Тихого океана и у Антарктиды, но его нет в Атлантике, Полярном бассейне и Индийском океане (Anderson, 1994).

Представители обоих родов – обитатели больших глубин батииали и абиссали морей и океанов, ведущие мезопелагический (*Lycodapus*) или придонный (*Lycenchelys*) образ жизни. В роде *Lycenchelys* выделяют 2 группы видов (жизненные формы) по горизонтам обитания: батимальную (глубины 800–1500 м) и абиссальную (3120–4070 м). Хотя эти формы различаются некоторыми морфологическими признаками, в роде *Lycenchelys* имеются промежуточные виды по глубине обитания и морфологическим особенностям (Андрияшев, 1955; Федоров, Андрияшев, 1993; Anderson, Fedorov, 2004). Недавно были описаны 2 новых вида – *Lycenchelys fedorovi* (Anderson, Balanov, 2000) и *L. tohokuensis* (Anderson, Imamura, 2000), без брюшных плавников, что является исключением в роде, все остальные виды которого обладают этими плавниками. Подобные жизненные формы известны и в роде *Lycodapus*, у которого выделяют коротко- и длиннотычинковые группы видов, различающиеся размерами и конфигурацией жаберных тычинок, а также особенностями сейсмодатчика системы головы (Peden, Anderson, 1978).

Филогенетические отношения и положение в системе подсем. *Lycodinae* родов *Lycenchelys* и *Lycodapus* остаются неопределенными. Андерсон (Anderson, 1994) в ревизии сем. *Zoarcidae* не обсуждает филогению *Lycenchelys* из-за отсутствия надежных морфологических признаков, не подверженных параллельной изменчивости, но отмечает его близость к родам *Derepodichthys* и *Taranetzella*. *Lycodapus* этот автор сближает с родом *Lycogrammoides* из группы «*Bothrocara*», включающей, кроме упомянутых, род *Bothrocarina*. В одну кладу с *Bothrocara* включает род *Lycodapus* Маталланас (Matallanas, 2010), но объединяет оба эти рода на следующем этапе дивергенции с *Lycenchelys*.

В своей Системе рыб Джордан (цит. по: Jordan, 1963) выделил монотипическое семейство *Lycodapodidae* в составе отряда *Zoarciformes*, что приняли Андрияшев (1939), Берг (1940) и Линдберг (1971). Напротив, Шмидт (1950) для рода *Lycodapus* установил подсем. *Lycodapodinae* в составе сем. *Zoarcidae*, отметив, что *Lycodapus* близок к роду *Lycogramma* (= *Bothrocara*) подсем. *Lycogramminae*, но отличается от последнего отсутствием чешуи и прикрепленными к истмусу жаберными перепонками¹. Тойошима (Toyoshima, 1985) отнес *Lycodapus* к подсем. *Bothrocarinae* вместе с родами *Lycogrammoides* и *Melanostigma*. В отношении принадлежности рода *Lycenchelys* к подсем. *Lycodinae* мнение всех перечисленных авторов совпадало. С включением обоих родов в состав подсем. *Lycodinae* (Anderson, 1994) согласились и современные исследователи (Шейко, Федоров, 2000; Fedorov, 2004; Anderson, Fedorov, 2004; Matallanas, 2010).

В данной работе впервые исследована изменчивость нуклеотидных последовательностей генов COI, цитохрома b, 16S рРНК митохондриальной ДНК и гена RNF213 ядерной ДНК родов *Lycenchelys* и *Lycodapus* с целью определения их положения в системе семейства *Zoarcidae*. Для этого использованы представители 18 видов бельдюговидных рыб из 4 подсемейств и 2 семейств подотряда *Zoarcoidei*; также привлечены данные из GenBank по гену COI мтДНК 14 видов подсем. *Lycodinae*; внешняя группа – ставрида *Trachurus trachurus* (Carangidae, Perciformes). Филогенетический анализ проведен с помощью программ Modeltest v3.7 и MrBayes v.3.1.2.

Данные сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей мтДНК подсем. *Lycodinae* показывают, что *Lycodapus* ближе всего к роду *Bothrocara* – значение дивергенции между ними 4.5 %. *Lycodapus* также сходен со всей группой «*Lycogramminae*» (роды *Lycogrammoides*, *Bothrocara*, *Allolepis*, *Bothrocarhichthys*), родом *Lycodes* и в целом с подсем. *Lycodinae* – средний уровень различий 4.9 % во всех трех случаях. Полученные молекулярно-генетические данные совпадают с результатами сравнительно-морфологического исследования (Anderson, 1994) и подтверждают родство рода *Lycodapus* с группой «*Bothrocara*». Но, в отличие от филогенетической схемы Андерсона, *Lycodapus* максимально дифференцирован от рода *Lycogrammoides* (5.4–5.7 %). Уровень дивергенции между мтДНК «длинноты-

¹ Подсем. *Lycogramminae* эквивалентно группе «*Bothrocara*» в понимании Андерсона [1].

чинкового» *L. fierasfer* и «короткотычинкового» *L. mandibularis* небольшой – 2.5 %, что соответствует уровню отличий между обычными видами в подсем. Lycodinae, например, в роде *Lycodes* (Радченко и др., 2009). Неопределенный до вида *Lycodapus* sp. ближе к «длиннотычинковому» *L. fierasfer*.

Уровень дивергенции между *Lycodapus* и *Lycenchelys* существенно больше, они отличаются на 7.1 %. *Lycenchelys* гораздо сильнее дифференцирован от остальных родов подсем. Lycodinae: *Lycenchelys* / *Bothrocara* – 6.8 %, *Lycenchelys* / *Lycodes* – 7.1 %, *Lycenchelys* / *Allolepis* – 7.8 %, *Lycenchelys* / *Bothrocarhichthys* – 7.9 %, *Lycenchelys* / *Lycogrammoides* – 8 %. При сравнении с представителями других подсемейств *Lycodapus* и *Lycenchelys* оказались ближе всего к *Lycosoarces regani* (подсем. Lycosoarcinae) – значения дивергенции мтДНК в среднем 8.2 и 9.1 %, соответственно. Максимально отличаются *Lycodapus* и *Lycenchelys* от *Davidjordania lacertina* (подсем. Gymnelinae) – 11.8 и 11 %; в целом оценки дивергенции *Lycodapus* и *Lycenchelys* от подсем. Gymnelinae – 10.4 % и 10.6 %. Генетические отличия *Lycodapus* и *Lycenchelys* от подсем. Zoarcinae – 10.6 % и 10 %.

Близкородственные связи *Lycodapus* с группой «Lycogramminae» подтверждают результаты анализа ядерного гена RNF213 – дивергенция между ними оценена в 0.5 %. *Lycodapus* отличается от рода *Lycodes* на 0.9 %, от всего подсем. Lycodinae на 0.6 %. Сравнение с другими подсемействами по гену RNF213 показало следующее: *Lycodapus* / Gymnelinae – 1.4 %, *Lycodapus* / Zoarcinae – 1.7 %, *Lycodapus* / Lycosoarcinae – 1.8 %.

На рис. 1 показано филогенетическое дерево, построенное по данным о мтДНК. Макрокластер подсем. Lycodinae формируется таким образом: гаплотипы группы «Lycogramminae» и рода *Lycodapus* образуют общий кластер, с которым объединяется сначала *L. raridens*, затем *L. crotalinus*. к макрокластеру Lycodinae последовательно присоединяются гаплотипы подсем. Lycosoarcinae, Zoarcinae и Gymnelinae. Отметим положение *Lycodapus* sp., который оказался в одном микрокластере с «короткотычинковым» *L. mandibularis*, хотя уровень дивергенции между ними (2.5 %) больше, чем с «длиннотычинковым» *L. fierasfer* (2.1 %).

Конфигурация филогенетического дерева, полученного по гену RNF213 (рис. 2), отличается от структуры дерева по мтДНК². *L. regani* (Lycosoarcinae) занимает внешнюю позицию по отношению к другим подсемействам Zoarcidae, как и в схеме Андерсона (Anderson, 1994). Виды *Lycodapus* не образуют своего кластера – *L. fierasfer* и *L. mandibularis* объединяются с группой «Lycogramminae» и *Lycodes raridens* и равноудалены от них, а *Lycodapus* sp. находится во внешнем положении от остальных представителей подсем. Lycodinae. Тем не менее, филогенетический анализ гена RNF213 подтверждает близкое родство рода *Lycodapus* с группой «Lycogramminae», входящих в состав одного кластера.

²По техническим причинам нам не удалось получить нуклеотидные последовательности гена RNF213 рода *Lycenchelis*.

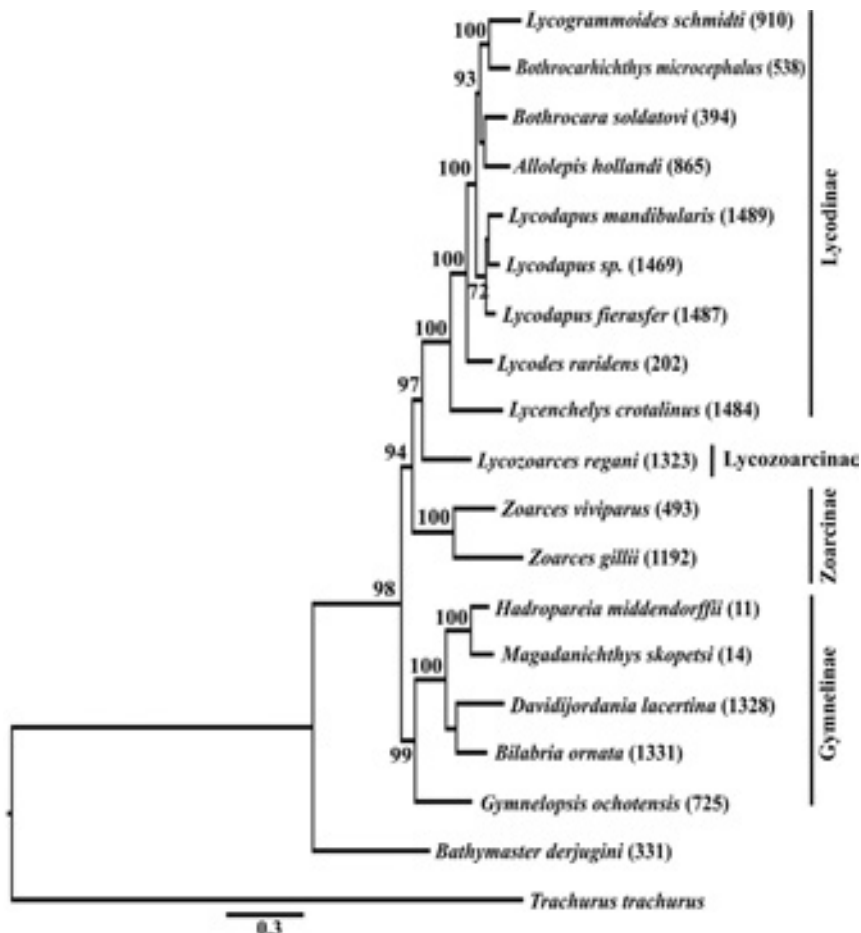


Рис. 1. Байесовское дерево гаплотипов таксонов Zoarcoidei по данным о нуклеотидных последовательностях генов COI, цитохрома *b*, 16S рРНК мтДНК. Числа в основаниях кластеров (в %) – оценки устойчивости узлов ветвлений в 50%-ных байесовских консенсусных деревьях

Топология дерева (рис. 3), реконструированного на основе гена COI мтДНК с привлечением данных из GenBank по другим таксонам подсем. Lycodinae, в целом сходна с представленной на рис. 1, за исключением положения некоторых групп в подсем. Lycodinae. Виды *Lycodapus* образуют отдельный кластер: «короткотычинковые» *L. leptus*, *L. endemoscotus* и *L. mandibularis* объединяются с *L. sp.*, к ним присоединяются «длиннотычинковый» *L. fierasfer* и «короткотычинковый» *L. pachysoma*. к кластеру рода *Lycodapus* вначале присоединяется микрокластер родов *Lycogrammoides* и *Bothrocarhichthys*, затем микрокластер *Bothrocara* и *Allolepis*

и примкнувший к ним *Lycodes*. Следующий крупный кластер подсем. Lycodinae образован видами рода *Lycenchelys* и родов, населяющих в основном моря и океаны Южного полушария. в этом кластере явно прослеживается связь родственных отношений между видами с их географическим распространением. Обособленный микрокластер формируют *L. crotalinus* и *L. camchatica*, обитающие в северо-восточной части Тихого океана.

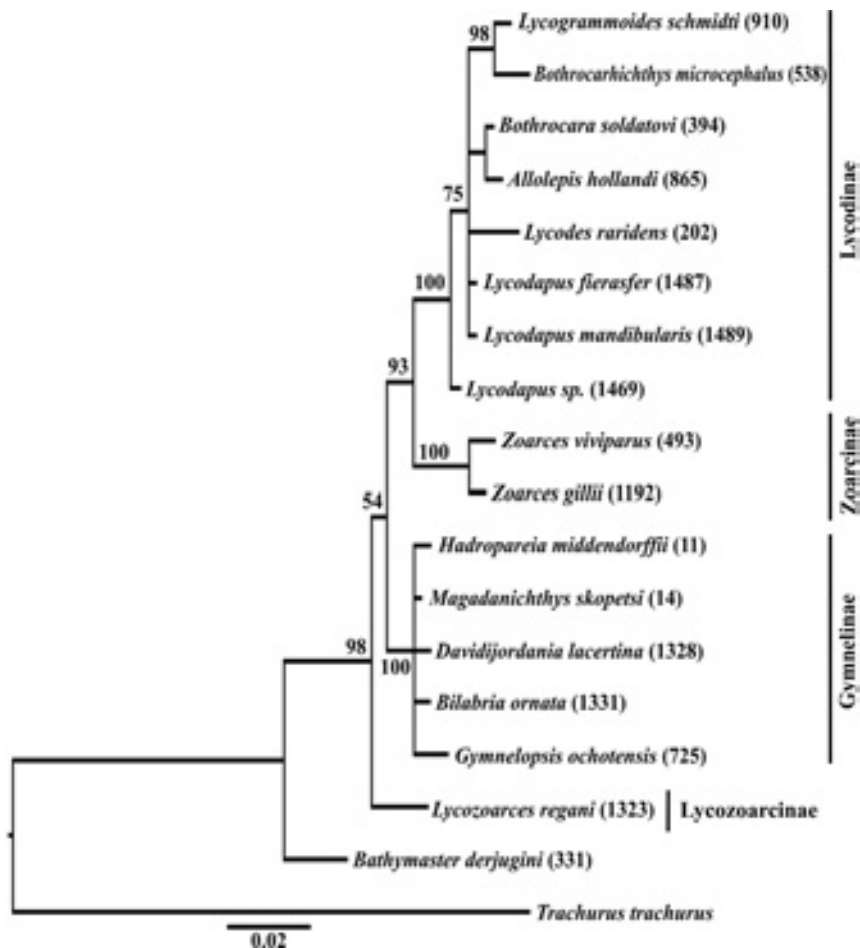


Рис. 2. Байесовское дерево таксонов Zoarcoidei по данным о нуклеотидных последовательностях гена RNF213

Отдельный микрокластер образуют 2 эндемичных вида Магеллановой провинции – *Austrolycus laticinctus* и *Iluocoetes fimbriatus*, живущие у берегов Чили и Аргентины. В одном микрокластере оказались такие антарктические эндемы, как *Ophthalmolycus amberensis* и *Lycodichthys antarcticus*,

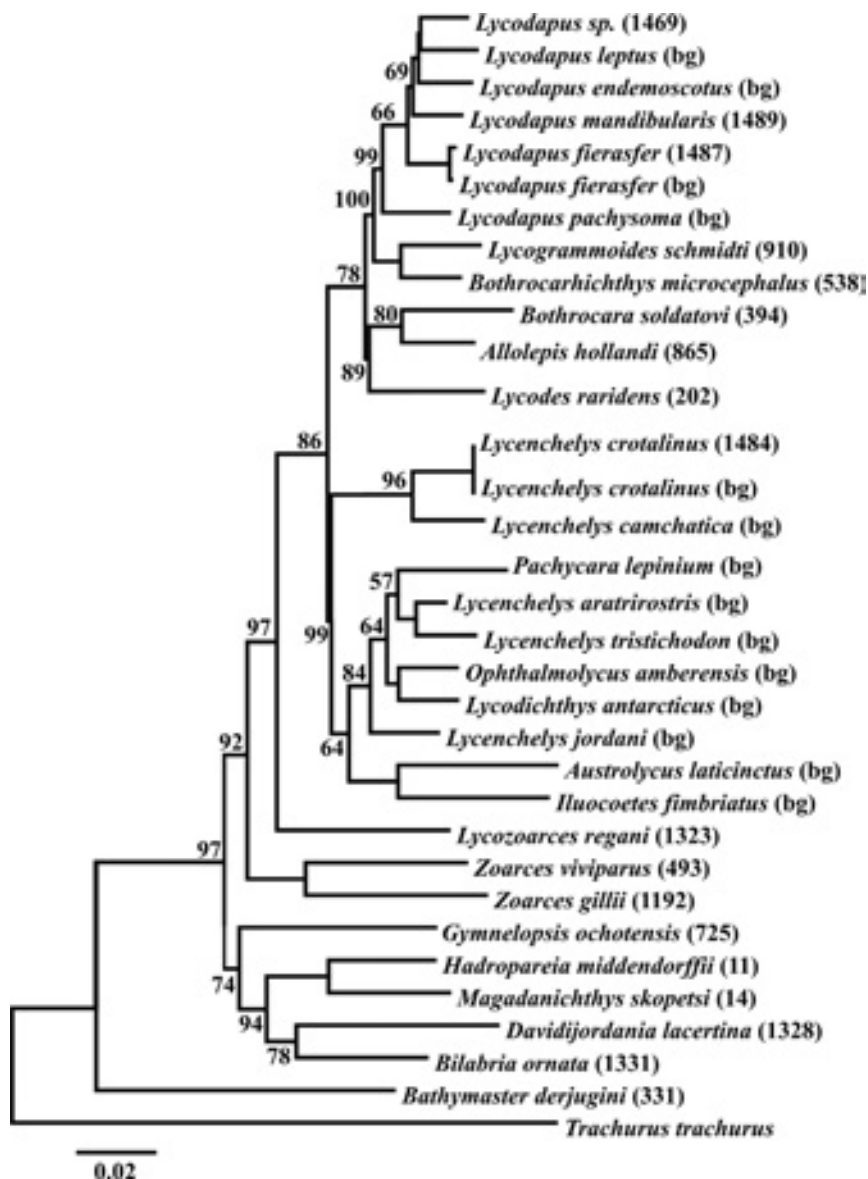


Рис. 3. Байесовское дерево гаплотипов таксонов Zoarcoidei по данным о нуклеотидных последовательностях гена COI мтДНК

а также *Lycenchelys aratrirostris* и *L. tristichodon*. К последним примыкает *Pachycara lepinium* из вод северо-восточной части Тихого океана; но следует учитывать, что род *Pachycara* имеет широкое распространение в Южном

полушарии, его отдельные виды встречаются и у побережья Антарктиды. Из этой схемы выпадает аляскинско-калифорнийский *Lycenchelys jordani*, занимающий внешнюю позицию по отношению к «антарктическим» таксонам. Возможно, расположение видов *Lycenchelys* в разных микрокластерах отражает эволюцию рода, отдельные виды которого возникли или в северо-восточной части Тихого океана или у побережья Антарктиды. Учитывая весьма высокую морфологическую изменчивость рода *Lycenchelys* (Андрияшев, 1955; Федоров, Андрияшев, 1993; Anderson, 1994; Anderson, Balanov, 2000; Anderson, Imamura, 2002), нельзя исключить его таксономическую неоднородность. в частности, уровень дивергенции между антарктическим *L. aratirostris* и северо-восточно-тихоокеанскими *L. crotalinus* и *L. camchatica* составляет 7.2 и 7 %, что соответствует различиям между другими родами подсем. Lycodinae.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 11-04-00004.

ЛИТЕРАТУРА

Андрияшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. – Л. : Изд-во Ленингр. гос. ун-та. – 187 с.

Андрияшев А.П. 1955. Обзор угревидных ликодов [*Lycenchelys* Gill. (Pisces, Zoarcidae) и близкие формы] морей СССР и сопредельных вод // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 18. С. 349–384.

Берг Л.С. 1940. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 5. Вып. 2. С. 7–517.

Линдберг Г.У. 1971. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. – Л. : Наука. – 472 с.

Радченко О.А., Черешнев И.А., Петровская А.В. 2009. Родственные отношения и дивергенция некоторых таксонов подсемейства Lycodinae (Zoarcidae, Pisces) по молекулярно-генетическим и морфологическим данным // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 603–616.

Федоров В.В., Андрияшев А.П. 1993. *Lycenchelys makushok* sp. n. (Perciformes, Zoarcidae) с батимальных глубин Курило-Камчатской впадины // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 133–136.

Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Глава 1. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. – Петропавловск-Камчатский : Камчат. печ. двор. С. 7–69.

Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л. : Изд-во АН СССР. – 370 с.

Anderson M.E. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyology. № 60. – 120 p.

Anderson M.E., Balanov A.A. 2000. *Lycenchelys fedorovi*: a new species of eelpout (Teleostei: Zoarcidae) from the northwestern Pacific Ocean // Copeia. Issue 4. P. 1056–1061.

Anderson M.E., Fedorov V.V. 2004. Family Zoarcidae Swainson, 1839 eelpouts // Annotated Checklist of Fishes. № 34. Calif. Acad. Sci. P. 1–58.

Anderson M.E., Imamura H. 2002. A new species of *Lycenchelys* (Perciformes: Zoarcidae) from the Pacific coast of Northern Japan // Ichthyol. Res. Vol. 49. P. 355–357.

Fedorov V.V. 1995. *Lycenchelys remissaria* (Perciformes: Zoarcidae) from the bathyal region of the Pacific ocean shores of Japan // Jap. J. Ichthyol. Vol. 35. P. 135–139.

Fedorov V. V. 2004. Annotated Checklist of Fishes and Fishlike Organisms Living in Seas of Russia and Adjacent Countries. Part 6. Suborder Zoarcoidei // J. Ichthyol. (Suppl. 1). Vol. 44. P. 73–128.

Jordan D. S. 1963. The genera of fishes and a classification of fishes. Stanford University Press, Stanford, California. – 800 p.

Machida Y., Hashimoto J. 2002. *Pyrolycus manusanus*, a new genus and species of deep-sea eelpout from a hydrothermal vent field in the Manus Basin, Papua New Guinea (Zoarcidae, Lycodinae) // Ichthyol. Res. Vol. 49. P. 1–6.

Matallanas J. 2009a. Description of *Gosztomyia antarctica*, a new genus and species of Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) from the Antarctic Ocean // Polar Biol. Vol. 32. № 1. P. 15–19.

Matallanas J. 2009b. Description of a new genus and species of zoarcid fish, *Bellingshausenia olasoi*, from the Bellingshausen Sea (Southern Ocean) // Polar Biol. Vol. 32. № 6. P. 873–878.

Matallanas J. 2010. Description of two new genera, *Santelmoa* and *Bentartia* and two new species of Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) from the Southern Ocean // Polar Biol. Vol. 33. № 5. P. 659–672.

Peden A.E., Anderson M.E. 1978. A systematic review of the fish genus *Lycodapus* (Zoarcidae) with descriptions of two new species // Can. J. Zool. Vol. 56. P. 1925–1961.

Toyoshima M. 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (Family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. Vol. 32. № 2. P. 131–234.