



УДК 597.5

КАРИОТИПИЧЕСКОЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НОТОТЕНИОИДНЫХ РЫБ ПОДОТЯДА NOTOTHENIOIDEI (PERCIFORMES) ИЗ ЮЖНОГО ОКЕАНА

В.П. Природина

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб., 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: antarct@zin.ru*

РЕЗЮМЕ

Проведено кариологическое исследование 61 вида (или 49%) из 8 семейств подотряда Notothenioidei, которое выявило высокую степень кариотипического разнообразия: $2n=20-58$, $NF=40-88$. Установлены кариотипы 3 видов, имеющие предковое генерализованное состояние $2n=48$, $NF=48$. Выявлены 3 направления эволюционных преобразований кариотипов, связанные с изменением морфологии хромосом без изменения их числа, и изменение количества хромосом в сторону уменьшения или увеличения. Показано, что в семействах Nototheniidae и Bathydraconidae характерное для них большое таксономическое разнообразие сопряжено и с большим разнообразием кариотипов. Напротив, в семействе Channichthyidae, значительное таксономическое разнообразие не согласуется с кариологическим, что объясняется различными скоростями морфофизиологической и кариологической эволюции. Наибольшее кариотипическое разнообразие обнаружено у видов, обитающих на шельфе Антарктиды с прилежащими островами, наименьшее – на периферии Антарктической области.

Ключевые слова: кариотип, Южный океан, Notothenioidei

KARYOTYPIC AND TAXONOMIC DIVERSITY OF THE NOTOTHENIOID FISHES OF THE SUBORDER NOTOTHENIOIDEI (PERCIFORMES) OF THE SOUTHERN OCEAN

V.P. Prirodina

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences; Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: antarct@zin.ru*

ABSTRACT

A karyological examination of 61 species (49% of the total number known) belonging to 8 families of the suborder Notothenioidei revealed a high order of karyotypic heterogeneity ($2n=20-58$, $NF=40-88$). It has been determined that of these, three species have an ancestral generalised state ($2n=48$, $NF=48$). The results indicate that there are 3 evolutionary lines of change in the chromosome karyotype morphology without any increase or decrease in the chromosome number. It is shown that in the families Nototheniidae and Bathydraconidae, there is a characteristically large variability in the karyotypes. On the other hand, in Channichthyidae, a significant taxonomic variability is not in accord with the karyological variability which can be explained by the varied rate of morphophysiological and karyological evolution. The greatest karyotypic variability is found in those species which occur on the Antarctic shelf with its attendant islands and least variability in species on the periphery of the Antarctic region.

Key words: karyotypes, Southern Ocean, Notothenioidei

ВВЕДЕНИЕ

Инициатором проведения кариологических исследований антарктических рыб Южного океана являлся Анатолий Петрович Андрияшев. Он предложил мне освоить методику изучения кариотипов рыб, чтобы потом, применив ее в полевых условиях, использовать для исследования хромосомных комплексов антарктических рыб Южного океана. В разработке систематики и филогенетических взаимоотношений отдельных групп рыб важно найти новые, таксономически важные признаки. К числу таких признаков, по мнению Анатолия Петровича, могли относиться новые сведения по числу, размерам и морфологии хромосом, которые можно было использовать для целей систематики и филогении антарктических рыб. Предложение Анатолия Петровича о применении кариологического метода для этих целей было новым и перспективным, так как в те годы сравнительная кариология получила довольно широкое распространение и с успехом применялась в таксономических и эволюционных исследованиях, особенно пресноводных рыб (Кирпичников 1974, 1979; Дорофеева 1977; Викторовский 1978; Васильев 1985 и др.). Кариотипическая изученность морских рыб оставалась явно недостаточной.

Я с удовольствием согласилась с предложением Анатолия Петровича, и мои дальнейшие исследования были связаны с морскими экспедициями, в которых я собирала материал для будущих кариологических исследований. Моя первая антарктическая экспедиция состоялась благодаря протекции Анатолия Петровича, который рекомендовал меня руководству ВНИРО для участия в 12-м рейсе НПС «Академик Книпович» (декабрь 1972–июнь 1973) в Западную Антарктику (море Скотия). В этой экспедиции я начала сбор материала и получила первые результаты по кариологическим исследованиям рыб Южного океана. Первым было изучено строение кариотипа *Squalus acanthias* L., 1758 семейства колючих акул Squalidae, хромосомный комплекс которого содержал $2n=58$ хромосом, с числом хромосомных плеч $NF=114$ (Природина 1978). Затем последовали работы по кариологии рыб подотряда Notothenioidei, которые были выполнены на видах семейств Bovictidae (*Cottoperca gobio* Steindachner, 1876), *Patagonotothen ramsayi* (Regan, 1913), *P. longipes* (Steindachner, 1876), *Notothenia microlepidota* Hut-

ton, 1875, *N. rossii marmorata* (Richardson, 1844) и *N. neglecta* Nybelin, 1951] (Природина 1984; Природина и Неелов 1984). Полученные данные выявили существенные межвидовые различия в строении кариотипов. Все 3 вида рода *Notothenia* имели малохромосомный набор, состоящий исключительно из метацентрических (двуплечих) хромосом; при этом их диплоидное число варьировало в пределах $2n=22-24-26$. Два патагонских вида (*Patagonotothen ramsayi* и *P. longipes*), входящие в группу “longipes” и довольно близкие таксономически (Балушкин 1976), имели одинаковое число хромосом ($2n=48$) при их разной морфологии. Выявленный хромосомный набор *Cottoperca gobio* состоял лишь из акроцентрических (одноплечих) хромосом ($2n=48$), что в 2 раза превышает число хромосом у ранее изученных видов (Природина 1984, 1986; Природина и Неелов 1984).

Полученные данные продемонстрировали значительное разнообразие кариотипов нототениеидных рыб, а также показали несомненную перспективность кариологических исследований. В последующих экспедициях в Австрало-Новозеландский район (НИС «Дмитрий Менделеев», 1975–1976) и Атлантический сектор Антарктики (РТМА «Эврика», 1986–1987) удалось получить дополнительный материал и описать кариотипы еще 13 антарктических и субантарктических видов, принадлежащих к 5 семействам: Bathydraconidae, Channichthyidae, Harpagiferidae, Artedidraconidae, Eleginopidae (Природина 1989, 1990, 1994, 1995, 1997; Природина и Озуф-Костаз 1995; Природина 1997; Pisano et al. 1998; Mazzei et al. 2008).

Начиная с 1982 г. к исследованию кариотипов нототениевых рыб из Кергеленского региона (Восточная Антарктика, зал. Прюдс) и моря Уэдделла приступили французские ученые из Музея естественной истории. Они модифицировали методику изготовления хромосомных препаратов, используя суспензию клеток предпочки, что повысило эффективность получения метафазных пластинок и расположения в них хромосом (Doussau de Bazignan and Ozouf-Costaz 1985). Из вышеперечисленных районов Антарктики они описали кариотипы более 40 видов из 6 семейств рыб (Pseudaphritidae, Bovictidae, Artedidraconidae, Nototheniidae, Bathydraconidae, Channichthyidae) (Ozouf-Costaz 1987 a,b; Ozouf-Costaz et al. 1991; Pisano et al. 1995, 1998; Pisano and Ozouf-Costaz 2003; Mazzei et al. 2008 и др.).

В 90-е годы на базе польской антарктической станции "Henryk Arctowski" (Южные Шетландские острова) исследования кариотипов продолжили бразильские ученые из Института океанографии. В результате этих исследований описаны кариотипы 2 видов рода *Pseudotrematomus* [*P. hansonii* (Boulenger, 1902) и *P. bernachii* (Boulenger, 1902)], а также кариотип *Notothenia neglecta* ($2n=22$, $NF=18m+2sm+2a$) из пролива Брансфилд, вблизи Южных Шетландских островов (Phan et al. 1986). По числу хромосом ($2n=22$) кариотип *N. neglecta* оказался одинаковым с описанным ранее Природной и Нееловым (1984) кариотипом *N. neglecta* из Южной Георгии, отличия касались морфологии некоторых хромосом.

В рамках проекта «International Collaborative Effort on Antarctic Fish Adaptation» (I.C.E. FISH) на итальянской антарктической станции «Терра Нова» (море Росса) успешно проводилось кариологическое изучение (часто совместно с французскими исследователями), в результате которых в кариотипах самцов 5 видов белокрыльчатых рыб Channichthyidae, 4 видов Nototheniidae и 1 вида Bathydraconidae обнаружена система множественных половых хромосом (X_1YX_2), наличие которой рассматривалось в качестве специализированного признака кариотипа (Doussau de Bazignan and Ozouf-Costaz 1985; Ozouf-Costaz et al. 1991; Morescalchi et al. 1992a). В результате этих исследований определены хромосомные наборы 61 вида 8 семейств – Bovictidae (3 вида), Pseudaphritidae (1), Eleginopidae (1), Harpagiferidae (2), Artedidraconidae (8), Nototheniidae (26), Bathydraconidae (8) и Channichthyidae (13) – подотряда Notothenioidae, что составляет около 50% всех видов подотряда (Табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По числу хромосом все изученные виды нотетениоидных рыб можно разделить на 2 группы – многохромосомные и малохромосомные: 1) группа многохромосомных видов включает 51 вид с кариотипами $2n=46-50$ (встречаются у видов всех семейств подотряда) и 58 хромосом (1 вид, Nototheniidae); 2) группа малохромосомных видов включает 11 видов с числом хромосом от $2n=20$ до $2n=38-39$. Такое число хромосом встречается у 11 видов 2 семейств: Nototheniidae и Bathydraconidae.

Многохромосомные кариотипы составляют 83% общего числа исследованных кариотипов подотряда, в то время как малохромосомные – 17.5%.

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВ

Семейство Bovictidae – Щекороговы. В этом семействе изучен кариотип *Cottoperca gobio* /диплоидное число ($2n$) равно 48, фундаментальное – (NF) равно 48/ из различных районов Антарктики: южной оконечности Южной Америки (Чили), из Магелланова пролива и Фолклендских островов, с глубин более 120 м (Природина 1986; Pisano et al. 1995) (Рис. 1А). Все хромосомы одноплечие, сходных размеров, убывание которых в ряду незначительное: лишь две последние пары хромосом отличаются от первых крупных в 1.5–2 раза. Особенностью этого кариотипа является наличие у экземпляров из Чили и Фолклендских островов вторичной ассоциации негомологичных хромосом (в теломерных и центромерных районах), обнаруженных в некоторых пластинках (Природина 1986). Вероятно, явление вторичной ассоциации вызвано слипанием гетерохроматина концевых и центромерных участков хромосом, что нередко наблюдается в растительных и животных клетках (John and Lewis 1965; Stack and Clarke 1973; Куприянова 1976; Ashley 1979).

Семейство Pseudaphritidae – Конголлиевые. Кариотип вида *Pseudaphritis urvillii* (Valenciennes, 1832) содержит $2n=48$. Две первые пары представлены маленькими метацентрическими хромосомами, остальные 22 пары – акроцентрические, образующие постепенно убывающий ряд, $NF=52$. Ядрышкового организатора (NOR) локализованы в 3 парах акроцентрических хромосом, причем самый крупный из них локализован в наиболее крупном акроцентрике. Последняя пара акроцентрического ряда представлена самой мелкой парой в кариотипе. Интересно отметить, что в некоторых метафазных пластинках выявлена центромерная ассоциация между акроцентрическими хромосомами (Природина 1986; Pisano et al. 1995).

Семейство Eleginopidae – Робаловые. Кариотип *Eleginops maclovinus* (Valenciennes, 1830) описан у рыб из районов Южного побережья Чили, из Магелланова пролива и эстуариев Фолклендских островов. Хромосомный набор состоит из 48 хро-

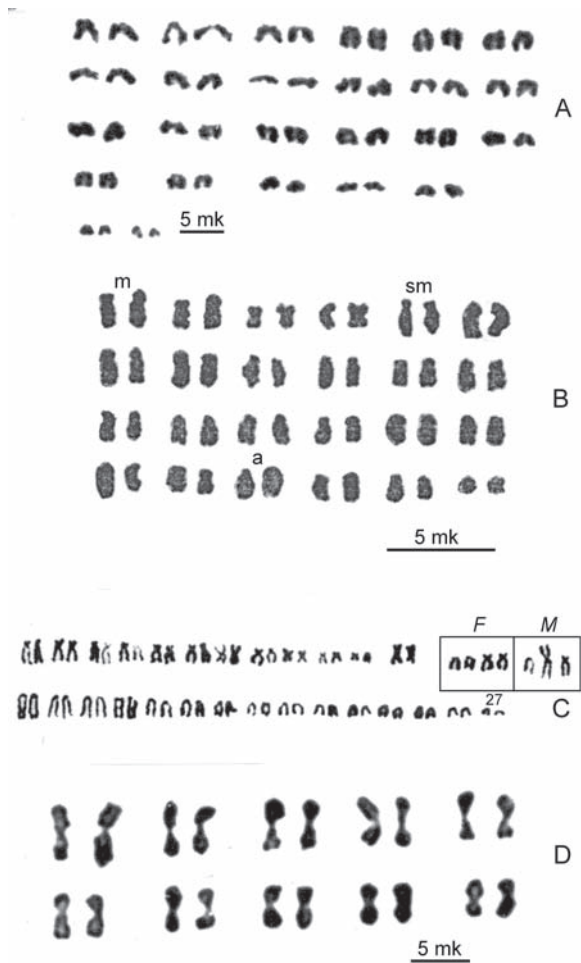


Рис. 1. Кариограммы некоторых видов подотряда Notothenioidei: А – *Cottoperca gobio* Steindachner (Bovictidae), $2n=48$, $NF=48$ (по: Природина 1986); В – *Pleuragramma antarcticum* Boulenger (Nototheniidae), $2n=48$, $NF=88$ (по: Doussau de Bazignan et Ozouf-Costaz 1985; m – метацентрики, а – акроцентрики; С – *Pseudotrematomus nicolai* (Boulenger) (Nototheniidae), $2n=58$, $NF=84$ (по: Morescalchi et al. 1992b); D – *Prionodraco evansii* Regan (Bathydraconidae), $2n=20$, $NF=40$ (по: Природина 1990).

Fig. 1. Karyograms of some species of the suborder Notothenioidei: А – *Cottoperca gobio* Steindachner (Bovictidae), $2n=48$, $NF=48$ (after: Prirodina 1986); В – *Pleuragramma antarcticum* Boulenger (Nototheniidae), $2n=48$, $NF=88$ (after: Doussau de Bazignan et Ozouf-Costaz 1985; m – metacentrics, a – acrocentrics; С – *Pseudotrematomus nicolai* (Boulenger) (Nototheniidae), $2n=58$, $NF=84$ (after: Morescalchi et al. 1992b); D – *Prionodraco evansii* Regan (Bathydraconidae), $2n=20$, $NF=40$ (after: Prirodina 1990).

мосом, $NF=50$ (см. Табл. 1). Метацентрические хромосомы довольно крупные, по размеру почти в 2 раза превосходят последние две пары одноплечих гомологов (Mazzei et al. 2008).

Семейство Harpagiferidae – Антарктические рогатки. Настоящее семейство представлено одним монотипическим родом *Harpagifer* Richardson, 1844 с 12 видами (Nybelin 1947; Hureau 1990; Miller 1993), из которых кариотипически изучены 2 вида: *H. antarcticus* Nybelin, 1947 из района Южных Оркнейских островов и *H. andriashevi* Prirodina, 2000 с о. Маккуори (Природина и Озуф-Костаз 1995). Установлено, что хромосомный набор *H. antarcticus* содержит $2n=48$ хромосом, $NF=50$. Группа двуплечих хромосом представлена одной мелкой гомоморфной парой. Наиболее крупные пары идентифицированы как субтелоцентрические; они имеют короткие положительно окрашенные гетерохроматиновые плечи. В ряду акроцентрических пар можно отметить присутствие маленькой пары хромосом (13-я в ряду), которую легко узнать по сильно окрашенным дистальным частям, отделенным от центромеры вторичной перетяжкой. Кариотип *H. andriashevi* представлен $2n=48$ хромосомами; $NF=54$. Ряд двуплечих хромосом содержит 2 пары крупных мета- и 1 пару субметацентрических хромосом. Следующие пары хромосом идентифицированы как крупные субтелоцентрические. Ряд акроцентрических элементов состоит из равномерно убывающих по размеру хромосом.

Таким образом, виды *Harpagifer* имеют одинаковый по числу хромосом кариотип $2n=48$, который характеризуется доминированием акроцентрических хромосом. У обоих видов наблюдается явная тенденция к образованию субтелоцентрических хромосом. Важным отличием кариотипа *H. antarcticus* является присутствие в наборе двух акроцентрических хромосом с вторичной перетяжкой, что не обнаружено у *H. andriashevi*.

Семейство Artedidraconidae – Антарктические бородатки. В этом семействе из 25 видов описаны кариотипы 8 видов из 2 родов: *Artedidraco* (*A. orianae* Regan, 1914, *A. shackletoni* Waite, 1911 и *A. mirus* Lönnberg, 1905) и *Pogonophryne* (*P. barsukovi* Andriashev, 1967, *P. marmorata* Norman, 1938, *P. scotti* Regan, 1914, *P. mentella* Andriashev, 1967 и *P. dolichobranchiata* Andriashev, 1967). Кариотип *A. mirus* из вод Южной Георгии включает $2n=46$, $NF=50$ (см. Табл. 1) (Природина 1995). Хромосомы мелкие, размером 1–3 мкм. Кариотипы *A. orianae* и *A. shackletoni* одинаковы по числу хромосом и их морфологии: $2n=46$, $NF=54$ (Ozouf-Costaz et al. 1991) В сравнении с кариотипом *A. mirus* кариотипы этих видов имеют больше субметацентриче-

Таблица 1. Хромосомные наборы видов подотряда Notothenioidei.
Table 1. Chromosome sets in notothenioid fish (suborder Notothenioidei).

Семейство, вид (Family, species)	$2n$	NF	Хромосомная формула (Chromosome formula)	Автор, год (Author, year)
Bovichtidae				
<i>Bovichtus angustifrons</i>	48	48	48a	Ozouf-Costaz et al. (unpubl.)
<i>Cottoperca gobio</i>	48	48	48a	Природина 1986; Pisano et al. 1995
Pseudaphritidae				
<i>Pseudaphritis urvillii</i>	48	52	2m+46a	Pisano et al. 1995
Eleginopidae				
<i>Eleginops maclovinus</i>	48	50	2m+46a	Mazzei et al. 2008
Harpagiferidae				
<i>Harpagifer antarcticus</i>	48	54	2m+4st+42a	Природина и Озуф-Костаз 1995
<i>H. andriashevi</i> Prirodina	48	54	4m+2sm+42a	Природина и Озуф-Костаз 1995
Artedidraconidae				
<i>Artedidraco mirus</i>	46	50	2m+2sm+42a	Природина 1995
<i>A. oriana</i>	46	54	2m+6sm+38a	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>A. shackletoni</i>	46	54	2m+6sm+38a	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>Pogonophryne barsukovi</i>	46	52	2m+4sm+40a	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>P. dolichobranchiata</i>	46	54	4m+2sm+2st+38a	Природина 1995
<i>P. marmorata</i>	46	52	2m+4sm+40a	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>P. mentella</i>	46	52	2m+4sm+40a	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>P. scotti</i>	46	52	2m+4sm+40a	Ozouf-Costaz et al. 1991
	46	52	6sm+40a	Morescalchi et al. 1996
Nototheniidae				
<i>Patagonotothen longipes</i>	48	52	4m+44a	Природина, 1984
<i>P. ramsayi</i>	48	54	2m+2sm+44a	Природина, 1984
<i>Dissostichus eleginoides</i>	48	52	2m+2sm+44a	Doussau de Bazignan et Ozouf-Costaz 1985
<i>D. mawsoni</i>	48	52	2m+2sm+44a	Doussau de Bazignan et Ozouf-Costaz 1985
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	46	52	4m+2sm+40a	Phan et al. 1986
<i>G. barsukovi</i>	50	64	6m+8sm+32a+4a*	Ozouf-Costaz et Doussau de Bazignan 1987
<i>Lepidonotothen kemp</i>	48	52	4sm+44a	Ozouf-Costaz et Doussau de Bazignan 1987
<i>L. squamifrons</i>	48	52	4sm+44a	Ozouf-Costaz et Doussau de Bazignan 1987
<i>Lindbergichthys mizops</i>	48	52	4sm+44a	Ozouf-Costaz et Doussau de Bazignan 1987
<i>Indonotothenia cyanobrancha</i>	48	54	4m+2sm+42a	Doussau de Bazignan et Ozouf-Costaz 1985

Таблица 1 (продолжение)

Table 1 (continued)

Семейство, вид (Family, species)	$2n$	NF	Хромосомная формула (Chromosome formula)	Автор, год (Author, year)
<i>Pagothenia borchgrevinki</i> ♀	46	52	$2m+4sm+40a$	Morescalchi et al. 1992b
♂	45	51	$2m+4sm+39a$	
<i>Pleuragramma antarcticum</i>	48	88	$8m+32sm+8a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>Notothenia microlepidota</i> Hutton	26	50	$22m+2sm+2a$	Природина 1984
<i>N. rossii</i>	24	48	$22m+2sm$	Doussau de Bazignan et Ozouf-Costaz 1985
<i>N. rossii marmorata</i>	24	48	$24m$	Природина и Неелов 1984
<i>N. neglecta</i>	22	44	$22m$	Природина и Неелов 1984
	22	42	$18m+2sm+2a$	Phan et al. 1986
<i>Paranotothenia magellanica</i>	26	50	$24m+2a$	Doussau de Bazignan et Ozouf-Costaz 1985
<i>Pseudotrematomus nicolai</i> ♀	58	84	$2m+6sm+18st+32a$	Morescalchi et al. 1992b
	♂	57	$3m+5sm+18st+31a$	
<i>P. scotti</i>	50	58	$4m+4sm+42-44a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>P. bernacchii</i>	48	52	$2m+2sm+44a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
	48	52	$2m+2sm+44a$	Morescalchi et al. 1996
<i>P. lepidorhinus</i>	48	52	$4m+44a$	Morescalchi et al. 1996
<i>P. hansonii</i>				
море Росса (Ross Sea) ♀	46	52	$4m+2sm+40a$	Morescalchi et al. 1996
море Росса (Ross Sea) ♂	45	51	$4m+2sm+39a$	Morescalchi et al. 1996
о. Кинг-Джордж (King George Isl.)	48	52	$2m+4sm+42a$	Phan et al. 1986
<i>P. pennellii</i>	32	43	$9m+2sm+17a+4a^*$	Ozouf-Costaz et al. 1991
	32	46	$12m+2sm+18a$	Morescalchi et al. 1992b
<i>P. loennbergi</i>	28	52	$18m+6sm+4a$	Morescalchi et al. 1992b
	30	52	$16m+6sm+8a$	Morescalchi et al. 1992b
<i>P. eulepidotus</i>	24	48	$20m+4sm$	Morescalchi et al. 1992b
	24	46	$8m+14sm+2a$	Ozouf-Costaz et Doussau de Bazignan 1987
	24	48	$20m+4sm$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>Trematomus newnesi</i> ♀	46	52	$4m+2sm+40a$	Morescalchi et al. 1992b
	♂	45	$4m+2sm+39a$	
Bathydraconidae				
<i>Psilodraco breviceps</i>	48	48	$48a$	Природина 1990
<i>Gerlachea australis</i>	48	52-54	$2m+2-4sm+42-44a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>Parachaenichthys georgianus</i>	48	58	$2m+4sm+4st+38a$	Природина 1990
<i>Cygnodraco mawsoni</i>	48	54	$2m+4sm+42a$	Morescalchi et al. 1996
<i>Prionodraco evansii</i>	20	40	$20m$	Природина 1990
<i>Racovitzia glacialis</i>	36	40	$4m+32a$	Ozouf-Costaz 1998b

Таблица 1 (продолжение)

Table 1 (continued)

Семейство, вид (Family, species)	$2n$	NF	Хромосомная формула (Chromosome formula)	Автор, год (Author, year)
<i>Bathyraco marri</i> ♀	38	42	$4sm+34a$	Ozouf-Costaz 1998b
♂	39	43	$3sm+36a$	
<i>Gymnodraco acuticeps</i>	48	52	$2m+2sm+44a$	Pisano et al. 2001
Channichthyidae				
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	48	52	$4m+44a$	Природина 1989
<i>Chaenodraco wilsoni</i> ♀	48	58	$4m+6sm+38a$	Ozouf-Costaz 1987a
♂	47	57	$5m+6sm+36a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>Champocephalus gunnari</i>	48	52	$2m+2sm+44a$	Morescalchi et al. 1992a
<i>Channichthys rhinocerotus</i>	48	54	$2m+6sm+40a$	Doussau de Bazignan et Ozouf-Costaz 1985
<i>Chionobathyscus dewitti</i>	47	?	$m+4-6sm+38/36a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>Chionodraco hamatus</i> ♀	48	54	$2m+4sm+42a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
♂	47	53	$2m+4sm+41a$	Morescalchi et al. 1992a;
<i>Ch. myersi</i> ♀	48	56	$2m+6sm+40a$	Ozouf-Costaz 1987a
♂	47	55	$2m+6sm+39a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>Ch. rastrispinosus</i>	48	52	$4m+44a$	Природина 1989
<i>Cryodraco antarcticus</i>	48	54	$2m+4sm+42a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
Море Уэдделла, море Росса (Weddell Sea, Ross Sea)	48	54	$2m+4sm+42a$	Morescalchi et al. 1992a
<i>Neopagetopsis ionah</i>	48	58	$2m+8sm+38a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>Pagetopsis macropterus</i> ♀	48	62	$2m+12sm+34a$	Morescalchi et al. 1992a
♂	47	61	$3m+12sm+32a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>P. maculatus</i>	48	54	$2m+6sm+40a$	Ozouf-Costaz et al. 1991
<i>Pseudochaenichthys georgianus</i>	48	60	$2m+8sm+2st+36a$	Природина 1989

Обозначения: $2n$ – диплоидное число хромосом; NF – число хромосомных плеч; m – число мета-, sm – субмета-, st – субтело-, a – акроцентрических хромосом. *Две пары сверхмелких (точечных) хромосом.

Designations: $2n$ – diploid number; NF – chromosome arms number; m – meta-, sm – submeta-, st – subtelo-, a – acrocentric chromosome numbers. *Two pairs of super small (dot-like) chromosomes.

ских (по 6 вместо 2) и меньше акроцентрических хромосом (по 38 вместо 42). Кариотипы видов *Pogonophryne* – *P. barsukovi*, *P. marmorata*, *P. scotti* и *P. mentella* из моря Уэдделла также имеют одинаковый набор хромосом $2n=46$, а также и идентичную хромосомную формулу: $NF=52$ ($2m+4sm+40a$)

(Ozouf-Costaz et al. 1991). Хромосомный набор *P. dolichobranchiata* из района Южных Оркнейских островов содержит $2n=46$, $NF=54$ (Природина 1995). Хромосомы мелкие, 1–2 мкм. Кариотип *P. dolichobranchiata* из района Южных Оркнейских островов несколько отличается от других карио-

типов рода *Pogonophryne*: у него $NF=54$ за счет 2 пар метацентрических хромосом.

Приведенные данные показывают, что виды двух близких родов *Pogonophryne* (5 видов) и *Artedidraco* (3 вида) сохраняют стабильное для семейства диплоидное число хромосом $2n=46$ с незначительной вариацией в числе плеч ($NF=50-52-54$).

Семейство Nototheniidae – Нототениевые.

Это – наиболее многочисленное по числу видов семейство подотряда Notothenioidei; оно содержит 37 видов, 8 родов и 4 подсемейства (Andriashev 1965; Балашкин 1976, 1984; Balushkin 2000). В семействе Nototheniidae описаны кариотипы 26 видов 12 родов из 3 подсемейств: Nototheniinae (13 видов), Pleuagrammatinae (3 вида) и Trematominae (10 видов) (Природина 1984; Природина и Неелов 1984; Doussau de Bazignan and Ozouf-Costaz 1985; Phan et al. 1986; Ozouf-Costaz and Doussau de Bazignan 1987; Morescalchi et al. 1992b, 1996; Pisano and Ozouf-Costaz 2001, 2003).

В подсемействе Nototheniinae близкий по числу и морфологии хромосом кариотип с $2n=46-50$, $NF=52-64$, имеют представители 5 родов: *Patagonotothen*, *Gobionotothen*, *Lepidonotothen*, *Lindbergichthys*, *Indonotothenia* (см. Табл. 1).

В роде *Patagonotothen* изучены кариотипы 2 видов: *P. ramsayi* из южного Чили и *P. longipes* из вод Фолклендских островов (Природина 1984). Показано, что хромосомный набор *P. ramsayi* содержит $2n=48$, $NF=54$ и состоит из двуплечих и одноплечих хромосом. Одноплечих хромосом 21 пара, центромера которых занимает субтерминальное (7 пар) или терминальное (14 пар) положение. Последние 2–3 пары акроцентрических хромосом всегда мелкие.

Хромосомный набор *P. longipes* содержит $2n=48$, $NF=52$. Наиболее крупные хромосомы относятся к акроцентрическому ряду. Метацентрические хромосомы сравнительно небольшие, по размеру сходные со средними акроцентрическими элементами.

Два изученных вида рода *Patagonotothen* близки кариотипически: они отличаются наличием у *P. ramsayi* одной пары субметацентрических хромосом, которая не обнаружена у *P. longipes*.

В роде *Gobionotothen* описаны кариотипы 2 видов: *G. gibberifrons* Lönnberg, 1905 из района Южных Шетландских островов (Phan et al. 1986) и *G. barsukovi* Balushkin, 1991 из района о. Хёрд

(Ozouf-Costaz and Doussau de Bazignan 1987). Установлено, что хромосомный набор *G. gibberifrons* содержит $2n=46$, $NF=52$. По величине одноплечие элементы почти равноразмерные. В кариотипе не отмечено присутствия субтелоцентрических пар.

Хромосомный набор *G. barsukovi* содержит $2n=50$, $NF=64$. Ряд одноплечих элементов состоит из 16 пар одноразмерных элементов и 2 пар очень мелких хромосом (см. Табл. 1).

В роде *Lepidonotothen* изучены кариотипы 2 видов: *L. kempfi* (Norman, 1937) из зал. Прюдс и *L. squamifrons* (Günther, 1880) из района о. Хёрд (Ozouf-Costaz and Doussau de Bazignan 1987). Оба кариотипа тождественны по числу хромосом и структуре кариотипа: $2n=48$, $NF=52$. В ряду двуплечих хромосом отмечены только 2 пары крупных субметацентрических элементов, мета- и субтелоцентрики в наборе отсутствуют. В ряду одноплечих хромосом отмечены 22 пары практически одноразмерных элементов.

В роде *Lindbergichthys* описан кариотип *L. mizops* (Günther, 1880) из района о. Хёрд (Ozouf-Costaz and Doussau de Bazignan 1987). Установлено, что хромосомный набор этого вида имеет $2n=48$, $NF=52$. Отличительной особенностью кариотипа является отсутствие метацентрических хромосом. Кариотип данного вида сходен с кариотипами двух изученных видов рода *Lepidonotothen*.

В монотипическом роде *Indonotothenia* изучен кариотип *I. cyanobranca* (Richardson, 1844) из района о. Кергелен, имеющий $2n=48$, $NF=54$, состоящий из двуплечих и одноплечих хромосом (Doussau de Bazignan and Ozouf-Costaz 1985) (см. Табл. 1).

Таким образом, в подсемействе Nototheniinae многохромосомные кариотипы ($2n=48-50$, $NF=52-64$), с малым (4–8) числом двуплечих хромосом, при подавляющем большинстве (36–44) акроцентрических, имеют представители 5 родов и 8 видов. В кариотипах 3 видов (*L. mizops*, *L. kempfi* и *L. squamifrons*) метацентрические гомологи отсутствуют, и при этом в хромосомном наборе присутствует одинаковое число субмета- и акроцентрических хромосом, т.е. $NF=52$ (Ozouf-Costaz and Doussau de Bazignan 1987).

В роде *Notothenia* изучены хромосомные наборы 3 видов: *N. microlepidota* Hutton, 1875 из района о. Кемпбелл, *N. rossii* Richardson, 1844 из вод Южной Георгии и о. Кергелен и *N. neglecta* из пролива Брансфилд и из района о. Кинг-Джорджа

(Природина 1984; Природина и Неелов 1984; Doussau de Bazignan and Ozouf-Costaz 1985; Phan et al. 1986). Установлено, что хромосомный набор *N. microlepidota* содержит $2n=26$, $NF=50-52$. Хромосомы представлены убывающим по размеру рядом, в котором можно выделить 10 пар крупных и 1 пару мелких мета- и 1 пару субметацентрических хромосом. Хромосомы последней (13-й) пары с неясной морфологией, чем объясняется колебание числа хромосомных плеч. Хромосомы последней (12-й) маркерной пары в 3.5–4 раза меньше хромосом 1-ой пары. Хромосомный набор *N. neglecta* описан из пролива Брансфилд – $2n=22$, $NF=44$ (Природина и Неелов 1984) и из вод о. Кинг-Джорджа – $2n=22$, $NF=42$ (Phan et al. 1986). Расхождения отмечены в наличии в кариотипе *N. neglecta* из района о. Кинг-Джорджа одной пары акроцентрических хромосом, что определило изменчивость числа плеч – $NF=42-44$ (см. Табл. 1). В роде *Paranotothenia* описан кариотип *P. magellanica* (Forster, 1801) из вод Южных Шетландских островов, который содержит мета- и субметацентрические хромосомы: $2n=26$, $NF=50$.

В подсемействе Trematominae описаны кариотипы 11 видов из 3 родов: *Pseudotrematomus*, *Trematomus* и *Pagothenia* (Phan et al. 1986; Ozouf-Costaz et al. 1991; Morescalchi et al. 1992b).

В наиболее богатом видами роде *Pseudotrematomus* описаны кариотипы 8 видов: *P. scotti* (Boulenger, 1902), *P. bernacchii* (Boulenger, 1902), *P. lepidorhinus* (Rappenheim, 1911), *P. hansonii* (Boulenger, 1902), *P. nicolai* (Boulenger, 1902), *P. pennellii* (Regan, 1914), *P. loemmerbergi* (Regan, 1914) и *P. eulepidotus* (Regan, 1914).

Кариотип *P. scotti*, изученный у 1 экз. по нескольким хромосомным пластинкам, имел диплоидный набор $2n=50$, $NF=58$. На коротких плечах самой мелкой пары метацентрических хромосом локализованы ядрышковые организаторы (Ozouf-Costaz et al. 1991).

Кариотипы 2 видов рода *Pseudotrematomus* (*P. bernacchii* и *P. lepidorhinus*) имеют одинаковое число хромосом $2n=48$ и хромосомных плеч $NF=52$. Хромосомы в подавляющем большинстве одноплечие (22 пары), двухплечие немногочисленны и представлены мета- и субметацентрическими хромосомами. Единственная пара субметацентрических хромосом у *P. bernacchii* на коротких плечах несет ядрышковые организаторы, а у *P. lepidorhinus* таковые локализованы на коротких плечах

маленькой метацентрической пары (Ozouf-Costaz and Doussau de Bazignan 1987; Ozouf-Costaz et al. 1991; Morescalchi et al. 1992b).

Кариотипы *P. hansonii* из района Южных Шетландских островов (Phan et al. 1986) и из моря Уэдделла (Ozouf-Costaz et al. 1991) идентичны: $2n=48$, $NF=52$. У *P. hansonii* из моря Росса выявлен внутривидовой хромосомный полиморфизм: кариотип самки характеризовался $2n=46$ и $NF=52$, а самца – $2n=45$ и $NF=51$. Y-метацентрическая хромосома самца произошла от центрического слияния двух аутосом (Morescalchi et al. 1996).

Кариотип *P. nicolai* (Рис. 1С) имеет высокое число хромосом $2n=58/57$ (Morescalchi et al. 1992b). Отмечены половые различия по структуре кариотипа: самка имела $2n=58$ $NF=84$. Высокое число хромосомных плеч вызвано наличием в наборе субтелоцентрических хромосом, короткие плечи которых включены в хромосомную формулу. NORs локализованы на коротких плечах пары маленьких субметацентрических хромосом. Самцы имели кариотип $2n=57$ с одной дополнительной большой метацентрической хромосомой, не отмеченной в кариотипе самки, и две непарных хромосомы – одну акроцентрическую, другую субметацентрическую, каждая из которых у самки имела свою пару. Нечетное число хромосом у самцов Морескалки с соавт. (1992б) объясняют «присутствием в наборе у самцов «нео-Y» хромосомы, которая произошла путем слияния акроцентрического элемента с коротким плечом субметацентрической хромосомы».

Кариотип *P. borchgrevinkii* представлен мета-, субмета- и акроцентрическими хромосомами. Самка имела кариотип $2n=46$, самец – $2n=45$, $NF=52$ (Morescalchi et al. 1992b).

Кариотип *T. newnesi* тождественен кариотипам *P. borchgrevinkii* и *P. hansonii* из моря Росса, имел $2n=46/45$, $NF=52/51$ (Morescalchi et al. 1992b). У всех 3 видов самки имели 3 пары двухплечих хромосом; одну пару больших метацентрических хромосом, в 3-й паре локализованы NORs, а в ряду одноплечих хромосом – 20 пар убывающего размера. Самцы имели небольшие акроцентрические хромосомы и одну очень крупную непарную метацентрическую хромосому, не обнаруженную у самок (Morescalchi et al. 1992b). По терминологии Уайта (White 1973) эта составная гетерохромосома, вероятно, произошла от слияния двух акроцентрических элементов, в результате чего у

самцов число акроцентриков уменьшилось (цит. по: Morescalchi et al. 1992b).

Кариотипы *P. pennellii* ($2n=32$), *P. loennbergi* ($2n=28, 30$), *P. eulepidotus* ($2n=24$) (Ozouf-Costaz et al. 1991) различаются по числу хромосом и хромосомных плеч. Самец и самка *P. pennellii* из моря Уэдделла имели одинаковый кариотип с $2n=32$, но число хромосомных плеч приведено только для самца, $NF=43$ (Ozouf-Costaz et al. 1991). Характерной чертой кариотипа является присутствие двух «дополнительных» (“supernumerary”) пар микрохромосом (см. Табл. 1). Кариотип *P. pennellii* из моря Росса также характеризовался одинаковыми хромосомными наборами у самцов и самок: $2n=32, NF=46$ (Morescalchi et al. 1992b). NORs локализованы на коротких плечах некрупных субметацентрических элементов.

Кариотип *P. loennbergi* изучен на экземплярах из моря Росса (Morescalchi et al. 1992b). 3 самца и 1 самка имели сходное число хромосом $2n=28, NF=52$ (кариоморфа А). NORs локализованы, как обычно, в маленьких двуплечих субметацентрических хромосомах. Одна самка имела кариотип $2n=30$ (кариотип отмечен как кариоморфа В), и в его наборе отсутствовала одна пара метацентрических хромосом и присутствовали две дополнительные пары акроцентрических гомологов, при этом $NF=52$ (см. Табл. 1). Две кариоморфы, вероятно, произошли путем робертсоновских слияний (от 30 до 28 хромосом) или через робертсоновские разделения (от 28 до 30) (White 1973; Morescalchi et al. 1992b).

Кариотип *P. eulepidotus* описан для особей из залива Прюдс и имел хромосомный набор $2n=24, NF=46$ (Ozouf-Costaz and Doussau de Bazignan 1987). Кариотип этого же вида из моря Уэдделла имел также диплоидное число хромосом $2n=24$, но отличался по морфологии составляющих его хромосом – $NF=48$ (Ozouf-Costaz et al. 1991; Morescalchi et al. 1992b). Кариотип *P. eulepidotus* из моря Росса также характеризовался $2n=24, NF=48$ и содержал только двуплечие элементы большего размера, за исключением одной маленькой пары субметацентрических хромосом, на коротких плечах которой были локализованы ядрышковые организаторы.

Таким образом, в подсемействе Trematominae диплоидные числа хромосом варьируют от 24 до 58, число хромосомных плеч – от 48 до 84. В мало-хромосомных кариотипах доминируют двуплечие

хромосомы, в многохромосомных – одноплечие. Наибольшие числа хромосом и максимальные значения NF характерны для двух видов рода *Pseudotrematomus*: *P. scotti* ($2n=50, NF=58$) и *P. nicolai* ($2n=57/58, NF=83/84$). У 3 видов выявлен половой диморфизм и уменьшенное число хромосом у самцов. 4 вида имеют малохромосомные кариотипы с $2n=24–32$, в состав которых входят только двуплечие хромосомы, или они доминируют в кариотипе.

В подсемействе Pleuragrammatinae описаны кариотипы 3 видов из 2 родов (*Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898 из района о. Кергелен, *D. mawsoni* Norman, 1937 и *Pleuragramma antarcticum* Boulenger, 1902; оба последних вида из моря Уэдделла) (Doussau de Bazignan and Ozouf-Costaz 1985; Ozouf-Costaz et al. 1991).

Оба вида рода *Dissostichus* имеют сходный многохромосомный кариотип: $2n=48, NF=52$. В кариотипах обоих видов присутствует одна очень мелкая пара метацентрических хромосом.

Pleuragramma antarcticum имеет многохромосомный кариотип $2n=48, NF=88$, хромосомы в подавляющем большинстве мета- и субметацентрические (Рис. 1В). Акроцентрический ряд представлен только 4 парами хромосом. Субтелоцентрических гомологов в кариотипе не отмечено (Doussau de Bazignan and Ozouf-Costaz 1985; Ozouf-Costaz et al. 1991).

Кариотипы обоих родов сходны по числу хромосом, и они достаточно морфологически дифференцированы. Однако степень дифференциации хромосом в них различна: в хромосомном наборе *P. antarcticum* доминируют двуплечие хромосомы (20 пар против 2 пар у обоих видов *Dissostichus*), а число одноплечих хромосом минимальное (8 и 44 соответственно).

Таким образом, семейство Nototheniidae включает кариотипически разнообразие виды, находящиеся на разных уровнях эволюционных преобразований кариотипа. В нем отмечена наибольшая гетерогенность кариотипов и наличие большого числа многохромосомных видов (27.9% от общего числа изученных видов).

Семейство Bathydraconidae – Плосконосо-вые. Эндемичное семейство Bathydraconidae объединяет 10 родов и 16 видов, относящихся к подсемействам Bathydraconinae и Gymnodraconinae (Андряшев и др. 1989; Балашкин и Воскобойникова 1995; Balushkin 2000).

В первом подсемействе Bathydraconinae описаны кариотипы 6 видов, принадлежащих к 6 родам (Ozouf-Costaz 1987a; Природина 1990; Ozouf-Costaz et al. 1991; Morescalchi et al. 1996; Pisano et al. 2001).

Кариотип *Gerlachea australis* Dollo, 1900 из моря Уэдделла имеет $2n=48$, $NF=52-54$. Митотическая активность была очень низкой, и кариограмма дана только по одной метафазной пластинке.

Кариотип *Parachaenichthys georgianus* (Fischer, 1885) описан у экземпляров из вод Южных Сандвичевых островов (о. Завадовского и о. Южная Георгия) и содержал $2n=48$, $NF=58$ (см. Табл. 1). Все метацентрические хромосомы мелкие. В ряду одноплечих гомологов, расположенных по величине их убывания, 18-я и 19-я пары заметно меньше остальных хромосом.

Кариотип *Cygnodraco mawsoni* Waite, 1916 первоначально описан по 1 экз. из моря Уэдделла и указано только диплоидное число $2n=44-46$ (Ozouf-Costaz et al. 1991). Кариотип этого вида из моря Росса имел $2n=48$ хромосом и $NF=54$. 3-я пара субметацентрической хромосомы содержала ядрышковые организаторы на коротких плечах.

Три других вида подсемейства (*Bathydraco marri*, *Racovitzia glacialis* Dollo, 1900 и *Prionodraco evansii* Regan, 1914) относятся к группе мало-хромосомных видов $2n=39/38$, $2n=36$, $2n=20$ (см. Табл. 1). Самое низкое число хромосом ($2n=20$) отмечено в кариотипе *P. evansii* Regan (Южные Оркнейские о-ва), где $NF=40$ (Рис. 1D). Все хромосомы метацентрические, крупные. Размерное убывание незначительное, вследствие этого последняя пара хромосом меньше первой лишь в 1.5 раза (Природина 1990). Наибольшее число хромосом обнаружено в кариотипе *Bathydraco marri*: в кариотипе самки – $2n=38$ Самая крупная субметацентрическая хромосома почти в 6 раз больше самой маленькой метацентрической. В кариотипе самца ($2n=39$) присутствует одна большая субметацентрическая хромосома и 2 гетероморфные (крупная и мелкая) акроцентрические хромосомы. Кариотип *R. glacialis* имеет $2n=36$, $NF=40$, где отмечено доминирование акроцентрических хромосом (Ozouf-Costaz et al. 1991).

В подсемействе Gymnodraconinae цитогенетически исследованы кариотипы 2 видов из двух родов: *Psilodraco breviceps* Norman, 1937 из вод о. Южная Георгия и *Gymnodraco acuticeps* Boulenger, 1902 из моря Росса. Установлено,

что *P. breviceps* имеет кариотип $2n=48$, $NF=48$. Все хромосомы акроцентрические, мелкие. Вариации в размерах хромосом незначительные, за исключением предпоследней (23-я) и последней (24-я) пары, которые почти в 2 раза меньше первой пары хромосом. Кариотип *G. acuticeps* также имеет $2n=48$, $NF=52$; в его наборе присутствуют одна мелкая гомоморфная метацентрическая пара и одна более крупная гетероморфная пара субметацентрическая, все остальные 22 пары – акроцентрические.

При сходном числе хромосом $2n=48$ кариотипы *G. acuticeps* и *P. breviceps* характеризуются разной степенью морфологической дифференцированности: мало дифференцированный кариотип *P. breviceps* имеет только акроцентрические хромосомы, в то время как кариотип *G. acuticeps*, кроме пар акроцентрических гомологов, имеет 2 пары двуплечих хромосом.

Таким образом, сравнительно-кариотипический анализ семейства плосконосовых рыб показал наличие значительной кариологической гетерогенности, прежде всего в подсемействе Bathydraconinae, где диплоидное число хромосом у разных видов варьирует от $2n=20$ до $2n=48$, а $NF=40$ до $NF=58$. Кариотип вида *Psilodraco breviceps* имеет предковый генерализованный кариотип, при котором диплоидное число и число хромосомных плеч тождественны, т.е. $2n=48$, $NF=48$. К наиболее кариологически продвинутому можно отнести кариотип *Prionodraco evansii*, который содержит минимальное число хромосом $2n=20$ и удвоенное число хромосомных плеч, $NF=40$.

Семейство Channichthyidae – Белокровные рыбы. Семейство включает 17 видов из 11 родов (Андрияшев 1986; Balushkin 2000). Исследованы кариотипы 13 видов из 10 родов из районов моря Скотия (о. Южная Георгия, Южные Сандвичевы о-ва, Южные Оркнейские о-ва), Индоокеанского сектора Антарктики (о. Кергелен, зал. Прюдс), а также морей Уэдделла и Росса (Doussau de Bazignan and Ozouf-Costaz 1985; Ozouf-Costaz 1987a; Природина 1989, 1994, 1997; Ozouf-Costaz et al. 1991; Morescalchi et al. 1992a, 1996).

Кариотип *Chaenocephalus aceratus* Lönnberg, 1906 описан у рыб из вод Южных Сандвичевых островов (о. Завадовского) и из вод Южных Оркнейских островов. Диплоидное число $2n=48$, число хромосомных плеч $NF=52$. Две пары метацентрических хромосом разных размеров: первая

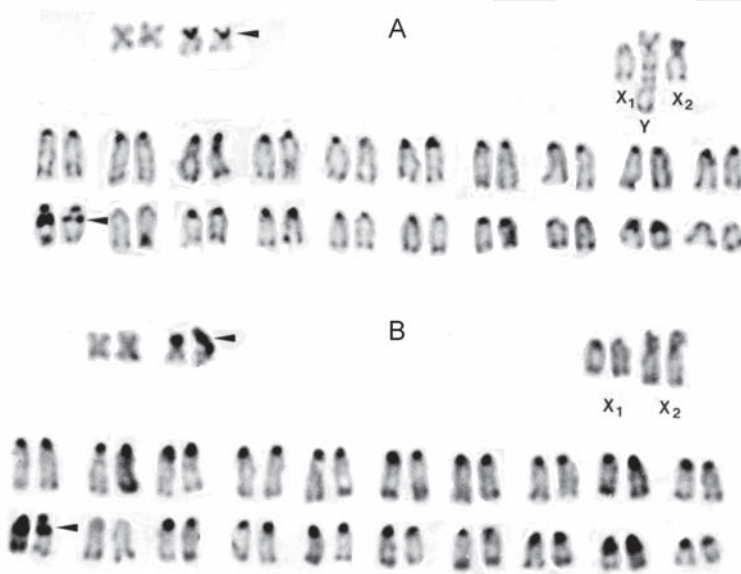


Рис. 2. Кариотипы *Chionodraco hamatus*: А – кариотип самца; X_1YX_2 – система половых хромосом самца; В – кариотип самки; $X_1X_1X_2X_2$ – система половых хромосом самки; стрелками показаны ядрышковые организаторы (NORs) (по: Morescalchi et al. 1992a).

Fig. 2. Karyotypes of *Chionodraco hamatus*: А – karyotype of male; X_1YX_2 – sex chromosomes of male; В – karyotype of female; $X_1X_1X_2X_2$ – sex chromosomes of female; NORs are indicated by arrowheads (after: Morescalchi et al. 1992a).

пара в 1.5 раза больше второй. В ряду одноплечих хромосом 21-я и 22-я пары обычно в 2 раза меньше 2-й пары двуплечих.

Кариотип *Chaenodraco wilsoni* Regan, 1914 впервые был описан по 1 экз. (самка) из залива Прюдс, Антарктика: $2n=48$, $NF=58$. Позднее кариотип этого вида был описан у самки и самца из моря Уэдделла. Кариотип самки имел хромосомный набор $2n=48$, $NF=58$, диплоидный набор самца – $2n=47$, при $NF=57$; в кариотипе самца присутствует составная половая хромосома типа X_1X_2Y , где Y-хромосома – метацентрик, а X_1 и X_2 – акроцентрики. На плечах самой маленькой пары метацентрических гомологов локализованы ядрышковые организаторы.

Кариотип *Champocephalus gunnari* Lönnberg, 1905 исследован на рыбах из залива Морбиан (о. Кергелен): $2n=48$, $NF=52$.

Кариотип *Channichthys rhinoceratus* Richardson, 1844 также исследован из зал. Морбиан; самцы и самки имели одинаковое число хромосом и хромосомных плеч: $2n=48$, $NF=54$; в кариотипе присутствует 1 мелкая пара «спутниковых» хромосом, которая отнесена к ряду одноплечих гомологов.

Кариотип *Chionobathyscus dewitti* Andriashev et Nevelov, 1978 изучен по единственному экземпляру (самец) из моря Уэдделла: $2n=47$; в нем отмечены три гетероморфные хромосомы, морфология которых сходна с системой X_1X_2Y *Chaenodraco wilsoni*.

В роде *Chionodraco* Lönnberg, 1906 описаны кариотипы 3 видов: *C. hamatus* Lönnberg, 1905 из моря Росса и моря Уэдделла, *C. myersi* DeWitt et Tyler, 1960 из залива Прюдс и моря Уэдделла и *C. rastrospinosus* DeWitt et Hureau, 1979 из района Южных Оркнейских о-вов (Ozouf-Costaz 1987a; Природина 1989; Ozouf-Costaz et al. 1991; Morescalchi et al. 1992a). У самок *C. hamatus* (Рис. 2А) $2n=48$, $NF=54$; убывание размеров хромосом постепенное, самая крупная пара – субметацентрическая. Ядрышковые организаторы локализованы на 2 парах хромосом: самый большой NOR локализован на паре самой маленькой субметацентрической хромосомы, а самый мелкий – на паре акроцентрических гомологов. В кариотипе самца $2n=47$ на одну хромосому меньше, чем у самки, $NF=53$. Вместо 2-х пар хромосом у гомогаметных самок ($X_1X_1X_2X_2$) в кариотипе дигаметных самцов (X_1YX_2) имеются две субметацентрические хромосомы и непарная длинная гетероморфная метацентрическая хромосома с коротким плечом; хромосома такого типа выявлена у самцов *C. wilsoni*, *C. dewitti* и *Pagetopsis macropterus*.

Хромосомный набор *Chionodraco myersi* установлен у рыб из зал. Прюдс и моря Уэдделла. Самки имели $2n=48$, $NF=56$, самцы – $2n=47$ и $NF=55$ (см. Табл. 1). Кариотип *C. rastrospinosus* (самец) содержал $2n=48$, $NF=52$. Хромосомы мелкие, 1–2.5 мкм. Первая крупная пара метацентриков в 2 раза превышает по размеру следующую за

ней пару двуплечих хромосом и последнюю пару акроцентриков, которая почти равна 2-й метацентрической паре.

Кариотип *Cryodraco antarcticus* Dollo, 1900 описан по экземплярам из моря Уэдделла и моря Росса. Самцы и самки имели одинаковый набор хромосом: $2n=48$, $NF=54$. В ряду двуплечих хромосом отмечены 2 пары равноплечих мелких хромосом и 1 крупная субметацентрическая пара. Ядрышковые организаторы локализованы на коротких плечах 2-й пары метацентриков.

Кариотип *Neopagetopsis ionah* Nybelin, 1947 описан у самцов и самок из моря Уэдделла и был идентичен для обоих полов: $2n=48$, $NF=58$. В ряду двуплечих хромосом 5 пар мета- и субметацентрических гомологов, самая крупная пара – субметацентрическая. В ряду одноплечих элементов – 19 пар близких по размеру одноплечих хромосом. Ядрышковые организаторы расположены на коротких плечах самой мелкой субметацентрической пары.

Кариотип *Pagetopsis macropterus* (Boulenger, 1907) исследован по экземплярам из моря Уэдделла и моря Росса. Самки имели $2n=48$, $NF=62$; в кариотипе самца $2n=47$, $NF=61$. У самцов имелись X_1X_2 -хромосомы и непарная гетероморфная двуплечая хромосома с коротким плечом (Y-хромосома). Кариотип *P. maculatus* Barsukov et Permitin, 1958 описан по 1 экз. из моря Уэдделла: $2n=48$, $NF=54$.

Кариотип *Pseudochaenichthys georgianus* Norman, 1937 изучен у особей из моря Скотия (о. Южная Георгия), $2n=48$, $NF=60$: хромосомы мелкие, 1–2.5 мкм. (Природина 1989).

Таким образом, все виды семейства белокровных рыб имеют одинаковое число хромосом $2n=48$; межвидовые различия касаются только морфологии хромосом, число хромосомных плеч варьирует от 52 до 62. Увеличение числа плеч наблюдается за счет возрастания в кариотипах двуплечих элементов.

НАПРАВЛЕНИЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ КАРИОТИПОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДОТРЯДА NOTOTHENIOIDEI

В настоящее время известны хромосомные наборы 61 вида всех 8 семейств Nototheniidae, т.е. почти у половины (49%) всех видов подотряда. Изменчивость числа хромосом весьма существен-

на, о чем свидетельствует большой диапазон диплоидного числа хромосом от $2n=20$ до $2n=58$.

В качестве предкового кариотипа у костистых рыб рассматривается кариотип с диплоидным числом хромосом равным $2n=48$, при наличии только акроцентрических хромосом (Nogusa 1960; Воронцов 1966; Оно 1973; LeGrande 1975; LeGrande and Fitzsimons 1976; Кирпичников 1979; Бирштейн 1987 и др.). В отряде Perciformes, к которому принадлежит подотряд Nototheniidae, число $2n=48$ обнаружено у 73% всех кариологических исследованных видов.

Предковый кариотип ($2n=48$, $NF=48$) среди нототениидных рыб отмечен у 3 видов из двух разных семейств: Bovichtidae (*C. gobio* и *B. angustifrons*) и Bathydraconidae (*P. breviceps*) (Природина 1986, 1990; Природина 1997) (см. Рис. 4, 1). Кариотипы этих видов одинаковы по числу хромосом и хромосомных плеч, что соответствует предковому состоянию кариотипа костистых рыб. Такой кариотип, состоящий только из одноплечих элементов, можно назвать *неспециализированным* и *недифференцированным*. Более продвинутыми и специализированными считаются кариотипы, которые состоят из нескольких морфологических групп хромосом (мета-, субмета-, субтело- и акроцентрические хромосомы) и имеют число плеч более 48.

Специализация кариотипа идет в 3 направлениях: 1 – изменение морфологии хромосом, без изменения их числа; 2 – изменение числа хромосом в сторону увеличения; 3 – изменение числа хромосом в сторону уменьшения (см. Рис. 3).

Направление 1 представляет группа видов со стабильным числом хромосом $2n=48$; кариотипы различаются только по морфологии хромосом, выражающейся в числе их плеч. К этому направлению специализации относятся 34 вида из 6 семейств: Eleginopidae (1 вид), Pseudaphritidae (1 вид), Harpagiferidae (2 вида), Channichthyidae (13 видов), Nototheniidae (13 видов), Bathydraconidae (4 вида). Внутри этой группы процесс кариологических преобразований (при постоянном числе хромосом) происходит в направлении увеличения числа двуплечих хромосом, а, следовательно, и числа хромосомных плеч от $NF=50$ до $NF=88$ (см. Рис. 3, Табл. 2). Морфологические преобразования, вероятно, связаны с перичентрическими инверсиями, при которых участки хромосом занимают инвертированное положение, или процессом



Рис. 3. Направления кариотипической специализации в подотряде Notothenioidei.

Fig. 3. The directions of the karyotype specialization in the suborder Notothenioidei.

накопления генетического материала (гетерохроматина) на плечах хромосом (Кирпичников 1974, 1979; Природина 1994; Pisano et al. 1998, 2001).

Направление 2 связано с процессом увеличения числа хромосом, которое наблюдается у 3 видов из семейства Nototheniidae: $2n=50$ (2 вида), $2n=58$ (1 вид). Увеличение числа хромосом – довольно редкое явление, отмечено у рыб некоторых семейств карпообразных (Сурпиниформес) (Кирпичников 1979). Это, вероятно, происходит за счет изменения хромосомной организации – центрических разделений хромосом (см. Рис. 3, Табл. 3).

Направление 3. Процесс уменьшения числа хромосом в сравнении с предковым кариотипом наблюдается у семейства Artedidraconidae (8 видов) и Nototheniidae (4 вида), $2n=46$ (см. Рис. 3, Табл. 3).

У видов, чья эволюционная судьба связана с дальнейшим уменьшением числа хромосом путем их центрического слияния, происходит элиминация хромосом. Кариотип, которому в процессе элиминации хромосом присуще наличие двуплечих и одноплечих хромосом, называется

малохромосомным несимметризованным. Виды, имеющие такой кариотип, отмечены в семействах Nototheniidae (2 вида) и Bathydraconidae (2 вида). Они имеют хромосомные наборы $2n=28-38$ (см. Табл. 3, Рис. 3).

Дальнейшее уменьшение числа хромосом приводит к образованию малохромосомных кариотипов, состоящих только из двуплечих хромосом ($2n=20-24$) и имеющих число хромосомных плеч, равное удвоенному числу $2n$, т.е. $NF=40-48$. Уменьшение числа хромосом происходит путем робертсоновских транслокаций, что приводит к образованию максимально *симметризованного* кариотипа, состоящего только из двуплечих элементов. К этой группе принадлежат 4 вида из семейства Nototheniidae и только 1 вид (*Prionodraco evansi*) из семейства Bathydraconidae, в кариотипе которого отмечено самое низкое число хромосом из изученных видов подотряда ($2n=20$, $NF=40$). Такое состояние всех хромосом следует рассматривать как «крайнюю» специализацию кариотипа, т.е. в этом случае процесс морфологической специализации кариотипа происходил путем центрических слияний, которые и обусловили

Таблица 2. Хромосомные наборы нототениоидных рыб, образующих «мономорфную» группу.

Table 2. Chromosome sets of the notothenioid fishes, forming the "monomorphic" group.

Виды (Species)	2n	NF	m + sm	st+a	Виды (Species)	2n	NF	m + sm	st+a
Pseudaphritidae					Channichthyidae				
<i>Pseudaphritis urvillii</i>	48	52	4	44	<i>Chaenocephalus aceratus</i>	48	52	4	44
Eleginopsidae					<i>Chaenodraco wilsoni</i>	48	58	10	38
<i>Eleginops maclovinus</i>	48	50	2	46	<i>Champscephalus gunnari</i>	48	56	8	40
Harpagiferidae					<i>Channichthys rhinoceratus</i>	48	56	8	40
<i>Harpagifer antarcticus</i>	48	54	2	46	<i>Chionobathyscus dewitti (male only)</i>	47	60/61	11	38/39
<i>H. andriashevi</i>	48	54	6	42	<i>Chionodraco hamatus</i>	48	52	6	42
Nototheniidae					<i>Ch. myersi</i>	48	54	8	40
<i>Dissostichus eleginoides</i>	48	52	4	44	<i>Ch. rastrispinosus</i>	48	52	4	44
<i>D. mawsoni</i>	48	52	4	44	<i>Cryodraco antarcticus</i>	48	54	6	42
<i>Indonotothenia cyanobrancha</i>	48	54	6	42	<i>Neopagetopsis ionah</i>	48	58	10	38
<i>Lepidonotothen kempii</i>	48	52	4	44	<i>Pagetopsis macropterus</i>	48	62	14	34
<i>L. squamifrons</i>	48	52	4	44	<i>P. maculatus</i>	48	54	8	40
<i>Lindbergichthys mizops</i>	48	52	4	44	<i>Pseudochaenichthys georgianus</i>	48	60	12	36
<i>Patagonotothen longipes</i>	48	50	4	44	Bathydraconidae				
<i>P. ramsayi</i>	48	52	4	44	<i>Cygnodraco mawsoni</i>	48	54	6	42
<i>Pleuragramma antarcticum</i>	48	88	40	8	<i>Gerlachea australis</i>	48	54	4-6	42-44
<i>Pseudotrematomus bernacchii</i>	48	52	4	44	<i>Parachaenichthys georgianus</i>	48	58	6	42
<i>P. lepidorhinus</i>	48	52	4	44	<i>Gymnodraco acuticeps</i>	48	52	4	44
<i>P. hansonii (Weddell Sea)</i>	48	54	6	42					

Обозначения: 2n – диплоидное число, NF – фундаментальное число, m – мета-, sm – субмета-, st – субтело-, a – акроцентрические хромосомы.

Designations: 2n – diploid number, NF – fundamental number, m – metacentric, sm – submetacentric, st – subtelocentric, a – acrocentric.

уменьшение числа хромосом и образование метацентрических элементов в кариотипе. Кариотип, состоящий только из метацентриков, показывает завершенность эволюционных преобразований кариотипа, идущих путем центрических слияний (Васильев 1982). Уменьшенное число хромосом и их метацентрическое состояние у видов родов *Notothenia*, *Pseudotrematomus* и *Prionodraco* показывает, что процесс эволюционных изменений кариотипа достиг своей максимальной продвинутой; это характеризует виды как высоко спе-

циализированные (Навашин и Чуксанова 1970; Оно 1973; Кирпичников 1974; Дорофеева 1977; Викторский 1978).

При сравнении всех направлений эволюционных преобразований кариотипа следует отметить, что в подотряде Notothenioidei наиболее распространены преобразования кариотипа, связанные с изменением морфологии хромосом, без изменения их числа. Такой тип эволюционных преобразований свойствен 77% общего числа кариологически изученных видов.

Таблица 3. Хромосомные наборы нототениоидных рыб, образующих «гетероморфную» группу.

Table 3. Chromosome sets of the notothenioid fishes, forming the "heterogeneous" group.

Виды (Species)	2n	NF	m+sm	st+a
2n, увеличенное (increased)				
Nototheniidae				
<i>Gobionotothen barsukovi</i>	50	64	14	32+4
<i>Pseudotrematomus scotti</i>	50	58	8	42-44
<i>Ps. nicolai</i>	58	84	52	32
2n, уменьшенное (decreased)				
«Симметризованный» кариотип (symmetrized karyotype)				
Bathydraconidae				
<i>Prionodraco evansii</i>	20	40	20	–
Nototheniidae				
<i>Notothenia neglecta</i>	22	44	22	–
<i>N. rossii rossii</i>	24	48	24	–
<i>N. rossii marmorata</i>	24	48	24	–
<i>Pseudotrematomus eulepidotus</i>	24	48	24	–
«Несимметризованный» кариотип (asymmetrized karyotype)				
Artedidraconidae				
<i>Artedidraco mirus</i>	46	50	4	42
<i>A. orianae</i>	46	54	8	38
<i>A. shackletoni</i>	46	54	8	38
<i>Pogonophryne barsukovi</i>	46	52	6	40
<i>P. dolichobranchiata</i>	46	50	6	40
<i>P. marmorata</i>	46	52	6	40
<i>P. mentella</i>	46	52	6	40
<i>P. scotti</i>	46	52	6	40
Nototheniidae				
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	46	52	6	40
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	46	52	6	40
<i>Pseudotrematomus hansonii</i> (море Росса)	46	52	6	40
<i>Trematomus newnesi</i>	46	52	6	40
<i>Notothenia microlepidota</i>	26	50	24	2
<i>Paranotothenia magellanica</i>	26	50	24	2
<i>Pseudotrematomus loennbergi</i>	28* 30**	52/.52	24*/22**	4*/8**
<i>P. pennellii</i>	32	46	14	18
Bathydraconidae				
<i>Racovitzia glacialis</i>	36	40	4	32
<i>Bathydraco marri</i>	38	42	4	34

28* – Кариоморфа А; 30** – кариоморфа В (по: Morescalchi et al., 1992b).

28* – Kariomorpha A; 30** – kariomorpha B (after: Morescalchi et al., 1992b).

Обозначения: 2n – диплоидное число, FN – фундаментальное число, m – мета-, sm – субмета-, st – субтело-, a – акроцентрические хромосомы.

Designations: 2n – diploid number, FN – fundamental number, m – meta-, sm – submeta-, st – subtelo-, a – acrocentric chromosomes.

СОПРЯЖЕННОСТЬ КАРИОТИПИЧЕСКОГО И ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Подотряд *Notothenioidei* таксономически весьма разнообразен; он состоит из 8 семейств, 48 родов и 139 видов (Balushkin 2000). В этом подотряде изучены кариотипы 61 вида из всех 8 семейств (49%), что позволяет проанализировать процесс сопряженности кариотипического и таксономического разнообразия рыб этого подотряда.

В подотряде *Notothenioidei* в качестве гипотетического анцестрального хромосомного набора рассматривается таковой, который содержит $2n=48$, $NF=48$ (см. Рис. 4). Кариотипическое разнообразие выражается в числе так называемых «единиц кариотипа». Под единицей кариотипа мы понимаем отдельный кариотип, не повторяемый в своем исчислении. Рассмотрим вероятную связь таксономического разнообразия, выражающегося в числе видов и родов с числом единиц кариотипа (Рис. 5). В 4 семействах (*Bovictidae*, 1 род, 1 вид; *Eleginopidae*, 1 род, 1 вид; *Pseudaphritidae*, 1 род, 1 вид; *Harpagiferidae*, 1 род, 10 видов), из которых 3 монотипические, установить связь между числом видов, родов с единицами кариотипов не представилось возможным, хотя для всех кариотипов выше перечисленных видов установлен единый модальный кариотип $2n=48$, т.е. 1 кариотипическая единица. Для установления вероятных связей кариотипического и таксономического разнообразия использованы другие 4 семейства подотряда, которые богаты в видовом отношении и в составе которых изучено наибольшее число кариотипов: *Artedidraconidae* (8), *Nototheniidae* (26), *Bathydraconidae* (9), *Channichthyidae* (13).

Кариотипы 8 видов семейства *Artedidraconidae* оказались очень сходными, так как они имеют устойчивое для этого семейства единоеобразное диплоидное число $2n=46$ хромосом, т.е. все изученные кариотипы принадлежат к одной кариологической единице (см. Рис. 4, 3). Единоеобразный и малопродвинутый кариотип, характерный для видов этого семейства, показывает малое кариологическое разнообразие, которое находится в соответствии со сравнительно небольшим таксономическим разнообразием семейства, таксономическая дифференциация которого ограничена уровнем 4 близких родов.

Для семейства *Nototheniidae* характерно большое таксономическое разнообразие от видового и родового уровня до дифференциации разных подсемейств. Среди изученных кариотипов 26 видов из 12 родов (см. Табл. 1) выделены 9 кариологических единиц: $2n=58$, $2n=50$, $2n=48$, $2n=46$, $2n=32$, $2n=30$, $2n=26$, $2n=24$ и $2n=22$. Такое обилие единиц кариотипов (наибольшее в подотряде), свидетельствует о высокой степени кариотипического разнообразия этого семейства, которое соответствует его большому таксономическому разнообразию.

Семейство *Bathydraconidae* характеризуется наличием большого таксономического разнообразия, выражающегося в большом числе видов и родов и присутствием 2 подсемейств. Среди изученных 8 кариотипов выявлены 5 единиц кариотипов: $2n=20$, $2n=36$, $2n=38$, $2n=46$, $2n=48$. Наличие большого числа единиц кариотипов демонстрирует высокую степень кариотипического разнообразия (см. Табл. 1, Рис. 4, 7a-c), которое сопряжено с разнообразным таксономическим составом этого семейства.

Семейство *Channichthyidae* характеризуется высокой степенью таксономического разнообразия, так как много родов (11) и видов (20), однако все виды этого семейства имеют диплоидный набор, равный $2n=48$ хромосом, т.е. выявлена только 1 кариологическая единица (см. Табл. 1, Рис. 4, 8) В этом случае сравнительно большое таксономическое разнообразие не сопровождается кариологическим.

Таким образом, проблема сопряженности таксономического и кариологического разнообразия имеет неоднозначное решение в разных семействах подотряда. В нескольких семействах однообразию кариотипов предкового типа $2n=48$ (с преобладанием акроцентрических хромосом) соответствует и малое таксономическое разнообразие, представленное малым числом видов и 1–2 близкими родами. К этой категории относятся виды 4 семейств: *Bovictidae*, *Eleginopidae*, *Harpagiferidae* и *Pseudaphritidae* (см. Рис. 4).

В семействах *Nototheniidae* и *Bathydraconidae*, для которых характерно большое таксономическое разнообразие, представленное обилием различных таксономических единиц (видов, родов, подсемейств), сопряжено с большим разнообразием кариотипов, выраженном в 9 кариологических единицах у *Nototheniidae* и 5 единицах кариоти-

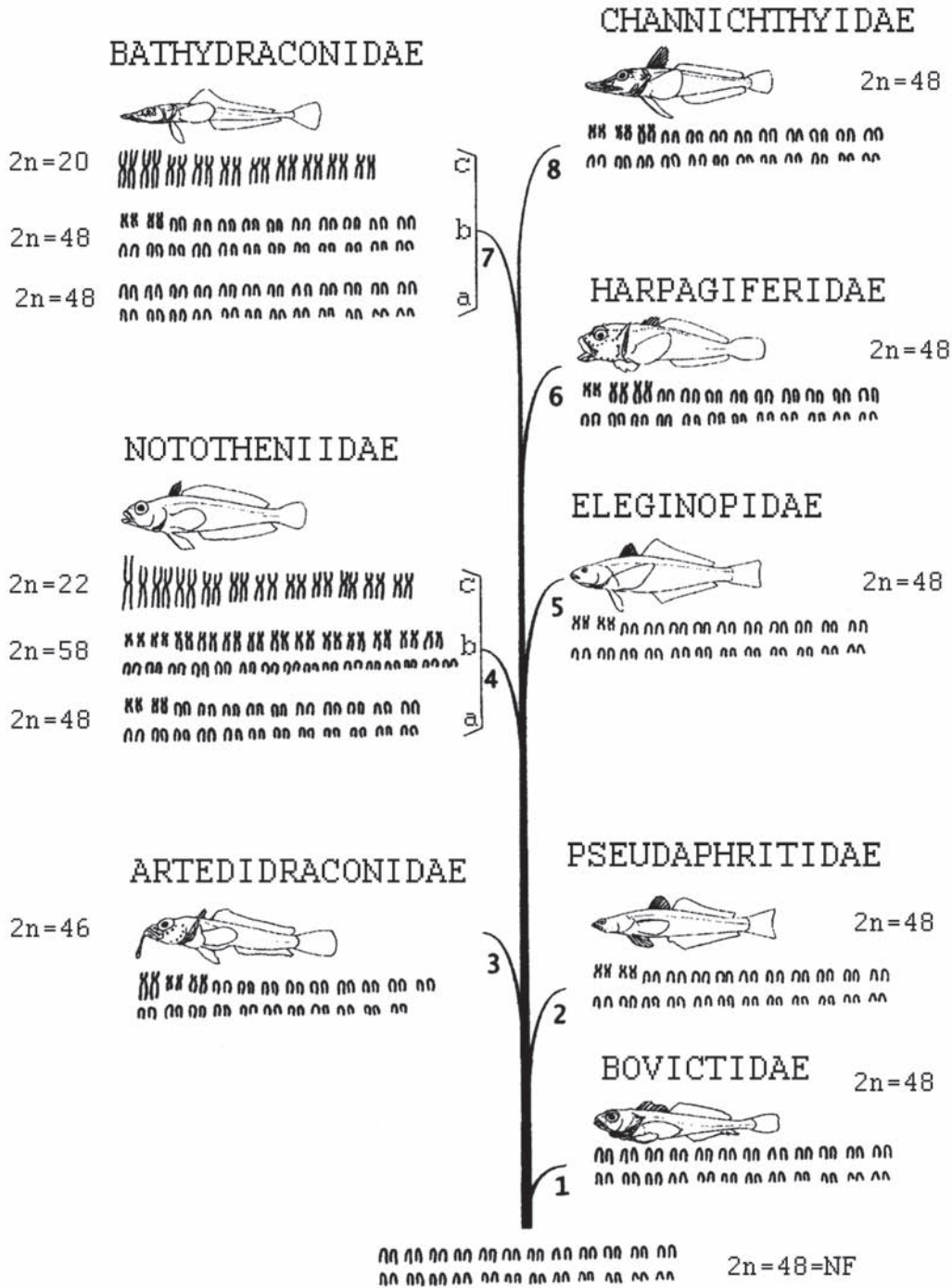


Рис. 4. Главные паттерны кариотипического разнообразия в семействах подотряда Notothenioidae от гипотетического анцестрального хромосомного набора (по: Pisano et al. 1998).

Fig. 4. Main patterns of karyotypic diversification in the notothenioid families from a presumed ancestral chromosomes set (after: Pisano et al. 1998).

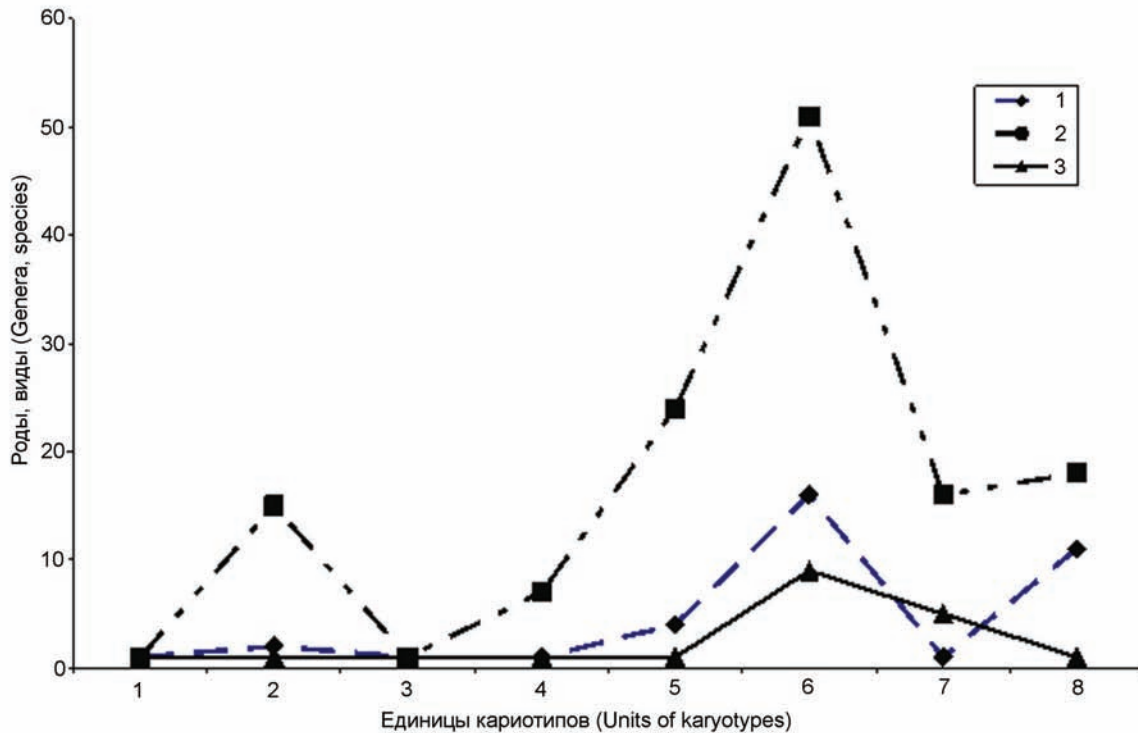


Рис. 5. Связь между таксономическим разнообразием и числом хромосом в подотряде Notothenioidei 1 – число родов; 2 – число видов; 3 – единицы кариотипов.

Fig. 5. Connection between taxonomic variability and chromosomes number in the Notothenioidei 1 – genera number; 2 – species number; 3 – units of karyotypes.

пов у Bathydraconidae. Показательно, что даже небольшое число изученных кариотипов видов дает основание говорить о кариотипической неоднородности семейств, подтверждающей их таксономическое разнообразие. Эволюционные преобразования кариотипов идут синхронно с фенотипическими, характерными для различных таксономических категорий.

Семейство Channichthyidae, демонстрирующее сравнительно большое таксономическое разнообразие на видовом и родовом уровнях, характеризуется наличием одинаковых по числу хромосом кариотипов ($2n=48$), т.е. таксономическое разнообразие не согласуется с кариологическим. Этот факт дает основание предположить, что анцестральное состояние кариотипа может быть связано с замедленным процессом хромосомных перестроек или, что более вероятно, с несовпадением скоростей морфо-физиологической и кариологической эволюции.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КАРИОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

К настоящему времени по нототениоидным рыбам накоплены значительные кариологические данные практически со всего огромного региона Южного океана, поэтому можно рассмотреть некоторые географические аспекты кариотипического разнообразия хотя бы для крупных подразделений Антарктической области и сопредельных вод. При оценке распространения рыб этого подотряда, Андрияшевым (1988) было показано, что «наибольшего своего таксономического разнообразия эта группа достигает в холодных водах у Антарктического материка, в более же теплых водах низких широт фауна нототениоидных рыб сильно беднеет, ее таксономическое разнообразие к северу резко уменьшается и, что особенно существенно, она представлена наиболее генерализованными формами данной группы».

Из кариологически изученных нототениоидных видов около $\frac{3}{4}$ имеют примитивный кариотип ($2n=46-50$). Хотя во всех зоогеографических подразделениях Антарктической области встречаются как виды с высоким ($2n=50$), так и с низким числом хромосом ($2n=20-36$), соотношение их в каждом регионе дает представление о степени кариотипического разнообразия.

При сравнении основных зоогеографических подразделений Антарктической области и сопредельных вод по степени их таксономического и кариотипического разнообразия и эволюционной продвинутости кариотипов исследованных таксонов, обнаруживается в основном положительная корреляция. Так, наибольшему таксономическому разнообразию нототениоидной фауны у материка Антарктиды, т.е. гляциальной подобласти, включающей западную и восточную провинции антарктической подобласти (Андрияшев 1964, 1986), соответствует и ее наибольшее разнообразие по наличию единиц кариотипов (10 единиц кариотипов: $2n=58, 50, 48, 46, 38, 36, 32, 24, 22, 20$) и их эволюционной продвинутости (уменьшение числа акроцентрических хромосом). Из 13 исследованных у материка малохромосомных видов ($2n=20-38$) почти все (11) обитают у Антарктиды (континентальные моря Уэдделла и Росса).

У видов, населяющих не столь суровую в климатическом отношении западно-антарктическую провинцию, кариотипическая изменчивость несколько снижается ($2n=22, 24, 46, 48$), но достаточно высока за счет широко распространенных малохромосомных видов *Notothenia neglecta* ($2n=22$) и *N. rossii marmorata* ($2n=24$), а также, возможно, из-за недостатка кариологических данных по ряду специализированных форм.

Кергеленская подобласть, не имеющая отрицательных температур, населена таксономически обедненной нототениоидной фауной, и этому соответствует меньшее разнообразие кариотипов видов (4 единицы кариотипов: $2n=24, 26, 48, 50$), которое уменьшается за счет выпадения малохромосомных видов.

В более теплых водах севернее антарктической конвергенции, которая обычно принимается за северную границу Антарктической области (Андрияшев 1965), климат еще мягче, а нототениоидная фауна в таксономическом отношении становится еще более обедненной и примитивной, что соответствует ее большему кариотипическому од-

нообразию (2 единицы кариотипов: $2n=26, 2n=48$). Следует отметить, что у обеих изученных нототений, обитающих в Новой Зеландии (*Paranotothenia magellanica* и *Notothenia microlepidota*), кариотип носит специализированный характер ($2n=26, NF=52$), и все же большая часть кариологических данных подтверждает возможность существования эволюционно отсталых форм на периферии ареала Антарктической области.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подотряд Nothothenioidei кариотипически неоднороден по числу хромосом (диплоидное число $2n$ варьирует от 20 до 58) и их морфологии (число хромосомных плеч NF колеблется от 40 до 88). Генерализованное состояние кариотипа, при котором $2n=48=NF$, выявлено в семействах Bovictidae (2 вида) и Bathydraconidae (1 вид). Гетерогенный характер кариотипов по числу хромосом свойствен 2 семействам – Nototheniidae ($2n=22-58$) и Bathydraconidae ($2n=20-48$). Различия в направлениях хромосомных перестроек показали, что в подотряде процесс специализации кариотипов идет в направлении изменения числа хромосом (уменьшения или увеличения, 14 видов), а также путем изменения морфологии самих хромосом без изменения их числа (47 видов). Анализ кариотипов показал, что они могут быть полезны при установлении принципиальных различий крупных таксонов. Установлено, что кариотипическое разнообразие связано с таксономическим разнообразием у 7 семейств; исключение составляет семейство Channichthyidae, у которого такая связь не выявлена, и таксономическое разнообразие сопровождается кариотипическим сходством (все исследованные виды имеют $2n=48$). При оценке особенностей распространения рыб подотряда было показано, что наибольшее кариотипическое разнообразие обнаружено у видов, обитающих на шельфе Антарктиды с прилежащими островами, где выявлено и наличие наиболее богатой и специализированной по таксономическому составу фауны; наименьшее кариотипическое разнообразие – на периферии ареала Антарктической области.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен В.Г. Сиделевой за обсуждение рукописи и ряд ценных замечаний. Работа поддержана гран-

том Российского фонда фундаментальных исследований (проект 09-04-00298 а), а также программой Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофонда».

ЛИТЕРАТУРА

- Андряшев А.П. 1964.** Обзор фауны рыб Антарктики. *Исследования фауны морей*, **2**(10): 335–386.
- Андряшев А.П. 1986.** Общий обзор фауны донных рыб Антарктики. *Труды Зоологического института АН СССР*, **153**: 9–15.
- Андряшев А.П. 1988.** Проблема географического и батиметрического распространения примитивных форм в ареале группы. *Биология моря*, **5**: 3–9.
- Андряшев А.П., Балушкин А.В. и Воскобойникова О.С. 1989.** Морфологическое обоснование подсемейства плугаревых рыб (Gymnodraconinae, Bathydraconidae). *Вопросы ихтиологии*, **29**(4): 515–523.
- Балушкин А.В. 1976.** Краткая ревизия нототений (*Notothenia* Richardson и близкие роды) из сем. Nototheniidae. В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Зоологический институт АН СССР, Ленинград: 118–134.
- Балушкин А.В. 1984.** Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб. Зоологический институт АН СССР, Ленинград, 140 с.
- Балушкин А.В. и Воскобойникова О.С. 1995.** Система и филогения антарктических плосконосовых рыб семейства Bathydraconidae (Notothenioidei, Perciformes). *Вопросы ихтиологии*, **35**(2): 147–155.
- Бирштейн В.Я. 1987.** Цитогенетические и молекулярные аспекты эволюции позвоночных. Наука, Москва, 384 с.
- Васильев В.П. 1982.** Эволюционные аспекты кариотипического разнообразия и проблема стасипатрического видообразования у рыб. *Журнал общей биологии*, **43**(4): 455–469.
- Васильев В.П. 1985.** Эволюционная кариология рыб. Наука, Москва, 333 с.
- Викторовский Р.М. 1978.** Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. Наука, Москва, 110 с.
- Воронцов Н.Н. 1966.** Эволюция кариотипа. В кн.: Руководство по цитологии, **2**. Наука, Ленинград: 359–389.
- Дорофеева Е.А. 1977.** Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении рыб. В кн.: Основы классификации и филогении лососевых рыб. Ленинград: Зоологический институт АН СССР: 86–95.
- Кирпичников В.С. 1974.** К вопросу об эволюции кариотипа рыбообразных и рыб. *Успехи современной биологии*, **78**(3): 404–422.
- Кирпичников В.С. 1979.** Генетические основы селекции рыб. Наука, Ленинград: 391 с.
- Куприянова Л.А. 1976.** Кариологические особенности двух видов ящериц рода *Lacerta*. *Цитология*, **18**: 360–363.
- Навашин М.М. и Чуксанова Н.А. 1970.** Число хромосом и эволюция. *Генетика*, **6**(4): 71–83.
- Оно С. 1973.** Генетические механизмы прогрессивной эволюции. Мир, Москва: 222 с.
- Природина В.П. 1978.** Кариотип новозеландской колючей акулы рода *Squalus* L. В кн.: В.М. Коровина (ред.). Систематика и морфология рыб. Зоологический институт АН СССР, Ленинград: 53–56.
- Природина В.П. 1984.** Кариотипы трех видов нототениевых рыб. *Биология моря*, **3**: 74–76.
- Природина В.П. 1986.** Кариотип бычковидного щекорога *Cottoperca gobio* Steindachner (Bovichtidae, Notothenioidei) в сравнении с кариотипами других нототениевых рыб. *Труды Зоологического института АН СССР*, **153**: 67–71.
- Природина В.П. 1989.** Новые данные по кариологии трех видов белокровных рыб (Notothenioidei, Channichthyidae). *Труды Зоологического института АН СССР*, **201**: 66–72.
- Природина В.П. 1990.** Кариотипы трех видов плосконосовых рыб (семейство Bathydraconidae) из Западной Антарктики с замечаниями о кариотипическом разнообразии нототениевых рыб. *Труды Зоологического института АН СССР*, **222**: 55–62.
- Природина В.П. 1994.** Обзор кариотипического и таксономического разнообразия в подотряде нототениевых рыб (Perciformes, Notothenioidei). *Вопросы ихтиологии*, **34**(2): 180–186.
- Природина В.П. 1995.** Хромосомные наборы *Artedidraconinus* Lönnb. и *Pogonophryne dolichobranchiata* Andr. (Artedidraconidae, Notothenioidei) из моря Скотия. *Вопросы ихтиологии*, **35**(6): 847–849.
- Природина В.П. 1997.** Особенности кариотипов антарктических нототениевых рыб подотряда Notothenioidei в связи с их таксономическим разнообразием и зоогеографией: Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН: 56 с.
- Природина В.П. и Неелов А.В. 1984.** Хромосомные наборы двух видов рыб рода *Notothenia* s. str. (сем. Nototheniidae) из Западной Антарктики. *Труды Зоологического института АН СССР*, **127**: 32–37.
- Природина В.П. и Озуф-Костаг К. 1995.** Описание кариотипов видов рода *Harpagifer* (Harpagiferidae, Notothenioidei) из районов Южных Оркнейских островов и о-ва Маккуори. *Вопросы ихтиологии*, **35**(5): 707–709.
- Andriashev A.P. 1965.** A general review of the Antarctic fish fauna. In: van J. Miegheem and van P. Oye (Eds). *Biogeography and ecology in Antarctica*. The Hague. Dr. W. Junk Publ.: 491–500.

- Ashley N. 1979.** Specific end-to-end attachment of chromosomes in *Ornithogalum virens*. *Journal of Cell Science*, **38**: 357–367.
- Balushkin A.V. 2000.** Morphology, Classification and Evolution of Notothenioid Fishes of the Southern Ocean (Notothenioidei, Perciformes). *Journal of Ichthyology*, **40**(Supplement 1): S74–S109.
- Doussau de Bazignan M. and Ozouf-Costaz C. 1985.** Une technique rapide d'analyse chromosomique appliquée à sept espèces de poissons antarctiques. *Cybium*, **9**: 57–74.
- Hureau J.-C. 1990.** Harpagiferidae. Fishes of the Southern Ocean. In: O. Gon and P.C. Heemstra (Eds.). *Grahamstown: J.L.B. Smith Institute of Ichthyology*: 357–363.
- John B. and Lewis K.B. 1965.** The meiotic system. *Proto-plasmatology*, **6**: 325 p.
- LeGrande W.H. 1975.** Karyology of six species of Louisiana flatfishes (Pleuronectiformes: Osteichthyes). *Copeia*, **3**: 516–522.
- LeGrande W.H. and Fitzsimons J.M. 1976.** Karyology of the mullets *Mugil curema* and *M. cephalus* (Perciformes: Mugillidae) from Louisiana. *Copeia*, **2**: 388–391.
- Mazzei F., Ghigliotti L., Coutanceau J.-P., Detrich H.W. III, Prirodina V., Ozouf-Costaz C. and Pisano E. 2008.** Chromosomal characteristics of the temperate notothenioid fish *Eleginops maclovinus* (Cuvier). *Polar Biology*, **31**(5): 629–634.
- Miller R.R. 1993.** A history and atlas of the fishes of the Antarctic ocean. Foresta Inst. Ocean and Mountain studies. Carson City, Nevada, 792 p.
- Morescalchi A., Hureau J.-C., Olmo E., Ozouf-Costaz C., Pisano E. and Stanyon R. 1992a.** A multiple sex-chromosome system in Antarctic ice-fishes. *Polar Biology*, **11**: 655–661.
- Morescalchi A., Pisano E., Stanyon R. and Morescalchi M.A. 1992b.** Cytotaxonomy of Antarctic teleost of the *Pagothenia/Trematomus* complex (Nototheniidae, Perciformes). *Polar Biology*, **12**: 553–558.
- Morescalchi A., Morescalchi M.A., Odierna G., Stingo V. and Capriglione T. 1996.** Karyotype and genome size of zoarcids and notothenioids (teleostei, perciformes) from the Ross Sea: citotaxonomic implications. *Polar Biology*, **16**: 559–564.
- Nogusa S. 1960.** A comparative study of the chromosomes in fishes with particular considerations on taxonomy and evolution. *Memoirs of the Hyogo University of Agriculture, Biological Series*, **3**(1): 1–62.
- Nybelin O. 1947.** Antarctic fishes. *Sciences Results of Norwegian Antarctic Expedition 1927–1928*, **26**: 1–76.
- Ozouf-Costaz C. 1987a.** Karyotypes of *Chaenodraco wilsoni* and *Chionodraco myersi* (Channichthyidae) from the Prudz Bay, Antarctica. *Copeia*, **2**: 503–505.
- Ozouf-Costaz C. 1987b.** Apport de la caryologie aux études, taxonomiques et phylogéniques des poissons. *Actes Colloque Rech. Français Terres Austr. Strasbourg*: 155–163.
- Ozouf-Costaz C. and Doussau de Bazignan. 1987.** Chromosomal relationships among 15 species of the Nototheniidae. In: S.O. Kullander and Bo Fernholm (Eds.). *Proceedings of V Congress of European Ichthyologists, Stockholm, 1985*: Publ. Swedish Museum of Natural History: 413–419.
- Ozouf-Costaz C., Hureau J.-C. and Beaunier M. 1991.** Chromosome studies of the suborder Notothenioidei collected in the Weddell sea during EPOS cruise. *Cybium*, **15**(4): 271–289.
- Phan V.N., Gomes V. and Suzuki H. 1986.** Estudios Cytogenéticos de Peixes Antárticos. I. Cariotipos de *Notothenia gibberifrons* (Lönnberg, 1905), *Trematomus bernacchii* (Boulenger, 1902) e *T. hansonii* (Boulenger, 1902) Perciformes, Nototheniidae. *Academy Brasil Ciencias* [Supplement] **58**: 23–27.
- Pisano E., Mazzei F., Derome N., Ozouf-Costaz C., Hureau J.-C. and di Prisco G. 2001.** Cytogenetic of the bathydraconid fish *Gymnodraco acuticeps* (Perciformes, Notothenioidei) from Terra Nova Bay, Ross Sea. *Polar Biology*, **24**: 846–852.
- Pisano E. and Ozouf-Costaz C. 2001.** Chromosome change and the evolution in the Antarctic fish suborder Notothenioidei. *British Antarctic Survey. Antarctic Science*, **12**(3): 334–342.
- Pisano E. and Ozouf-Costaz C. 2003.** Cytogenetics and evolution in extreme environment: in case of Antarctic fishes. In: A.L. Val and B.G. Kapoor (Eds.). *Fish adaptation*. Sciences Publication Inc., Enfield: 309–330.
- Pisano E., Ozouf-Costaz C., Hureau J.-C. and Williams R. 1995.** Chromosome differentiation in the subantarctic Bovichtidae species *Cottoperca gobio* (Günther, 1861) and *Pseudaphritis urvillii* (Valenciennes, 1832) (Pisces, Perciformes). *Antarctic Science*, **7**(3): 381–386.
- Pisano E., Ozouf-Costaz C. and Prirodina V.P. 1998.** Chromosome diversification in Antarctic fishes (Notothenioidei). In: G. di Prisco, E. Pisano and Clarke A. (Eds). *Fishes of Antarctica. A biological overview*. Springer, Milano: 275–286.
- Prirodina V.P. 1997.** The directions of the karyotype specialization in the suborder Notothenioidei (Pisces, Perciformes). *Cybium*, **21**(4): 393–398.
- Stack S.M. and Clarke C.R. 1973.** Differential giemsa staining of the telomeres of *Allium cepa* chromosomes. Observations related to chromosome pairing. *Canadian Journal of Genetic and Cytology*, **15**(3): 619–624.
- White M.J.D. 1973.** Animal cytology and evolution. 3rd edn. Cambridge University Press, Cambridge, 961 p.

Представлена 1 октября 2010; принята 3 октября 2010.