



УДК 597.5

ОСТЕОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСЕВОГО СКЕЛЕТА И ПОЯСА ГРУДНЫХ ПЛАВНИКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЕВРАЗИЙСКИХ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ СЕМЕЙСТВА COTTIDAE

В.П. Природина^{1*} и И.Б. Цветков²

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

²Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: tsvetkov.67@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Изучено строение грудного плавника, его пояса и остеологических деталей осевого скелета и скелета хвостового плавника, включая строение непарных плавников у трех видов из трех родов сем. Cottidae: рода *Cottus*: европейского вида *C. koshewnikowi* Gratzianov, 1907 и двух видов дальневосточных монотипических родов: *Trachidermus fasciatus* Heckel, 1837 и *Mesocottus haitej* (Dybowsky, 1869). Виды хорошо различаются по строению грудного плавника и плевральных ребер. *Mesocottus haitej* характеризуется отсутствием межрадиальных и кораконидного отверстий и сильно редуцированными плевральными ребрами в туловищном отделе позвоночника. У *Cottus koshewnikowi* и *T. fasciatus* – хорошо развитые, направленные назад плевральные ребра (3 пары ребер у *M. haitej*). *Trachidermus fasciatus* характеризуется наибольшим набором генерализованных признаков: наличием ветвистых лучей в грудном плавнике, большим числом позвонков, лучей во 2-м спинном, анальном и грудном плавниках, большим антеанальным расстоянием и числом преуральных позвонков, поддерживающих краевые лучи хвостового плавника. У *Cottus koshewnikowi* 1-й спинной плавник занимает наиболее переднее положение: aID 32.6–38.0% SL против 35.7–38.7% SL у *T. fasciatus* и 36.4–40.8% SL у *M. haitej*.

Ключевые слова: Евразия, остеология, радиалии, Cottidae

OSTEOLOGICAL CHARACTERS OF THE AXIAL SKELETON AND PECTORAL GIRDLES IN SOME SPECIES OF THE EUROASIAN FRESHWATER FISHES OF THE FAMILY COTTIDAE

V.P. Prirodina^{1*} and I.B. Tsvetkov²

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

²Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: tsvetkov.67@mail.ru

ABSTRACT

The structure of the pectoral fin, its girdle and osteological details of the axial skeleton and a skeleton of the caudal fin, including the structure of unpaired fins were studied in three species of three genera of the family Cottidae: the genus *Cottus*: European species *C. koshewnikowi* Gratzianov, 1907 and two species of Far-eastern monotypic genera: *Trachidermus fasciatus* Heckel, 1837 and *Mesocottus haitej* (Dybowsky, 1869). The species well differ in structure

* Автор-корреспондент / Corresponding author

of the pectoral girdles and pleural ribs. *Mesocottus haitej* is characterized by absence of the interradial and coracoid fenestrae and by considerable reduction of pleural ribs in the abdomen part of the vertebral column. *Cottus koshewnikowi* and *T. fasciatus* have backwardly directed pleural ribs (3 pairs of ribs in *M. haitej*). *Trachidermus fasciatus* is characterized with the most number of plesiomorphic features: the presence of branched rays in the pectoral fin, greater numbers of vertebrae, rays in the second dorsal, anal and pectoral fins, big anteanal distance and by number of preural vertebrae, supporting the procurrent rays. In *C. koshewnikowi*, the first dorsal fin occupies the most anterior position: $aID\ 32.6\text{--}38.0\% SL$ vs $35.7\text{--}38.7\% SL$ in *T. fasciatus* and $36.4\text{--}40.8\% SL$ in *M. haitej*.

Key words: Eurasia, osteology, radialia, Cottidae

ВВЕДЕНИЕ

Пресноводные представители семейства керчаковых рыб (Scorpaeniformes: Cottidae) согласно современным данным включают примерно 70 родов и 275 вида рыб, населяющих пресные водоёмы северного полушария (Нельсон, 2009). Наибольшим видовым разнообразием выделяется род *Cottus* (примерно 60 видов). Видовой состав остальных родов не так многочислен; *Mesocottus* (1), *Myoxocephalus* (3), *Trachidermus* (1), и эндемики оз. Байкал *Batrachocottus* (4), *Cottocomephorus* (3), *Leocottus* (1), *Paracottus* (1) (Sideleva 2003; Нельсон [Nelson] 2009). Пресноводные виды керчаковых характеризуются меньшим развитием вооружения, чем морские виды. В силу высокого таксономического разнообразия керчаковых многие морфологические и остеологические особенности строения большинства видов остаются до сих пор не изученными (особенно пресноводных видов) и известны по фрагментарным данным (Girard 1851; Berg 1907; Таранец [Tarantetz] 1941; Берг [Berg] 1961; Yabe 1981, 1985; Tsvetkov et al., 2001). Наиболее полно остеология пресноводных Cottoidei дана в монографии Талиева [Taliev] (1955), посвященной бычкам-подкаменщикам Байкала. В частности, детали строения скелета грудного плавника, его пояса и осевого скелета у большинства видов и многих родов керчаковых все еще неизвестны. Детальное изучение остеологии керчаковых, на наш взгляд, может быть полезно при обсуждении не только видовой диагностики, но и степени специализации таксонов видового и родового уровней. Для изучения мы выбрали систематически далекие три вида с разными экологическими нишами и географически удаленными ареалами – два из монотипических родов *Trachidermus fasciatus* Heckel, 1837, *Mesocottus haitej* (Dybowsky, 1869) и

Cottus koshewnikowi Gratzianov, 1907. Начать остеологическую характеристику лучше с наиболее примитивного пресноводного вида *T. fasciatus*, затем обратимся к *M. haitej* и закончим описание наиболее молодым в эволюционном плане видом *C. koshewnikowi*.

Trachidermus fasciatus был описан Геккелем (Heckel 1837) по экземпляру из Венского музея, по сборам из Японии. Геккель отмечает наибольшее сходство этого вида с видами рода *Cottus*, от которых отличается наличием зубов на небной кости. *Trachidermus fasciatus* обитает локально на о-ве Кюсю в Японии (Masuda et al. 1984), в устьевых пространствах по побережью Китая (Hwang et al. 1982), Кореи (Jang et al. 2002) и является катодромным и амфидромным видом (Onikura et al. 2002; Islam et al. 2007).

Mesocottus haitej был описан Дыбовским (Dybowsky 1869) как *Cottus haitej*. Варпаховский и Герценштейн [Warpachowski and Herzenstein] 1887 дают расширенный диагноз, отмечая в большей степени развитое вооружение головы, чем у типичных *Cottus*. Грацианов [Gratzianov] (1907) добавляет в диагноз наличие слабо выраженных продольных гребней в задней части головы и выделяет в отдельный род *Mesocottus*. *Mesocottus haitej* обитает по всему бассейну Амура от верховьев до лимана и в речках Северного Сахалина (Никольский Nicolsky 1956), в горных притоках Амура он выбирает спокойные плёсы, протоки и заливы, не избегает заиленных грунтов (Антонов [Antonov] 2012).

Cottus koshewnikowi относится к так называемой видовой группе "*Cottus gobio*". Подкаменщика с неполной боковой линией из бассейна верхней Волги Грацианов [Gratzianov] (1907) выделил в самостоятельный вид и назвал в честь директора зоологического музея МГУ Кожевникова Г.А. Оби-

тает (по Грацианову) в Москве-реке, оз. Селигер и р. Вятке. Как и все представители этой группы, он предпочитает держаться на плотных, каменистых грунтах, избегая заиленных участков. Остеология этих трех видов детально не изучалась.

Данная работа является этапом остеологического исследования и сравнительного анализа строения осевого скелета и грудного пояса для классификации и диагностики таксонов видового и родового уровней.

Сокращения учреждений. ЗИН (ZIN), Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия; МГУ (MGU), Московский государственный университет, Москва, Россия.

МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И ТЕРМИНОЛОГИЯ

Для исследования нами были использованы следующие материалы:

Trachidermus fasciatus: ЗИН 51371, 7 экз., *SL* 115.0–137.0 мм, *TL* 138.0–161.0 мм, плечевой пояс № 972, Япония, о. Кюсю, р. Касе.

Mesocottus haitej: ЗИН 16778, 5 экз., *SL* 44.0–103.0 мм, *TL* 55.0–125 мм, Пальвинская протока, близ оз. Чия, 28.08.1911. Колл. Солдатов В.К.; ЗИН 16769, 6 экз., *SL* 38.5–76.0 мм, *TL* 50.0–94.0 мм, плечевой пояс №№ 1228, 1229, бухта р. Писуй, невод, 17.06.1911. Колл. Солдатов В.К.; ЗИН 16779, р. Амур, дер. Сухановка, 24.07.1910. Колл. Солдатов В.К.; ЗИН 19409, 6 экз., *SL* 64.0–88.0 мм, *TL* 80.0–106.0 мм, плечевой пояс № 1227, Охотское море, Амурский лиман, мыс Пронге, ст. 62, 07.08.1910. Колл. Солдатов В.К.

Cottus koshewnikowi: ЗИН 55582, 5 экз., *SL* 65.0–92.0 мм, *TL* 77.0–92.0 мм. р. Ока, июль 2002. Колл. Решетников Ю.С.

При описании хвостового плавника (морфологически сложного органа) в его состав, кроме основных элементов (гипуралий, паргипуралии, уронеуралии, эпуралий и уростиля) мы будем включать и остистые (верхние) и гемальные (нижние) отростки *pu2* и *pu3*, так как они принимают непосредственное участие в поддержании краевых лучей *C*, число которых колеблется у рассматриваемых видов от 5 до 12. В частности, при описании этой морфологической структуры у рыб сем. *Platycephalidae* Накамура (Nakamura 1996) также включал в их состав и гемальные отростки

этих позвонков, которые поддерживают нижние, достаточно окостеневшие и поэтому хорошо видные на рентгенограмме краевые лучи *C*.

Для точного описания скелета грудного пояса и, частично, скелета хвостового плавника как структур сложных, весьма видоспецифичных, морфологически разнообразных и достаточно информативных применялась методика просветления и окрашивания ализариновых препаратов по Якубовскому [Jakubowski] (1970). Эта методика была успешно использована при изучении костных элементов и каналов боковой линии пресноводных рыб. Несколько модифицированная она была также апробирована на представителях разных семейств морских рыб, в частности *Liparidae*, *Harpagiferidae* и *Muraenolepididae*, уже непосредственно при изучении морфологии грудных поясов и скелета хвостового плавника (Андряшев и др. [Andriashev et al.] 1977; Eakin 1981; Андряшев [Andriashev] 2003; Природина и Балужкин [Prirodina and Balushkin] 2007. Результаты окрашивания костных структур ализариновым красителем позволили провести их диагностику и сравнить, соответственно, с не окрашивающимися этим красителем хрящевыми элементами, составляющими основу плечевого пояса. Особенно это ценно для выявления краевых лучей хвостового плавника, которые не видны при визуальном подсчете и зачастую даже слабо проявляются на рентгенограммах.

При описании отдельных морфологических структур грудного пояса и осевого скелета использована терминология, примененная другими авторами (Yabe 1981, 1985; Балужкин [Balushkin] 1984; Андряшев [Andriashev] 2003). Непосредственно на экземплярах измеряли стандартную и абсолютную длины, антеанальное и антедорсальное расстояния и проводили исчисление индекса $aA/postA$. Измерения выполнены штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Для специального исследования костных элементов позвоночника (туловищного и хвостового отделов, поддерживающих элементов вертикальных и парных плавников) применялась также техника рентгеноскопирования с последующим сканированием рентгеноснимков для детального исследования вышеупомянутых отделов позвоночника.

В статье приняты следующие сокращения: *TL*—абсолютная длина тела; *SL*—стандартная

длина; *ID*–первый спинной плавник; *IID*–второй спинной плавник; *A*–анальный плавник; *P*–грудной плавник; *C* – хвостовой плавник; *aID* – антедорсальное расстояние до 1-го луча первого спинного плавника; *aIID* – антедорсальное расстояние до 1-го луча 2-го спинного плавника; *aA*–антеанальное расстояние; *inn*–interneurale; *inhm*–interhaeniale; *postA*– постанальное расстояние; *LP*– длина грудного плавника; *prcor*–прекораконидный отросток; *pu*–предуростилярный позвонок; *rad*–радиалии; *u*–urostyle; *vert*–позвонки. Сокращения, принятые при описании морфологических структур грудного пояса, осевого скелета и скелета хвостового плавника, даны непосредственно под их рисунками.

В диагнозе даются наиболее видоспецифичные признаки. Сравнительные замечания (сходства/различия, отмеченные для описываемых видов) представлены в прилагаемой таблице.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Trachidermus fasciatus Heckel, 1837

(Рис. 1А–3А)

Vert. 35–36 = 12–13 + 23–24, *ID* VI–VIII, *IID* 18–19, *A* 16–17, *P* (17)18–19, *C* 30–32(33), *rad*. pect 4, межрадиальные отверстия имеются, верхние 2-й–7-й лучи *P* ветвистые, остальные простые. Плевральных ребер 4 пары, направлены назад каудально, одноразмерные. 1-я *inn ID* между 1-м и 2-м позвонками (положение 1–2). 1-я *inn IID* между 9-м и 10-м позвонками (положение 9–10). Свободных *inhm* перед *A* обычно нет, редко одна. 1-й луч *A* поддерживается двумя опорами. Индекс *aA/postA* равен (1.4)1.5–1.9. Число краевых лучей *C* 10–11/8–9, поддерживаются преуральными позвонками *pu2–pu4*. *TL* 122.5–151.5 мм, *SL* 103.5–128.0 мм., Япония, реки Касе и Тара.

Скелет изучен по 10 рентгенограммам.

Туловищный отдел позвоночника. Остистый отросток невральных дуг имеется, начиная с 1-го позвонка туловищного отдела. Презигапофизы с 1-го по 16-й позвонки треугольной формы, направлены вперед; последние 7 хвостовых позвонков не несут презигапофизов. Постзигапофизы отсутствуют. Парапофизы имеются с 6–7-го позвонка. Истинных плевральных ребер 4 пары, они расположены на парапофизах 10–13-го позвон-

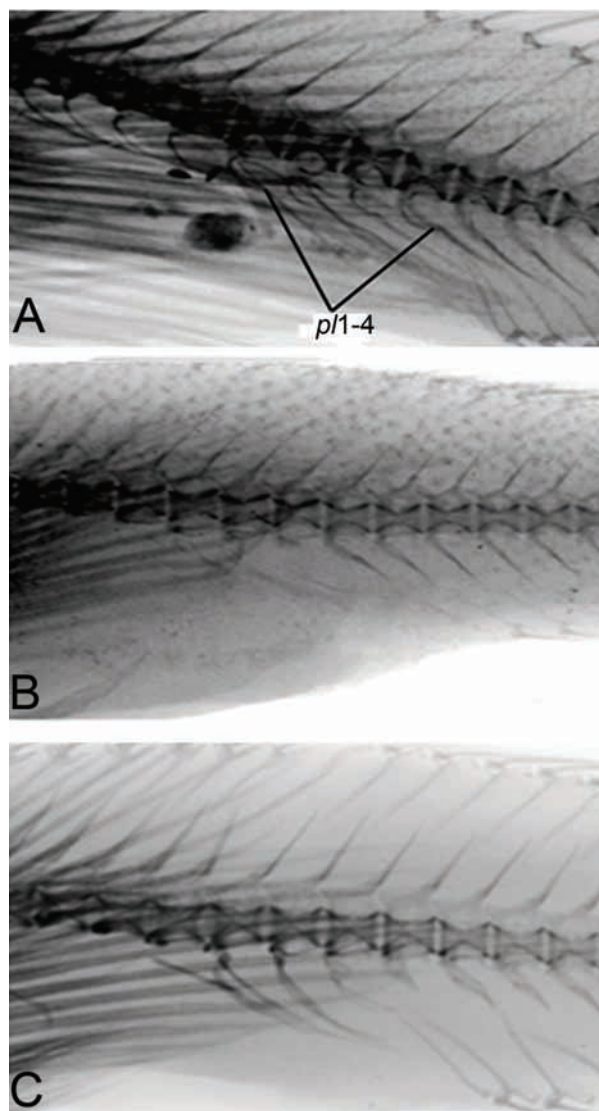


Рис 1. Рентгенограммы туловищного отдела (район плевральных ребер и начала хвостового отдела): А – *Trachidermus fasciatus*, р. Касе; В – *Mesocottus haitej*, р. Амур; С – *Cottus koshewnikowi*, р. Ока. Сокращение: *pl* – плевральные ребра.

Fig. 1. X-ray of the trunk part (pleural ribs region and the beginning of caudal part): А – *Trachidermus fasciatus*, Kasa River; В – *Mesocottus haitej*, Amur River; С – *Cottus koshewnikowi*, Oka River. Abbreviation: *pl* – pleural ribs.

ков. Ребра длинные, направлены назад. Эпиплевральных ребер 14–15 пар.

Хвостовой отдел позвоночника. 1-я *inhm* внедряется между 2-м и 3-м или 3–4-м (если 1-й луч *A* поддерживается двумя опорами) лучами анального плавника. Начало *A* на вертикали 4-го

Таблица 1. Сходство и различие пластических и меристических признаков у видов трех родов. Сокращения см. в тексте и в подписях к рисункам.**Table 1.** Similarities and differences of plastic and meristic characters in species of three genera. For abbreviations see text and figure captions.

Признаки (Characters)	<i>Trachidermus fasciatus</i> (P)	<i>Cottus koshechnikowi</i>	<i>Mesocottus haitej</i> G ₁ (*), G ₂ (**)
<i>SL</i> , мм (Standard length)	86.0–137.0	65.0–92.0	38.5–103.0
Радиалии (Radials)	4		
Fenestrae	3–4	2–3	*отсутствуют (*absent)
Скапулярное отверстие (Scapular foramen)	заходит за половину 3-й радиалии (overlaps 1/2 of the 3rd radial)	**доходит до 2/3 3-й радиалии (reaches 2/3 of the 3rd radial)	*доходит до 1/2 2-й радиалии (reaches 1/2 of the 2nd radial)
Ширина хряща между sc и cor (Width of cartilage between sc and cor)	1/2 радиалии (1/2 radial)	1 радиалия (1 radial)	*1.5 радиалии (1.5 radials)
Положение кораконидного отверстия (Position of coracoid foramen)	центр нижнего ребра (the upper rib center)	центр верхнего ребра (the lower rib center)	*отсутствует (absent)
Лучи <i>P</i> (Rays <i>P</i>)	ветвистые (передние 2–7) branched (anterior 2–7)	*неветвистые (not branched)	
Отношение длин 1-ого и последнего лучей <i>P</i> (Length ratio of the 1st and last rays <i>P</i>)	1.4–1.8	*1.8–2.0	**1.9–2.7
Позвонки (Vertebrae)	35–36	**31–33	*32
Плевральные ребра (Pleural ribs)	4		*3
	разросшиеся каудально, одноразмерные (enlarged caudally, one-dimensional)	**1–2 разросшиеся, 3–4 уменьшенные (1–2 enlarged, 3–4 reduced)	*неразросшиеся, в виде запятой (non enlarged, comma-shaped)
Положение 1-й inn ID между позвонками (Position of the 1st inn ID between vertebrae)	1–2		2–3
Положение 1-й inn IID между позвонками (Position of the 1st inn IID between vertebrae)	9–10	7–8	
1-й луч <i>A</i> поддерживает (The 1st ray <i>A</i> supports)	2 опоры (2 supports)	1 опора (1 support)	
Последний луч <i>A</i> (The last ray <i>A</i>)	нераздвоенный (not forked)	раздвоенный (forked)	
Число лучей ID (Number of rays ID)	(VI)VII–VIII	VI–VIII	VII–VIII
Число лучей IID (Number of rays IID)	(17)18–19	16–19	*15–16
Число лучей <i>A</i> (Number of rays <i>A</i>)	16–17	13–14	*11–12
Индекс <i>aA</i> / <i>postA</i> (Index <i>aA</i> / <i>postA</i>)	(1.4)1.5–1.9	1.3–1.5	*1.4–1.6(1.7)
Число краевых лучей (верхние/нижние), которые поддерживаются преуральными позвонками (Number of edge beams (top/bottom), supported by preural vertebrae)	10–12/8–9, <i>pu2</i> – <i>pu4</i>	*7–8/5–7, * <i>pu2</i>	**10–11/7–8, ** <i>pu2</i> – <i>pu3</i>
B % <i>SL</i>			
<i>aA</i>	58.1–62.6	53.0–56.8	54.0–61.4
<i>aDI</i>	35.7–38.7	32.6–38.0	36.4–40.8

Примечание: P – плезиоморфный признак; * и ** последовательные апоморфные признаки G₁(*) и G₂(**).

Note: P – plesiomorphic character; * and ** successive apomorphic characters to plesiomorphic characters G₁(*) and G₂(**).

луча IID и перед 3-м хвостовым позвонком. Лучи анального плавника поддерживаются дистальной частью *inhm*. Последний луч A раздвоен у двух экз. из десяти изученных и имеет одну *inhm*. Последний преуральный позвонок (*pu2*) есть комплексная система, составляющая структуру из двух слившихся гемальных дуг.

Уростилярный позвонок. Эпаксиальная и гипаксиальная гипуральные пластины полностью разделены щелью дистально; проксимальная часть его (*pu1*) едина для обеих гипуральных пластинок. Над эпаксиальной пластинкой имеется длинный уростилярный отросток и две гипуральные пластины (H3 и H4). Спереди от урального отростка свободно расположены 3 эпуралии, прикрепляющиеся к «остистому отростку» урального центра.

Гипаксиальная гипуральная пластина состоит из *parhypurale*, гипурале 1 (H1) и гипурале 2 (H2). *Parhypurale* хорошо видна на рентгенограмме; от урального центра она частично отделена довольно крупным паргипуральным отверстием, которое также граничит и с основанием H1.

Непарные плавники. Перед 1-м лучом ID нет свободной интерневральной (*inn*). 1-я опорная *inn* 1-го луча ID внедряется между остистыми отростками 1-го и 2-го позвонков; 1-я *inn* луча IID внедряется между остистыми отростками 9-го и 10-го позвонков, реже между 8-м и 9-м. В IID лучи подходят вплотную к дистально расширенной *inn*. Последний дорсальный луч IID обычно не раздвоен. Свободной *inhm*, как правило, нет, но нами отмечено, что иногда 1-й луч A имеет 2 свободные *inhm*, которые тесно прилегают друг к другу и поддерживают 1-й луч A (отмечено у 8 экз. из 10 просмотренных).

Хвостовой плавник (C) $10-12+6/6+8-10=24-26$, из них 10–12 верхних краевых лучей, $7+6/6+7=12(13)$ основных лучей, сидящих на гипуральных пластинах, и 8–10 нижних краевых. 9–10 основных лучей (4–5/3–4) ветвистые, неветвистых лучей по 1–2 сверху и снизу. Для *T. fasciatus* характерно увеличенное число верхних и нижних краевых лучей, которые расположены над 3-мя преуральными (*pu2–pu4*) позвонками.

Строение плечевого пояса *Trachidermus fasciatus* изучено по двум ализариновым препаратам (Рис. 3А).

В базальной хрящевой пластине 4 радиалии. 1-я (верхняя) радиалия самая маленькая, довольно значительно сдвинута вперед к основанию

скапулы; 2-я радиалия вместе с 1-ой целиком прилегают к нижнему основанию скапулы. Имеются 3 довольно глубоких межрадиальных вырезки, которые располагаются между скапулой и последующими 3-мя радиалиями. 4-я радиалия не имеет вырезки или отверстия. Все радиалии расположены близко друг к другу и тесно сближены со скапулой и коракоидом. 1-я, 2-я и 4-я радиалии округло-квадратной формы; 3-я радиалия обычно квадратная, имеющая утолщенные края.

В коракоиде боковые тонкие ребра жесткости окаймляют нижнюю половину рукоятки и делают ее шире и прочнее. Ребра хорошо развиты, несколько расширены. Основание коракоида закругленное, на некотором расстоянии от нее находится 4-я радиалия. Верхняя половина рукоятки не свободна от тонких ребер, которые окаймляют ее вплоть до самой вершины. Посткоракоидный отросток вместе с ребрами сочленяется с клейтрумом.

В грудном плавнике (17)18–19 лучей. Верхние 2-й и 7-й грудные лучи всегда ветвистые. Грудной плавник смещен вниз, значительно подлечит к брюху. Основание верхнего луча P – на горизонтали, проходящей над основанием верхнего шипа *praeoraculum* по направлению к середине верхней челюсти; основание нижнего луча P – на вертикали половины нижней челюсти или линии, проходящей через 3-ю мандибулярную пору (*pm₃*). Нижний луч P меньше верхнего луча в 1.4–1.8 раз.

***Mesocottus haitej* (Dybowsky, 1869)**

(Рис. 1В–3В)

Vert. 32 = 11+21, ID VII–VIII, IID 15–16, A 11–12, P 16–17, C 29–31, свободных *rad. pect.* 3, межрадиальных отверстий, как правило, нет. Все лучи P неветвистые, простые. Плевральных ребер 3 пары; они значительно редуцированные, тонкие, маленькие на рентгенограмме. 1-я *inn* ID между 2-м и 3-м позвонками (положение 2–3), 1-я *inn* IID между 7-м и 8-м туловищными позвонками (положение 7–8). Свободная *inhm* перед A, если имеется, обычно одна, чаще отсутствует. Последний луч A, как правило, раздвоен, опирается на одну опору. Индекс *postA* равен 1.4–1.6(1/7). Число краевых лучей C 10–11/7–8; они поддерживаются преуральными позвонками *pu2–pu3*. TL 57.5–80.0 мм, SL 47.5–65.0 мм. Амурский лиман (мыс Пронге), оз. Чиа (Пальвинская протока), бухта р. Писуй.

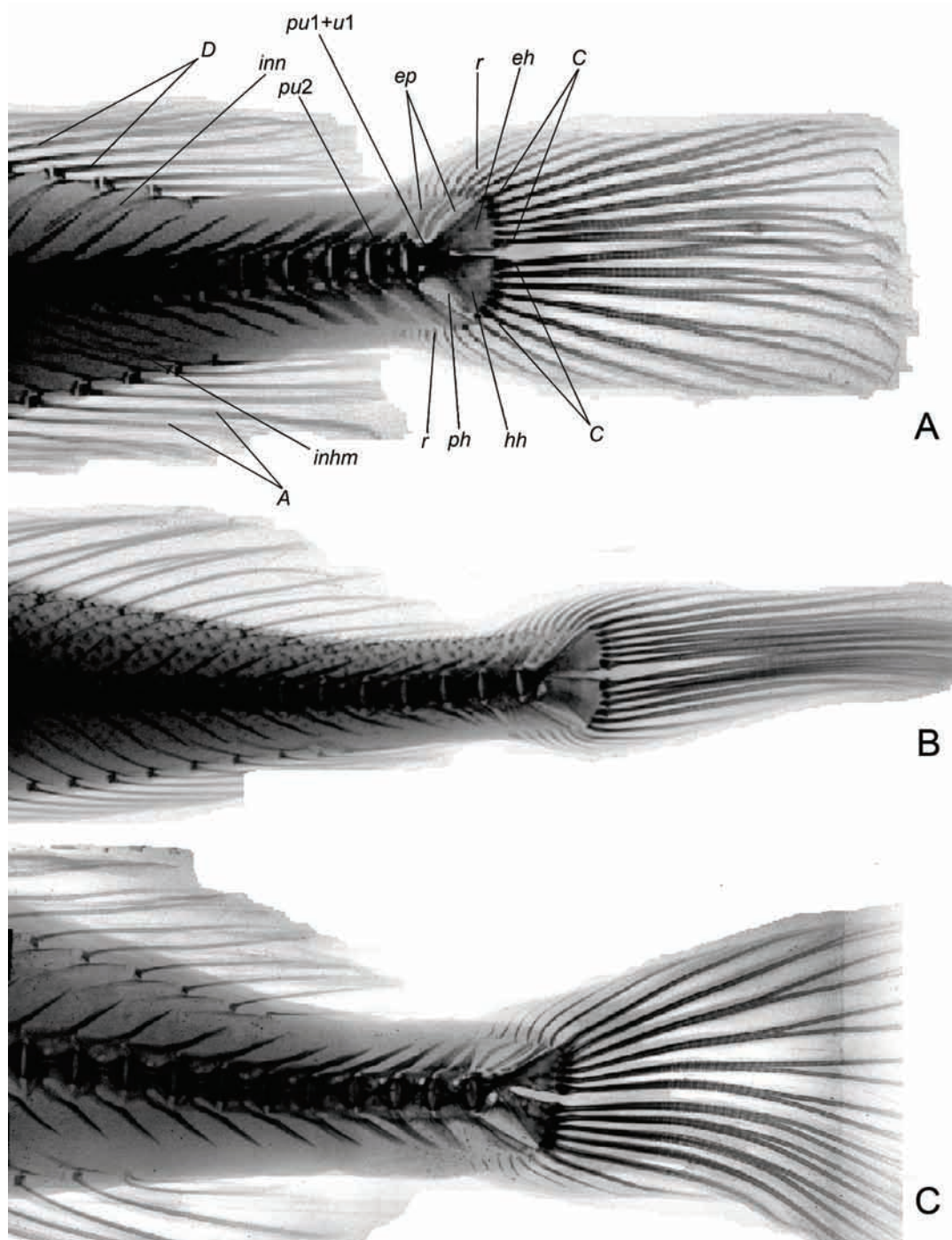


Рис. 2. Рентгенограммы хвостового комплекса: А – *Trachidermus fasciatus*; В – *Mesocottus haitej*; С – *Cottus koshevníkovi*. Сокращения: А – лучи анального плавника; С – основные лучи хвостового плавника; D – лучи спинного плавника; eh – эпаксиальная гипуральная пластина; hh – гипаксиальная гипуральная пластина; ep – епурале; inhm – интергаемалия; inn – интернеуралия; ph – паргипурале; pu2 – преуральный центр; r – верхние и нижние краевые лучи хвостового плавника; pu1+u1 – уростилярный центр.

Fig. 2. X-ray of the caudal complex: А – *Trachidermus fasciatus*; В – *Mesocottus haitej*; С – *Cottus koshevníkovi*. Abbreviations: А – anal fin rays; С – caudal fin rays; D – dorsal fin rays; eh – epaxiale hypural plate; hh – hypaxial hypural plate; ep – epurale; inhm – interhaemalia; inn – interneuralia; ph – parhypurale; pu2–pu4 – preural centre; r – upper and lower procurrent rays of caudal fin; pu1+u1 – urostyle centre.

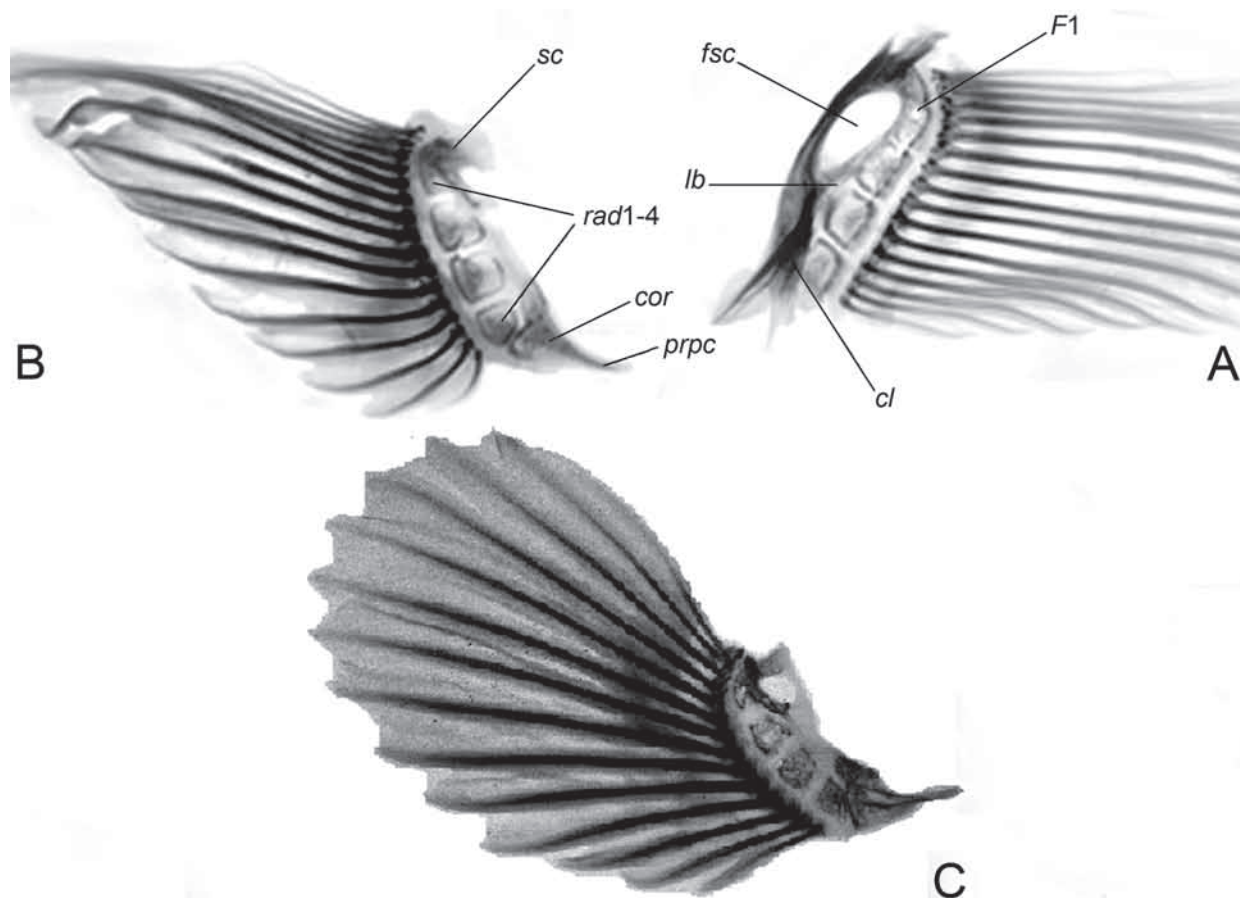


Рис. 3. Рентгенограммы с просветленных и окрашенных ализарином препаратов скелета грудного плавника и его лучей: А – *Trachidermus fasciatus*; В – *Mesocottus haitej*; С – *Cottus koshevníkowi*. Сокращения: *cor* – coracoeidum; *lb* – хрящевая базальная пластина; *prpc* – посткоракоеидный отросток; *rad* – радиалии; *sc* – scapula; *cl* – cleithrum; *F1* – скапулярное отверстие.

Fig. 3. X-ray from cleared and stained alizarin-red preparations of the pectoral fin and its rays: А – *Trachidermus fasciatus*; В – *Mesocottus haitej*; С – *Cottus koshevníkowi*. Abbreviations: *cor* – coracoeidum; *lb* – cartilage basal lamina; *prpc* – postcoracoid process; *rad* – radiale; *sc* – scapula; *cl* – cleithrum; *F1* – scapular fenestrae.

Осевой скелет изучен по 17 рентгенограммам рыб.

Туловищный отдел позвоночника. 1-й позвонок имеет развитую невральную дугу с остистым отростком, направленным вверх и назад. Невральная дуга образуется только с 4–5-го позвонков; основание дуги по высоте и ширине не уступают таковым тела самого позвонка. Остистые отростки имеются на всех дугах туловищных и хвостовых позвонков. Они по размеру одинаковые на всем протяжении, вплоть до центра *pu1*, и направлены вверх и назад. Спереди основания невральной дуги каждого позвонка имеются хорошо развитые презигапофизы; они треугольно заостренные, направлены вперед. Постзигапофизы имеются;

они маленькие, тесно прилегающие к соседним позвонкам. Парапофизы развиваются с 7-го позвонка; они зачаточные, заостренные, направлены назад. Плевральных ребер 3 пары, неразросшиеся, резко направлены назад и едва выдаются за тело позвонка; они расположены с 9-го по 11-й туловищный позвонок. Эпиплевральных ребер 13–14 пар, расположенных также с 1-го туловищного позвонка, прикрепляясь сначала к телу позвонка; на 8–10-м позвонках они прикрепляются позади и над плевральными ребрами на парапофизах и доходят до 3-го хвостового позвонка.

Хвостовой отдел. Хвостовые позвонки также несут пре- и постзигапофизы, находящиеся спереди и сзади основания тела позвонка. Не-

вральные и гемальные отростки предпоследних (хвостовых) двух-трех позвонков нередко срастаются между собой, а на предпоследнем позвонке зачастую видны двойные остистые отростки, причем задний остистый отросток может быть свободным. Последний преуральный позвонок (*pu2*) имеет сложно устроенный гемальный отросток, по-видимому, состоящий из двух слившихся гемальных дуг. Гемальные отростки отходят от дуг тел позвонков и развиваются с 1-го хвостового позвонка. Последний хвостовой преуростилярный позвонок (*pu2*) имеет также настоящую невральную дугу, не меньшего размера по сравнению с предыдущими. Его остистый отросток несколько смещен вперед и направлен вверх. Свободных от лучей позвонков в дорсальной серии 6–7.

Уростилярный позвонок. Эпаксиальная и гипаксиальная пластинки разделены широкой щелью дистально; проксимальная часть его (*pu1*) едина для двух гипуральных пластинок.

В эпаксиальной пластинке хорошо обозначен уральный центр (*pu1*), широкий и длинный уростиль и слившиеся с ними две *hypuralia* (*H3* и *H4*). Вентрально *H3* и *H4* сочленены с *pu1*, расширенное дорсальное основание двух гипуральных пластинок несет с 1-го по 6-й верхние основные хвостовые лучи. Спереди от урального отростка и над уральным центром *pu1* расположены 3 свободные эпуралии.

Гипаксиальная гипуральная пластинка состоит из слившихся *parhypurale*, гипурале 1 (*H1*) и гипурале 2 (*H2*). Граница комплекса *H1+H2* и *parhypurale* на рентгенограмме хорошо различима по темной полосе. Достаточно окостеневшим основанием она сращена с уральным центром самой гипуральной пластины. *H1* так же как *H3*, треугольной формы, несет 3 основных (10–8-й) луча. Паргипуральное отверстие крупное, округлое, внедряется между *parhypurale*, нижним краем *pu2* и основания *H1*. *H2* длинная, дорсально несет 7-й сверху основной луч.

Непарные плавники. Перед 1-м лучом *ID* нет свободной *inn*. 1-я опорная *inn* 1-го луча *ID* внедряется между остистыми отростками 2-го и 3-го позвонков; опора 1-го луча *ID* внедряется между 6-м и 7-м туловищными позвонками. К дистальному эпифизу опоры, значительно смещенному назад, вплотную примыкают головки спинных лучей. Между *ID* и *ID* есть 1–2 свободных *inn*, чаще две. *Inhm* обычно внедряются между 1-м

и 2-м лучом анального плавника (иногда, если имеется свободная *inhm*, между ней и 1-м лучом *A*). 1-й луч *A* – на вертикали 2-го луча *ID* и перед началом 2-го хвостового позвонка. Лучи анального плавника опираются на месте соединения проксимальной и дистальной частей опорных косточек. Последний луч *A*, как правило, раздвоен, опирается на одну опору.

Хвостовой плавник (*C*) $10+6/5-6+8-9=30-31$, из них 10 верхних краевых лучей, $6/5-6=11-12$ основных лучей, сидящих на гипуральных пластинах, и 8–9 нижних краевых лучей. 8–9 основных лучей (4/4–5) ветвистые, неветвистых лучей 2 сверху и 1 снизу. Передние краевые лучи поддерживаются 2-мя последними преуральными (*pu2–pu3*) позвонками.

Изучены 4 ализариновых препарата плечевого пояса (Рис. 3В).

В базальной хрящевой пластине 4 радиалии, между которыми имеется достаточно широкое хрящевое пространство. 1-я радиалия (верхняя) самая маленькая часто прирастает к скапуле. 2-я радиалия переместилась вверх, квадратная; своей верхней передней стороной она прилегает к нижней лопасти скапулы; нижняя ее половина находится в хрящевом пространстве; 3-я радиалия самая крупная, также квадратной формы целиком находится в хряще базальной пластинки, свободна своими сторонами и от коракоида, и от скапулы. 4-я радиалия своими нижним и передним краями прилегает к основанию заднего ребра коракоида. Коракоид крупный, основание с выемкой; к его переднему краю подходит (но не соединяется с ним) 4-я радиалия; посткоракоидный отросток (*prpc*) имеется, он довольно длинный. Скапула и коракоид раздвинуты значительно, задняя половина *rad2* и *rad3* внедряются в свободное хрящевое пространство базальной пластины. В грудном плавнике 16–17 неветвистых лучей. Верхние 11 лучей заметно сближены внизу, с 10-го луча уменьшается их длина. Верхний луч *P* больше нижнего луча в 1.9–2.7 раза.

***Cottus koshewnikowi* Gratzianov, 1907**
(Рис. 1С–3С)

Vert. $31-33 = 10-11 + 22-23$, I *D* VI–VIII, *ID* 16–19, *A* 13–14, *P* 13–15, *C* 22–26, *rad. pect.* 4, межрадиальные отверстия имеются, все лучи *P* неветвистые. Плевральных ребер 4 пары. 1-я

interneuralia ID между 1-м и 2-м позвонками (положение 1–2), 1-я interneuralia IID между 7-м и 8-м позвонками (положение 7–8). Свободных interhaemale перед A 0–2, 1-й луч A поддерживается одной опорой. Индекс $aA/postA$ равен 1.3–1.5. Число краевых лучей C 7–8/5–7, поддерживаются преуральным позвонком *pu2*. Описание сделано по рентгенограммам 5 рыб.

Туловищный отдел. Остистые отростки позвонков имеются с 1-го позвонка туловищного отдела, длинные, заостренные, постепенно уменьшаются в размерах и направлены вверх и назад вплоть до последнего хвостового позвонка. Спереди у невральнй дуги каждого позвонка имеются хорошо развитые презигапофизы; они треугольно заостренные. Постзигапофизы маленькие, расположены близко к границе соседних позвонков. Последний хвостовой преуростилярный позвонок (*pu2*) имеет невральную дугу равного размера с предыдущими. Его остистый отросток несколько смещен вперед и направлен вверх и назад. Свободных от лучей позвонков в дорсальной серии 6–7. Парапофизы развиваются с 8–9-го позвонка; они маленькие, бугорковидные. Плевральных ребер 4 пары, они расположены с 9-го по 12-й позвонки. Все ребра мощные и длинные (особенно 1–2), направлены вниз и резко назад. Эпиплевральные ребра развиваются с 1-го туловищного позвонка, их 13–15 пар. Они располагаются сначала на теле позвонка, затем на парапофизе, над ребром сзади. Гемальные отростки начинаются с первой гемальной дуги первого хвостового позвонка и несут презигапофизы. Последний преуральнй позвонки центра *pu2* несет 2 гемальные дуги, что свидетельствует о его комплексной природе.

Хвостовой отдел позвоночника. Интергемалии (*inhm*) обычно внедряются между 1-м и 2-м лучами анального плавника (иногда, если имеется свободная *inhm*, несут луч между ней и 1-м лучом A). 1-й луч A на вертикали 2-го луча IID и перед началом 2-го хвостового позвонка. Лучи анального плавника опираются на месте соединения проксимальной и дистальной частей опорных косточек. Последний луч A, как правило, раздвоен, поддерживается одной опорой.

Уростилярный позвонки состоит из двух гипуральных пластинок (эпаксиальной и гипаксиальной), которые разделены широкой щелью дистально и имеют единую проксимальную часть (*pu1*).

Эпаксиальная пластина (дорсальная серия, по Yabe 1985) состоит из слившихся с уральным центром *uroneurale (pu1)*, хорошо обозначенным довольно широким и длинным уростилярным отростком, и двумя *hypuralia (H3 и H4)*. Гипуралии хорошо различаются по форме, степени окостенения и степени редукции. *H3* сочленена вентрально с *pu1*, дорсально несет 6-й основной луч. *H4* треугольной формы; она также сочленена с *pu1*, дорсально несет 4 основных луча (со 2-го по 5-й), а с боков – с *H3* и уральным отростком, который несет 1-й основной луч дорсальной серии. Спереди от урального отростка расположены 3 утонченные и удлиненные свободные эпуралии.

Гипаксиальная гипуральная пластина (анальная серия, по Yabe 1985) – также сложно устроенный системный комплекс, состоящий из слившихся *parhypurale*, гипурале 1 (*H1*) и гипурале 2 (*H2*). Граница *parhypurale* с ее гипуральным комплексом *H1+H2* хорошо обозначена на рентгене темной полосой (это – «шов»); *parhypurale* несет 11-й основной луч. Достаточно окостеневшим основанием она сращена с уральным центром этой гипаксиальной пластины. *H1* так же, как *H3*, треугольной формы, несет 3 основных (10–8-й) луча. Имеется довольно крупное, круглое паргипуральное отверстие, расположенное вентрально на самой границе между этой пластинкой и нижним краем *pu2* и верхним основанием *H1*. *H2* длинная, спереди и снизу сочлененная с *pu2*, сверху и спереди несет 7-й основной луч.

Непарные плавники. Перед 1-м лучом ID нет свободной *inn*. 1-я опорная *inn* 1-го луча ID внедряется между остистыми отростками 2-го и 3-го позвонков; опора 1-го луча IID внедряется между 6-м и 7-м позвонками. Между ID и IID есть 1–2 свободные интерневралии (чаще две). В IID головки дорсальных лучей подходят вплотную к своей *inn* и близко подлежат к дистальному концу следующей опоры (*inn*). Считается, что каждый луч как бы поддерживается 2-мя опорами, за исключением последнего дорсального луча IID, который имеет только одну опору, и этот луч обычно не раздвоен.

Хвостовой плавник (C) 7–8+6/6+5–7=22–24, из них 6–7 верхних краевых лучей, 6/6=12 основных лучей, сидящих на гипуральных пластинках, и 5–7 нижних краевых лучей. 8–7 основных лучей (4/3–4) ветвистые, неветвистых лучей 2 сверху и 1–2 снизу. Верхние и нижние краевые лучи под-

держиваются только 2-м преуральным (*pu2*) позвонком.

Описание плечевого пояса сделано по 5 ализариновым препаратам (Рис. 3С).

В базальной хрящевой пластине расположены четыре сравнительно крупные различной формы равно расставленные радиалии, занимающие почти всю ее площадь. Радиалии довольно близко расположены друг к другу и заметно отстоят от заднего края базальной пластинки. 1-я верхняя радиалия совсем маленькая, полулунной формы, удлинённая и полностью прилегает к заднему краю скапулы в ее срединной части, иногда прирастает к ней. 2-я радиалия неправильно-трапециевидной формы, верхний край скошен в сторону скапулы и целиком прилегает к ее задней стороне. 3-я радиалия квадратная, целиком находится в хряще базальной пластины. 4-я радиалия треугольной формы из-за скошенного заднего края, примыкающего к нижнему краю коракоида. Имеются 2–3 межрадиальных отверстия, которые могут отсутствовать (или присутствовать) между скапулой и коракоидом и между 2-й и 3-й радиалиями. Как правило, 4-я радиалия не несет никаких отверстий. Скапула подковообразной формы, утонченная, с крупным округлым отверстием, глубоко внедряющимся в основание скапулы и открывающимся к *cleithrum*.

Коракоид крупный; основание его слегка скошенное из-за примыкающей к нему 4-й радиалии. Посткоракоидный отросток (*prpc*) очень длинный, с боковыми тонкими ребрами в нижней половине рукоятки. Верхнее ребро слегка заходит вперед за половину 3-й радиалии; нижнее ребро треугольной формы с расширенным основанием, к нижнему краю которого прилегает 4-я радиалия. У основания гребней в центре нижней лопасти рукоятки имеется коракоидное отверстие.

Скапула и коракоид достаточно раздвинуты хрящом, поэтому задняя треть *rad2* и целиком *rad3* расположены между ними в свободном хрящевом пространстве базальной пластины.

Грудной плавник широкий, веерообразной формы, расположен низко: основание 1-го луча *P* находится на горизонтали нижнего края зрачка, основание последнего луча – на уровне конца нижней челюсти. Лучи плавника, начиная с 8–9-го, постепенно укорачиваются книзу – верхний луч *P* больше нижнего в 1.6–1.8 раз. Лучи грудного плавника близко прилежат к нижним

краям радиалий. Все лучи грудного плавника членистые, неветвистые, объединены плавниковой складкой, включая их концевые части

ОБСУЖДЕНИЕ

Для всех трех изученных нами видов характерны следующие общие признаки: 1-й туловищный позвонок имеет невральную дугу с развитым остистым отростком; перед 1-м лучом *ID* нет свободных интерневралий; парапофизы очень маленькие; эпиплевральные и эпиневральные ребра имеются, начинаются с 1-го туловищного позвонка; последний преуральный позвонок (*pu2*, дорсальная и анальная серии) есть комплексная система, состоящая из двух слившихся невральных или гемальных дуг, отростков которых достигают верхние и нижние краевые лучи хвостового плавника.

Виды различаются по данным признакам (Табл. 1). Наибольшее число позвонков имеет *T. fasciatus* 35–36 (12–13 + 23–24), наименьшее – 32(11+21) имеет *M. haitej*; промежуточное значение отмечено у *C. koshewnikowi* /31–33 (10–11 + 22–23). Стоит отметить, что формула числа позвонков 32(11+21) у *M. haitej* является общей для всех десяти исследованных экземпляров. Виды *T. fasciatus* и *C. koshewnikowi* сходны по числу плевральных ребер (4 пары), но различаются по степени их редукции и направленности. Если у *T. fasciatus* плевральные ребра одинаково мощные и разросшиеся, направлены вниз и назад, то у *C. koshewnikowi* только первые 2 ребра увеличены, а 3–4 пары ребер уменьшены и направлены вниз; у *M. haitej* же лишь 3 пары ребер, все маленькие, утонченные, резко направлены назад. Более отодвинутое назад положение первых *inn ID* отмечено у *M. haitej* между 2-м и 3-м позвонками (у *T. fasciatus* и *C. koshewnikowi* – между 1–2-м позвонками), а первых *inn IID* у *T. fasciatus* – над 9–10-м позвонками (у *C. koshewnikowi* и *M. haitej* – над 7–8-м позвонками). Отличается *T. fasciatus* от двух других сравниваемых видов положением *inhm*: 1-я *inhm* внедряется между 2-м и 3-м или 3-м и 4-м гемальными отростками против между 1-м и 2-м лучами или даже между свободной *inlh* и 1-м лучом у *C. koshewnikowi* и *M. haitej*. Следует отметить, что у *T. fasciatus*, единственного из исследованных нами видов, 1-й луч *A* поддерживают 2 опоры *inhm*. Число лучей в *IID* и *A* также различно у этих видов: наибольшее число лучей

имеет *T. fasciatus* – DII 18–19, A 16–17, меньшее у *C. koshewnikowi* и *M. haitej* – IID 16–19, A 13–14 и IID 15–16, A 11–13 соответственно. Туловищная часть тела у изученных видов больше, чем хвостовая, которая наиболее удалена от передней точки головы у *T. fasciatus* (индекс $aA / postA$ равен 1.4–1.7 против 1.1–1.5 у *M. haitej* и 1.1–1.2 у *C. koshewnikowi*). Первый спинной плавник ID наиболее отстоит от головы у *M. haitej* (aID 36.4–40.8% SL), наименее – у *C. koshewnikowi* (32.6–38.0% SL) против 35.7–38.7% SL у *T. fasciatus*.

Для всех трех изученных видов аутопоморфным состоянием следует считать наличие непростой базальной хрящевой пластины, хорошо окостеневших скапулы, коракоида и радиалий. Скапулярное отверстие крупное, особенно у *T. fasciatus*, свободно открывается к клейтруму. Коракоид крупный, с посткоракоидным отростком и боковыми ребрами жесткости. 3-я радиалия у всех видов квадратной формы, с несколько утолщенными краями. У *C. koshewnikowi* и *T. fasciatus* всегда имеются межрадиальные отверстия, в то время как у *M. haitej* их практически нет. По Талиеву [Taliev] (1955) у последнего вида межрадиальные отверстия также отсутствуют, но хорошо развиты у *T. fasciatus*. Коракоидное отверстие отсутствует у *M. haitej*, имеется у *C. koshewnikowi* (расположено в центре верхнего ребра), а у *T. fasciatus* расположено в центре нижнего ребра. Наибольшее число лучей в грудном плавнике – (17)18–19 у *T. fasciatus*, 16–17 у *M. haitej* и 13–15 у *C. koshewnikowi*. Верхние 2–7-ой грудные лучи у *T. fasciatus* ветвистые, в то время как у *C. koshewnikowi* и *M. haitej* все лучи *P* неветвистые, простые. Верхний луч *P* длиннее нижнего луча в (1.4)15–1.9 раз у *T. fasciatus* против 1.4–1.6 (1.7) раз у *M. haitej* и 1.3–1.5 раз у *C. koshewnikowi*.

При сравнительном изучении строения двух сложных морфологических структур (первичного плечевого пояса, осевого скелета и хвостового плавника) у исследованных видов явно прослеживается процесс редукции отдельных элементов исследованных структур (т.е. процесс олигомеризации гомологичных метамерных структур). Он заключается в редукции плевральных ребер, числа позвонков, лучей в грудном, спинных, анальном и хвостовом плавниках. Наибольшее число примитивных признаков присуще *T. fasciatus* (Табл. 1). При сравнении полярности признаков *C. koshewnikowi* и *M. haitej* наибольшее число спе-

циализированных признаков выявлено у *M. haitej*. Между *Trachidermus fasciatus* и *C. koshewnikowi* найдены две общих черты – 4 пары плевральных ребер и положение 1-й *inn* ID 1–2. Между *Cottus koshewnikowi* и *M. haitej* отмечены также два сходных признака – лучи в грудном плавнике неветвистые, положение 1-й *inn* IID 7–8.

Несколько слов о степени раздвинутости скапулы и коракоида и развитии между ними хрящевой базальной пластины. Этот факт уже был отмечен в работах Старкса [Starks] (1930), Таранца [Tarantetz] (1941), Талиева [Taliev] (1955), Неелова [Neelov] (1979), Андрияшева [Andriyashev] (2003). Правда, Старкс (Starks 1930) обращает внимание в основном на раздвинутость хряща самими радиалиями, не касаясь вопроса раздвинутости скапулы и коракоида. Таранец [Tarantetz] (1941) особо акцентировал внимание на эту особенность, считая, что она связана с той или иной степенью примитивности таксонов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи благодарны В.Г. Сиделевой за предоставление материала по изученным рыбам из вод Японии и Дальнего Востока, З.В. Жидкову за помощь при изготовлении рентгено снимков осевого скелета и грудных плавников. Искренняя признательность А.В. Балущкину, А.В. Неелову и М.В. Назаркину за ценные замечания при прочтении рукописи статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Andriyashev A.P. 2003.** Liparid fish (Liparidae, Scorpaeniformes) of the Southern Ocean and adjacent waters. Issledovaniya fauny morey. T. 53(61), Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 476 p. [In Russian].
- Andriyashev A.P., Neelov A.V. and Prirodina V.P. 1977.** On the method of studying of the morphology and taxonomy of fish of the fam. Liparidae. *Zoologicheskii zhurnal*, 56(1): 141–147. [In Russian].
- Antonov A.L. 2012.** A variety of fish and structure of ichthyocenoses of mountain watershed of the Amur basin. *Voprosy ikhtiologii*, 52(2): 184–194. [In Russian].
- Balushkin A.V. 1984.** Morphological bases of taxonomy and phylogeny of nototheniid fish. Leningrad, Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, 140 p. [In Russian].
- Berg L.S. 1907.** Die Cataphactides Baikal-Sees (Fam. Cottidae, Cottocomephoridae und Comephoridae). St. Petersburg, Berlin, 75 p.

- Berg L.S. 1961.** Selected works. Ichthyology. T. 4. Izdatelstvo Akademiy Nauk SSSR, Moskva-Leningrad: 164–203. [In Russian].
- Dybowski B.N. 1869.** Vorläufige Mittheilungen über die Fischfauna des Ononflusses und des Ingoda in Transbaikalien. *Verhandlungen der k.-k. zoologisch-botanischen Gesellschaft, Wien*, **19**: 945–958.
- Eakin R.R. 1981.** Osteology and relationships of the fishes of the antarctic family Harpagiferidae (Pisces, Notothenioidei). *Antarctic Research Series*, **31**: 81–147.
- Girard C.F. 1851.** Contributions to the Natural History of the freshwater fishes of North America. A monograph of the Cottoids. *Smithsonian Contributions to Knowledge*, **3**: 1–80.
- Gratzianow V.I. 1907.** Übersicht der Süßwassercottiden des russischen Reiches. *Zoologischer Anzeiger*, **31**: 654–660.
- Gratzianow V.I. 1907.** Fish viewing experience of the Russian Empire in a systematic and geographically. In: Otdel ichtiologii Russkogo obshchestva akklimatizatsii zhivotnykh i rasteniy. T. 4. Moskva, 567 p. [In Russian].
- Heckel J.J. 1837.** Ichthyologische Beiträge zu den familien der Cottoiden, Scorpaenoiden, Gobioiden und Cyprinoiden. *Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte*, **2**: 143–164.
- Hwang H.C., Yueh P.C. and Yu S.F. 1982.** The freshwater fishes of China in colored illustrations. Vol. 1. Shanghai Sciences and Technology Press, Shanghai, China, 173 p.
- Islam M.S., Hibino M. and Tanaka M. 2007.** Distribution and diets of larvae and juvenile fishes, influence of salinity gradient and turbidity maximum in a temperate estuary in upper Ariake Bay, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **68**: 62–74.
- Jakubowski M. 1970.** Methods for detection and color channels of the lateral line system and bone formation in fish in toto. *Zoologicheskii zhurnal*, **49**(9): 1398–1402. [In Russian].
- Jang M.H., Kim J.G., Park S.B., Jeong K.S., Cho G.J. and Yoo G. 2002.** The current status of the distribution of introduced fish in large river systems of South Korea. *International Review of Hydrobiology*, **87**(2–3): 319–328.
- Masuda H., Amaoka K., Agara C., Uyeno T. and Yoshino T. (Eds.). 1984.** The fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai University Press, 437 p.
- Nakamura H. 1996.** Phylogeny of the family Platycephalidae and related taxa (Pisces: Scorpaeniformes). *Japanese Society of Systematic Zoology, Species Diversity*, **1**(2): 123–233.
- Nelson D.S. 2009.** Ryby mirovoy fauny [Fishes of the world fauna]. (Translation of the 4th English edition). LIBROKOM, Moscow, 880 p. [In Russian].
- Neyelov A.V. 1979.** Seysmosensornaya sistema i klassifikatsiya kerchakovykh ryb (Cottidae: Myoxocephalinae, Artediellinae) [Seismosensory system and the classification of sculpins]. Nauka, Leningrad, 208 p. [In Russian].
- Nikolsky G.V. 1956.** Ryby basseyna Amura [Fishes of the Amur basin]. Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 551 p. [In Russian].
- Onikura N., Takeshita N., Matsui S. and Kimura S. 2002.** Spawning grounds and nests of *Trachidermus fasciatus* (Cottidae) in the Kashima and Shiota estuaries system facing Ariake Bay, Japan. *Ichthyological Research*, **49**: 198–201.
- Prirodina V.P. and Balushkin A.V. 2007.** A new species of parketnikovoyh *Muraenolepis pacifica* sp. nova (Muraenolepididae) from the ridge Hercules (South Pacific Rise). *Voprosy ikhtiologii*, **47**(2): 133–138. [In Russian].
- Sideleva V.G. 2003.** The endemic fishes of Lake Baikal. Backhuys Publishers, Leiden, 270 p.
- Starks E.C. 1930.** The primary shoulder girdle of the bony fishes. *Stanford University Publications, University Series, Biological Sciences*, **6**(2): 149–242.
- Taliev D.N. 1955.** Bychki-podkamenshchiki Baikala (Cottoidei) [Sculpins of Baikal (Cottoidei)]. Academy of Sciences of the USSR, Moscow-Leningrad, 602 p. [In Russian].
- Taranetz A.Y. 1941.** On the classification and origin of the sculpins of the family Cottidae. *Izvestiya Akademii nauk SSSR*, **3**: 427–447. [In Russian].
- Tsvetkov I.B., Sideleva V.G. and Bogutskaya N.G. 2001.** Morphological variation in bullhead, *Cottus gobio* Linnaeus, 1758 (Cottidae). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **287**: 121–130.
- Warpachowski N. and Herzenstein S. 1887.** Notes on ichthyology basseyna p. Cupid and the surrounding countries. *Proceedings of the St. Petersburg Society of Naturalists in the department of Zoology*, **18**: 18–19.
- Yabe M. 1981.** Osteological review of the family Icelidae Berg, 1940, (Pisces; Scorpaeniformes), with comment on the validity of this family. *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, **32**(4): 293–315.
- Yabe M. 1985.** Comparative osteology and myology of the subfamily Cottoidea and its phylogenetic classification. *Memoires of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, **32** (1): 1–130.

Представлена 30 июня 2015; принята 24 марта 2016.