



Морфологическая изменчивость и диагностика двух видов керчаковых рыб *Icelus bicornis* и *I. spatula* (Cottiformes: Cottidae) из Арктики

А.А. Зорина* и Н.В. Чернова

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

Представлена 14 апреля 2022; после доработки 20 мая 2022; принята 29 мая 2022.

РЕЗЮМЕ

Морфологическая изменчивость *Icelus spatula* Gilbert et Burke, 1912 и *I. bicornis* Reinhardt, 1840 изучена с целью уточнения диагностических признаков этих малоизученных керчаковых рыб. С использованием методов вариационной статистики оценены возрастная и географическая изменчивость и половой диморфизм видов по 24 счетным признакам и 30 морфометрическим индексам. Исследованы выборки из 5 арктических районов: юго-западной Гренландии, Шпицбергена, Баренцева моря, морей Лаптевых и Восточно-Сибирского. Проведенный анализ изменчивости диагностических признаков показал, что для определения видов с высокой достоверностью могут быть использованы: 1) форма уrogenитальной папиллы самцов, 2) наличие / отсутствие шипиков на задне-нижнем крае чешуй боковой линии под порой канала и степень развития шипиков на дорсальном крае чешуй, 3) наличие чешуй у основания хвостового плавника, 4) наличие / отсутствие грануляции на коже между боковой линией и дорсальным рядом чешуй. Остальные признаки (число чешуй в боковой линии и в рядах за основанием грудного плавника, размер затылочных шипов) более изменчивы. Клиальные изменения счетных признаков на протяжении исследованных пространств ареалов двух видов не выявлены. Гренландская популяция *I. bicornis* заметно отличается от выборок из морей Баренцева и Лаптевых, что позволяет предполагать возможность существования в этих водах группировок подвидового ранга. Приводится обновленный ключ для определения молоди, самок и самцов *I. bicornis* и *I. spatula*.

Ключевые слова: Баренцево море, Восточно-Сибирское море, Гренландия, изменчивость, море Лаптевых, морфология, Шпицберген, *Cottidae*, *Icelus bicornis*, *Icelus spatula*

Morphological variability and diagnostics of two sculpins *Icelus bicornis* and *I. spatula* (Cottiformes: Cottidae) from the Arctic

A.A. Zorina* and N.V. Chernova

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

Submitted April 14, 2022; revised May 20, 2022; accepted May 29, 2022.

ABSTRACT

The morphological variability of *Icelus spatula* Gilbert et Burke, 1912 and *I. bicornis* Reinhardt, 1840 was studied in order to clarify the diagnostic characters of these poorly studied fishes. Allometry, geographic variability and sexual dimorphism of species were evaluated by statistical methods based on 24 counts and 30 morphometric

* Автор-корреспондент / Corresponding author

indices. Samples from 5 Arctic regions were studied: southwestern Greenland, Spitsbergen, Barents Sea, Laptev and East Siberian seas. An analysis of the variability of diagnostic characters showed that the following can be used to identify species with high certainty: 1) the shape of the urogenital papilla (males); 2) the presence/absence of spinules on the lower-posterior margin of scales of the lateral line below the pore of the canal and the degree of development of spinules on the dorsal margin of these scales; 3) the presence of scales at the base of the caudal fin; 4) presence/absence of bony granules on the skin between the lateral line and dorsal row of scales. Other characters (the number of scales in the lateral line and in rows on the body behind the base of the pectoral fin, the length of the nuchal spines) are more variable. No clinal changes in meristic characters were found over the studied areas of ranges of the two species. Greenland population of *I. bicornis* differs markedly from the samples from the Barents and Laptev seas, which suggests the possibility of the existence of groups of subspecies rank in these waters. An updated key for identification of juveniles, females and males of *I. bicornis* and *I. spatula* is provided.

Key words: Barents Sea, East-Siberian Sea, Greenland, variability, Laptev Sea, morphology, Spitsbergen, Cottidae, *Icelus bicornis*, *Icelus spatula*

ВВЕДЕНИЕ

Рогатковые, или керчаковые (Cottidae) рыбы представляют собой большое семейство морских, солоноватоводных и пресноводных рыб, входящих в состав арктической и бореальной фаун. Наибольшее разнообразие рогатковых наблюдается в прибрежных водах северной части Тихого океана, где обитает около 250 видов 60 родов (Неелов [Neelov] 1983; Parin et al. 2014; Fukuzawa et al. 2022). В Арктике и Северной Атлантике семейство представлено в меньшем объеме. В северных морях России встречаются представители 13 родов, среди них – двурогие ицелы *Icelus* Krøyer, 1845 (Parin et al. 2014). Два вида ицелов, атлантический (*I. bicornis* Reinhardt, 1840) и восточный (*I. spatula* Gilbert et Burke, 1912), выбраны объектами настоящего исследования. Это – придонные рыбы небольших размеров, обитающие в бореальных водах Северной Пацифики и на шельфах Арктики, где их ареалы значительно перекрываются. Репродуктивная биология этих рыб практически не изучена, однако наличие у самцов уrogenитальной папиллы позволяет полагать, что, в отличие от большей части рогатковых, для них характерно внутреннее оплодотворение.

Два вида морфологически сходны (Рис. 1). *Icelus bicornis* был описан из приатлантического сектора Арктики – вод Гренландии (Reinhardt 1840). Позднее из западной части Северной Пацифики был описан *I. spatula* – по 1 экземпляру из Авачинского залива юго-восточной Камчатки (Gilbert and Burke 1912). Поскольку вид считали тихоокеанским, в его диагнозе были приведены отличия только от дальневосточного

I. uncinialis Gilbert et Burke, 1912. Затем была выявлена зона симпатрии двух видов в арктических морях, и был найден надежный признак, различающий *I. bicornis* и *I. spatula*, – форма уrogenитальной папиллы (Andriashev 1937). У самцов *I. bicornis* папилла имеет короткое основание и длинное шиловидное окончание; у *I. spatula* ее основание лопатообразно расширено, а кончик короткий и когтеобразно изогнут (Рис. 2А–С). Проблема диагностики двух видов, однако, полностью не была решена, поскольку половая папилла полностью развита только у взрослых самцов, доля которых составляет менее половины всех особей в популяциях. Например, в нашем материале (110 экз. двух видов ицелов) доля самцов со сформированной папиллой не превышает 40%. Достоверное определение большей части особей (молоди и самок) оказывается затруднительным, поскольку для других признаков, предложенных для диагностики, характерна значительная изменчивость.

На материалах из российских морей для определения видов обычно используют число чешуй в боковой линии (*L.l.*), считая, что их более 40 у *I. spatula* и менее 38 у *I. bicornis* (Андрияшев [Andriashev] 1954). Но у экземпляров из Канадской Арктики значения перекрываются: 33–41 – у *I. bicornis* и 40–44 – у *I. spatula* (McAllister 1963). Показана также размерно-возрастная изменчивость этого признака: чешуй *L.l.* у молоди меньше, чем у крупных особей (Jensen 1910; Андрияшев [Andriashev] 1954).

Еще одно различие двух видов было выявлено для ицелов из вод Гренландии и Канадской Арктики – наличие или отсутствие шипиков на заднем крае чешуй боковой линии под



Рис. 1. Два вида *Icelus*, самки (прижизненная окраска): А – *I. spatula*, TL 108 мм, море Лаптевых (75°52.39 N 135°47.45 E, 30 м); В – *I. bicornis*, TL 73 мм, Баренцево море (75°33'3N 39°01'6E, 220–242 м).

Fig. 1. Two species of *Icelus*, females (color alive): А – *I. spatula*, TL 108 mm, Laptev Sea (75°52.39 N 135°47.45 E, 30 m); В – *I. bicornis*, TL 73 mm, Barents Sea (75°33'3N 39°01'6 E, 220–242 m).

порой сенсорного канала (Jensen and Helge 1949; McAllister 1963), но для других районов обширных ареалов видов значимость этого признака не обсуждалась. То же относится и к прочим различиям. В результате вопрос о надежности признаков, используемых для диагностики видов, остается открытым.

Целью нашей работы было исследование полового диморфизма, возрастной и географической изменчивости двух видов *Icelus* из разных регионов Арктики для анализа и уточнения диагностических признаков, используемых для определения видов.

Особое внимание предполагалось уделить признакам, предложенным для определения *Icelus* в различных регионах арктических и дальневосточных морей (Солдатов [Soldatov] 1923; Schmidt 1927, 1935; Андрияшев [Andriashev] 1954; McAllister 1963; Coad and Reist 2018; Mecklenburg et al. 2018). В их число входят: 1) форма уrogenитальной папиллы; 2) число чешуй в боковой линии и ее протяженность; 3) наличие грануляции на коже между боковой и дорсальной линиями; 4) размер затылочных шипов на голове; 5) число аксиллярных (расположенных за основанием грудного плавника) чешуй в рядах и общее их количество; 6) наличие / отсутствие чешуй: а) у основания хвостового плавника, б) над основанием анального плавника.

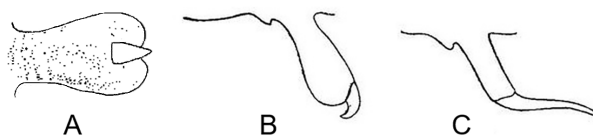


Рис. 2. Уrogenитальная папилла *Icelus spatula* (А – снизу, В – сбоку) и *I. bicornis* (С – сбоку) (А – из: Gilbert and Burke 1912; В, С – из: Андрияшев [Andriashev] 1954).

Fig. 2. Urogenital papilla of *Icelus spatula* (А – ventral view, В – lateral view) and *I. bicornis* (С – lateral view) (А – from: Gilbert and Burke 1912; В, С – from: Andriashev 1954).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы из двух источников: 1) сборы в морях от Баренцева до Восточно-Сибирского из научных рейсов 2012–2014 гг., переданные на хранение в Зоологический институт РАН; 2) часть фондовых коллекций ЗИН – рыбы, поступившие из полярных экспедиций за исторический период исследований Арктики. Всего обработаны 110 экз. обоих видов из вод юго-западной Гренландии, Шпицбергена и Баренцева моря, морей Лаптевых и Восточно-Сибирского (Рис. 3). Экземпляры, фиксированные в полевых условиях 4% раствором формалина, при поступлении в ЗИН были переведены для хранения в 70° этанол.

Изученные экземпляры

Icelus bicornis: 82 экз. с 16 станций, TL 26–103 мм.

Гренландия. ЗИН № 50328 (juv TL 40.5 мм), 80°06N, 14°25E, глуб. 25 м, рейс 12, драга, 13.08.1992, ст. 78, «Геолог Ферсман», колл. Е.Г. Гончарова. «Walter Herwig III», колл. Н.В. Чернова: ЗИН № 52357 (♂ TL 47 мм и ♀ TL 91.5 мм), 61°21N, 50°11W, глуб. 227–256 м, 04.11.2001, ст. 1067. – ЗИН № 52393 (♀ TL 62 мм), 61°52N, 50°14W, глуб. 113 м, 04.11.2001, ст. 1075. – ЗИН № 52432 (♂ TL 58 мм и 2 ♀ TL 75.5–80 мм), 59°43N, 44°40W, глуб. 138–154 м, 28.10.2001, ст. 1037. – ЗИН № 52433 (2 ♂ TL 59–64 мм и 2 ♀ TL 44–103 мм), 63°37N, 52°52W, глуб. 157–189 м, 13.11.2001, ст. 1107.

Архипелаг Шпицберген. Шпицбергенская экспедиция, колл. А.Н. Волкович, М.Н. Михайловский и А.Г. Чернышев: ЗИН № 11867 (2 ♂ TL 43–60 мм и juv TL 30.7 мм), драга, 05.08.1899,



Рис. 3. Районы сбора изученных экземпляров *Icelus spatula* и *I. bicornis*.

Fig. 3. Localities of studied specimens of *Icelus spatula* and *I. bicornis*.

ст. 27. – ЗИН № 12752 (3 ♂ TL 51.5–53.1 мм и ♀ TL 59.5 мм) и № 12754 (6 ♂ TL 50–58.4 мм, 7 ♀ TL 49.0–72.2 мм и juv TL 43 мм), 77°47'N, 19°07'E, глуб. 90 м, 03.07.1901, ст. 6. – ЗИН 12755 (♂ TL 45.2 мм, ♀ TL 50 мм и juv TL 39.5 мм), 78°34'N, 20°25'E, 11.08.1901, ст. 16. – ЗИН № 13994 (4 ♂ TL 52.9–56.9 мм и 8 ♀ TL 52.5–77.5 мм), № 11901 (2 ♀ TL 50.5–56.5 мм и juv TL 34.1 мм), 77°28'N, 18°40'E, глуб. 120 м, зоологический трал, 05.06.1900.

Баренцево море. ЗИН № 28412 (7 ♂ TL 59.6–67.5 мм и 5 ♀ TL 66.3–79.7 мм), 73°40'N, 40°20'E, 16.07.1901, ст. 994, «Андрей Первозванный», колл. Экспедиция для научно-промысловых исследований Мурмана (далее – ЭНПИМ).

Море Лаптевых. НИС «Дальние Зеленцы», колл. Н.В. Чернова: ЗИН № 56579 (2 ♂ TL 57–60 мм и 4 ♀ TL 59–74 мм), 75°39'N, 119°25'E, глуб. 39 м, 01.10.2014, ст. УО-27. – ЗИН № 56580 (♂ TL 60 мм и ♀ TL 65 мм), 76°03'N, 120°31'E, глуб. 55 м, 02.10.2014, ст. УО-15. – ЗИН № 56581 (♀ TL 62 мм), 76°24'N, 124°06'E, глуб. 64 м, 30.09.2014, ст. УО-19/34. – ЗИН № 56582 (♀ TL 72 мм), 76°24'N, 127°04'E, глуб. 49 м, 28.09.2014, ст. УЛ-40. – ЗИН № 56583 (2 ♂ TL 60 мм и 4 ♀ TL 56–90 мм), 76°41'N, 120°23'E, глуб. 65 м, 01.10.2014, ст. УО-47. – ЗИН № 56584 (2 juv TL 26–33 мм), 74°56'N, 119°16'E, глуб. 23 м, 02.10.2014, ст. УО-29. – б/н, А252 (пост. 4-014) (♀ TL 54 мм), 76°03'N, 120°31'E, глуб. 55 м, 02.10.2014, ст. УО-15.

***Icelus spatula*:** 28 экз. с 18 станций, TL 28.5–90.0 мм.

Баренцево море. «Андрей Первозванный», колл. ЭНПИМ: ЗИН № 28426 (♂ TL 68.5 мм и 3 ♀ TL 69.5–83.6 мм), 69°30'N, 44°00'E, 12.08.1906, ст. 318/1703. – ЗИН № 28849 (♀ TL 54 мм), 70°46'N, 46°05'E, 05.08.1903. – ЗИН № 31186 (♂ TL 78.5 мм), 73°37'30"N, 52°10'E, глуб. 153 м, тр. 1150, трал Петерсена, 09.08.1902, ст. 57.

Море Лаптевых. НИС «Дальние Зеленцы», колл. Н.В. Чернова: ЗИН № 56588 (♀ TL 56 мм) и ЗИН № 56594 (♂ TL 55 мм), 77°35'N, 137°28'E, глуб. 45 м, 31.08.2014, ст. АН-78. – ЗИН № 56589 (♀ TL 55 мм), 76°01'N, 117°56'E, глуб. 36 м, 01.10.2014, ст. УО-43. – ЗИН № 56590 (♂ TL 45 мм и juv TL 43 мм), 74°56'N, 119°16'E, глуб. 23 м, 02.10.2014, ст. УО-29. – ЗИН № 56591 (♂ TL 70 мм и ♀ TL 81 мм), 75°20'N, 122°47'E, глуб. 45 м, 28.09.2014, ст. УО-012. – ЗИН № 56593 (♂ TL 65 мм), 75°12'N, 128°28'E, глуб. 36 м, 10.09.2014, ст. УЛ-19. – ЗИН № 56595 (♂ TL 77 мм), 75°40'N, 121°35'E, глуб. 58 м, 02.10.2014, ст. УО-20. – ЗИН № 56596 (♀ TL 80 мм), 74°47'N, 114°35'E, глуб. 30 м, 04.10.2014, ст. УО-49. – ЗИН № 56597 (♂ TL 68 мм), 75°11'N, 115°43'E, глуб. 21 м, 05.10.2014, ст. УО-41. – б/н, А126 (пост. 4-014) (♀ TL 90 мм), 74°54'N, 129°16'E, глуб. 36.5 м, 10.09.2014, ст. УЛ-02.

Восточно-Сибирское море. ЗИН № 21913 (4 juv TL 28.5–32.1 мм), 69°46'N, 177°20'E, глуб. 12 саж., 18–31.08.1911, «Вайгач», колл. Э.Е. Арнгольд,

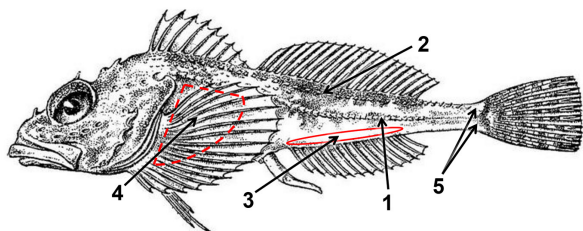


Рис. 4. Диагностические признаки *Icelus*: 1 – число чешуй в боковой линии, 2 – то же, в дорсальном ряду; 3 – число чешуй в ряду над анальным плавником; 4 – число аксиллярных чешуй на теле за основанием грудного плавника (в рядах № 1–8); 5 – чешуи у основания хвостового плавника (выше и ниже средней линии). Рисунок *I. bicornis* из: Андрияшев [Andriashev] (1954).

Fig. 4. Diagnostic characters of *Icelus*: 1 – number of scales in the lateral line and 2 – in the dorsal row; 3 – number of scales in a row above the anal fin; 4 – number of axillary scales on the body behind the pectoral fin base (rows Nos. 1–8); 5 – scales at the base of the caudal fin (above and below the midline). Drawing of *I. bicornis* from: Andriashev 1954.

Гидрографическая экспедиция восточного океана (ГЭВО). – ЗИН №56295 (♂ *TL* 51 мм), 76°31'80N, 151°13E, глуб. 38 м, шлюпочный трал, 08.09.1937, ст. 44, «Садко», колл. Г.П. Горбунов. НИС «Дальние Зеленцы», колл. Н.В. Чернова: ЗИН №56585 (♀ *TL* 79 мм), 75°58N, 150°45E, глуб. 30.3 м, 24.08.2014, ст. АН-016. – ЗИН №56586 (♀ *TL* 73 мм), 75°17N, 148°59E, глуб. 13.5 м, 22.08.2014, ст. АН-7. – ЗИН №56587 (♂ *TL* 71 мм), 77°29N, 144°44E, глуб. 40 м, 25.08.2014, ст. АН-53. – ЗИН №56592 (2 ♂ *TL* 66 мм), 77°00N, 146°46E, глуб. 32.9 м, 25.08.2014, ст. АН-31.

Позвонки и лучи непарных плавников подсчитывали по рентгенограммам, полученным на многофункциональной передвижной рентгеновской установке ПРДУ 2021 («ЭЛТЕХ-МЕД»). Аксиллярные чешуи, образующие до 8 горизонтальных рядов на теле за основанием грудного плавника (Рис. 4), нумерованы, начиная с верхнего ряда, расположенного под боковой линией (т.е. в порядке их формирования у молоди). Число лучей *P*, чешуй в боковой и дорсальной линиях, в аксиллярных рядах и у оснований плавников *A* и *C* подсчитывали с использованием бинокулярного микроскопа. Измерения рыб выполняли с помощью цифрового электронного штангенциркуля с точностью до 0.1 мм.

Кожное вооружение ицелов (в том числе формирующее боковую и дорсальную линии) разные авторы определяли как щитки, пластинки

или чешуи; эти названия часто использовались как синонимы. Для элементов кожного вооружения у оснований плавников *A* и *C* применяли термины «шипик» или «чешуя» (Jensen 1910; Солдатов [Soldatov] 1923; Schmidt 1927, 1935; Jensen and Helge 1949; Есипов [Esipov] 1952; Андрияшев [Andriashev] 1954; McAllister 1963; Fedorov 1986; Решетников [Reshetnikov] 2013). В последних работах для всех перечисленных образований употребляется термин «чешуи» (включая прободенные чешуи боковой линии) (Coad and Reist 2018; Mecklenburg et al. 2018; Fukuzawa et al. 2022), что принято и в нашей работе. Отметим, что чешуя у *Icelus* ктеноидная (с шипиками по заднему краю).

Размерные группы. Все исследованные экземпляры были пойманы в летне-осенний период года (с июля по ноябрь); при этом выборки обоих видов четко распределялись по длине (*TL*) на 2 группы: *I. bicornis* – 26.0–43.0 мм и 45.2–90.0 мм, *I. spatula* – 28.5–43.0 мм и 45.0–90.0 мм. Наличие хиатуса в размерных рядах дало основание относить особей длиной *TL* до 43 мм к категории молоди первого года жизни, что подтверждается слабым развитием у них шипов на голове, боковой и дорсальной линий, отсутствием уrogenитальной папиллы. Рыбы длиной ≥ 45 мм заметно более сформированы и, очевидно, представляют группу 2-го и более поздних лет жизни; половая принадлежность четко определяется по наличию уrogenитальной папиллы у самцов и выпуклого заполненного икрой брюшка у самок.

Изученные параметры. Сравнение видов проведено в общей сложности по 24 меристическим признакам и 30 индексам промеров.

Счетные признаки. Число позвонков: общее (*Vert tot*), в туловищном (*Vert abd*) и в хвостовом (*Vert caud*) отделах; число лучей: в первом (*D*₁) и втором (*D*₂) спинных плавниках, в анальном (*A*) и грудном (*P*) плавниках; в хвостовом плавнике: основных лучей (*C main*) и общее их количество (*C tot*). Число чешуй в боковой линии (*L.l.*) и в дорсальном ряду (*d.l.*), а также в передней трети дорсального ряда на отрезке, равном диаметру глаза (*n_{d.l.}*); число аксиллярных чешуй в рядах 1–8 (*Axil.Row* № 1–8), их суммарное число во всех рядах (*Axil tot*) и число рядов (*n_{row}*). Определяли также наличие или отсутствие: 1) шипиков на заднем крае чешуй боковой

Таблица 1. Размерно-возрастная изменчивость *Icelus bicornis* и *I. spatula*: признаки, различающиеся статистически достоверно.**Table 1.** Size-age variability of *Icelus bicornis* and *I. spatula*: characters included, which differ statistically.

Characters	<i>Icelus bicornis</i>					<i>Icelus spatula</i>				
	Juveniles	SD	Adults	SD	p	Juveniles	SD	Adults	SD	p
TL, mm	<u>26.0–43.0</u> 34.4	–	<u>45.2–90.0</u> 61.4	–	–	<u>28.5–43.0</u> 33.1	–	<u>45.0–90.0</u> 68.7	–	–
SL, mm	<u>22.0–37.0</u> 28.8	–	<u>37.2–75.0</u> 51.1	–	–	<u>24.0–36.0</u> 27.8	–	<u>36.0–75.0</u> 58.2	–	–
n	6	–	65	–	–	5	–	23	–	–
Число чешуй боковой линии Number of scales in the lateral line	<u>27–35</u> 30.3±2.0	3.9	<u>28–41</u> 35.1±0.3	2.7	0.001	<u>29–39</u> 31.8±1.9	4.2	<u>40–44</u> 42.0±0.3	1.2	< 0.001
Первое антедорсальное расстояние* The first predorsal distance*	<u>90.0–103.5</u> 97.8±1.9	4.7	<u>91.7–111.4</u> 103.0±0.5	3.8	0.003	<u>96.2–102.1</u> 99.6±1.0	2.3	<u>97.0–108.1</u> 103.1±0.6	2.7	0.01
Расстояние от вершины рыла до центра ануса The distance from the tip of the snout to the center of the anus	<u>40.9–51.5</u> 46.8±1.7	4.1	<u>43.3–56.5</u> 50.3±0.3	2.7	0.005	<u>41.5–45.8</u> 44.1±0.7	1.6	<u>45.7–52.7</u> 48.8±0.5	2.3	< 0.001
Межглазничное расстояние* Interorbital distance*	<u>6.9–14.7</u> 12.2±1.2	2.8	<u>5.9–14.7</u> 8.6±0.2	1.8	< 0.001	<u>11.8–16.7</u> 13.9±1.0	2.2	<u>5.9–12.5</u> 8.4±0.4	1.7	< 0.001
Высота хвостового стебля Depth of the caudal peduncle	<u>5.4–6.8</u> 6.1±0.2	0.6	<u>4.3–6.9</u> 5.5±0.1	0.6	0.02	<u>4.8–7.1</u> 6.0±0.4	1.0	<u>4.0–6.5</u> 5.1±0.1	0.6	0.01
Наибольшая высота головы у затылка* Maximum depth of the head at the occiput*	<u>56.8–66.0</u> 60.8±1.5	3.7	<u>59.0–73.7</u> 67.4±0.4	3.3	< 0.001	–	–	–	–	–
Число аксиллярных чешуек в ряду №2 The number of axillar scales in row No. 2	<u>1–3</u> 2.0±0.6	1.2	<u>1–8</u> 3.4±0.2	1.3	0.04	–	–	–	–	–
Длина головы до конца оперкулярного отростка Length of the head to the end of the opercular process	–	–	–	–	–	<u>32.5–37.1</u> 34.6±0.8	1.7	<u>34.2–39.7</u> 36.6±0.3	1.3	0.01
Антеанальное расстояние Preanal distance	–	–	–	–	–	<u>46.3–50.0</u> 48.0±0.7	1.6	<u>48.9–56.5</u> 52.1±0.4	1.9	< 0.001
Второе антедорсальное расстояние The second predorsal distance	–	–	–	–	–	<u>48.3–52.0</u> 49.7±0.7	1.5	<u>50.0–58.2</u> 53.9±0.4	1.7	< 0.001
Промежуток от основания D ₁ до спинного ряда чешуй* Interval from the base of D ₁ to the dorsal row of scales*	–	–	–	–	–	<u>2.6–6.3</u> 4.1±0.6	1.4	<u>5.4–12.1</u> 8.0±0.4	1.8	< 0.001
Междорсальный промежуток* Interdorsal distance*	–	–	–	–	–	<u>1.3–8.0</u> 4.0±1.2	2.7	<u>4.2–11.5</u> 7.0±0.4	1.9	0.01

Примечание. *В % длины головы (с), остальные индексы – в % SL. Над чертой приведены пределы варьирования признака (min–max), под чертой – среднее значение и его ошибка ($\bar{X} \pm m$); SD – среднее квадратичное отклонение; n – число экземпляров. Указаны р-значения при уровне значимости $p < 0.05$.

Note. *In % of head length (c), other indices are given in % SL. The limits of variation (min–max) are above the line, the mean value and standard error ($\bar{X} \pm m$) are below the line; SD – standard deviation; n – number of specimens; p-values less than 0.05 are given.

линии под порой канала; 2) чешуй у основания хвостового плавника (выше и ниже боковой линии) (Рис. 4).

Измерения. Длина тела полная (TL) и стандартная (SL), длина головы от вершины рыла до костного края operculum (с), наибольшая высота головы у затылка (Hc), длина рыла от его вершины до начала глаза (ao), продольный

диаметр глаза (o), межглазничное расстояние (io), ширина промежутка от основания первого спинного плавника до спинного ряда чешуй (D₁-d.l.), высота хвостового стебля (h); расстояния: антеанальное (aA), первое (aD₁) и второе (aD₂) антедорсальные, длина от вершины рыла до центра ануса (a-anus), междорсальный промежуток (D₁-D₂); длина: грудного плавника (lP),

хвостового стебля (*lcp*), урогенитальной папиллы (*UgPapilla*), затылочных шипов (*Nuchal spines*).

Индексы промеров рассчитаны относительно длины тела (*SL*), длины головы (*c*) и диаметра глаза (*o*).

Обработку цифровых данных проводили в среде Excel 16 (применен t-критерий Стьюдента) и с использованием программы Past 4.04 (Dunn's post hoc test). Карта с указанием станций, где были отобраны пробы, выполнена в программе SAS.Планета v.201212.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно нашим данным, виды характеризуется следующим комплексом значений счетных признаков: *I. bicornis* – позвонков 35–42 (в среднем 40), лучей D_1 8–10 (8.9), D_2 16–21 (19.0), A 12–16 (14.4), P 14–19 (16.6), C 11–25 (17.1), чешуй *L.l.* 27–42 (35.4) и *d.l.* 28–41 (34.2); *I. spatula* – позвонков 39–41 (39.7), лучей D_1 8–10 (9), D_2 17–21 (19.5), A 14–19 (15.8), P 17–19 (18.1), C 10–24 (19), чешуй *L.l.* 29–44 (40.1) и *d.l.* 25–36 (30.8). Это соответствует сведениям, опубликованным ранее для популяций из Канадской Арктики, Гренландии, района Шпицбергена, Баренцева и Карского морей (Книповитш 1901, 1907; Jensen 1910; Солдатов [Soldatov] 1923; Jensen and Helge 1949; Есипов [Esipov] 1952; Андрияшев [Andriashev] 1954; Backus 1957; McAllister 1963; Fedorov 1986; Решетников [Reshetnikov] 2013; Coad and Reist 2018).

1. Размерно-возрастная изменчивость

Изучены по две размерные группы каждого вида: *I. bicornis* – 6 экз. молоди TL 26.0–43.0 мм и 65 экз. взрослых особей TL 45.2–90.0 мм; *I. spatula* – 5 экз. молоди TL 28.5–43.0 мм и 23 экз. взрослых особей TL 45.0–90.0 мм. Небольшой объем выборок молоди обусловлен ограниченностью доступного материала. По большинству признаков возрастная изменчивость у видов не выявлена. Диапазоны варьирования большинства признаков у молоди и взрослых особей заметно перекрываются. Достоверные различия размерных групп выявлены лишь по некоторым из них (Табл. 1).

По одним признакам возрастная изменчивость выражена у двух видов сходным образом. Число чешуй боковой линии с увеличением

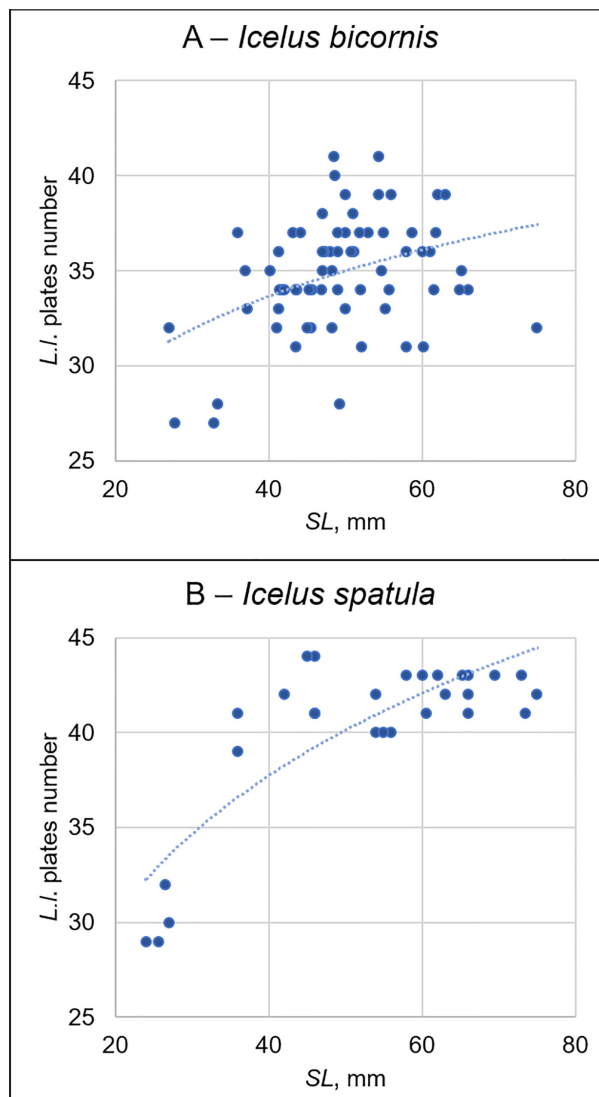


Рис. 5. Размерно-возрастная изменчивость числа чешуй боковой линии (*L.l.*): А – *Icelus bicornis*, В – *I. spatula*.

Fig. 5. Size-age variability of the number of scales in the lateral line (*L.l.*): А – *Icelus bicornis*, В – *I. spatula*.

длины рыб достоверно увеличивается (Рис. 5А–В), причем у молоди двух видов их число сходное (в среднем 30.3 у *I. bicornis* и 31.8 у *I. spatula*), у взрослых их число составляет 28–41 (в среднем 35.1) у первого и 40–44 (42.0) у второго вида. При этом у *I. spatula* диапазоны значений признака у молоди и у взрослых рыб не перекрываются (29–39 и 40–44). У обоих видов с увеличением длины рыб достоверно увеличиваются расстояния: антедорсальное aD_1 (у *I. bicornis* – с 97.8 у молоди до 103.0% с

у взрослых; у *I. spatula* – с 99.6 до 103.1%с) и от вершины рыла до ануса (Табл. 1), но уменьшаются межглазничное расстояние и высота хвостового стебля (у *I. bicornis* – в среднем с 6.1 до 5.5%SL, у *I. spatula* – с 6.0%SL до 5.1%SL).

По другим признакам возрастные изменения выявлены с достоверностью только у одного из видов. У *I. bicornis* высота головы увеличивается (в среднем с 60.8 до 67.4 %с); несколько различается число аксиллярных чешуй: у молоди их насчитывается от 3 до 5 рядов, у взрослых – от 2 до 8; число чешуй в рядах возрастает (с достоверностью – в ряду 2). У *I. spatula* по перечисленным признакам различий нет, но выявлено увеличение длины головы (с 34.6 до 36.6 %SL), антеанального (с 48.0 до 52.1 %SL) и второго антедорсального (с 49.7 до 53.9 %SL) расстояний; также увеличиваются промежутки от первого спинного плавника до спинного ряда чешуй и между спинными плавниками.

Необычным оказалось достоверное увеличение числа позвонков в хвостовом отделе у *I. bicornis* (у молоди их 24–28, в среднем 26.3 ± 0.6 , у взрослых – 27–30, 28.5 ± 0.1), а также числа всех лучей хвостового плавника (11–18, 14.3 ± 1.0 и 12–23, 16.6 ± 0.3). Вероятно, это обусловлено неполным процессом окостенения хвостового отдела у молоди.

По другим признакам и индексам достоверных различий между возрастными группами у обоих видов не выявлено.

2. Половой диморфизм

Исследованы особи: *I. bicornis* – 28 самцов TL 40.9–67.5 мм и 37 самок TL 49.0–90.0 мм; *I. spatula* – 12 самцов TL 45.0–78.5 мм и 11 самок TL 54.0–90.0 мм.

У обоих видов самки в среднем крупнее самцов (Табл. 2); затылочные шипы у них длиннее (Рис. 6), диаметр глаза меньше, грудной плавник короче (Рис. 7). У самок *I. bicornis* достоверно больше антеанальное расстояние (в среднем 55.8 против 53.9 %SL) и расстояние от вершины рыла до ануса (51.2 против 49.2) (Табл. 2). У *I. spatula* половые различия по этим признакам не выражены, но у самок число лучей в анальном плавнике несколько больше, чем у самцов (15–19, в среднем 16.4 ± 0.3 против 14–17, 15.5 ± 0.2), голова выше (в среднем 68.1 против 65.3). По другим признакам и индексам

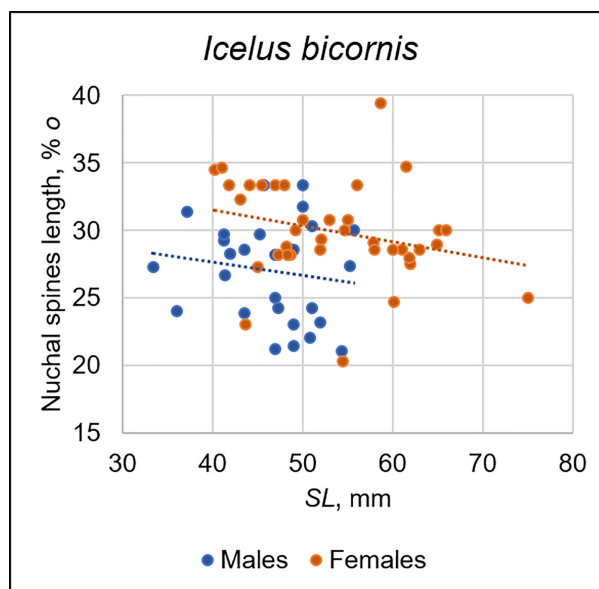


Рис. 6. Размерно-возрастная изменчивость длины затылочных шипов; самцы и самки *Icelus bicornis*, в % диаметра глаза (о).

Fig. 6. Size-age variability of the length of nuchal spines; *Icelus bicornis*, males and females, in % eye diameter (o).

достоверных различий между полами у обоих видов не выявлено.

3. Географическая изменчивость

Объем материала позволил оценить признаки *I. bicornis* по выборкам из следующих географически удаленных районов: прибрежных вод Гренландии (10 экз.), прибрежных вод архипелага Шпицберген (41 экз.), центральной части Баренцева моря (12 экз.) и моря Лаптевых (19 экз.). Изменчивость *I. spatula* оценена в пределах от юго-восточной части Баренцева моря (10 экз.) до морей Лаптевых (12 экз.) и Восточно-Сибирского (6 экз.). Выборки ицелов сравнивали по частотам распределения числа позвонков, лучей в спинных, грудном, анальном и хвостовом плавниках, чешуй в боковой линии *L.l.* и в дорсальном ряду *d.l.*, чешуй у оснований плавников. Поскольку полученные значения признаков у экземпляров *I. bicornis* из вод Шпицбергена и Баренцева моря и *I. spatula* из морей Лаптевых и Восточно-Сибирского по диапазонам и средним совпадают, каждая из этих пар выборок была объединена в одну. Учитывая небольшой размер ряда выборок, обусловленный ограниченностью доступного материала,

Таблица 2. Половой диморфизм *Icelus bicornis* и *I. spatula*: статистически значимые различия половозрелых самцов и самок.
Table 2. Sexual dimorphism of *Icelus bicornis* and *I. spatula*: characters of mature males and females are given, which differ statistically.

Characters	<i>Icelus bicornis</i>					<i>Icelus spatula</i>				
	♂♂	SD	♀♀	SD	p	♂♂	SD	♀♀	SD	p
<i>TL</i> , mm	40.9–67.5 56.3	–	49.0–90.0 64.2	–	–	45.0–78.5 65.1	–	54.0–90.0 73.0	–	–
<i>SL</i> , mm	33.4–55.7 46.6	–	40.2–75.0 53.6	–	–	36.0–65.3 54.1	–	46.0–75.0 62.6	–	–
n	28	–	37	–	–	12	–	11	–	–
Длина затылочных шипов, в % <i>o</i> Length of the occipital spines, in % <i>o</i>	21.1–33.3 27.0±0.7	3.7	20.3–39.4 29.9±0.6	3.6	0.002	25.0–41.7 34.5±1.4	4.9	26.5–44.4 39.0±1.5	5.0	0.04
Продольный диаметр глаза Longitudinal eye diameter	35.0–44.0 38.2±0.5	2.6	30.2–40.8 35.3±0.4	2.7	<0.001	33.6–39.0 37.3±0.5	1.8	28.2–37.1 33.0±0.9	2.9	<0.001
Длина грудного плавника Pectoral fin length	63.8–95.7 83.3±1.5	7.8	70.0–89.5 78.8±0.8	4.9	0.01	68.0–89.5 80.6±1.6	5.4	69.1–81.8 74.5±1.1	3.8	0.01
Антеанальное расстояние* Preanal distance*	48.6–57.6 53.9±0.4	2.0	51.0–60.5 55.8±0.4	2.6	0.001	–	–	–	–	–
Промежуток от вершины рыла до центра ануса* Length from the tip of snout to the anus center*	45.3–55.1 49.2±0.5	2.4	43.3–56.5 51.2±0.4	2.5	0.001	–	–	–	–	–
Число лучей в анальном плавнике Number of rays in the anal fin	–	–	–	–	–	14–17 15.5±0.2	0.8	15–19 16.4±0.3	1.1	0.04
Наибольшая высота головы Max head depth	–	–	–	–	–	61.9–69.4 65.3±0.7	2.4	62.9–72.7 68.1±1.0	3.3	0.03

Примечание. *В % *SL*, остальные индексы – в % длины головы (*c*). Над чертой приведены пределы варьирования признака (min–max), под чертой – среднее значение и его ошибка ($\bar{X} \pm m$); SD – среднее квадратичное отклонение; n – число экземпляров. Указаны p-значения при уровне значимости $p < 0.05$.

Note. *In % *SL*; other indices are given in % of head length (*c*). The limits of variation (min–max) are above the line, the mean value and standard error ($\bar{X} \pm m$) are below the line; SD – standard deviation; n – number of specimens; p-values less than 0.05 are given.

полученные результаты по географической изменчивости ицелов носят предварительный характер.

3.1. *Icelus bicornis*. Различия выборок из морей Баренцева и Лаптевых по числу позвонков *Vert tot* не выявлены (Табл. 3). Гренландская популяция отличается от выборок из морей Баренцева и Лаптевых по средним (38.6 против 40.3 и 40.1) и модальным значениям (39 против 41 и 40).

Географическая изменчивость в отношении числа лучей D_1 и лучей *A* не выявлена: во всех районах лучей D_1 8–10, модальное значение D_1 9; лучей *A* 12–16, модальное значение *A* 14 (Табл. 4). Число лучей D_2 различается у выборок из вод Гренландии и Баренцева моря более значительно, чем из морей Баренцева и Лаптевых: в первом районе их модальное число 18 (среднее 17.8), во втором – мода 20 (среднее 19.5); в море Лаптевых значения промежуточные: мода 19 (среднее 18.2).

Суммарное число лучей хвостового плавника у гренландских экземпляров также превышает их значения в морях Баренцевом и Лаптевых (мода 22 против 15 и 18) (Табл. 4).

Число чешуй боковой линии у экземпляров из вод Гренландии в среднем достоверно больше, чем в Баренцевом море и в море Лаптевых (39.7 против 34.5 и 35.6, соответственно); модальные значения составляют 40–41 в первом районе, 34 и 36 в двух других (Табл. 5). Диапазоны значений числа чешуй *L.l.* в трех районах перекрываются.

Распределение числа чешуй в дорсальном ряду (*d.l.*) несколько иное: их число сходно у рыб из вод Гренландии и Баренцева моря (в среднем 35.0 и 34.9), но превышает значение для моря Лаптевых (31.7) (Табл. 5). Относительный размер чешуй (определяемый их числом на отрезке, равном диаметру глаза, $n_{d.l.}$) значительных изменений на протяжении исследованной части ареала не претерпевает, их 5–9 (чаще 7) (в водах

Гренландии – в среднем 6.8 ± 0.2 , в Баренцевом море – 7.8 ± 0.1 и в море Лаптевых – 7.3 ± 0.2).

Следует отметить различное соотношение числа чешуй в боковой линии *L.l.* и в спинном ряду *d.l.* у выборок из трех географических районов (Табл. 5). В водах Гренландии и в море Лаптевых *L.l.* > *d.l.* (в первом районе в среднем 39.7 и 35.0, во втором – 35.6 и 31.7), но в Баренцевом море число *L.l.* и *d.l.* сходное (34.5 и 34.9).

Общее число аксиллярных чешуй во всех рядах и число рядов у экземпляров из вод Гренландии несколько больше, чем в Баренцевом море (их в среднем 16.9 ± 1.0 против 13.7 ± 0.6 ; рядов в среднем 5.6 против 4) за счет большего их числа в рядах № 3–5 и увеличенной доли особей, имеющих чешуйки в рядах 6–8.

Чешуи в ряду над анальным плавником у экземпляров из вод Гренландии обычно имеются (у 70% экз.), в количестве 2–9; в Баренцевом море они обычно отсутствуют (у 94% экз.), а если имеются, их 1–9.

Сравнение морфометрических индексов *I. bicornis* из Баренцева моря и моря Лаптевых показало, что выборки статистически достоверно различаются по некоторым признакам. Различия невелики, но могут свидетельствовать о принадлежности выборок к различным популяциям.

3.2. *Icelus spatula*, выборки из морей Баренцева, Лаптевых и Восточно-Сибирского. По частотам распределения числа позвонков достоверных различий между особями из этих регионов не выявлено: *Vert tot* в Баренцевом море 39–40

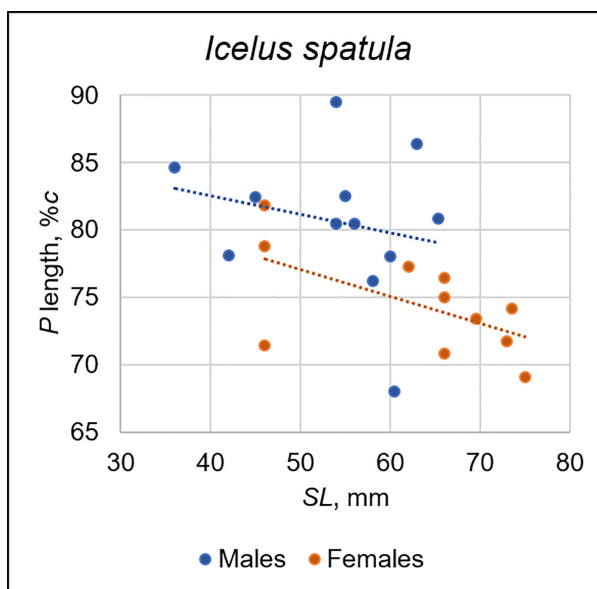


Рис. 7. Размерно-возрастная изменчивость длины грудного плавника (*IP*); самцы и самки *Icelus spatula*, в % длины головы (*c*).

Fig. 7. Size-age variability of pectoral fin length (*IP*); *Icelus spatula*, males and females, in % head length (*c*).

(в среднем 39.8), чаще 40, в морях Лаптевых/Восточно-Сибирском – 39–41 (39.6). Географическая изменчивость в отношении числа лучей *D*₁, *D*₂ и *A* не выявлена. Число основных лучей *C* у экземпляров из Баренцева моря 10–12 (в среднем 11.4), из моря Лаптевых – 12 (у всех экземпляров). Число чешуй боковой линии в двух выборках различается довольно заметно (37.5 и 41.6), но модальные значения близки (43 и 42

Таблица 3. Частоты распределения числа позвонков (*Vert tot*) у *Icelus bicornis* из вод Гренландии, морей Баренцева и Лаптевых.

Table 3. Frequency distribution of vertebral number (*Vert tot*) of *Icelus bicornis* from the Greenland, Barents and Laptev seas.

<i>Vert tot</i>	35	36	37	38	39	40	41	42	Пределы Limits	$\bar{X} \pm m$	SD	n
Гренландия Greenland				4	6				38–39	38.6 ± 0.2	0.5	10
Баренцево море Barents Sea	1			1	6	20	23	2	35–42	40.3 ± 0.2	1.1	53
Море Лаптевых Laptev Sea			1		3	7	6	1	37–42	40.1 ± 0.3	1.1	18
Всего Total	1		1	5	15	27	29	3	35–42	40.0 ± 0.1	1.2	81

Примечание. $\bar{X} \pm m$ – среднее значение и его ошибка; SD – среднее квадратичное отклонение; n – число экземпляров. Выделены модальные значения.

Note. $\bar{X} \pm m$ – mean value and standard error of the mean; SD – standard deviation; n – number of specimens. Modal values are given in bold.

Таблица 4. Частоты распределения числа лучей в спинных (D_1 , D_2), анальном (A) и хвостовом (C) плавниках *Icelus bicornis* из вод Гренландии, морей Баренцева и Лаптевых**Table 4.** Frequency distribution of the number of dorsal (D_1 , D_2), anal (A) and caudal (C) fin rays of *Icelus bicornis* from the Greenland, Barents and Laptev seas.

Число лучей Ray number	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	Пределы Limits	$\bar{X} \pm m$	SD	n
D_1																						
Гренландия Greenland	3	7																	8–9	8.7±0.2	0.5	10
Баренцево море Barents Sea	6	43	4																8–10	9.0±0.1	0.4	53
Море Лаптевых Laptev Sea	7	10	1																8–10	8.7±0.1	0.6	18
Всего Total	16	60	5																8–10	8.9±0.1	0.5	81
D_2																						
Гренландия Greenland									2	8									17–18	17.8±0.1	0.4	10
Баренцево море Barents Sea									1	4	20	22	6						17–21	19.5±0.1	0.9	53
Море Лаптевых Laptev Sea								2	4	3	8		1						16–21	18.2±0.3	1.3	18
Всего Total								2	7	15	28	22	7						16–21	19.0±0.1	1.2	81
A																						
Гренландия Greenland					3	7													13–14	13.7±0.2	0.5	10
Баренцево море Barents Sea					1	20	29	3											13–16	14.6±0.1	0.6	53
Море Лаптевых Laptev Sea				1	1	12	2	2											12–16	14.2±0.2	0.9	18
Всего Total				1	5	39	31	5											12–16	14.4±0.1	0.8	81
C total number																						
Гренландия Greenland											2			3	1	2	2		19–25	22.5±0.7	2.2	10
Баренцево море Barents Sea			1	2	1	3	17	13	6	2	2	3	1		2				11–23	16.2±0.3	2.4	53
Море Лаптевых Laptev Sea				2			2	3	1	7	1	1	1						12–21	16.9±0.6	2.4	18
Всего Total			1	4	1	3	19	16	7	9	5	4	2	3	3	2	2		11–25	17.1±0.3	3.1	81

Примечание. $\bar{X} \pm m$ – среднее значение и его ошибка; SD – среднее квадратичное отклонение; n – число экземпляров. Выделены модальные значения.

Note. $\bar{X} \pm m$ – mean value and standard error of the mean; SD – standard deviation; n – number of specimens. Modal values are given in bold.

соответственно), диапазоны значений перекрываются. Число чешуй в дорсальном ряду ($d.l$) в выборках из двух районов сходно: 25–35 (в среднем 30.8) и 27–36 (30.7). Наблюдается незначительное различие по относительному размеру чешуй ($n_{d.l}$): в Баренцевом море их 6–8

(чаще 6), а в Восточно-Сибирском море – 7–8 (чаще 7), т.е. их размеры меньше.

Общее количество чешуй во всех аксиллярных рядах у *I. spatula* составляет 2–12 (в среднем 7.5). Чешуи над анальным плавником всегда отсутствуют.

Таблица 5. Распределение числа чешуй боковой линии (*L.l.*) и дорсального ряда (*d.l.*) у *Icelus bicornis* из вод Гренландии, морей Баренцева и Лаптевых.**Table 5.** Frequency distribution of the number of scales in the lateral line (*L.l.*) and dorsal line (*d.l.*) of *Icelus bicornis* from the Greenland, Barents and Laptev seas.

Число чешуй Number of scales	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	Пределы Limits	$\bar{X} \pm m$	SD	n
<i>L.l.</i>																				
Гренландия Greenland									1			1	1	3	3	1	35–42	39.7±0.6	2.0	10
Баренцево море Barents Sea	2	2			4	4	3	13	5	5	6	2	3	1	2		27–41	34.5±0.4	3.2	52
Море Лаптевых Laptev Sea						3	1	1	1	6	4		2				32–39	35.6±0.5	2.2	18
Всего Total	2	2			4	7	4	14	7	11	10	3	6	4	5	1	27–42	35.4±0.4	3.3	80
<i>d.l.</i>																				
Гренландия Greenland						2	2	1	1	1	2					1	32–37, 41	35.0±0.9	2.8	10
Баренцево море Barents Sea			1		3	5	8	6	10	5	5	6	2	2			29–40	34.9±0.3	2.5	53
Море Лаптевых Laptev Sea		3		3	3	2	3	3	1	1							28–36	31.7±0.5	2.4	19
Всего Total		3	1	3	6	9	13	10	12	7	7	6	2	2	1		28–41	34.2±0.3	2.8	82

Примечание. $\bar{X} \pm m$ – среднее значение и его ошибка; SD – среднее квадратичное отклонение; n – число экземпляров. Выделены модальные значения.

Note. $\bar{X} \pm m$ – mean value and standard error of the mean; SD – standard deviation; n – number of specimens. Modal values are given in bold.

Клиная изменчивость (постепенное изменение числа лучей и позвонков в направлении с запада на восток), показанная для ряда шельфовых арктических видов с обширными ареалами, например, рыб рода *Liparis* из семейства Liparidae (Able and McAllister 1980), у обоих видов *Icelus* не выявлена.

4. Диагностические признаки

Анализ морфологических структур, предложенных для определения видов *Icelus*, показал следующее.

4.1. Самцов двух видов ($TL > 43$ мм) можно определить по форме уrogenитальной папиллы. Однако длина ее, зависящая от степени полового созревания, различается только по средним значениям, тогда как диапазоны варьирования перекрываются (26.8–51.0, в среднем 40.3% у *I. bicornis* против 22.0–36.0, 28.4% у *I. spatula*) (Зорина и Чернова [Zorina and Chernova] 2022).

4.2. Число чешуй в боковой линии и ее протяженность. Считается, что у особей *I. spatula* боковая линия доходит до основания хвостового

плавника; у *I. bicornis* она почти достигает основания *C*, доходит до конца *D*₂ или не доходит до него (Jensen 1910; Андрияшев [Andriashev] 1954). На нашем материале различия отчетливы у взрослых особей: у *I. spatula* последняя чешуйка с порой канала боковой линии открывается у основания лучей *C*, у *I. bicornis* канал обычно заканчивается на некотором расстоянии от *C*, хотя бы немного не доходя до его основания. Использовать на практике этот признак затруднительно, поскольку у обоих видов число чешуй *L.l.* и, соответственно, длина боковой линии увеличиваются с возрастом (Зорина и Чернова [Zorina and Chernova] 2022); у *I. spatula* длиной более 40 мм *SL* чешуй *L.l.* обычно более 40 (в среднем 42.0), у *I. bicornis* их менее 40 (35.7) (Рис. 5).

4.3. По наличию кожного вооружения между чешуями боковой линии и дорсального ряда имеются следующие различия между видами: у всех особей *I. spatula* кожа голая; у взрослых особей *I. bicornis* имеется грануляция в виде бугорков и отдельных чешуек, иногда – в виде ряда чешуй, но у молоди кожа голая.

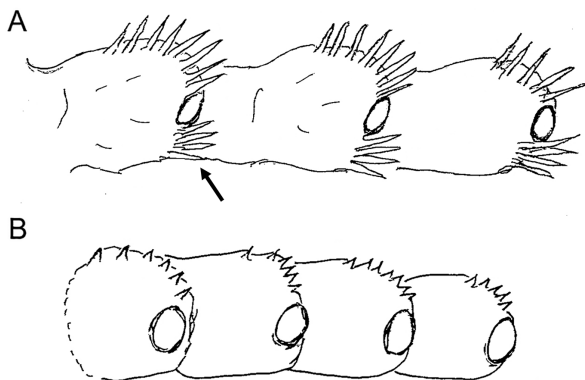


Рис. 8. Прободенные чешуи боковой линии: А – *Icelus bicornis* (Гренландия), В – *I. spatula* (море Лаптевых).

Fig. 8. Tubed scales of the lateral line: А – *Icelus bicornis* (Greenland), В – *I. spatula* (the Laptev Sea).

4.4. Различие по относительному размеру за тылочных шипов подтверждается для рыб длиной TL 45–90 мм: у *I. spatula* их длина обычно более трети диаметра глаза, у *I. bicornis* – менее трети (Зорина и Чернова [Zorina and Chernova] 2022). Использовать на практике этот признак затруднительно из-за изменчивости, т.к. у самок длина шипов больше, чем у самцов, а у мелких рыб они менее развиты, чем у взрослых.

4.5. Диагностическим признаком считали наличие / отсутствие единичных чешуй у основания хвостового плавника (McAllister 1963). В целом это подтверждается для значительной части особей. Чешуйка у основания C выше средней линии тела имеется у 96% экземпляров *I. bicornis* и отсутствует у 86% *I. spatula*; чешуйка ниже средней линии имеется у 85% экземпляров *I. bicornis* и отсутствует у всех *I. spatula*. Таким образом, 1 или 2 чешуйки у основания C имеются у 96% экземпляров *I. bicornis* и отсутствуют у 86% *I. spatula*.

4.6. Диагностическим признаком считали наличие чешуек несколько выше переднего края основания анального плавника у *I. bicornis* и их отсутствие у *I. spatula* (Андрияшев [Andriashev] 1954; McAllister 1963; Coad and Reist 2018). В наших материалах чешуйки над основанием A имеются только у 16% *I. bicornis* (их 1–9, расположены в ряд); большей частью (70%) это – экземпляры из вод Гренландии. У *I. spatula* таких чешуек нет.

4.7. Диагностическим признаком считают число аксиллярных (расположенных за основанием грудного плавника) ктеноидных чешуй в рядах и общее их количество. Суммарное число этих чешуй у канадских *I. bicornis* составляет 9–30, а у *I. spatula* их 1–14 (Coad and Reist 2018); в верхнем ряду у *I. bicornis* их 3–9 (обычно 4–7), а у *I. spatula* – 0–6 (обычно 1–3) (Солдатов [Soldatov] 1923; McAllister 1963). На нашем материале получены сходные данные: число аксиллярных чешуй во всех рядах у *I. bicornis* 6–26, чаще 13–14, у *I. spatula* их 5–12, чаще 5–8; в верхнем ряду, соответственно, 3–9 (обычно 6) и 2–5 (обычно 3).

4.8. Наличие/отсутствие шипиков на задне-нижнем крае чешуй $L.l.$ под порой канала боковой линии (Jensen and Helge 1949; McAllister 1963) оказалось надежным диагностическим признаком: шипики хорошо развиты у *I. bicornis* (100% экземпляров) и всегда отсутствуют у *I. spatula* (Рис. 8). И в целом у *I. bicornis* ктеноидные чешуи на теле вооружены хорошо развитыми многочисленными шипиками, тогда как у *I. spatula* эти шипики на чешуях едва выступают или не развиты.

4.9. Соотношение числа чешуй в боковой и дорсальной линиях. По совокупности экземпляров длиной TL 45–90 мм у *I. bicornis* количество чешуй в $L.l.$ и $d.l.$ сходно (модальные значения соответственно 34 и 33–35, средние – 35.7 и 34.1), а у *I. spatula* в $L.l.$ их больше, чем в $d.l.$ (модальные значения 43 и 31, средние – 42.0 и 31.0). Однако, если рассматривать географическое распределение признака (Табл. 5), этот вывод оказывается справедливым только для Баренцева моря, так как у экземпляров *I. bicornis* из Гренландии и моря Лаптевых число чешуй в $L.l.$ больше, чем в $d.l.$, как у *I. spatula* (средние значения 39.7 и 35.0 в первом районе, 35.6 и 31.7 – во втором). Таким образом, этот диагностический признак может иметь региональное значение (для определения видов в Баренцевом море).

Молодь двух видов длиной TL 26–43 мм различается наличием / отсутствием шипиков на чешуях $L.l.$ ниже поры канала и чешуй у основания A и C , а также числом аксиллярных чешуй – общим (у *I. bicornis* их 11–16, чаще 13, у *I. spatula* – 2–11, чаще 8) и в верхнем ряду (у *I. bicornis* их 5–8, чаще 5, у *I. spatula* – 2–4, чаще 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования показали, что два вида *Icelus*, ареалы которых перекрываются на значительном пространстве арктических морей, по большинству счетных и морфометрических признаков весьма сходны, диапазоны изменчивости признаков заметно перекрываются. Возрастная изменчивость и половой диморфизм с достоверностью проявляются по немногим признакам. По ряду из них изменчивость выражается одинаково у обоих видов: с увеличением длины рыб число чешуй *L.l.* становится больше, антедорсальное расстояние и промежуток от рыла до ануса увеличиваются, высота хвостового стебля и межглазничное расстояние относительно уменьшаются. Самки обоих видов крупнее самцов; у них затылочные шипы длиннее, диаметр глаза меньше, грудной плавник короче. По другим признакам изменчивость видоспецифична. У *I. bicornis* по мере роста увеличиваются высота головы и число аксиллярных чешуй, а у *I. spatula* происходит увеличение длины головы, антеанального и второго антедорсального расстояний, междорсального промежутка и пространства от D_1 до спинного ряда чешуй. В сравнении с самцами у самок *I. bicornis* антеанальное расстояние и промежуток от рыла до ануса больше, а у самок *I. spatula* – голова выше.

Биологическая значимость изменчивости некоторых признаков понятна: по мере роста рыб происходит постепенное формирование кожного вооружения и боковой линии; по мере перехода габитуального облика от малькового к взрослому состоянию возрастает высота тела, и вследствие этого изменяются соответствующие пропорции. В других случаях объяснить причины изменчивости труднее. Например, самки обоих видов имеют более короткий грудной плавник, чем самцы. Объяснение такого диморфизма, возможно, заключается в следующем. Как оказалось, аналогичные различия самок и самцов по длине грудного плавника наблюдаются и у некоторых других видов коттид, и в частности, у дальневосточных пресноводных бычков-подкаменщиков – сахалинского *Cottus amblystomopsis* Schmidt, 1904 и японского *C. hangiongensis* Mori, 1930. Для обоих видов характерна забота о потомстве: самцы охраняют кладку икры от хищников и аэрируют

ее с помощью грудных плавников (Черешнев [Chereshnev] 2003). Вероятно, этим обусловлено лучшее развитие грудных плавников в сравнении с самками у этих видов. Забота о потомстве со стороны самцов отмечается и для морских дальневосточных и арктических видов *Cottidae* (Мухомедияров [Mukhomedyarov] 1967; Fedorov 1986; Панченко [Panchenko] 2001; Панченко и Пушина [Panchenko and Pushchina] 2004; Coad and Reist 2018). Это делает допустимой некоторую экстраполяцию. Репродуктивное поведение *I. spatula* и *I. bicornis* мало изучено; известно только, что самки откладывают осенью кладки сравнительно крупной икры – диаметром до 2.5 мм у первого и до 3.1 мм у второго вида (Андряшев [Andriashev] 1954; Coad and Reist 2018). Учитывая наличие у них полового диморфизма по длине грудных плавников, можно предположить, что самцы этих видов проявляют и заботу о потомстве, аналогичным образом с другими представителями коттид.

Что касается изменчивости ицелов из географически удаленных регионов, то клинальные (постепенные) изменения счетных признаков на протяжении исследованных пространств их ареалов не выявлены. Напротив, оказалось, что гренландская популяция *I. bicornis* заметно отличается от выборок из морей Баренцева и Лаптевых: по средним и модальным значениям числа позвонков и лучей D_2 , по числу всех лучей хвостового плавника, а также по числу чешуй (в боковой линии, над анальным плавником и в аксиллярных рядах). В то же время различия выборок из морей Баренцева и Лаптевых по этим признакам незначительны или отсутствуют. Исходя из этого, не исключена вероятность существования группировок *I. bicornis* подвидового ранга в водах Гренландии и в Баренцевом море, тогда как различия выборок из морей Баренцева и Лаптевых / Восточно-Сибирского по комплексу из 54 признаков носят популяционный характер. Этот вопрос требует специального рассмотрения.

Проведенный анализ изменчивости диагностических признаков показал, что для определения видов с высокой степенью достоверности могут использоваться: 1) форма уrogenитальной папиллы самцов; 2) наличие / отсутствие шипиков на задне-нижнем крае чешуй *L.l.* под порой и степень развития шипиков на дорсальном крае

этих чешуй; 3) наличие чешуек у основания *C*; 4) наличие / отсутствие грануляции на коже между боковой линией и дорсальным рядом.

Остальные диагностические признаки изменчивы в большей степени. 1) Число чешуй *L.l.* увеличивается с возрастом, но у *I. spatula* их в среднем больше, чем у *I. bicornis*: у взрослых особей первого вида боковая линия доходит до основания хвостового плавника, у второго – хотя бы немного не доходит до него; у рыб длиной более 40 мм *SL* чешуй *L.l.* обычно более 40 у *I. spatula* и менее 40 у *I. bicornis*. 2) Относительный размер затылочных шипов у самок больше, чем у самцов, и у молоди они менее развиты, чем у взрослых; однако у *I. spatula* длина шипов обычно превышает треть диаметра глаза, у *I. bicornis* – меньше неё. 3) Число чешуй в аксиллярных рядах заметно варьирует, но у *I. bicornis* их обычно больше, чем у *I. spatula*. 4) Соотношение числа чешуй в боковой и дорсальной линиях может использоваться для диагностики видов в Баренцевом море.

Приводим ключ для определения двух видов арктических ицелов (включая молодь и самок).

Ключ для определения *I. bicornis* и *I. spatula*

- 1А. Есть уrogenитальная папилла ... 2. Самцы
1Б. Уrogenитальная папилла отсутствует
..... 3. Самки и молодь
- 2А. Уrogenитальная папилла с цилиндрическим основанием и длинным шиловидным придатком на конце (примерно равным длине основания) *I. bicornis*
- 2Б. Уrogenитальная папилла лопатообразно расширена, с коротким когтевидным придатком *I. spatula*
- 3А. Молодь длиной *TL* до 43 мм 4.
3Б. Длина рыб более 43 мм 5.
- 4А. Шипики на чешуях боковой линии (*L.l.*) хорошо развиты, в том числе на их заднем крае ниже поры канала. У основания хвостового плавника (*C*) обычно имеются одиночные чешуи (ниже и / или выше средней линии). Аксиллярных чешуй (на теле за основанием грудного плавника) во всех рядах 11–16, а в верхнем ряду (под боковой линией) их 5–8 *I. bicornis*
- 4Б. Шипики на чешуях боковой линии (*L.l.*) едва развиты, а на их заднем крае ниже поры ка-

нала они отсутствуют. У основания *C* (ниже и выше средней линии) нет одиночных чешуй. Аксиллярных чешуй во всех рядах 2–11, а в верхнем ряду их 2–4 *I. spatula*

- 5А. Длина затылочных шипов обычно менее трети диаметра глаза. На чешуях боковой линии шипики хорошо развиты, в том числе на их заднем крае под порой канала. У основания *C*, выше и ниже средней линии, имеются 1 или 2 чешуйки. На коже между боковой линией и дорсальным рядом чешуй имеется грануляция и отдельные чешуйки (или ряд чешуек). Аксиллярных чешуй в верхнем ряду 3–9 (чаще 6); во всех рядах их 6–26 (чаще 13–14) *I. bicornis*
- 5Б. Длина затылочных шипов обычно более трети диаметра глаза. На чешуях *L.l.* шипики едва развиты, а на их заднем крае под порой канала отсутствуют. У основания *C*, выше и ниже средней линии, нет единичных чешуек. Кожа между боковой линией и дорсальным рядом чешуй гладкая, грануляция и чешуйки отсутствуют. Аксиллярных чешуй в верхнем ряду 2–5 (чаще 3), во всех рядах их 5–12 (чаще 5–8) *I. spatula*

БЛАГОДАРНОСТИ

Первый автор выражает глубокую признательность Д.Л. Лайусу и Т.С. Ивановой за помощь в освоении новых статистических методов и программ для визуализации статистических данных, а также всем сотрудникам кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ за поддержку в ходе проведения исследований. Авторы благодарят хранителей коллекций В.В. Розову и В.П. Пальм за помощь в работе с фондовыми материалами. Выражаем также искреннюю благодарность анонимным рецензентам за критические замечания, способствовавшие улучшению рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках федеральной темы ЗИН «Фундаментальные исследования систематики, филогении и биогеографии рыб пресных водоемов России, морей Арктики и Антарктики» № 122031100285-3.

ЛИТЕРАТУРА

- Able K.W. and McAllister D.E. 1980.** Revision of the snailfish genus *Liparis* from Arctic Canada. *Canadian bulletin of fisheries and aquatic sciences*, **208**(1–8): 1–52.
- Andriashev A.P. 1937.** Neue Angaben über die Systematik und geographische Verbreitung der zweihörnigen pazifischen *Icelus*-Arten. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere (Jena)*, **69**(4): 253–276.
- Andriashev A.P. 1954.** Fishes of the Northern Seas of the USSR. Akademiya Nauk SSSR, Moscow, Leningrad, 556 p. [In Russian].
- Backus R.H. 1957.** The fishes of Labrador. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **113**: 275–337.
- Chereshnev I.A. 2003.** New data on morphology and biology of the little known sculpins of the genus *Cottus* (Cottidae, Scorpaeniformes) from the Kunashir Island. *Chteniya pamyati V.Ya. Levanidova*, **2**: 368–376. [In Russian].
- Coad B.W. and Reist J.D. (Eds). 2018.** Marine fishes of Arctic Canada. University of Toronto Press, Toronto, 632 p. <https://doi.org/10.3138/9781442667297>
- Esipov V.K. 1952.** Fishes of the Kara Sea. AN SSSR, Leningrad, 145 p. [In Russian].
- Fedorov V.V. 1986.** Family 188. Cottidae. In: P.J.P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (Eds). Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean (FNAM). Vol. 3. UNESCO, Paris: 1243–1252.
- Fukuzawa H., Mori T., Matsuzaki K. and Kai Y. 2022.** *Icelus hypselopterus*, a new cottid from the southern Sea of Okhotsk. *Ichthyological Research*. <https://doi.org/10.1007/s10228-021-00855-w>
- Gilbert C.H. and Burke C.V. 1912.** Fishes from Bering Sea and Kamchatka. *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries*, **30**: 31–96.
- Jensen A.S. 1910.** Fishes. *Report of the Second Norwegian Arctic Expedition in the "Fram" 1898–1902*, **25**: 1–15.
- Jensen A.S. and Helge V. 1949.** A revision of the genus *Icelus* with remarks on the structure of its urogenital papilla. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser*, **21**(6): 1–26.
- Knipowitsch N.M. 1901.** Zoologische Ergebnisse der Russischen Expeditionen nach Spitzbergen. Ueber die in den Jahren 1899–1900 im Gebiete von Spitzbergen gesammelten Fische. *Annals of the Museum of Zoology, Imperial Academy of Sciences*, **6**: 56–83.
- Knipowitsch N.M. 1907.** Zur Ichthyologie des Eismeer. Die von der Russischen Polar-Expedition im Eismeer gesammelten Fische. *Zapiski Akademii Nauk po Fiziko-Matematicheskomu Otdeleniyu*, **18**(5): 1–53.
- McAllister D.E. 1963.** Systematic notes on the sculpin genera *Arctediellus*, *Icelus*, and *Triglops* on the Arctic and Atlantic coasts of Canada. *National Museum of Canada Bulletin (Contribution to Zoology)*, **185**(4): 50–59.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E., Byrkjedal I., Christiansen J.S., Dolgov A.V., Karamushko O.V., Mecklenburg T.A., Möller P.R., Steinke D. and Wienerroither R.M. 2018.** Marine Fishes of the Arctic Region. Vol. 2. Akureyri, Iceland, 739 p.
- Mukhomediyarov F.B. 1967.** Biology of fourhorn sculpin *Myoxocephalus quadricornis labradoricus* (Girard) of the Onezhsky Bay, White Sea. *Voprosy Ikhtiologii*, **7**(4): 609–617. [In Russian].
- Neelov A.V. 1983.** Family Cottidae. In: T.S. Rass (Ed.). Animal Life. Vol. 4. Fish. Prosvescheniye, Moscow: 481–486. [In Russian].
- Panchenko V.V. 2001.** Features of reproduction of the plain sculpin *Myoxocephalus jaok* (Cottidae) in Peter the Great Bay, the Sea of Japan. *Biologiya Morya*, **27**(2): 133–134. [In Russian].
- Panchenko V.V. and Pushchina O.I. 2004.** Biological characteristic of sculpins of the genus *Myoxocephalus* (Cottidae) of Peter the Great Bay (Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, **138**: 120–153. [In Russian].
- Parin N.V., Evseenko S.A. and Vasil'eva E.D. 2014.** Fishes of Russian seas: Annotated catalogue. KMK Scientific Press, Moscow, 733 p.
- Reinhardt J.C.H. 1840.** Om nye Grönlandske fiske. *Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger og dets Medlemmers Arbejder* (1839). Vol. 7. Bianco Lunos Bogtrykkeri, Kjøbenhavn: 8–10.
- Reshetnikov Y.S. (Ed.). 2013.** Fishes in the reserves of Russia. Vol. 2. Marine fishes. KMK Scientific Press, Moscow, 673 p. [In Russian].
- Schmidt P.Yu. 1927.** A revision of the genus *Icelus* Kröyer (Pisces, Cottidae) with the description of a new species from the Okhotsk Sea. *Ezhegodnik Zoologicheskogo Muzeja AN SSSR*, **28**: 1–8.
- Schmidt P.Yu. 1935.** On the genus *Icelus* Kröyer (Cottidae). *Bulletin de l'Académie des Sciences de l'URSS. Classe des sciences mathématiques et naturelles* (Série 7), **3**: 413–418.
- Soldatov V.K. 1923.** The materials to the fish-fauna of the Kara and the east of the Barents Sea, based on the collections of the F. M. Sc. Institute and on those of M-r Streljnikov. *Russische Hydrobiologische Zeitschrift. Berichte des Wissenschaftlichen Meeresinstituts*, **3**: 1–80. [In Russian].
- Zorina A.A. and Chernova N.V. 2022.** On the diagnosis of arctic sculpins *Icelus bicornis* and *I. spatula* (Cottiformes: Cottidae). Proceedings of X International conference "Marine Research and Education (MARESEDU-2021)". Vol. II (III). Tver', OOO "PolisPRESS" (2021): 55–58. [In Russian].