

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.5

ВОЗРАСТНОЙ МЕЛАНИЗМ У *MACROPARALEPIS BREVIS* (PARALEPIDIDAE)

© 2023 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 24.06.2022 г.

После доработки 18.07.2022 г.

Принята к публикации 18.07.2022 г.

Впервые описан возрастной меланизм для карликового вида рода *Macroparalepis* – *M. brevis*; таким образом, это явление оказывается общей родовой чертой. Предположительно, триггером изменения окраски является переход к мезобентальному образу жизни. Обсуждается филогенетическое значение возрастного меланизма у веретенниковых (Paralepididae), который может свидетельствовать в пользу родства родов *Macroparalepis* и *Stemonosudis* (включая *Dolichosudis*). Вид *D. fuliginosa* впервые указан для Индийского океана.

Ключевые слова: веретенниковые, меланизм, онтогенез, филогенез.

DOI: 10.31857/S0042875223010137, EDN: CZKMOQ

Род *Macroparalepis* Ege, 1933 включает семь валидных видов – *M. affinis* Ege, 1933; *M. brevis* Ege, 1933; *M. danae* Ege, 1933; *M. johnfitchi* (Rofen, 1959); *M. longilateralis* Post, 1973; *M. macrogeneion* Post, 1973 и *M. nigra* (Maul, 1965), для которых характерны: утрата брюшного жирового плавника; число туловищных позвонков, равное или превышающее число хвостовых позвонков; наличие внутренних поперечных рёбер на чешуях боковой линии и специфическая пигментация меланофорами ювенильных особей (Post, 1970, 1973). Среди этих видов *M. brevis* является карликовой формой, ограниченной в своём распространении субтропическими круговоротами Северной и Южной Атлантики. Для *M. brevis* характерны наименьшие для рода значения меристических признаков. Ещё одной специфической чертой этого вида считали отсутствие возрастных изменений в окраске, в то время как для остальных видов рода характерен возрастной меланизм – переход полупрозрачной или светлой окраски тела в чёрную с ростом рыбы. Пост (Post, 1973) предполагал отсутствие этого явления ещё для одного вида рода – *M. longilateralis*, однако последний тогда был известен только по голотипу стандартной длиной (SL) 313.5 мм. Второй описанный экземпляр SL 413 мм имел гораздо более плотную и разлитую пигментацию тела (Post, 1980). В то же время на большом (2000 экз.) материале по *M. brevis*, изученном Постом (Post, 1970, 1973), не были выявлены даже тенденции к приобретению однотонно-тёмной окраски особями этого вида. Тем неожиданней оказалось обнаружение в сборах 4-го рейса научно-исследовательского

судна (НИС) “Пётр Лебедев” однотонно-тёмного веретенника, морфологические признаки которого не оставляли сомнения в его определении как *M. brevis*. Это даёт основание вновь обсудить значение возрастного меланизма как таксономического и филогенетического признака у Paralepididae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методику изучения описал Пост (Post, 1970). Экземпляр хранится в Институте океанологии (ИО) РАН, его этикеточные данные приведены при морфологическом описании. Рыбу изначально зафиксировали и хранили в 4%-м растворе формальдегида, в настоящее время перевели в 70%-й этанол. Для сравнения использована коллекция веретенниковых рыб ИО РАН, включающая представителей всех известных родов семейства и различные возрастные стадии трёх видов рода *Macroparalepis* – *M. affinis*, *M. johnfitchi* (только неполовозрелая молодь) и *M. macrogeneion*. В тексте используются сокращения признаков: D, A, P, V и C – спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; LL – туловищный канал боковой линии, vert. – число позвонков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Macroparalepis brevis Ege, 1933

(рис. 1, 2)

Материал. ИО РАН № 03638, 1 экз. SL 146 мм (рис. 1a), самка со зрелой икрой, близкой к вымету,

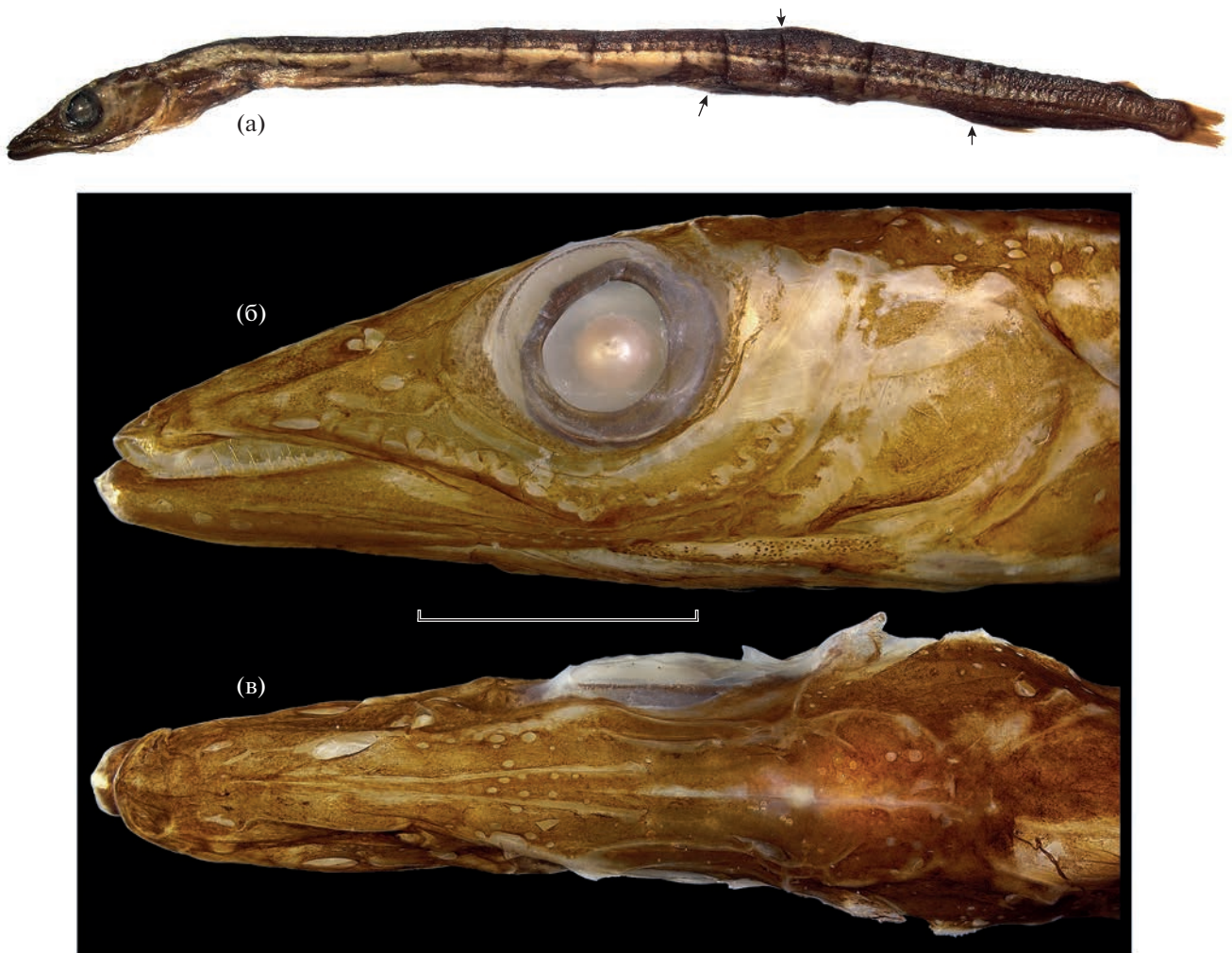


Рис. 1. *Macroparalepis brevis* ИО РАН № 03638 SL 146 мм: а — общий вид ((→) — начало *D*, *A*, *V*); б, в — голова, вид сбоку и сверху. Масштаб: б, в — 3 мм, линейка общая.

20°24'–20°59' с.ш., 60°36'–60°52' з.д., НИС “Пётр Лебедев”, IV атлантическая экспедиция, проба № 88А, трал Айзекса–Кидда, горизонт лова 660–720 м, вытравлено 1000 м троса, время траления 19:10–19:40, 10.03.1964 г.

Описание. *D* 12, *A* 22, *P* 11, *V* 9, *LL* 69, *vert.* 82.

Максимальная высота тела, приходящаяся на затылок, 15.4 раза содержится в *SL*. Голова 6.1 раза в *SL*. Рыло относительно короткое и высокое, 2.4 раза в длине головы, его высота перед глазом 1.4 раза содержится в собственной длине, диаметр глаза — 1.7 раза в длине рыла. Ноздри открываются позади вертикали середины верхней челюсти, вдвое ближе к её заднему концу, чем к симфизису. Задний конец верхней челюсти на вертикали переднего края глаза. Нижняя челюсть немного выступает вперёд, с маленьким хрящевым выростом у симфизиса (рис. 1б). Зубы мелкие, везде однорядные, доминирующее озубление — нижнечелюстное; на *palatinum* зубы примерно в полтора

раза мельче нижнечелюстных, загнуты вершинами назад, свободно расставлены. На *praemaxillare* зубы прямые, игловидные или загнутые вершинами назад, в меньшей степени отстоят друг от друга, чем на *palatinum*, но более расставлены, чем зубы на *dentale*. В начальной части зубного ряда на *praemaxillare* отдельные зубы соизмеримы с зубами на *palatinum*, далее назад зубы мелкие, примерно вдвое короче наибольших зубов *dentale*. На *dentale* большая часть зубов слегка изогнута вершинами вперёд. Длина наибольших зубов *dentale* в 12 раз меньше диаметра глаза. Вершины всех зубов простые. *Vomer* без зубов. Жаберные тычинки отсутствуют. В межглазничном промежутке насчитывается пять гребней *frontalia* (два парных и один непарный) (рис. 1в). Головка *hyomandibulare* и (в меньшей степени) задний край *infraorbitalia* у верхнезадней границы орбиты образуют отчётливые боковые выступы. Пores супраорбитального, темпорального и заднего отдела нижнечелюстного каналов открываются множественными отверстиями. Pores инфраорбитально-



Рис. 2. *Macroparalepis brevis* ИО РАН № 03638, чешуя туловищного канала боковой линии (LL). Отделы: а — абдоминальный, б — каудальный. Масштаб: 0.75 мм, линейка общая.

го и преоперкулярного каналов открываются на коротких широких ответвлениях, длина которых не более чем вдвое превышает ширину (рис. 1б). Ответвления преоперкулярного канала на *operculum* занимают менее половины площади последнего.

Начало *D* в 1.9 раза ближе к основанию *C*, чем к вершине рыла. *V* прикрепляются далеко впереди вертикали начала *D*, в промежутке между вертикалями начал *D* и *V* пять чешуй *LL*. Анус открывается на 0.5 чешуи *LL* позади вертикали конца основания *D*, в 2.8 раза ближе к началу *V*, чем к началу *A*. Жировой плавник прикрепляется над последними лучами *A*, длина его основания в 2.6 раза меньше длины основания *D*. Брюшной жировой плавник отсутствует. Седьмой и восьмой лучи *V* нитевидны удлинены, но далеко не достигают до ануса. *C* выемчатый, концы его лопастей обломаны. Высота чешуй *LL* превышает длину, кроме самых последних чешуй, у которых длина и высота примерно равные (рис. 2). Чешуя на теле помимо *LL* отсутствует.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 16.4, максимальная высота тела 6.5, длина и минимальная высота хвостового стебля соответственно 4.5 и 2.7, длина *LL* 73.3; предорсальное, превентральное, преанальное и преадипозное

расстояния соответственно 65.8, 59.9, 82.2 и 92.5; расстояния от вершины рыла до ануса и от конца основания *D* до начала жирового плавника соответственно 71.9 и 22.3; длина *P* и *V* соответственно 6.9 и 7.5; длина жирового плавника 3.8; длина основания *D*, *A* и жирового плавника соответственно 4.5, 11.6 и 1.7; длина рыла и его высота перед глазом соответственно 6.9 и 4.8; горизонтальный диаметр глаза 4.1, ширина межглазничного промежутка 2.4, пренарияльная длина (от вершины рыла до передней ноздри) 4.1, длина верхней и нижней челюсти соответственно 6.2 и 8.9, длина наибольшего зуба *dentale* 0.3.

Окраска фиксированного экземпляра тёмно-коричнево-чёрная (при жизни, вероятно, интенсивно-чёрная), плавники одного тона с телом; ротожаберная полость и жаберные дуги светлые. Перитонеум очень густо испещрён частично сливающимися (*vermiculate*) меланофорами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальные известные размеры (*SL*) *M. brevis* не превышают 150 мм, половой зрелости вид достигает при *SL* 110 мм (Post, 1973). Таким обра-

зом, описанная самка имеет размеры, близкие к максимальным для вида, но не выходящие за ранее известные пределы. Ранее считали, что для *M. brevis* характерна двухцветная (тёмный верх, светлый низ) пигментация покровов тела. Тёмная дорсальная пигментация образована протягивающимся от вершины рыла до основания *C* скоплением разноразмерных хроматофоров, среди которых меланофоры представлены на участках пигментации по бокам головы, в основании *D* и *C*, в начальной части *A* и на жировом плавнике. Протяжённое дорсальное скопление с ростом становится более плотным и на боковых сторонах спускается ниже, вплоть до вентрального края чешуй боковой линии, но вентральная сторона остаётся светлой (при жизни радужной) (Ege, 1933, 1957; Rofen, 1966; Post, 1970, 1973). Среди 2000 экз., изученных Постом (Post, 1973), не было выявлено отклонений от описанного выше типа пигментации, что позволило указанному автору сделать заключение об отсутствии у *M. brevis* возрастных изменений окраски. Вместе с тем описанная здесь самка при однотонно-тёмной окраске полностью соответствует морфологической характеристике этого вида. Таким образом, возрастной меланизм впервые доказан и для *M. brevis*, и это явление оказывается общим свойством всего рода *Macroparalepis*.

Среди Paralepidinae однотонно-тёмную окраску покровов имеют взрослые представители трибы Paralepidini, однако это обусловлено тем, что у музейных экземпляров в большинстве случаев утрачены чешуя и поверхностный слой эпидермиса. При жизни эти рыбы серебристые. Большинство представителей трибы Lestidiini, к которой принадлежит и род *Macroparalepis*, во взрослом состоянии либо вовсе не пигментированы (при жизни с радужным отливом), либо имеют только дорсальную пигментацию, обычно представленную сплошной полосой, в отдельных случаях — изолированными пятнами, и иногда меланофорную пигментацию по ходу канала *LL*. Чешуи (кроме чешуй *LL*) и подлежащего под ними слоя рефлектирующей ткани у Lestidiini нет (Ege, 1953, 1957; Rofen, 1966). Однотонно-тёмная окраска кожи среди Lestidiini наблюдается только у родов *Macroparalepis* и *Dolichosudis* Post, 1969. У *Macroparalepis* переход от светлой или полупрозрачной окраски с точечной меланофорной пигментацией к однотонно-чёрным покровам тела наблюдается только у крупных половозрелых рыб, но он происходит не облигатно по достижении определённых размеров или половой зрелости, а факультативно у отдельных рыб (чем кардинально отличается от такового у Paralepidini). Такое изменение окраски у *Macroparalepis*, как показал Пост (Post, 1973), совершенно не коррелирует с наступлением половой зрелости. По мнению этого автора, изменения окраски не связаны с адаптацией к новым местообитаниям с ростом рыб, а скорее представляют рекапитуляцию предкового состояния, проявление которого может быть связано с активностью меланоцитстимулирующего гормона, на которую оказывают влияние кон-

кретные условия среды. Изученный сравнительный материал по *M. affinis* и *M. macrogeneion* из коллекции ИО РАН подтверждает отсутствие связи изменений окраски со степенью зрелости гонад. В то же время совершенно непонятно, какие именно условия запускают меланизацию. Явление возрастного меланизма у разных видов *Macroparalepis* возникает с разной частотой: оно вполне обычно для крупного *M. affinis*, тогда как при изученных тысячных выборках карликового *M. brevis* для этого вида оно обнаружено впервые. Одно из возможных объяснений — связь изменения окраски с переходом к мезобентальному образу жизни. Известно, что многие мезопелагические рыбы во взрослом состоянии могут концентрироваться над подводными горами, где они достигают больших размеров, чем в открытой пелагиали (Парин, 1988; Prokofiev, Kukuev, 2009). Поимки тёмноокрашенных *M. affinis* над подводными горами, действительно, нередки (сборы И.А. Трунова на Китовом хребте, сборы АзЧерНИРО на Мадагаскарском хребте и отмели Агульяс). Поскольку связь паралепадид с подводными поднятиями является факультативной, находки меланистических экземпляров в открытой пелагиали могут быть объяснены вторичной миграцией в эту биоту. Предложенная гипотеза позволяет объяснить факт исключительной редкости меланистических экземпляров у *M. brevis*: будучи карликовым видом, он является экологическим аналогом молоди крупных видов *Macroparalepis* и, соответственно, окрашен так же.

Возрастной меланизм у *Macroparalepis* может быть следствием реверсии тёмной дермальной пигментации на дефинитивных стадиях онтогенеза, свойственной представителям более генерализованной (Rofen, 1966) трибы Paralepidini и, возможно, гипотетической предковой форме веретенниковых. Учитывая описанную находку, теперь можно утверждать, что возрастной меланизм свойствен всем видам рода *Macroparalepis*, хотя частота его экспрессии у разных видов сильно различается. Триггером экспрессии вполне могут быть факторы среды, в частности, предположенные выше. В этой связи представляется интересной ситуация с монотипическим родом *Dolichosudis*, для которого также характерна однотонно-тёмная пигментация взрослых особей, являющаяся диагностическим признаком этого рода (Post, 1969, 1980). В материале¹ по *D. fuliginosa* Post, 1969, который я исследовал, для особей *SL* 332–397 мм характерна однотонно-тёмная окраска, подобная описанной в литературе, но у малька *SL* 157 мм покровы светлые, с более тёмной спиной (рис. 3). Это позволяет предполагать наличие возрастного меланизма и у этого рода, но, в отличие от *Macroparalepis*, у *Dolichosudis* он облигатно реализует-

¹ Два экземпляра *SL* 332 и 367 мм из Аравийского моря (3-й рейс НИС “Дмитрий Стефанов”, 1988 г.) и 1 экз. *SL* 397 мм с Центрально-Индийского хребта (34°57' ю.ш., 81°01' в.д., сборы АзЧерНИРО) представляют первое нахождение этого вида в Индийском океане. Экземпляр *SL* 157 мм происходит из Гвинейского залива (03°08' с.ш., 08°54' в.д.).



Рис. 3. *Dolichosudis fuliginosa*: а – $SL\ 397\text{ мм}$ ($34^{\circ}57'$ ю.ш., $81^{\circ}01'$ в.д.), б – $SL\ 157\text{ мм}$ ($03^{\circ}08'$ с.ш., $08^{\circ}54'$ в.д.).

ся на взрослых стадиях. При этом отличия *Dolichosudis* от близкого рода *Stemonosudis* Harry, 1951 фактически ограничиваются окраской. Род *Stemonosudis* является самым загадочным среди веретенников, так как его многочисленные виды до сих пор остаются известными только по личиночным и ювенильным формам, исключая комплекс видов “*S. rothschildi*”, для которого описаны половозрелые экземпляры (Ho et al., 2019). При этом комплексу видов “*S. rothschildi*”, представленному мелкими видами, не превышающими $SL\ 283\text{ мм}$ (Ho et al., 2019), свойственно наличие метамерных дорсальных пятен (характерного элемента личиночной и ювенильной пигментации мезопелагических рыб), что, вероятно, является следствием пedomорфоза. Отсутствие поимок взрослых особей других видов *Stemonosudis* не позволяет делать выводы, однако нельзя исключать, что меланистическая пигментация *D. fuliginosa* представляет лишь частный случай возрастного меланизма у *Stemonosudis*. Хотя Рофен (Rofen, 1966), основываясь на различиях в строении чешуй LL , не считал роды *Macroparalepis* и *Stemonosudis* близкородственными, филогенетические отношения веретенниковых рыб остаются недостаточно выясненными, и между вышеупомянутыми родами имеется очевидное сходство, связанное со значительным удлинением тела (Ho et al., 2019) (которое, впрочем, может быть конвергентным). Возрастной меланизм как реверсия дефинитивной меланистической дермальной пигментации в этой связи может оказаться филогенетически значимым признаком.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья написана при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Парин Н.В. 1988. Рыбы открытого океана. М.: Наука, 272 с.

Ege V. 1933. On some new fishes of the family Sudidae and Stomiidae. Preliminary note // Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. Kjøbenhavn. V. 94. P. 223–236.

Ege V. 1953. Paralepididae I (*Paralepis* and *Lestidium*). Taxonomy, ontogeny, phylogeny and distribution // Dana Rep. № 40. P. 1–184

Ege V. 1957. Paralepididae II (*Macroparalepis*). Taxonomy, ontogeny, phylogeny and distribution // Dana Rep. № 43. P. 1–101.

Ho H.-C., Russell B., Graham K., Psomadakis P.N. 2019. Review of the *Stemonosudis rothschildi* species complex, with descriptions of two new species from the Indo-west Pacific Ocean (Aulopiformes: Paralepididae) // Zootaxa. V. 4702. № 1. P. 216–229.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4702.1.19>

Post A. 1969. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS «Walther Herwig» nach Südamerika VIII. *Dolichosudis fuliginosa* gen. nov. spec. nov. (Osteichthyes, Iniomi, Paralepididae) // Arch. Fischereiwiss. V. 20. Pt. 1. P. 15–21.

Post A. 1970. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS «Walther Herwig» nach Südamerika XIV. *Macroparalepis* (Osteichthyes, Iniomi, Paralepididae) // Ibid. V. 21. Pt. 3. P. 165–204.

Post A. 1973. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS «Walther Herwig» nach Südamerika XVII. *Macroparalepis* Ege, 1933 (Osteichthyes, Myctophoidae, Paralepididae) Revision der Gattung und Beschreibung zweier neuer Arten // Ibid. V. 23. Pt. 3. P. 202–242.

Post A. 1980. Results of the research cruises of FRV “Walther Herwig” to South America LIV. New records of extremely rare paralepidids from the South Atlantic (Osteichthyes, Myctophiformes, Alepisauroidae) // Ibid. V. 30. Pt. 2/3. P. 121–124.

Prokofiev A.M., Kukuev E.I. 2009. Systematics and distribution of black swallows of the genus *Chiasmodon* (Perciformes: Chiasmodontidae) // J. Ichthyol. V. 49. № 10. P. 899–939.
<https://doi.org/10.1134/S0032945209100063>

Rofen R.R. 1966. Family Paralepididae // Fishes of the Western North Atlantic. V. 1. Pt. 5. New Haven: Sears Found. P. 205–461.